





PFLÜGER'S ARCHIV

FÜR DIE GESAMTE

PHYSIOLOGIE

DES MENSCHEN UND DER TIERE.

HERAUSGEGEBEN

VON

MAX VERWORN

PROFESSOR DER PHYSIOLOGIE UND DIREKTOR DES PHYSIOLOGISCHEN INSTITUTS
DER UNIVERSITÄT BONN

UNTER MITWIRKUNG VON

PROF. **BERNHARD SCHÖNDORFF** IN BONN.

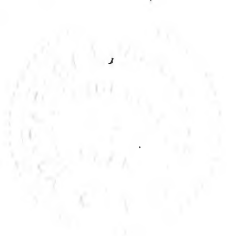
BAND HUNDERT UND VIERUNDFÜNFZIG.

MIT 1 TAFEL UND 147 TEXTFIGUREN.



BONN, 1913.

VERLAG VON MARTIN HAGER.



Faint, illegible text at the top of the page, possibly a header or title.

9-26 (10)

1993

Faint, illegible text at the bottom of the page, possibly a footer or page number.

Inhalt.

Erstes, zweites und drittes Heft.

Ausgegeben am 6. Oktober 1913.

| | Seite |
|--|-------|
| Das Pferde-Ekg. Von Prof. Dr. R. H. Kahn. (Mit 7 Textfiguren.) (Aus dem physiologischen Institute der deutschen Universität in Prag) | 1 |
| Über Entgiftungserregung und Entgiftungshemmung. Von A. Kuyser und I. A. Wijsenbeek. (Mit 15 Textfiguren.) (Aus dem pharmakologischen Institut der Reichsuniversität Utrecht) | 16 |
| Über die Wirkung einiger Arzneimittel beim vollständigen Herzblock. Von A. A. J. van Egmond. (Mit 6 Textfiguren.) (Aus dem pharmakologischen Institut der Reichsuniversität Utrecht) | 39 |
| Über die Kehl- und Lungenatembewegungen der Amphibien und ihre Regulation. Von Prof. Dr. Edward Babák, Prag | 66 |
| Über den Einfluss des santonsauren Natrons auf die Fähigkeit, Hell und Dunkel bei derselben Farbe zu unterscheiden. II. Mitteilung. Digitalis. Von Hugo Schulz. (Mit 3 Textfiguren.) (Aus dem pharmakologischen Institut der Universität Greifswald) | 140 |

Viertes, fünftes, sechstes und siebentes Heft.

Ausgegeben am 20. Oktober 1913.

| | |
|---|-----|
| Die Abhängigkeit der Körperstellung vom Kopfstande beim normalen Kaninchen. Von R. Magnus und A. de Kleijn. (Mit 5 Textfiguren.) (Aus dem pharmakologischen Institut der Reichsuniversität Utrecht) | 163 |
| Analyse der Folgezustände einseitiger Labyrinthexstirpation mit besonderer Berücksichtigung der Rolle der tonischen Halsreflexe. Von R. Magnus und A. de Kleijn. (Mit 14 Textfiguren.) (Aus dem pharmakologischen Institut der Reichsuniversität Utrecht) | 178 |

| | Seite |
|--|-------|
| Quantitative pharmakologische Untersuchungen über die Reflexfunktionen des Rückenmarkes an Warmblütern. I. Mitteilung. Wirkung von Chloroform, Strychnin und Koffein. Von W. Storm van Leeuwen, Assistent. (Mit 16 Textfiguren.) (Aus dem pharmakologischen Institut der Reichsuniversität Utrecht) | 307 |
| Ein Beitrag zur Frage über tropische Fortbewegung. Von Dr. J. S. Szymanski. (Mit 15 Textfiguren.) (Aus dem physiologischen Institut der Universität Wien) | 343 |
| Die reflexogene Hautzone des Penis des Hundes für die Geschlechtsakte. Von Dr. med. G. Amantea (Assistent). (Mit 1 Textfigur.) (Aus dem physiologischen Institut der Universität Rom) | 364 |
| Achtes, neuntes und zehntes Heft. | |
| <i>Ausgegeben am 24. Oktober 1913.</i> | |
| Zur vergleichenden Physiologie des His'schen Bündels. II. Mitteilung. Die atrioventrikuläre Erregungsleitung im Amphibienherzen. Von Dr. med. J. Nakano (Tokio). (Mit 15 Textfiguren.) (Aus dem physiologischen Institut der Universität Freiburg i. Br.) | 373 |
| Über das Verhalten des Muskels im Muskelpresssaft. Von Dr. Th. Birnbacher, Assistenten am Institute. (Mit 2 Textfiguren.) (Aus dem physiologischen Institute der Universität Graz) | 401 |
| Das Grundgesetz des Naturwirkens. Von Th. Schwartze, Berlin-Friedenau. (Mit 4 Textfiguren) | 435 |
| Theorie der Lichtreizung der Netzhaut beim Dunkelsehen. Von Professor Dr. P. Lasareff. (Aus dem physikal. Institut der kaiserl. techn. Hochschule zu Moskau). | 459 |
| Der Einfluss des Schilddrüsenapparates auf die Wärmeregulierung bei Hunden. Die Methode der Hervorrufung und Heilung der krankhaften Anfälle, die bei Hunden nach Exstirpation der Schild- und Nebenschilddrüsen typisch sind. Von W. N. Boldyreff (Russland, Kasan). Nach Versuchen, teilweise gemeinsam ausgeführt mit stud. S. A. Pissemsky und stud. G. W. Anrep | 470 |
| Über die Beziehungen der Nervi vagi zu Sinusknoten und Atrioventrikularknoten. Von Georg Ganter und Alfred Zahn. (Mit 13 Textfiguren.) (Aus der medizinischen Poliklinik der Universität Freiburg i. Br.) | 492 |

Elftes und zwölftes Heft.

Seite

Ausgegeben am 10. November 1913.

- Über den Hauptton des gesungenen oder laut gesprochenen Vokalklanges. Die Kundt'sche Röhre in der Phonetik. Von Dr. C. E. Benjamins, Ohren-, Hals- und Nasenarzt. Assistent für experimentelle Phonetik. (Mit 16 Textfiguren.) (Aus dem physiologischen Institut der Universität Utrecht) 515
- Der Einfluss der Splanchnicusreizung auf den Ablauf der Verdauungsbewegungen. Röntgenversuche an der Katze. II. Mitteilung. Von Dr. Ph. Klee. (Mit 9 Textfiguren.) (Aus der I. medizinischen Klinik zu München) 552
- Studien über die Bestimmung des Ausgangspunktes ventrikulärer Extrasystolen mit Hilfe des Elektrokardiogramms. Von Prof. C. J. Rothberger und Prof. H. Winterberg. (Mit 6 Textfiguren und Tafel I.) (Aus dem Institute für allgem. und experim. Pathologie der Universität Wien) . 571
- Über sauerstoffatmende Körnchen aus Leberzellen und über Sauerstoffatmung in Berkefeld-Filtraten wässriger Leberextrakte. Von Otto Warburg. (Aus der Medizinischen Klinik in Heidelberg) 599
-

1. The first part of the document discusses the importance of maintaining accurate records of all transactions. It emphasizes that proper record-keeping is essential for the transparency and accountability of the organization. This section outlines the various methods and tools used to collect and store data, ensuring that all information is readily accessible and up-to-date.

2. The second part of the document details the process of analyzing the collected data. It describes how the information is processed and interpreted to identify trends, patterns, and potential areas of concern. This analysis is crucial for making informed decisions and developing effective strategies to address any issues that arise.

3. The third part of the document focuses on the implementation of the findings from the analysis. It provides a clear roadmap for how the identified insights will be put into practice, including the roles and responsibilities of various departments. This section also discusses the importance of ongoing monitoring and evaluation to ensure that the implemented measures are effective and sustainable.

4. Finally, the document concludes with a summary of the key points and a call to action. It reiterates the commitment to transparency and accountability and encourages all stakeholders to work together to ensure the success of the organization. The document is intended to serve as a guide for all employees and to provide a clear understanding of the organization's goals and objectives.

(Aus dem physiologischen Institute der deutschen Universität in Prag.)

Das Pferde-Ekg¹⁾.

Von

Prof. Dr. **R. H. Kahn.**

(Mit 7 Textfiguren.)

Die soeben erschienenen Mitteilungen von Nörr²⁾ über das Ekg des Pferdes veranlassen mich, meiner Kurvensammlung eine Reihe von Feststellungen zu entnehmen, welche ich zu Anfang dieses Jahres an sechs Pferden (26 verschiedene Aufnahmen) zu machen Gelegenheit hatte. Die mitzuteilenden Tatsachen bestätigen die Befunde von Nörr und erweitern sie zum Teile.

Die Versuchstiere wurden, da sie im Hause in der Nähe des Galvanometers nicht untergebracht werden konnten, im Hofe auf einer hölzernen Plattform aufgestellt. Die Holzisolierung war aus dem Grunde nötig, weil in Prag der ganze Erdboden von Wechselstrom durchflossen ist. Von den Elektroden stellte ein ca. 10 m langes Kabel, welches durch ein Fenster in das im Hochparterre gelegene Galvanometerzimmer gezogen wurde, die Verbindung mit dem Galvanometer her.

1) Ein jeder hat wohl schon das Bedürfnis gefühlt, das umständliche Wort „Elektrokardiogramm“ abzukürzen. Gelegentlich wurden auch schon im Drucke die Buchstaben E. K. G. gebraucht (Samojloff u. a.). Ich finde es bequem, sich in Schrift, Druck und Sprache des Wortes Ekg (sprich: Ekagé) zu bedienen. Davon: V. Ekg und K. Ekg für Vorhofs- bzw. Kammer-Elektrokardiogramm. Ebenso Eg (sprich: Egé) für Elektrogramm. Diese Namengebung ist in meinem Aufsätze über diesen Gegenstand in Asher-Spiro's Ergebnissen der Physiologie Bd. 14, 1913, durchgeführt. Die vorgeschlagene Abkürzung lässt sich bequem schreiben und klingt nicht schlecht. Jeder, der eine bessere Abkürzung, welche etwa auch für fremde Sprachen brauchbar wäre, vorzuschlagen weiss, wird gebeten, dieselbe bekanntzugeben.

2) J. Nörr, Das Elektrokardiogramm des Pferdes. Seine Aufnahme und Form. Zeitschr. f. Biol. Bd. 61 S. 197. 1913.

Als Elektroden wurden dünne, biegsame Platten aus Zinkblech verwendet (ca. 10 cm im Quadrat). Die Haut der Ableitungsstellen wurde gut mit einer Lösung von $ZnSO_4$ durchtränkt, darauf eine Lage mit der gleichen Lösung getränkter Watte aufgelegt und dieser wurden die Zinkbleche mit Gurten aufgepresst. Von den Klemmen der Bleche wurde zum Galvanometer weitergeleitet. An den Extremitäten umgaben Watte und Zinkblech das Glied unterhalb des Karpal- bzw. Tarsalgelenkes röhrenförmig und wurden hier mit Binden festgeschnürt. Die Tiere liessen sich die Manipulationen verhältnismässig ruhig gefallen und verhielten sich auch während der Aufnahmen genügend ruhig.

Die Wahl der Ableitungspunkte hat sich hier, so wie bei allen Tieren und dem Menschen, nach den Lageverhältnissen des Herzens zu richten. Beim Pferde ist nun vor Allem keine Extremitätenableitung möglich, welche einer der bei den bisher im Ekg untersuchten Säugtieren verwendeten auch nur annähernd vergleichbar wäre. Denn die Längsachse des Herzens hat hier eine besondere Stellung sowohl zur Längsachse des Körpers als auch zu den Ansatzstellen der Extremitäten. Um diese den Physiologen gewiss wenig bekannte Tatsache und zugleich die Lage unserer Ableitungsstellen am Körper des Pferdes zu veranschaulichen, setzen wir in Fig. 1 eine nach einem Bilde in Marek's¹⁾ klinischer Diagnostik entworfene Zeichnung ein.

Man sieht in der Figur die Lage des Herzens von der rechten Seite her und erkennt, dass die Längsachse des Organes mit der Längsachse des Körpers in etwa sagittaler Ebene einen besonders grossen Winkel bildet. Es werden zwar auch hier die vorderen Extremitäten das Basispotential, die hinteren das Spitzenpotential annehmen; indessen wird man bei Betrachtung der Lage der Extremitätenansätze an den Körper sofort zur Überzeugung kommen, dass bei diesem Tiere die Resultate der drei Einthoven'schen Ableitungen mit den bei anderen Tieren gewonnenen in keiner Weise vergleichbar sind. Von den beiden vorderen Extremitäten sind günstige Ableitungsverhältnisse von vornherein nicht zu erwarten. Aber auch die von einer vorderen und einer hinteren Extremität zu erzielenden Potentialdifferenzen können jenen bei den entsprechenden Extremitätenableitungen der allgemein verwendeten Versuchstiere und des Menschen

1) J. Marek, Lehrb. d. klin. Diagnostik d. inneren Krankheiten d. Haustiere S. 403. Jena 1912.

nicht verglichen werden, da hier Stromzweige ganz anderer Herkunft sich an den Ableitungsstellen ausgleichen. Dasselbe gilt für die Ableitung Ösophagus-Rectum. Ich habe es besonders zweckmässig gefunden, beim Pferde in zweierlei Weise abzuleiten, und zwar an zwei solchen Punkten, an denen annähernd die Längsachse des Herzens die Körperoberfläche trifft, und an solchen, deren Verbindungslinie etwa senkrecht zur Längsachse des Herzens die beiden Vorhöfe schneidet.

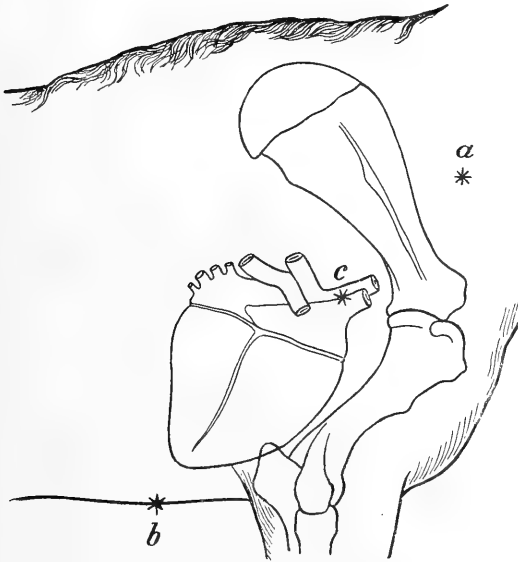


Fig. 1.

Die beiden ersterwähnten Punkte liegen am Ansatz des Halses vor der Mitte des Skapularrandes auf der rechten Seite und an der Unterbrust, links von der Mittellinie; die letzterwähnten liegen an beiden Brustseiten, rechts etwas vor und links etwas hinter den Halbierungspunkten der Verbindungslinie, zwischen dem hinteren oberen Rande der Skapula und dem Ellbogengelenke.

Die erwähnten Punkte, welche auch sehr bequem das Anlegen der Elektroden gestatten, wenn man je einen Gurt in entsprechender Richtung anlegt, sind in Fig. 1 mit den Buchstaben *a*, *b* und *c* bezeichnet. Im folgenden wird die Achsenableitung mit *a—b*, die auf ihr etwa senkrechte mit *cc*₁ bezeichnet, wobei also zu erwähnen ist, dass der Punkt *c*₁ um ebensoviel kaudalwärts als der Punkt *c* oralwärts von dem erwähnten Halbierungspunkte liegt.

Tatsächlich erhält man beim Pferde bei den erwähnten ebenso wie bei den Extremitätenableitungen recht konstante Bilder. Von den Extremitätenableitungen ist in Bestätigung der Angaben von Nörr auszusagen, dass Einthoven's Ableitung I Ekg mit sehr geringer Höhe der Ausschläge fördert. Ableitung II dagegen ergibt stets stattliche Ausschläge, welche der Form nach jenen des menschlichen Ekg am meisten entsprechen.

Bei Ableitung II habe ich eine typische Form des Ekg erzielt (allerdings ist mein Material nicht gross), welche im allgemeinen mit der von Nörr bei dieser Ableitung öfters erhobenen übereinstimmt. Fig. 2 zeigt einen Ausschnitt aus einer solchen Kurve.



Fig. 2.

Man sieht das V. Ekg durch eine stattliche Überleitungszeit vom K. Ekg getrennt. Das erstere besteht aus drei Zacken, von denen die beiden ersten aufwärts, die dritte sich unmittelbar anschliessend abwärts gerichtet ist. Das letztere besteht aus einer kleinen *Q*-Zacke, einer stattlichen *R*-Zacke und einer diphasischen *T*-Zacke. Der absteigende Schenkel der *R*-Zacke geht ganz zum Schlusse sehr allmählich zur Abszisse zurück, eine Erscheinung, welche in meinen Kurven charakteristisch ist. An dieser Stelle findet sich auch gelegentlich ein Zäckchen nach oben oder sonst eine Unregelmässigkeit. Auch bei Nörr ist sie in manchen Kurven zu sehen. Zum Vergleiche reproduziere ich in Fig. 3 ein ebenfalls bei Ableitung II gewonnenes Ekg eines Pferdes, welches ich vor einigen Jahren registrierte.

Auch hier sind die gleichen Erscheinungen zu sehen.

In einem zusammenfassenden Aufsatz über das Ekg, welcher demnächst in den Ergebnissen der Physiologie Bd. 14, 1913 erscheinen wird,

habe ich für die Zackengruppe, welche das K. Ekg einleitet, den Namen Vorschwankung gewählt und die Zackengruppe, welche dasselbe beendet, mit dem auch vorher gebräuchlichen Namen Nachschwankung bezeichnet. Es gehen nämlich diese Teile des K. Ekg den mechanisch bzw. akustisch zu erhebenden Erscheinungen bei der Kammersystole vor bzw. nach. Beim Pferde, bei welchem die Kammersystole sehr lange dauert, ist besonders deutlich zu sehen, dass das K. Ekg aus zwei Teilen besteht: der Vorschwankung und der Nachschwankung, welche durch eine längere Pause voneinander getrennt sind.

Als Besonderheit, welche in meinen Kurven die Nachschwankung betrifft, wäre neben der Tatsache, dass sie diphasisch verläuft, zu erwähnen, dass ihre zweite Phase die Abszisse nur sehr langsam

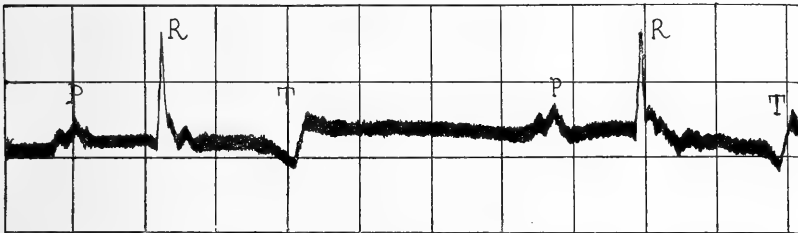


Fig. 3.

wieder erreicht, ja, dass es den Anschein hat, als sässe in diesem letzten Stück der Nachschwankung noch eine kleine Zacke. Wir kommen hierauf bei Besprechung der Resultate einer anderen Ableitung noch zurück.

Als eine weitere hervorhebenswerte Erscheinung ist die völlige Ruhe der Saite bei den Extremitätenableitungen des stehenden Pferdes zu bezeichnen. Beim Hunde verhält sich die Sache bekanntlich ganz anders. Vom stehenden Hunde erhält man regelmässig starke andauernde Saitenschwingungen als Ausdruck der Tätigkeit der Skelettmuskulatur beim Stehen. Auf diese Erscheinung hat schon Einthoven¹⁾ hingewiesen. Sie ist gewiss jedem, der sich mit diesen Dingen beschäftigt, wohlbekannt. Beim Pferde ist das nicht der Fall. Offenbar hängt diese Erscheinung mit der sichergestellten

1) W. Einthoven, Weiteres über das Elektrokardiogramm. Pflüger's Arch. Bd. 122 S. 517. 1908.

Tatsache¹⁾ zusammen, dass das Pferd, um zu stehen, nur in sehr geringem Maasse der Muskelaktion bedarf.

Entsprechend den Angaben von Nörr bei Ableitung von der rechten Vorderbrust und der linken Unterbrust finde ich das Ekg des Pferdes bei meiner Ableitung *a—b* besonders typisch. Fig. 4 zeigt eine solche Kurve.

In allen untersuchten Fällen liess sich diese Kurvenform bei der gleichen Ableitung erzielen. Es ist hinzuzufügen, dass bei Ableitung von dem dem Punkte *a* (Fig. 1) symmetrischen Punkte auf der linken Seite des Tieres und der Unterbrust prinzipiell dieselben Resultate zu erhalten sind. Nur kann die Höhe der Zacken eine etwas andere sein.

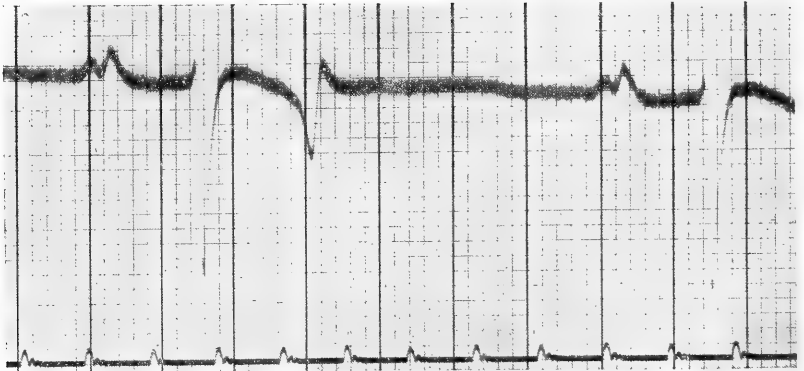


Fig. 4.

Wie man sieht, entspricht hier die Form des Ekg völlig dem von Nörr gegebenen Schema bei einer sehr ähnlichen Ableitung. Auch bei dieser Ableitung ist der Vorhofteil des Ekg keine einfache Erhebung, sondern besteht typisch aus zwei gleichgerichteten Zacken, von denen die erste stets niedriger ist als die zweite. Die Vorschwankung des K. Ekg besteht aus einer ersten stets niedrigen, aufwärtsgerichteten und einer ihr unmittelbar folgenden steil abwärtsgerichteten Zacke. Man kann diese Zacken, Einthoven's Nomenklatur folgend, als kleine *R*- und tiefe *S*-Zacke bezeichnen. Die Nachschwankung ist in allen meinen Kurven diphasisch mit

1) Man orientiert sich über diese Frage bei R. du Bois-Reymond, *Physiol. d. Bewegung*, in Winterstein's Handb. d. vergl. Physiol. Bd. 3 S. 95. 1911; ferner im Lehrb. d. vergl. Physiol. d. Haussäugetiere von Ellenberger und Scheunert S. 541. 1910.

höherer, abwärtsgerichteter, erster Phase. In Fig. 4 ist deutlich (in sämtlichen Ekg vorhanden) nach der Nachschwankung eine kleine flache, aufwärtsgerichtete Zacke¹⁾ zu sehen, welche nach Einthoven mit *U* bezeichnet werden müsste. Diese Zacke, welche nach den Untersuchungen von Lewis und Gilder²⁾ in den Ekg vieler gesunder Menschen zu finden ist, führt Hering³⁾ neuestens auf Vorgänge im Gefäßsysteme genetisch zurück.

Gleich Nörr erscheint mir diese Form des Ekg für das Pferd besonders typisch. Es wäre aber, wozu ich trotz aller Anstrengungen wegen eigentümlicher lokaler Verhältnisse bisher keine Gelegenheit hatte, zu untersuchen, ob diese Kurvenform nicht eine Eigentümlichkeit aller unserer grossen Haustiere, eventuell auch ihrer weiteren Verwandten, darstellt.

Nörr hat einige Zeitmaasse für die Dauer einzelner Zacken des Pferde-Ekg gegeben. Die Vorhofzacke dauert danach 0,08—0,12, die *R*-Zacke 0,04—0,08, die *T*-Zacke 0,1 Sekunden, während die Pause zwischen Vor- und Nachschwankung 0,2—0,36 Sek. beträgt.

Diese Werte wären nach den mir vorliegenden Kurven folgendermassen zu ergänzen. Die ganze Herzperiode beim Pferde, vom Beginne des V. Ekg bis zum Ende der Nachschwankung gemessen, beträgt 0,83—0,91 Sekunde. Davon entfallen auf das K. Ekg 0,49 bis 0,62 Sekunde, also ein im Verhältnis zum Menschen langer Zeitwert⁴⁾. Es ist gewiss von Interesse, diese Werte mit den bei mechanischer Verzeichnung der Herztätigkeit beim Pferde gewonnenen zu vergleichen. Dazu können die auch heute noch vorbildlichen Kurven dienen, welche Chauveau und Marey mit ihren Herzsonden registriert haben.

Wir bringen in Fig. 5 eine Zusammenstellung elektrischer und mechanischer Herzkurven, welche aus den Vorhof- und Kammerdruckkurven dieser Autoren⁵⁾ sowie aus je einem Ekg bei Ableitung II und Ableitung *a—b* konstruiert wurde.

1) Diese Zacke tritt auf den Originalkopien, welche jedem auf Verlangen zur Verfügung stehen, naturgemäss viel deutlicher hervor als in der Reproduktion.

2) Th. Lewis and M. D. D. Gilder, Philos. Transact. of the Roy. Soc. of London, B. vol. 202 p. 351. 1912.

3) H. E. Hering, Erklärungsversuch der *U*-Zacke des Elektrokardiogramms als Elektroangiogramm. Pflüger's Arch. Bd. 151 S. 111. 1913.

4) Vgl. die entsprechenden Werte bei R. H. Kahn, Das Elektrokardiogramm. Ergebn. d. Physiol. Bd. 14 S. 92. 1913.

5) E. J. Marey, Physiol. médic. d. l. circulation du sang p. 88 Fig. 10. Paris 1863.

In Fig. 5 sind in ein Koordinatensystem, dessen einzelne Teile in der Abszisse 0,1 Sek. betragen, zwei Ekg desselben Pferdes in natürlicher Grösse eingetragen. Die Frequenz des Herzschlages betrug zur Zeit der Aufnahme 42 pro Sekunde. Das obere Ekg ist bei Ableitung II, das untere bei Ableitung $a-b$ gewonnen. Weiter findet man die Vorhof- und Kammerdruckkurve eines Pferdes nach Chauveau und Marey (obere und untere Kurvenlinie) in andert-halb-facher Vergrößerung mit genauen relativen Zeitverhältnissen

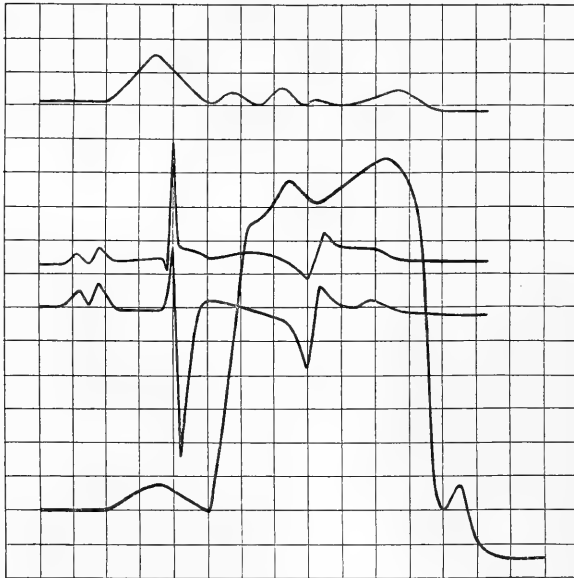


Fig. 5.

eingesetzt. Bei dieser Vergrößerung stimmen die Zeitwerte der Abszissen von Ekg und Druckkurven genau überein. Es handelt sich bei letzteren um den rechten Vorhof und die linke Kammer; die Pulsfrequenz dieses Tieres betrug 54 in der Sekunde.

Die Ekg und die Druckkurven sind nach jenen Erfahrungen in der Fig. 5 zueinander orientiert, welche zuerst von mir¹⁾ bei gleichzeitiger Verzeichnung des Ekg und des Druckes in der linken Kammer beim Hunde gemacht worden sind. Dabei hatte es sich

1) R. H. Kahn, Beiträge zur Kenntnis des Elektrokardiogramms. Pflüger's Arch. Bd. 126 S. 197. 1909. — R. H. Kahn, Elektrokardiogrammsstudien. Pflüger's Arch. Bd. 140 S. 627. 1911. — Siehe auch: *Ergebn. d. Physiol.* Bd. 14 S. 83. 1913.

herausgestellt, dass der Beginn des Druckanstieges in der linken Kammer zeitlich mit dem Ende der Vorschwankung zusammenfällt. In den beiden Ekg stimmen diese letzteren Momente zeitlich gut miteinander überein, und in der Kammerdruckkurve ist der Moment des beginnenden Druckanstieges scharf markiert.

Es wäre zweifellos günstiger gewesen, statt der Kurven von Chauveau und Marey solche zu benützen, welche gleichzeitig mit dem Ekg vom gleichen Tiere aufgenommen worden wären. Solche stehen mir nicht zur Verfügung. Auch den Spitzenstoss unter den in meinen Experimenten herrschenden Verhältnissen gleichzeitig mit dem Ekg in einwandfreier Weise aufzunehmen, ist mir bisher mit den vorhandenen Mitteln nicht gelungen. Indessen dürften doch vorläufig auch trotz des Umstandes, dass die Schlagfrequenz bei den beiden Tieren, wie schon erwähnt, nicht ganz die gleiche war, beiderlei Kurven ganz gut vergleichbar sein.

Die Dauer der mechanischen Systole beträgt in den Kammerdruckkurven etwas über 0,6 Sekunden. Die Anspannungszeit fällt auch beim Pferde in die der Vorschwankung folgende Pause im K. Ekg; die Austreibungszeit umfasst zeitlich den Rest der letzteren und die Nachschwankung. Da diese kein scharfes Ende erkennen lässt, kann man über ihr zeitliches Verhalten zum Beginne der Diastole nichts Bestimmtes aussagen. Jedenfalls fallen kleine, der „T-Zacke“ folgende (bei beiden Ableitungen vorhandene) Zacken noch in das Ende der Austreibungszeit.

Indem wir den Beginn des Kammerdruckanstieges mit dem Ende der Vorschwankung zeitlich identifizieren, zeigt sich auch hier, dass der Anfang des K. Ekg dem Anfange der mechanisch registrierbaren Kammerstole um einen so bedeutenden Zeitwert (ca. 0,13 Sek.) vorangeht, dass an eine Zusammengehörigkeit des Beginnes der beiden Erscheinungen in genetischer Hinsicht nicht gedacht werden kann¹⁾. Tatsächlich hat sich im Verlaufe der glänzenden Untersuchungen, welche von den Schülern Garten's²⁾ in jüngster Zeit angestellt wurden, herausgestellt, dass das K. Ekg deutlich früher beginnt als die an verschiedenen Stellen der Oberfläche des Kammermuskels ableitbaren lokalen Elektrogramme. Wenn sich auch die

1) Vgl. hierzu R. H. Kahn, *Ergebn. d. Physiol.* Bd. 14 S. 225 u. 241. 1913.

2) W. Erfmann, *Ein Beitrag zur Kenntnis der Fortleitung des Erregungsvorganges im Warmblüterherzen.* *Zeitschr. f. Biol.* Bd. 61 S. 155. 1913.

durch Vergleichung des K.Ekg mit den mechanisch registrierten Kurven experimentell erhobenen zeitlichen Differenzen zwischen dem Beginne der elektrischen und mechanischen Erscheinungen als zu gross ergeben sollten, so wird die darauf begründete Annahme, der Beginn des K.Ekg entspreche der Aktion im Kammerinnern gelegener Teile, immer mehr experimentell gestützt.

Die Überleitungszeit in den Kurven von Chauveau und Marey, gemessen vom Beginne der Vorhofsdrucksteigerung bis zum Anfang des Kammerdruckanstieges (oberste und unterste Kurvenlinie in Fig. 5), beträgt 0,3 Sekunden. Im Ekg ergibt sich bei der Bestimmung der Überleitungszeit eine Schwierigkeit, welche durch die dem Pferde typische Form des V.Ekg hervorgerufen ist.

Wie schon erwähnt, besteht dasselbe bei Ableitung II, ebenso wie bei Ableitung $a-b$, aus zwei einander unmittelbar folgenden Erhebungen in der Kurve. Hierbei ist die erste Zacke stets niedriger als die zweite. Auch sind beide, soweit man das ausmessen kann, von etwas verschiedener Dauer. Nörr findet, dass die Vorhofschwankung (P), als welche er die zweite der in Rede stehenden Zacken bezeichnet, 0,08 bis 0,12 Sek. dauert, und dass die ihr vorangehende Zacke stets um die Hälfte kleiner und kürzer ist. Was die zeitlichen Verhältnisse anlangt, finde ich in meinen Kurven, dass die erste Zacke nur wenig kürzer dauert als die zweite; bei Ableitung II z. B. 0,05 zu 0,07 Sek., bei Ableitung $a-b$ 0,07 zu 0,08 Sek., so dass also die ganze Erscheinung den Wert von 0,12 bis 0,15 Sek. erreicht.

Was die relative Ausbildung der beiden Zacken anlangt, so kommt es wesentlich auf die Art der Ableitung an. Während bei den genannten Arten der Ableitung die erste Zacke gegenüber der zweiten stark zurückzutreten pflegt (bei II mehr als bei $a-b$), ist das bei gewissen anderen Arten nicht der Fall. Hier ist am meisten eine solche Lage der Ableitungselektroden zu empfehlen, bei der die Verbindungslinie derselben die beiden Vorhöfe schneidet, also etwa als Ableitungsstellen die obenerwähnten Punkte c und c_1 (Fig. 1).

Fig. 6 zeigt das Ekg bei dieser Ableitung ($c-c_1$). Dem Pferde charakteristisch ist hier die Aufeinanderfolge zweier stets ziemlich gleichwertiger Zacken im Vorhofteile. Ja, es kann vorkommen, dass bei dieser Anordnung die erste Zacke die bedeutendere ist, wofür noch ein Beispiel gegeben werden wird. Stets ist hierbei das

K.Ekg infolge der dafür ungünstigen Ableitungsverhältnisse unansehnlich.

Misst man die Überleitungszeit im Ekg vom Beginne der ersten dieser Zacken bis zum Beginne des K.Ekg, so kommt man zu grossen Zeitwerten, welche zwischen 0,29 und 0,34 Sek. bei verschiedenen Tieren und Ableitungen schwanken. Wie man sieht, entsprechen einander die Zeitwerte, welche zwischen dem Beginne der mechanischen und der elektrischen Kurven von Vorhof und Kammer liegen, ziemlich genau. Die wahre Überleitungszeit stellt jedoch keiner von beiden Werten dar, da die Überleitung zwar in ihrem Beginne nicht präzise festgestellt, keinesfalls aber vom Anfange der Vorhofstätigkeit gerechnet werden kann.

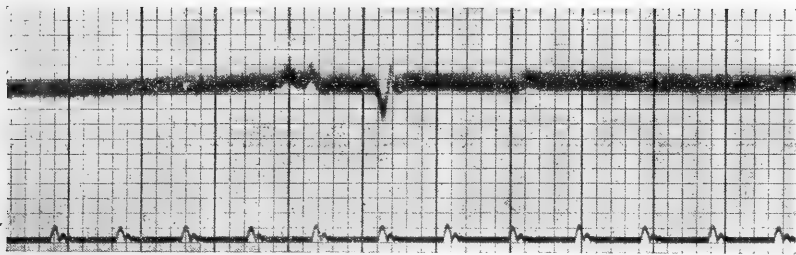


Fig. 6.

Was die Genese der beiden, den Vorhofsteil des Ekg beim Pferde typisch bildenden Zacken anlangt, so lässt sich eine bestimmte Erklärung ihres Zustandekommens derzeit nicht geben. Einthoven, dessen Aufnahme eines Pferde-Ekg von v. Tschermak¹⁾ veröffentlicht wurde, bezeichnet die erste der beiden Zacken als „Hohlvenenspitze“. Sie ist in der betreffenden Kurve eben angedeutet. Nörr fasst die erste Zacke ebenfalls als Hohlvenenspitze auf, bezeichnet sie gleich Einthoven mit *O*, gibt aber an, oft vor ihr noch eine kleinere Zacke beobachtet zu haben. Ich finde eine solche in keiner meiner Kurven deutlich ausgesprochen. Sie ist jedoch bei Nörr in der von ihm vorgeführten Kurve (Pferd 25, Taf. VII) eigentlich auch nicht scharf ausgeprägt. Vielmehr ist die Kurve dadurch charakterisiert, dass an gewissen Stellen des Ekg eine eigentümliche Saitenunruhe vorhanden ist, welche sich bei allen Herzschlägen mit

1) A. v. Tschermak, Lehre von den bioelektrischen Strömen. Ellenberger und Scheunert, Lehrb. d. vergl. Physiol. d. Haussäugetiere S. 506. 1910.

ziemlicher Regelmässigkeit wiederholt. Das gleiche habe ich in einem Falle ebenfalls beobachtet. Auch hier ist die Saitenunruhe vornehmlich unmittelbar vor dem V. Ekg, ferner in der Pause zwischen Vor- und Nachschwankung und auch nach der letzteren deutlich ausgesprochen. Bei manchen Herzschlägen könnte man auch hier, aber, wie mir scheint, mit wenig Sicherheit, eine dritte Zacke im Sinne von Nörr konstatieren. Es sind indessen, wie erwähnt, auch noch andere kleine Saitenschwankungen mit einiger Regelmässigkeit vorhanden. Endlich ist anzuführen, dass Nörr meint, der Beweis, dass die erste der beiden Zacken der Kontraktion der Hohlvene entspreche, sei noch zu erbringen.

Tatsächlich fehlt für die Annahme, dass ein gelegentlich früher beobachteter erster Teil eines geteilten V. Ekg der Tätigkeit des Sinusknotens entspreche, jeder Beweis. Ich habe anderenorts¹⁾ auf die hier möglicherweise herrschenden Verhältnisse hingewiesen. Indessen ist wohl hervorzuheben, dass gerade bei Tieren mit relativ langsam sich vollziehender Herzstätigkeit (lange Dauer der einzelnen Phasen) ein regelmässiger derartiger Befund immerhin an die erwähnte Möglichkeit denken lässt; zumal wenn man bedenkt, dass nach den ausgezeichneten Untersuchungen von Sulze²⁾ am Hunde der Beginn der elektrischen Erscheinungen in Muskelpartien des Vorhofes, welche dem Sinusknoten eng benachbart sind, erst mit einer ganz unverhältnismässig grossen Verspätung gegenüber dessen Tätigkeit zu beobachten sind. Die Ursachen, welche etwa hier in Betracht zu ziehen wären, könnten eventuell auch im Vorhofsteile des Ekg eine Zweiteilung bedingen, welche eine Scheidung der Sinustätigkeit von jener der übrigen Vorhofsmuskulatur in der elektrischen Kurve zum Ausdruck brächte. Und bei grossen, verhältnismässig langsam arbeitenden Herzen könnte eine solche Erscheinung mit Regelmässigkeit zu beobachten sein. Jedoch sind solche Annahmen nicht zwingend. Man kann die beiden Teile des V. Ekg mit der gleichen geringen Berechtigung auch auf die Tätigkeit der beiden grob anatomisch getrennten Vorhöfe beziehen. Endlich kann man auch annehmen, dass es infolge der vorläufig wenig genau gekannten, besonderen Anordnung der Muskulatur der Vorhöfe zu einer

1) *Ergebn. d. Physiol.* Bd. 14 S. 212. 1913.

2) W. Sulze, Ein Beitrag zur Kenntnis des Erregungsablaufs im Säugetierherzen. *Zeitschr. f. Biol.* Bd. 60 S. 495. 1913.

besonderen Art der Ausbreitung der Erregung über den Muskelkomplex der Vorhöfe kommen könnte. Hierbei müsste die Potentialdifferenz an den Ableitungsstellen während der Vorhofstätigkeit nicht gleichmässig zunehmend ihr Maximum erreichen, sondern es könnte der gleichmässige Verlauf für kurze Zeit durch eine Abnahme derselben unterbrochen werden.

Allerdings spricht gegen die letzterwähnte Anschauung einigermaassen der in unserem Falle herrschende Umstand, dass die Erscheinung bei den verschiedensten Ableitungen charakteristisch hervortritt. Es ist jedoch darauf hinzuweisen, dass das gegenseitige Verhältnis der beiden Teile des V.Ekg bei verschiedenen Ableitungen ein sehr verschiedenes zu sein pflegt.

Auch der Vergleich des Pferde-Ekg mit den Druckkurven in zeitlicher Hinsicht führt zu keinem bestimmten Resultate. Wie unsere Fig. 5 zeigt, sind die Zeiten zwischen dem Anfang des V.Ekg bzw. des K.Ekg und dem Anstiegsbeginne der Vorhofs- bzw. Kammerdruckkurve etwa gleich lang. Sie betragen etwa 0,13 Sek. Die relative Länge dieser Zeit ist bei den Kammerkurven offenbar so zu erklären, dass sich in ihrem ersten Teile der elektrische Ausdruck der Tätigkeit solcher Abschnitte der Herzkammer abspielt, welche zur mechanischen Erscheinung (Druckkurve) nichts beitragen. Bei den Vorhofskurven ist das gleiche nicht anzunehmen, und daher erscheint bei der Annahme, der Beginn des V.Ekg entspreche der Erregungsausbreitung über die Vorhofsmuskulatur, der Zeitwert von 0,13 Sek. auffallend gross. Ein viel annehmbarer Wert, nämlich etwa 0,05 Sek., würde sich ergeben, sobald man annehmen wollte, dass die erste Zacke des V.Ekg der Sinustätigkeit entspreche, während erst die zweite Zacke desselben zur Tätigkeit der Vorhöfe gehöre. Es würde sich aus solchen Betrachtungen also ergeben, dass im Pferde-Ekg regelmässig die Tätigkeit des Hohlvenensinus zum Ausdrucke kommt.

Indessen ist darauf hinzuweisen, dass die erhebliche Zeit von 0,13 Sek. zwischen dem Beginne des V.Ekg und dem Anfange des Vorhofdruckanstieges noch aus einem anderen Grunde erklärt werden könnte. Während es heute als feststehend gilt, dass die austreibende Muskulatur der Kammern plötzlich und gleichzeitig in Tätigkeit verfällt, lässt sich für die Muskulatur der Vorhöfe mit grosser Wahrscheinlichkeit das Gegenteil annehmen. Die Erregung breitet sich hier allmählich über die Muskelmasse aus. Aus diesem Grunde liesse es sich erwarten, dass der Vorhofdruckanstieg erst verhältnis-

mässig spät nach dem Beginne der Erregungsausbreitung über die Vorhöfe in Erscheinung treten könnte. Allerdings handelt es sich in unseren Kurven um den Druck im rechten Vorhofe, dessen Muskulatur zuerst von der Erregung ergriffen werden dürfte. Immerhin ist die Zeit von 0,13 Sek. auffallend lang.

Wie man sieht, gelangt man auch auf diesem Wege zu keiner sicheren Entscheidung in unserer Frage. Jedoch wäre dieselbe zweifellos experimentell dadurch zu lösen, dass man in der Lage wäre, am freigelegten Pferdeherzen, dessen Ekg verzeichnet wird, mit mechanischer Registrierung zu experimentieren. Das bleibt wohl einem tierärztlichen Institute vorbehalten. Hier sei noch darauf hingewiesen, dass sich die grossen, relativ langsam arbeitenden



Fig. 7.

Herzen der grossen Schlachttiere zur Gewinnung von mancherlei Aufklärung in unseren Fragen offenbar sehr gut eignen dürften.

Einige Worte mögen noch den Erscheinungen im Pferde-Ekg bei Überleitungsstörungen gewidmet sein. Nörr hat im Ekg solche Störungen in 16 % der untersuchten Fälle gefunden. Ich habe einen Fall von Kammerystolenausfall beobachtet. Von diesem Tiere wurden in verschiedenen Ableitungen sechs Aufnahmen gemacht. Es ergaben sich hierbei zwei charakteristische Erscheinungen. In allen vier Kurven der Ableitung $d-d_1$ war erstens die Doppelzacke des V. Ekg von einer dritten flachen, abwärtsgerichteten und lang andauernden Zacke gefolgt, welche sich zweitens in jenen Fällen, in denen die Kammerschläge ausfielen, zum V. Ekg gehörig erwies.

Fig. 7 zeigt diese Erscheinung an einem vollständigen Herzschlage bei Ableitung $d-d_1$. Die V. Ekg sind hier auch durch den Umstand bemerkenswert, dass die erste Zacke die höchste ist. Es handelt sich offenbar um die gleiche Erscheinung, welche Nörr bei

seinem Pferde Nr. 8 beschreibt. Nur findet sich die Zacke bei einer anderen Ableitung und ist abwärts gerichtet. Sie liesse sich vielleicht ebenfalls als eine Nachschwankung des V. Ekg auffassen.

Endlich sei im Hinblick auf das offenbar relativ häufig beim Pferde zu beobachtende Vorkommen von Leitungsstörungen bemerkt, dass es nicht ausgeschlossen erscheint, bei sorgfältiger Beobachtung zahlreicher Fälle die bisher niemals am Tiere oder Menschen im Ekg beobachtete Leitungsunterbrechung zwischen Sinus und Vorkammer, also einen Vorkammersystolenausfall, zu beobachten und damit die Zugehörigkeit der ersten Vorhofzacke zur Tätigkeit des Venensinus direkt zu erweisen.

(Aus dem pharmakologischen Institut der Reichsuniversität Utrecht.)

Über Entgiftungserregung und Entgiftungshemmung.

Von

A. Kuyser und **I. A. Wijsenbeek.**

(Mit 15 Textfiguren.)

Im vorigen Jahre sind von P. Neukirch¹⁾ im hiesigen Institut Versuche über die Wirkung des Pilokarpins auf den überlebenden Darm angestellt worden. Zu diesen Experimenten wurde Kaninchendarm in Tyrode'scher Flüssigkeit verwendet. Bei dem Versuche, die Reversibilität der eingetretenen Pilokarpinvergiftung festzustellen, stellte sich alsbald die merkwürdige Tatsache heraus, dass bei dem Ersatz der pilokarpinhaltenden Aussenflüssigkeit durch reine Tyrode'sche Lösung eine starke Tonussteigerung auftrat, fast so stark, als hätte man eine neue Dosis Pilokarpin zugefügt. Dieses Phänomen ist ausserdem schon gelegentlich durch O. B. Meyer²⁾ bei Versuchen über Adrenalinwirkung auf die isolierte Rindssubclavia gesehen worden. Der Befund wurde kürzlich von Prochnow³⁾ bestätigt. Dale und Laidlaw⁴⁾ bildeten eine ähnliche Kurve vom Meerschweinuterus bei Histaminvergiftung ab. P. Trendelenburg⁵⁾ sah bei Versuchen an der überlebenden isolierten Bronchialmuskulatur vom Rind dasselbe Phänomen als inkonstante Erscheinung bei der Vergiftung mit Arekolin und Pilokarpin auftreten. Weitere Angaben

1) P. Neukirch, Physiologische Wertbestimmung am Dünndarm (nebst Beiträgen zur Wirkungsweise des Pilokarpins). Pflüger's Arch. Bd. 147 S. 153. 1912.

2) O. B. Meyer, Versuche mit Kokain-Adrenalin und Andolin an überlebenden Blutgefässen. Zeitschr. f. Biol. Bd. 50 S. 93. 1908.

3) L. Prochnow, Über die Wirkung der Haloidsalze des Natriums auf die glatte Muskulatur usw. Arch. intern. de Pharm. vol. 21 p. 287. 1911.

4) H. H. Dale and P. P. Laidlaw, The physical action of β -Iminazolylaethylamine. Journ. of Physiol. vol. 41 p. 318. 1910.

5) Paul Trendelenburg, Physiologische und pharmakologische Untersuchungen an der isolierten Bronchialmuskulatur. Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmakol. Bd. 69 S. 79. 1912.

sind uns bisher nicht bekannt geworden. Alle Untersucher, mit Ausnahme von Neukirch, konnten das Phänomen nur als zufälliges und inkonstantes Versuchsergebnis erhalten. Neukirch erhielt dasselbe bei bestimmten Pilokarpindosen und konstanter Versuchstechnik als sicheres Resultat. Neukirch hat diese bei Wasserwechsel auftretende Erregung erklärt durch das Auswandern des Giftes aus dem vergifteten Organ in die Aussenflüssigkeit, in welcher die Giftkonzentration plötzlich sehr stark herabgesetzt ist. Tatsächlich konnte Neukirch ein solches Auswandern des Pilokarpins in die Aussenflüssigkeit durch physiologische Testversuche quantitativ nachweisen. Ferner gelang es ihm in einigen Fällen durch Zufügen einer Pilokarpindosis zur Aussenflüssigkeit, welche einen normalen Darm in starke Erregung versetzt haben würde, die Wasserwechselerregung zu hemmen. Und drittens konnte die Wasserwechselerregung durch eine kleine Atropindosis antagonistisch aufgehoben werden, was ebenfalls dafür sprach, dass es sich dabei um eine Pilokarpinerregung handelte. Aus diesen Gründen sah Neukirch in dem Auswandern des Pilokarpins die Ursache der Wasserwechselerregung. Ohne sich auf besondere Versuche zu stützen, haben Ö. B. Meyer und P. Trendelenburg das Phänomen ebenfalls auf Auswandern des Giftes bezogen. Wir haben uns die Aufgabe gestellt zu untersuchen, ob dasselbe Phänomen sich mit einer grösseren Anzahl von Giften an verschiedenen Organen von verschiedenen Versuchstieren hervorrufen liesse und ob die Bedingungen seines Eintretens genauer festgestellt werden könnten. Wir haben daher Versuche am Dünndarm von Kaninchen und Katze, am Uterus von Kaninchen, Katze, Meerschweinchen und Ratte und am Froschherzen angestellt. Die verwendeten Gifte waren: Pilokarpin, Physostigmin, Adrenalin, g-Strophantin, Muskarin, Tyramin, Histamin, Arekolin, BaCl₂.

Methodik.

Die Methodik war die gleiche, wie sie Neukirch bei seinen obenerwähnten Versuchen verwendet hat. Zu den Darmversuchen wurde dem frisch getöteten Tier ein Stück Dünndarm entnommen und sofort in eine Schale mit Tyrode'scher Flüssigkeit¹⁾ von ca. 32° C. gebracht. Der Darm wurde dann ausgespült und in eine andere Schale mit reiner Tyrode'scher Flüssigkeit von 37° C. übertragen, durch welche Sauerstoff perlte. Darmstücke von ca. 3 cm Länge wurden dann abgeschnitten und in den durch Neukirch abgebildeten Glas-

1) M. V. Tyrode, The mode of action of some purgative salts. Arch. intern. de Pharm. vol. 20. 1910.

gefässen von 100 ccm Inhalt aufgehängt. In diese münden von unten zwei Glasröhrchen ein, von denen das eine für die Sauerstoffzufuhr, das andere für das Absaugen der Tyrode'schen Flüssigkeit beim Wasserwechsel diente. Die Glasgefässe standen in einem gemeinsamen Wasserbad, das durch einen Thermoregulator auf Körpertemperatur gehalten wurde; die Kontraktionen wurden durch Schreibhebel auf dem Kymographion registriert, das sich mit einer Geschwindigkeit von ca. 20 mm pro Minute bewegte.

Dieselben Glasgefässe wurden auch bei den Experimenten am überlebenden Uterus verwendet. Der Uterus wurde dem frisch getöteten Tier vorsichtig mit einem möglichst grossen Stück der Vagina entnommen. Bei der Präparation wurde der Uterus selbst nicht berührt. Von jedem Uterus wurden drei Präparate hergestellt: die beiden Hörner und ein Stück Cervix + Vagina. Zur Registrierung wurden besonders leichte Hebel verwendet. Die Hörner und Cervix + Vagina zeigen verschiedene Typen von Spontanbewegung. Der Rattenuterus beginnt bereits nach kurzer Zeit starke Spontanbewegungen auszuführen, während die Uteri der anderen Tiere gewöhnlich träger sind und deshalb sich manchmal weniger gut zu Versuchen mit hemmenden Giften eignen. Stets kontrahierten die Präparate aus Cervix + Vagina sich lebhafter als die Hörner.

Nachdem das Präparat eine genügende Normalperiode registriert hatte, wurde das zu untersuchende Gift zugesetzt und, nachdem sich die charakteristische Giftwirkung voll entwickelt hatte, verschieden lange Zeit ($\frac{1}{4}$ —1 Stunde, in den meisten Fällen $\frac{1}{2}$ Stunde) gewartet. Darauf wurde der „Wasserwechsel“ vorgenommen. Zu diesem Zwecke wurde an dem einen Seitenröhrchen des Versuchsgefässes ein Gummischlauch befestigt, dessen anderes Ende mit einer Waschflasche in Verbindung stand. Hierdurch wurde nun soviel von der Tyrode'schen Flüssigkeit aus dem Versuchsgefäss abgesaugt, dass das Darmstück noch gerade von der Flüssigkeit bedeckt blieb. Da die Versuchsgefässe hoch und schmal sind und nur kurze Darmstücke zur Verwendung kamen, so wurden hierbei ungefähr zwei Drittel der Flüssigkeit entfernt. Wir liessen darauf aus einer Pipette mit weiter Öffnung reine Tyrode'sche Flüssigkeit von oben schnell zulaufen. Dieses Verfahren wurde dreimal wiederholt. Ein solches dreimaliges Auswaschen wird im folgenden als *W.* (= Wasserwechsel) bezeichnet. Wir haben uns in zahlreichen Kontrollversuchen davon überzeugt, dass, wenn die Temperatur der zufließenden Flüssigkeit genau die gleiche ist wie die im Versuchsgefässe, die Bewegungen normaler Darm- und Uteruspräparate durch den Wasserwechsel in keiner Weise beeinflusst werden. Wir haben daher bei allen Versuchen sorgfältig Temperaturunterschiede vermieden.

Versuche.

1. Physostigmin (Physostigminum salicylicum Merck).

A. Versuche am Darm.

Die Versuchsergebnisse sollen an der Hand der einzelnen Kurven geschildert werden. Fig. 1 zeigt die Bewegungen einer sich

regelmässig kontrahierenden Kaninchendarmschlinge. Bei *a* wird $\frac{1}{50}$ mg Physostigmin in 1 ccm Tyrode zugesetzt. Der Darm reagiert hierauf mit Tonussteigerung und unregelmässigen Kontraktionen. Nach 15 Minuten wird Wasserwechsel vorgenommen. Hierauf sinkt der Tonus wieder zur Norm ab, und die Darmbewegungen nehmen wieder normale Form an. Die Vergiftung ist also in diesem Falle rein reversibel. Eine Wasserwechselerregung ist nicht eingetreten. Das ist bei Verwendung so kleiner Physostigmindosen die Regel. Auch nach Vergiftung mit 1 mg Physostigmin haben wir in vier von fünf Fällen keine Wasserwechselerregung beobachtet. Verwendet man dagegen als erregende Dosis 5 mg, so tritt konstant eine deutliche Wasserwechselerregung auf, einerlei ob der *W.* nach 15, 30 oder 45 Minuten ausgeführt wird. Gerade so tritt nach Verwendung von 10—50 mg Physostigmin konstant nach *W.* eine Erregung auf (Fig. 2 und 3).

In einem unserer Versuche handelte es sich um eine Darmschlinge, welche

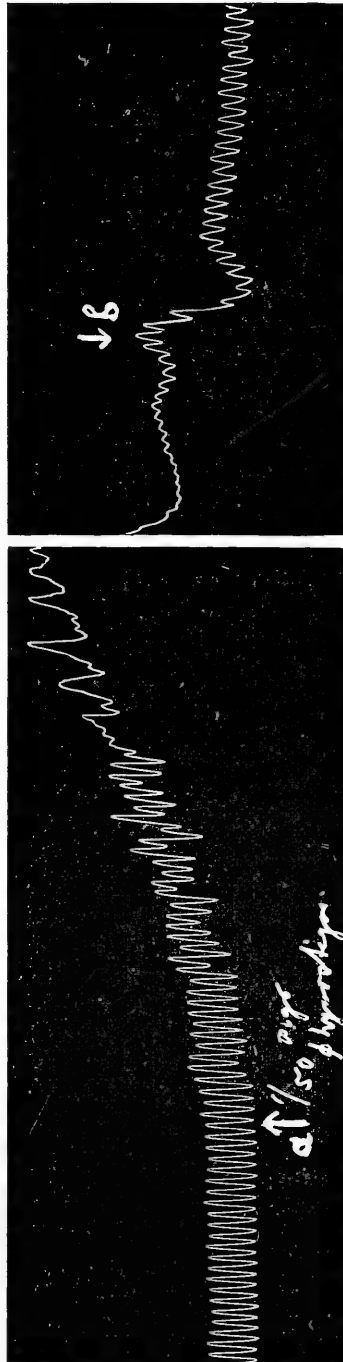


Fig. 1. 11. Juni 1912. Kaninchendarm. Normalperiode. 11 h 42' bei $\frac{1}{50}$ mg Physostigmin zugesetzt. Darauf langsame Tonuszunahme und unregelmässige Kontraktionen. Danach sinkt der Tonus wieder etwas ab, 11 h 57' bei *b W.* Der Tonus sinkt ab. Die Kontraktionen werden regelmässig.

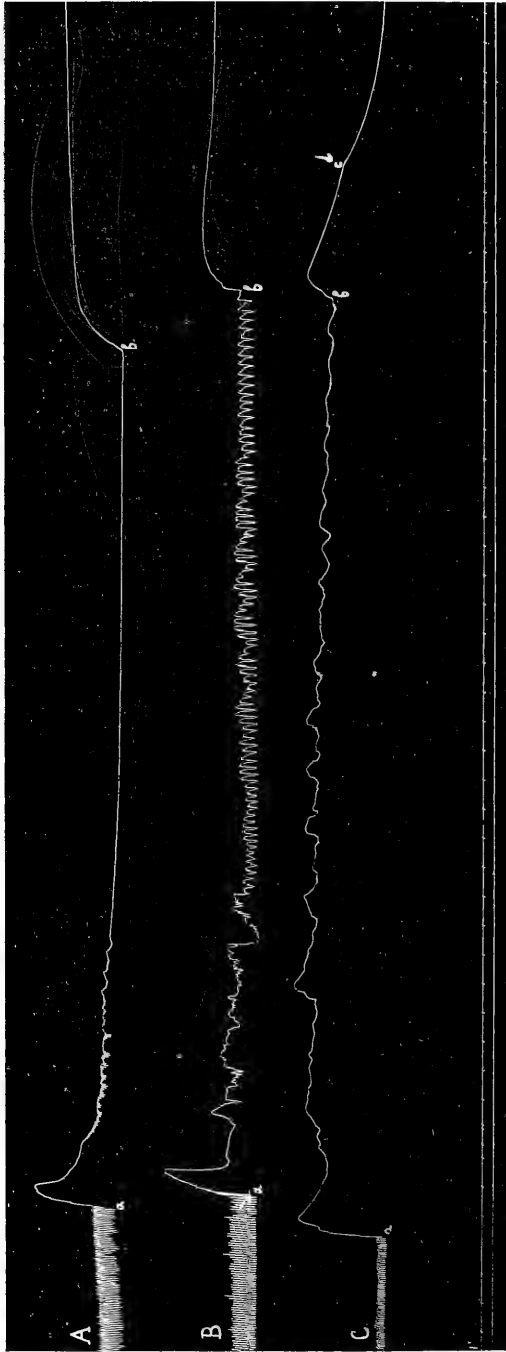


Fig. 2. Vorlesungsversuch 1912. Drei Kaninchendarmschlingen. A mit 50, B mit 30, C mit 10 mg Physostigmin vergiftet (a). Nach $\frac{1}{2}$ Stunde wird in allen drei Versuchen W. ausgeführt (b); an allen drei Schlingen tritt W.-Erregung ein, am stärksten bei A und am wenigsten bei C. Bei c wird zur Aussenflüssigkeit der Darmschlinge C wieder dieselbe Physostigminosis (10 mg) zugesetzt als im Anfang des Versuchs. Darauf erfolgt keine neue Erregung, sondern ein steileres Absinken der Kurve.

keine Spontanbewegungen ausführte (Fig. 4). Zusatz von 50 mg Physostigmin bei *a* löste nur eine minimale Kontraktion aus. Nach 40 Minuten wurde, nachdem der Darm keine weitere Veränderung gezeigt hatte, *W.* ausgeführt. Dieser führte zu einer langsam ansteigenden, aber sehr energischen Kontraktion, welche an Höhe die anfängliche Physostigminwirkung weit übertraf. Noch nach 100 Minuten, als der Versuch abgebrochen wurde, war die Darmschlinge in maximaler tetanischer Kontraktion.

In einer Reihe von Versuchen haben wir, nachdem die *W.*-Erregung voll ausgebildet war, durch Zusatz von Physostigmin zur Aussenflüssigkeit dieselbe wieder aufheben können. Zu diesem

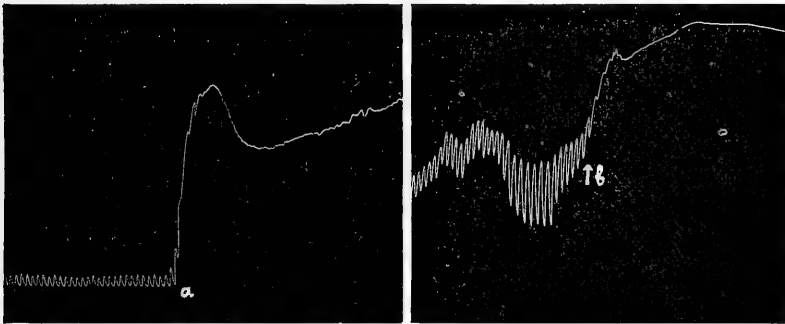


Fig. 3. 12. Juni 1912. Kaninchendarm. 10^h 46' bei *a* Zusatz von 10 mg Physostigmin. Starke Tonuszunahme. 11^h 4' bei *b* *W.* Hochgradige Kontraktion, welche an Höhe die ursprüngliche Physostigminnerregung übertrifft.

Zwecke ist es nötig, die zuzusetzende Dosis nicht zu klein zu nehmen. Am sichersten geht man, wenn man dieselbe Dosis wählt, welche im Anfang des Versuches zugesetzt war (Fig. 2 *C c*, 10 mg). Dann stellt man in der Aussenflüssigkeit dieselbe Giftkonzentration wieder her, bei welcher sich in der ersten Periode des Versuches der Darm mit dem Gifte beladen hatte, und kann auf diese Weise am sichersten ein Auswandern des Giftes verhindern. In dem Versuche, dem Fig. 5 entstammt, wurden bei *a* 10 mg Physostigmin zugefügt. Darauf Kontraktion, die wieder abnimmt und später wieder ansteigt. Nach $\frac{3}{4}$ Stunde (*b*) erfolgt auf *W.* deutliche und kräftige Erregung. Bei *c* wird dann 1 mg Physostigmin zur Aussenflüssigkeit zugesetzt. Schon diese Dosis genügt, um die Erregung zu vermindern. Es werden dann weitere Einzeldosen von je 1 mg Physostigmin zugesetzt, bis der Tonus wieder zum Ausgangswert zurückgekehrt ist.

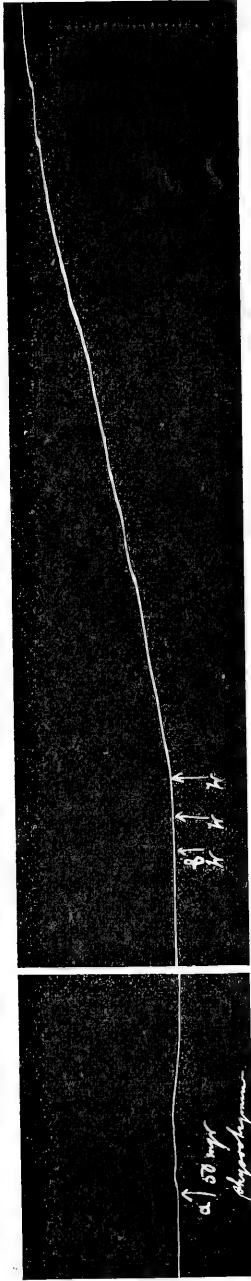


Fig. 4. 5. Juni 1912. Kaninchendarm ohne Spontanbewegungen. 3 h 20' bei *a* 50 mg. Physostigmin löst nur eine minimale Reaktion aus. 4 h bei *b* *W*. Stärkste Tonuszunahme ohne Spontanbewegung.

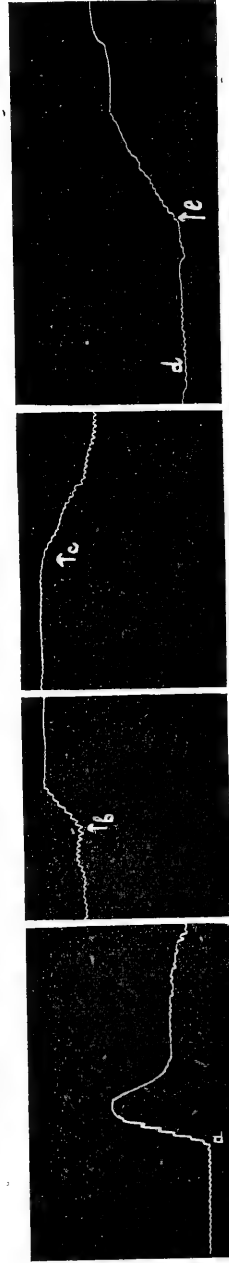


Fig. 5. 12. Juni 1912. Kaninchendarm mit schlechten Spontanbewegungen. 10 h 47' bei *a* 10 mg Physostigmin. Tonuszunahme, 11 h 32' bei *b* *W*-Erregung. 11 h 56' bei *c* Zusatz von 1 mg Physostigmin, bewirkt Tonuszunahme. Nach Zusatz von weiteren viermal 1 mg sinkt der Tonus zum Ausgangsniveau (*d*). 12 h 18' bei *e* *W*. führt zu starker Erregung.

Das ist nach 5 mg (*d*) der Fall. Bei *e* ruft dann ein zweiter *W.* von neuem eine Erregung hervor.

Die Versuche mit Physostigmin am Darm zeigen demnach, dass nach Vergiftung mit kleinen Dosen Physostigmin (bis zu 1 mg in 100 ccm Tyrode) keine *W.*-Erregung zu beobachten ist, dass diese dagegen nach grösseren Dosen (5—50 mg) mit Sicherheit auftritt. Diese selbe Gesetzmässigkeit hat sich bei allen unseren weiteren Versuchen bestätigt.

B. Versuche am Uterus.

Nach Vergiftung des Uterus von Kaninchen und Katzen mit Dosen von 1—30 mg Physostigmin hat *W.* nur ein Absinken der Kurve zur Folge. Nach 50 mg tritt auf *W.* keine Veränderung, nach 100 mg (am Katzenuterus) eine Erregung auf. Bei diesem letzteren Versuch (100 mg) wurde die Flüssigkeit, die vor dem *W.* infolge der Oxydationsprodukte des Physostigmins rot gefärbt war, nach dem *W.* farblos. Kurze Zeit danach war die Aussenflüssigkeit wieder deutlich rot gefärbt. Man konnte auf diese Weise das Auswandern des Giftes direkt sehen.

Die kleinste Physostigmindosis, nach welcher *W.* eine Erregung gibt, ist beim Uterus viel höher (100 mg) als beim Darm (5 mg). Dieser gleiche Unterschied fand sich auch bei allen anderen von uns untersuchten Giften. Ausserdem gilt auch am Uterus die Regel,

Versuche am Darm.

| | Kaninchen | | | | |
|-------------------------|--------------|-------|------|------|---------|
| | 50 mg | 10 mg | 5 mg | 1 mg | 1/50 mg |
| | Physostigmin | | | | |
| positiv | 11 | 2 | 3 | 1 | — |
| kein Einfluss | — | — | — | — | — |
| negativ | — | — | — | 4 | 4 |

Versuche am Uterus.

| | Kaninchen | | | | Katze | | | | |
|-------------------------|--------------|-------|-------|------|--------|-------|-------|-------|------|
| | 30 mg | 20 mg | 10 mg | 1 mg | 100 mg | 50 mg | 30 mg | 10 mg | 5 mg |
| | Physostigmin | | | | | | | | |
| positiv | — | — | — | — | 1 | — | — | — | — |
| kein Einfluss | — | — | — | — | — | 1 | 1 | — | — |
| negativ | 1 | 1 | 1 | 1 | — | — | 1 | 1 | 1 |

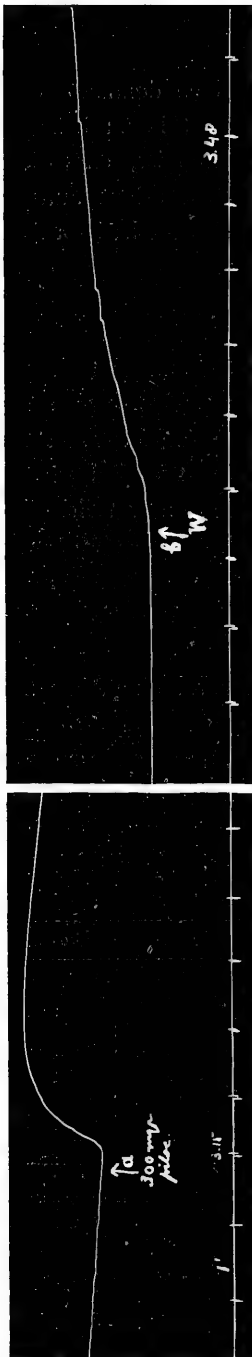


Fig. 6. 18. Dez. 1912. Katzenuterus. 3h 15' bei α Zusatz von 300 mg Pilocarpin. Tonussteigerung. 3h 42' bei b W. Tonuszunahme.

dass nach kleinen Physostigmindosen auf *W.* die Erregung einfach zurückgeht, nach mittleren Dosen unbeeinflusst bleibt und dass erst nach Vergiftung mit grossen Dosen *W.* zu Erregung Anlass gibt.

Die Resultate unserer Versuche am Darm und Uterus sind in den vorstehenden Tabellen (S. 23) zusammengestellt.

2. Pilocarpin

(Pilocarpinum hydrochlor. Merck).

A. Versuche am Darm.

Wir haben die Versuche von Neukirch mit Pilocarpin wiederholt und können sie durchaus bestätigen.

B. Versuche am Uterus.

Am Meerschweinchenuterus bewirkt nach 10 mg Pilocarpin *W.* ein Absinken der Kurve. Nach 50 mg eine schwache Erregung. Am Katzenuterus bewirkt *W.* nach 10 und 50 mg ein Absinken der Kurve, nach 100 und 200 mg keine Veränderung, nach 300 mg eine deutliche Erregung (Fig. 6).

Versuche am Uterus.

| | Katze | | | | |
|-------------------------|---------------|-----|-----|----|----|
| | 300 | 200 | 100 | 50 | 10 |
| | mg Pilocarpin | | | | |
| positiv | 1 | — | — | — | — |
| kein Einfluss | — | 1 | 2 | — | — |
| negativ | — | — | — | 1 | 1 |

| | Meerschweinchen | |
|-------------------------|-----------------|----|
| | 50 | 10 |
| | mg Pilocarpin | |
| positiv | 1 | — |
| kein Einfluss | — | — |
| negativ | — | 1 |

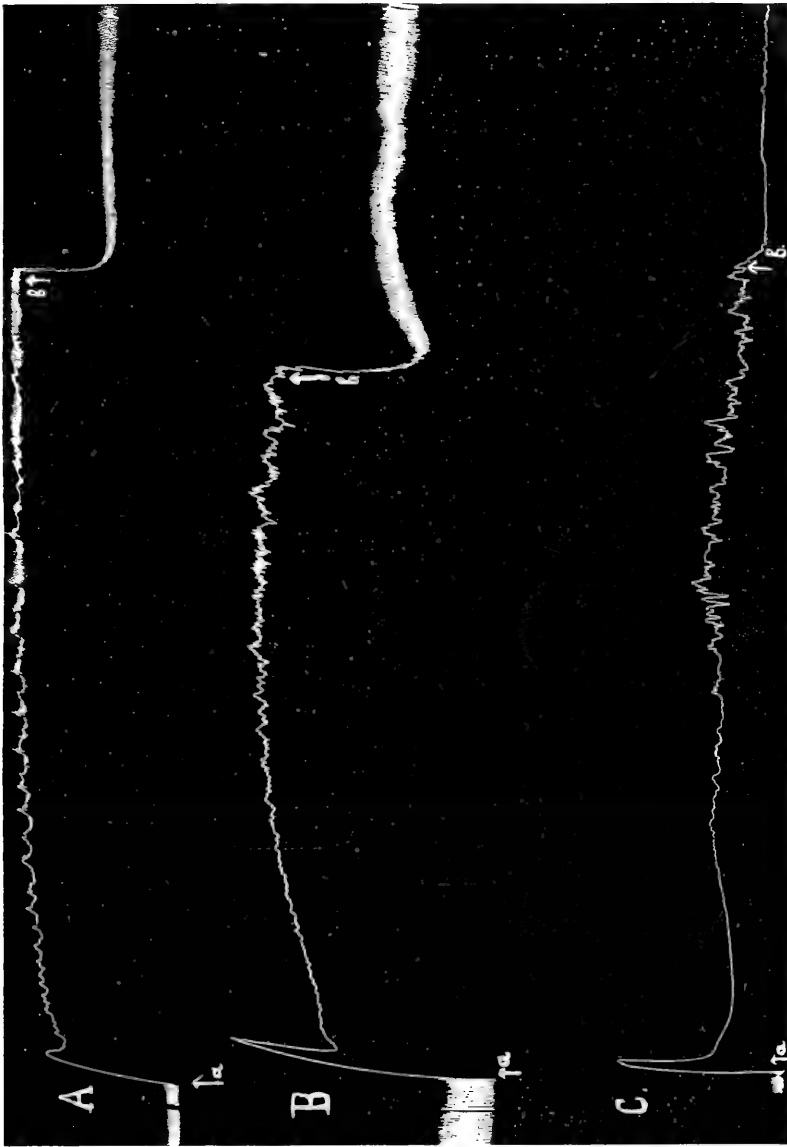


Fig. 7. Erklärung siehe unten.

Fig. 7. 8. Juli 1912. Kaninchendarm. *A* 2^h 28' bei *a* 2 mg Muskarin. Starke Tonussteigerung. 3^h 6' Tonus ist hochgeblieben. Bei *b* *W.*, worauf die Kurve steil absinkt. *B* 2^h 28' bei *a* 4 mg Muskarin. Starke Tonussteigerung. 3^h 2' bei noch hohem Tonus *W.* (*b*). Tonus sinkt steil ab. *C* 2^h 28' bei *a* 6 mg Muskarin. Tonussteigerung, darauf Absinken der Kurve. 3^h 8' bei *b* *W.*, die Tonussenkung bewirkt. Trommelgeschwindigkeit 5,5 mm pro Minute.

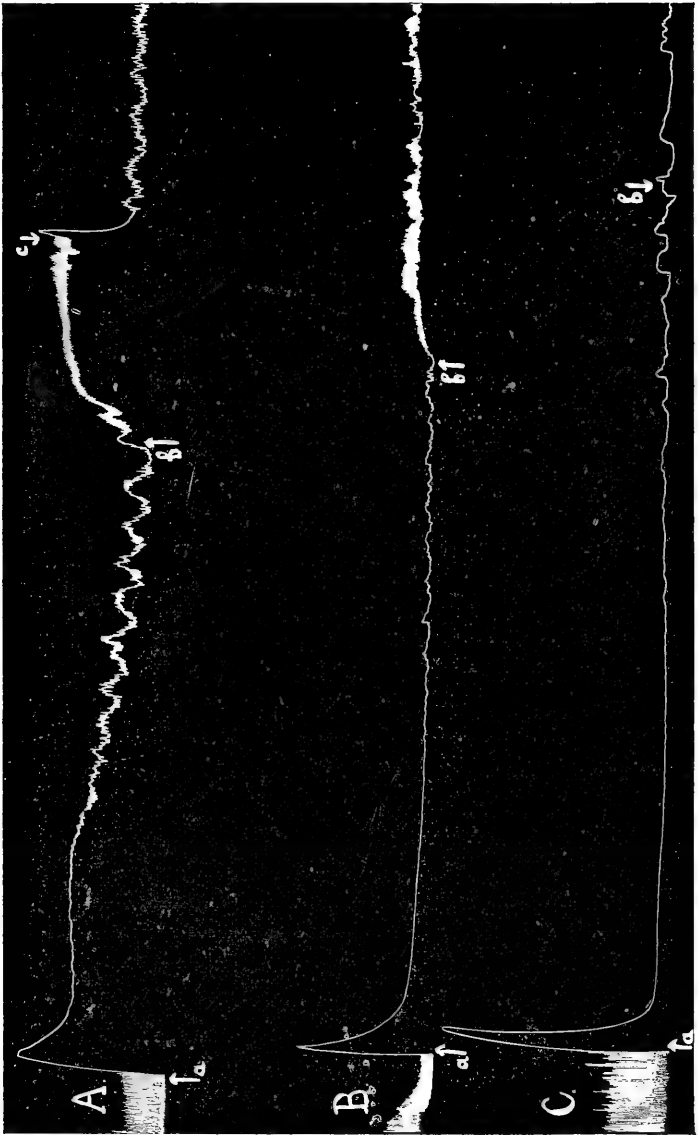


Fig. 8. Erklärung siehe unten.

Fig. 8. 9. Juli 1912. Kaninchendarm. *A* 11^h 5' bei *a* 10 mg Muskarin. Starke Tonuszunahme mit darauffolgendem Absinken der Kurve. Bei *b* *W.*, welcher starke Entgiftungserregung zur Folge hat. 11^h 43' wird bei *c* die ursprüngliche Dosis von 10 mg Muskarin wieder zugesetzt; die Kurve sinkt darauf wieder auf das Niveau, das sie kurz vor dem *W.* hatte. *B* 11^h 5' bei *a* 20 mg Muskarin. Darauf Tonuszunahme und Absinken der Kurve fast bis zur Norm. 11^h 37' bei *b* *W.* Darauf deutliche Entgiftungserregung mit Verstärkung der Kontraktion. *C* 11^h 5' bei *a* 30 mg Muskarin. Starke Tonuszunahme, worauf die Kurve schnell bis zur Norm absinkt und keine Pendelbewegungen, nur einzelne, länger dauernde Schwankungen zeigt. 11^h 45' bei *b* *W.* ohne Einfluss. Trommelgeschwindigkeit 5,5 mm pro Minute.

3. Muskarin (Muscarinum syntheticum Grübler).

Versuche am Darm.

Fig. 7 und 8 zeigen das Verhalten des Darmes beim *W.* nach Vergiftung mit steigenden Dosen Muskarin in besonders schöner Weise. Die Därme, welche die Kurve Fig. 7 *A, B, C* geschrieben haben, wurden mit 2, 4 und 6 mg Muskarin vergiftet. Nach über einer halben Stunde wird *W.* vorgenommen. Dieser bewirkt auf allen drei Kurven sofortiges Absinken des Hebels; bei *A* und *B* treten danach Pendelbewegungen vom normalen Typus bei noch etwas erhöhtem Tonus ein. Auf Fig. 8 ist die Darmschlinge *A* mit 10 mg, Schlinge *B* mit 20 mg und Schlinge *C* mit 30 mg Muskarin vergiftet. Nach der Erregung sinkt die Kurve mehr oder weniger schnell wieder ab. *W. (b)* bewirkt bei *A* (10 mg Muskarin) starke Erregung, bei *B* deutliche Erregung, bei *C* ist der Darm anscheinend nahezu gelähmt und lässt sich auch durch *W.* nicht mehr zur Kontraktion bringen. Die schönste Entgiftungserregung ist nach 10 mg eingetreten, wo die Kurve vor dem *W.* wieder abgesunken war, der Darm nicht gelähmt und die verwendete Muskarindosis hinreichend gross war.

Auch auf Fig. 7 *C* hat vor dem *W.* ein genügendes Absinken der Kurve stattgefunden, und trotzdem ist es nicht zur Entgiftungserregung gekommen, weil die verwendete Giftdosis zu klein war.

Auf Fig. 8 *A* sieht man ausserdem, dass durch Wiederzusetzen der ursprünglichen Giftdosis von 10 mg Muskarin (*c*) die *W.*-Erregung unterbrochen und die Kurve wieder ungefähr auf dieselbe Höhe zurückgebracht wird, welche sie vor dem *W.* hatte. Auch der Typus der Darmkontraktion wird wieder ebenso unregelmässig wie vor dem *W.*

Versuche am Darm.

| | Kaninchen | | | | |
|-------------------------|-----------|-------|------|------|------|
| | 20 mg | 10 mg | 6 mg | 4 mg | 2 mg |
| | Muskarin | | | | |
| positiv | 2 | 2 | — | — | — |
| kein Einfluss | — | — | — | — | — |
| negativ | — | — | 2 | 2 | 2 |

4. Tyramin (p-Oxyphenylaethylamin Hoffman-la Roche).

Die Versuche mit Tyramin versprechen ein besonders interessantes Ergebnis, weil diese Substanz auf Darm und Uterus verschiedener Tierarten in verschiedener Weise einwirkt. Bei der einen wirkt sie erregend, bei der anderen hemmend. Es erhob sich daher die Frage, ob es ebenso, wie es eine Entgiftungserregung gibt, auch unter geeigneten Versuchsbedingungen zu einer Entgiftungshemmung kommen konnte. Unsere Versuche ergaben, dass dieses tatsächlich der Fall ist.

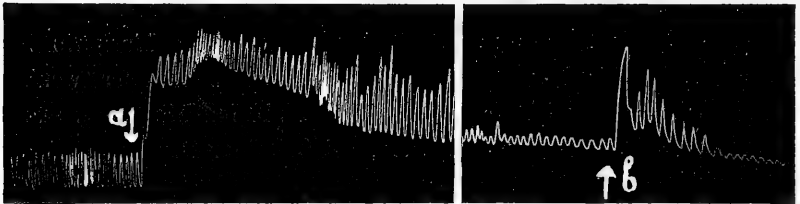


Fig. 9. 18. Sept. 1912. Kaninchendarm. 3^h bei *a* 20 mg Tyramin. Starke Tonuszunahme. 3^h 14' bei *b* *W.*, wodurch starke Erregung.

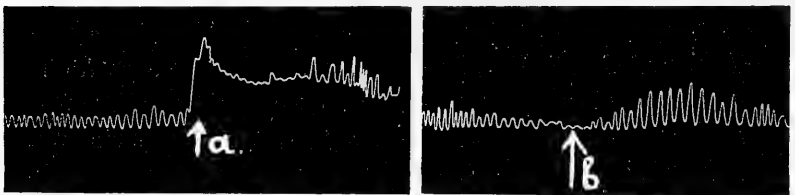


Fig. 10. 20. Sept. 1912. Kaninchendarm. 10^h 54' bei *a* 80 mg Tyramin. 11^h 10' bei *b* *W.*, bewirkt deutliche Erregung.

A. Versuche am Darm.

Tyramin wirkt unter unseren Versuchsbedingungen auf den Darm des Kaninchens erregend, auf den der Katze hemmend. In den Versuchen am Kaninchendarm trat nach Dosen von 5—40 mg Tyramin im allgemeinen keine Entgiftungserregung auf (nur in einem Versuche [Fig. 9] hatten wir nach 20 mg ein positives Ergebnis); nach 60 und 80 mg (Fig. 10) trat Entgiftungserregung auf.

Am Katzendarm bewirkt Tyramin eine vorübergehende Hemmung. Wenn der Darm danach seine Spontanbewegungen wieder aufgenommen hatte, trat auf *W.* eine deutliche Hemmung auf. Dieses Resultat erhielten wir konstant nach Vergiftung mit 2—50 mg Tyramin. Kleinere Dosen haben wir nicht verwendet. Nach Erfahrungen,

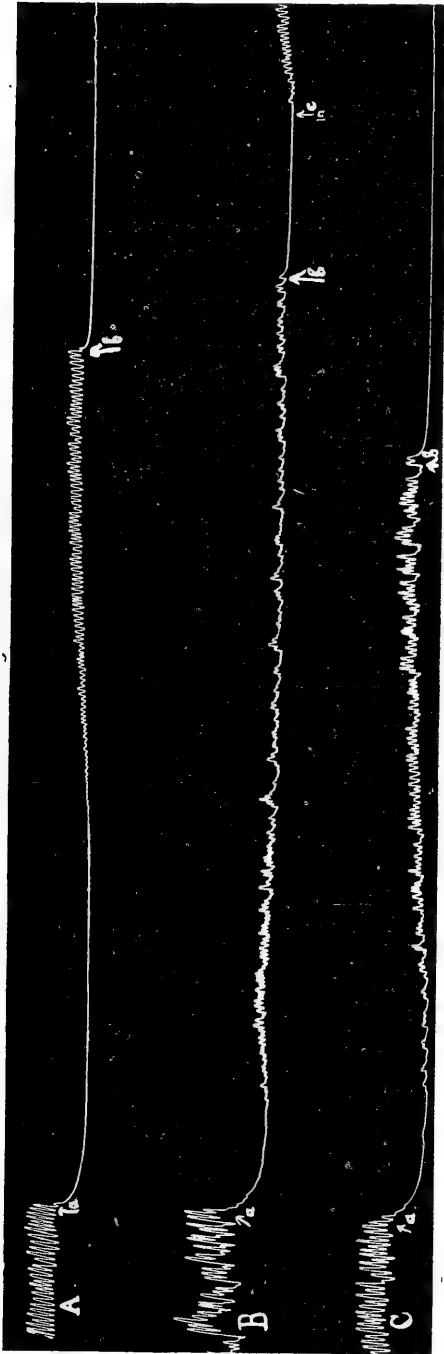


Fig. 11. 24. Sept. 1912. Katzendarm. A 10h 37' bei *a* 5 mg Tyramin. Hemmung der Bewegungen und Absinken des Tonus. Die Pendelbewegungen kehren nach einiger Zeit wieder zurück. 10h 55' bei *b* *W.*, welche von neuem Hemmung der Pendelbewegungen und Absinken des Tonus bewirkt. B 10h 37' bei *a* 10 mg Tyramin, Hemmung der Pendelbewegungen und Tonusabnahme. Nach einiger Zeit Wiederbeginn der Pendelbewegungen bei tiefem Tonus. 10h 56' bei *b* *W.* Darauf von neuem Hemmung der Pendelbewegungen bei tiefem Tonus. Bei *c* wird die ursprüngliche Giftdosis von 10 mg Tyramin wieder zugesetzt. Hierdurch wird die Entgiftungshemmung sofort unterbrochen; die Pendelbewegungen beginnen wieder, und der Tonus steigt an. C 10h 37' bei *a* 15 mg Tyramin, bewirkt Absinken des Tonus und Hemmung der Bewegungen, die nach einiger Zeit wieder beginnen; auch der Tonus steigt wieder etwas an. 10h 53' bei *b* *W.*, bewirkt Hemmung der Bewegungen und Absinken des Tonus.

die von Dr. Guggenheim im hiesigen Institute gemacht worden sind, ruft $\frac{1}{10}$ mg noch eine deutliche Hemmung am Katzendarm hervor. Auf Fig. 11 ist diese *W.*-Hemmung an drei Darmschlingen nach Vergiftung mit 5, 10 und 15 mg (bei *b*) auf das deutlichste zu sehen. Auf Kurve *B* sieht man, dass Zusatz der ursprünglichen Giftdosis von 10 mg zur Aussenflüssigkeit die Entgiftungshemmung sofort unterbricht. Es beginnen wieder regelmässige Kontraktionen, während bei den beiden anderen Darmschlingen (*A* und *C*) die Hemmung unverändert andauert.

Versuche am Darm.

| | Kaninchen | | | | | | |
|-------------------|-----------|-------|-------|-------|-------|-------|------|
| | 80 mg | 60 mg | 40 mg | 30 mg | 20 mg | 10 mg | 5 mg |
| | Tyramin | | | | | | |
| positiv | 1 | 1 | — | — | 1 | — | — |
| kein Einfluss . . | — | — | 1 | 1 | 1 | — | — |
| negativ | — | — | 3 | 2 | 2 | 1 | 1 |

| | Katze | | | | | | | |
|-------------------|---------|-------|-------|-------|-------|-------|------|------|
| | 50 mg | 40 mg | 30 mg | 20 mg | 15 mg | 10 mg | 5 mg | 2 mg |
| | Tyramin | | | | | | | |
| positiv | 1 | 1 | 1 | 2 | 1 | 3 | 2 | 1 |
| kein Einfluss . . | — | — | — | — | — | — | — | — |
| negativ | — | — | — | — | — | — | — | — |

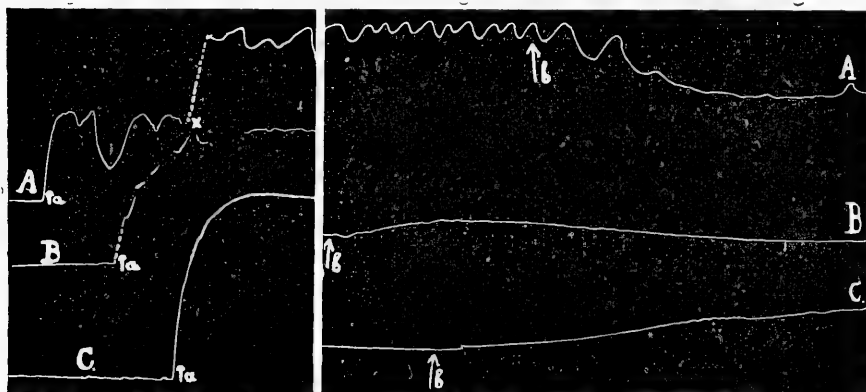


Fig. 12. 7. März 1913. Meerschweinchenuterus. *A* 3^h 28' bei *a* auf 100 mg Tyramin Tonussteigerung. Bei *x* wird der Hebel nach oben gestellt. 3^h 55' bei *b* *W.* Absinken der Kurve. *B* 3^h 29' bei *a* Zusatz von 200 mg Tyramin. Tonussteigerung. Diese nimmt allmählich wieder ab. 3^h 53' bei *b* *W.*, worauf langsame Tonuszunahme. *C* 3^h 30' bei *a* 300 mg Tyramin. Sehr starke Tonuszunahme, die allmählich wieder abnimmt. 3^h 57' bei *b* *W.* Tonussteigerung.

B. Versuche am Uterus.

Tyramin wirkt auf den Meerschweinchen-uterus erregend, auf den Rattenuterus 1) hemmend.

Am Meerschweinchenuterus bewirkt *W.* nach Vergiftung mit 25—100 mg ein einfaches Aufhören der Erregung (Fig. 12 *A*). Nach Dosen von 200 und 300 mg trat dagegen eine deutliche Entgiftungserregung auf (Fig. 12 *B* und *C*).

Am Rattenuterus bewirkt Tyramin eine vorübergehende Hemmung. Wartet man bis die Spontanbewegungen sich wieder hergestellt haben und nimmt danach den *W.* vor, so tritt nach Vergiftung mit 4 und 5 mg Tyramin nur eine Verbesserung der Spontanbewegung, nach Vergiftung mit grösseren Dosen (18—50 mg) dagegen eine sehr deutliche Entgiftungshemmung auf (Fig. 13).

Die Versuche zeigen demnach, dass man mit ein und derselben Substanz je nach der Art des vergifteten Organes nach Willkür eine Entgiftungserregung oder eine Entgiftungshemmung hervorrufen kann.

Versuche am Uterus.

| | Meerschweinchen | | | | |
|---------------|-----------------|--------|--------|-------|-------|
| | 300 mg | 200 mg | 100 mg | 50 mg | 25 mg |
| | Tyramin | | | | |
| positiv . . . | 1 | 1 | — | — | — |
| kein Einfluss | — | — | — | — | — |
| negativ . . . | — | — | 2 | 1 | 1 |

| | Ratte | | | | | |
|---------------|---------|-------|-------|-------|------|------|
| | 50 mg | 30 mg | 20 mg | 18 mg | 5 mg | 4 mg |
| | Tyramin | | | | | |
| positiv . . . | 1 | 1 | 1 | 1 | — | — |
| kein Einfluss | — | — | — | — | 1 | 1 |
| negativ . . . | — | — | — | — | 1 | 1 |

1) M. Guggenheim, Zur Kenntnis der Wirkung des p-Oxyphenylaethylamins. Ther. Monatsh. Nov. 1912.

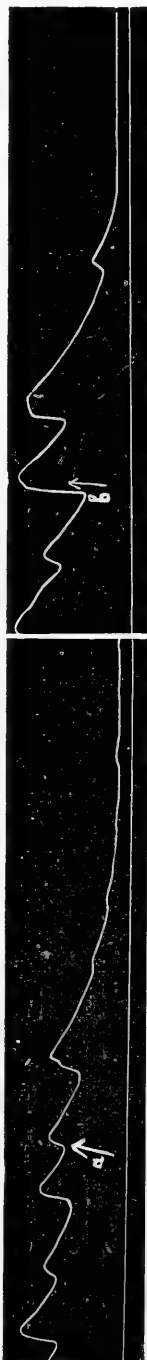


Fig. 13, 14. Februar 1913. Rattenuterus. 3 h 39' bei *a* 80 mg Tyramin. Hemmung der Kontraktionen und Tonusabnahme. Nach einiger Zeit steigt der Tonus wieder an, und der Uterus führt wieder Spontanbewegungen aus. 4 h 8' bei *b* *W.* bewirkt von neuem Hemmung der Bewegungen und Absinken des Tonus.

5. **Histamin** [saures phosphorsaures β -Iminazolylaethylamin, $C_5H_9N_3 + 2 H_3PO_4$ ¹⁾, Imido-Roche].

Da uns nur kleine Mengen von Histamin zur Verfügung standen, so haben wir nur so viel Versuche ausgeführt, als nötig waren, um festzustellen, dass sich auch mit diesem Gifte das Phänomen der Entgiftungserregung hervorrufen lässt.

A. Versuche am Darm.

Am Kaninchendarm konnten wir nach Vergiftung mit 0,9 und 9 mg Histamin keine *W.*-Erregung hervorrufen. Am Katzendarm trat dagegen nach 0,1, 1 und 8 mg Histamin eine deutliche *W.*-Erregung auf. Histamin wirkt sowohl auf den Kaninchen- wie auf den Katzendarm erregend.

B. Versuche am Uterus.

Nach Vergiftung mit 0,01—10 mg Histamin bewirkte *W.* nur eine Aufhebung der durch Histamin gesetzten Erregung ²⁾. Nach Vergiftung mit 30 mg trat auf *W.* keine Veränderung der Kurve ein. Dagegen war nach 50 mg Histamin eine deutliche Entgiftungserregung hervorzurufen (Fig. 14).

Versuche am Uterus.

| | Meerschweinchen | | | | | | | |
|---------------|-----------------|-------|-------|------|------|--------|--------|---------|
| | 50 mg | 30 mg | 10 mg | 5 mg | 2 mg | 0,5 mg | 0,1 mg | 0,01 mg |
| | Histamin | | | | | | | |
| positiv . . . | 1 | — | — | — | — | — | — | — |
| kein Einfluss | — | 1 | — | — | — | — | — | — |
| negativ . . . | — | — | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |

6. Suprarenin (Höchst).

Mit Suprarenin haben wir nur Versuche am Darm angestellt. An diesem wirkt Suprarenin hemmend. Nur ganz minimale Dosen

1) Dieses Präparat verdanken wir der Liebenswürdigkeit des Herrn H. H. Dale, London.

2) Auch Oehme (C. Oehme, Über die Wirkungsweise des Histamins. Arch. f. exper. Pathol. u. Pharm. Bd. 72 S. 76. 1913) hat nach Verwendung von kleinen Histamindosen (1 mg auf 100 ccm Flüssigkeit) nach *W.* keine Erregung am Uterus auftreten sehen.

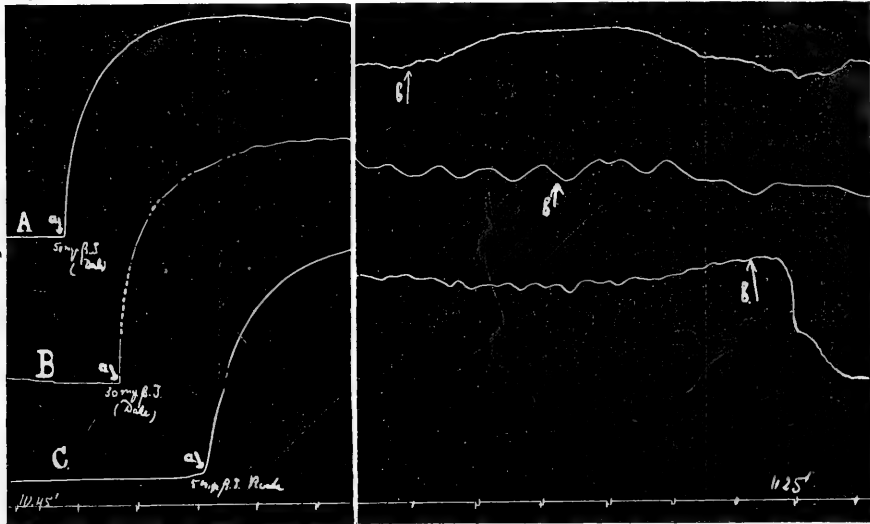


Fig. 14. 20. Dezember 1912. Meerschweinchenuterus. *A* 10^h 46' bei *a* 50 mg Histamin. Starke Tonuszunahme. Bei *b* 11^h 17' *W.* Tonussteigerung. *B* 10^h 47' bei *a* 30 mg Histamin. Starke Tonuszunahme. 10^h 21' bei *b* *W.* ohne Einfluss. *C* 10^h 48' bei *a* 5 mg Histamin. Starke Tonuszunahme. 11^h 24' bei *b* *W.*, bewirkt Absinken der Kurve.

rufen nach Hoskins¹⁾ Erregung der Darmbewegungen hervor. Hierdurch wird die Beurteilung der Versuchsergebnisse erschwert; denn wenn man zu einer Darmschlinge eine hemmende Suprarenindosis zusetzt, danach wartet, bis die Spontanbewegungen wieder begonnen haben, und nunmehr *W.* vornimmt, so beobachtet man in manchen Fällen eine Erregung, in manchen auch eine anfängliche Erregung, an die sich eine Hemmung anschliesst. Es ist unmöglich zu sagen, ob diese Erregung nach dem *W.* darauf beruht, dass die Suprareninhemmung durch Auswaschen des Giftes beseitigt wird, oder ob es sich um eine Entgiftungserregung handelt, bei welcher nur kleine Mengen des Giftes zur Wirkung kommen, die deshalb erregend wirken. Ausserdem wird während der Versuche immer ein Teil des zugesetzten Suprarenins in der alkalischen Tyrode'schen Flüssigkeit zersetzt. Auch hierdurch wird die Deutung der Versuchsergebnisse erschwert. Trotzdem haben wir in einigen Fällen nach Suprarenin eine zweifellose *W.*-Hemmung auftreten sehen (Fig. 15).

1) R. G. Hoskins, The sthenic effect of epinephrine upon the intestine. Amer. Journ. of Physiol. vol. 29 p. 363. 1912.

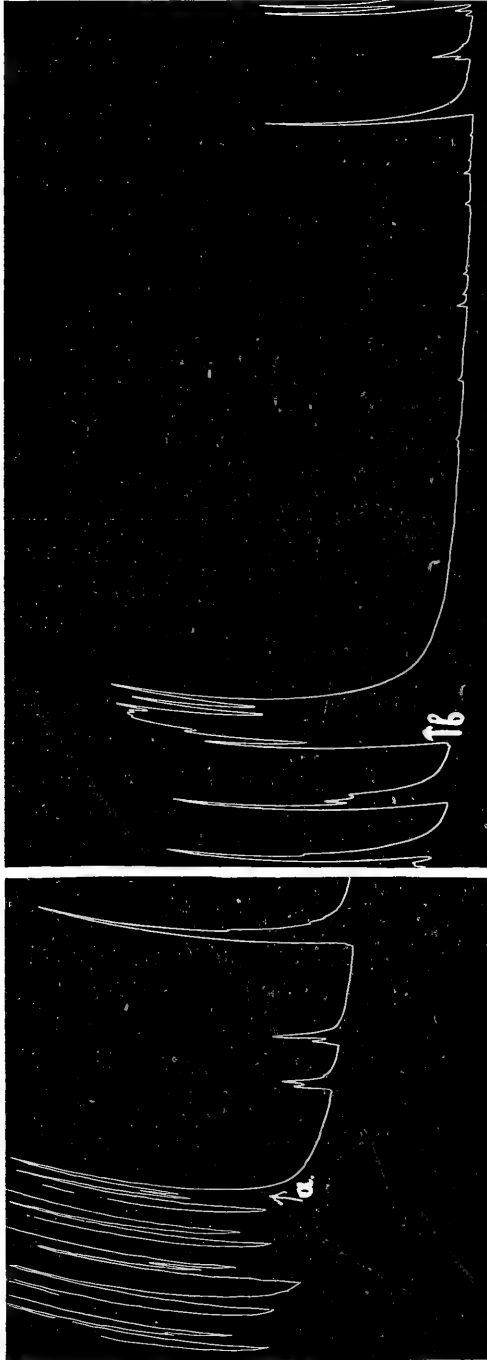


Fig. 15. 3. Juli 1912. Karzodarm. 3 h 38' bei *a* $\frac{1}{100}$ mg Suprarenin, bewirkt Tonusabnahme und Hemmung der Spontanbewegungen. Darauf kontrahiert sich d'r Darm wieder normal. 4 h 5' bei *b* *W.*, bewirkt starke Hemmung bei tiefem Tonus. Nach einiger Zeit beginnen die Spontanbewegungen wieder.

Diesen Effekt veranschaulicht Fig. 15 vom Katzendarm. Bei α bewirkt Zusatz von $1/100$ mg Suprarenin eine vorübergehende typische Hemmung. Die Spontanbewegungen beginnen nach kurzer Zeit wieder. 27 Minuten später wird W . vorgenommen. Das Ergebnis ist eine typische Suprareninhemmung, auf welche nach einiger Zeit wieder Spontanbewegungen folgen.

7. Arekolin (Arecolinum hydrochloricum Boehringer).

Versuche mit Arekolin haben wir deshalb ausgeführt, weil nach Vergiftung mit dieser Substanz P. Trendelenburg¹⁾ an der isolierten Bronchialmuskulatur einmal W -Erregung erhalten hat; doch haben wir am isolierten Kaninchen- und Katzendarm mit Dosen von 0,01—40 mg nur negative Resultate gehabt.

8. g-Strophantin und BaCl₂.

Auch mit diesen Substanzen haben wir nur negative Versuche erhalten. Es ist dieses Ergebnis auch leicht verständlich, wenn man bedenkt, dass nach unseren oben geschilderten Erfahrungen eine Entgiftungserregung nur nach der Verwendung von sehr grossen Giftdosen zu erwarten ist. Bei den Digitaliskörpern und dem Baryt ist aber nach diesen grossen Dosen die Giftwirkung eine dauernde und durch Auswaschen nicht mehr vollständig zu beheben²⁾.

Versuche am Froschherzen.

Wir haben uns vergeblich bemüht, das Phänomen der W -Erregung auch am Froschherzen hervorzurufen. Die Herzen schlugen an der Straub'schen Kanüle³⁾, die mit 1 ccm Flüssigkeit gefüllt war. Untersucht wurde die Wirkung von BaCl₂ (1—10 mg), Pilocarpin (5 mg), Suprarenin ($1/3$ — $2/3$ mg), Muskarin ($1/10$ mg), Tyramin ($1/10$ mg), Histamin ($1/40$ mg). In allen diesen Fällen gelang es, durch W . die Vergiftung rückgängig zu machen. Dagegen kam es niemals zu einer Entgiftungserregung bzw. Entgiftungshemmung.

1) l. c.

2) A. Sluyterman, Zur allgemeinen Pharmakologie digitalisartig wirkender Substanzen. Zeitschr. f. Biol. Bd. 57 S. 112. 1911.

3) W. Straub, Quantitative Untersuchungen über den Chemismus der Strophantinwirkung. Bioch. Zeitschr. Bd. 28 S. 392. 1910.

Versuchsergebnisse.

Aus den vorstehend geschilderten Versuchen ergibt sich, dass es gelingt, das Phänomen der *W.*-Erregung am isolierten Darm und Uterus verschiedener Tiere mit einer ganzen Reihe von Giften (Physostigmin, Pilokarpin, Muskarin, Tyramin, Histamin) unter bestimmten Versuchsbedingungen mit Sicherheit hervorzurufen. Diese Versuchsbedingungen sind:

1. Dass man nach der Vergiftung genügend lange Zeit wartet, bis das Organ eine hinreichende Menge des Giftes aufgenommen hat. Hierzu waren 15—45 Minuten ausreichend;
2. dass durch die Vergiftung die Organe nicht in so hohen Tonus versetzt sind, dass keine weitere Kontraktion erfolgen kann. Diese Bedingung ist beim Darm und beim Uterus fast stets erfüllt;
3. dass die Vergiftung mit einer sehr grossen Dosis vorgenommen wird. In allen unseren Versuchen hat sich als konstantes Resultat herausgestellt, dass man nur bei Verwendung von Giftmengen, welche die wirksame Minimaldosis um ein Vielfaches übertreffen, auf das Eintreten der Entgiftungserregung rechnen kann. Nach kleineren Dosen erfolgt beim Ersatz der Giftlösung ein einfaches Rückgängigwerden der Vergiftung. Nach mittleren Dosen tritt keine Veränderung der Kurve ein.

Als wichtigstes Ergebnis unserer Versuche betrachten wir den Nachweis, dass es nicht nur eine Entgiftungserregung, sondern auch eine Entgiftungshemmung gibt. Eine solche liess sich mit Tyramin und Suprarenin nachweisen. Die Versuche mit Tyramin sind besonders deshalb so instruktiv, weil man mit dieser Substanz je nach der Wahl des Versuchsorganes nach Willkür Entgiftungserregung oder Entgiftungshemmung hervorrufen kann. Auch für die Entgiftungshemmung nach Tyramin gilt die Regel, dass sie nur nach grossen, nicht nach kleinen Dosen beobachtet wird.

Neukirch hat die Entgiftungserregung, welche in seinen Versuchen mit Pilokarpin auftrat, erklärt durch die reizende Wirkung, welche das Gift beim Auswandern aus dem Organ in die Aussenflüssigkeit ausübt. Es handelt sich also um das spiegelbildliche Gegenteil des Wirkungsmechanismus von Muskarin an Aphysienherzen, bei welchem nach Straub die Wirkung nur so lange an-

dauert, als das Gift in das Organ einwandert¹⁾. Für die Richtigkeit der Neukirch'schen Erklärung lassen sich nach seinen und unseren Untersuchungen folgende Gründe anführen:

1. Man kann die Entgiftungserregung jederzeit unterbrechen, wenn man zur Aussenflüssigkeit das Gift wieder zufügt. Nach unseren Versuchen ist es am besten, wenn man die ursprüngliche Giftkonzentration bzw. eine nur wenig geringere in der Aussenflüssigkeit herstellt. Es ist uns auch gelungen, durch dasselbe Verfahren die Entgiftungshemmung sofort zu unterbrechen. Durch den Zusatz des Giftes zur Aussenflüssigkeit wird nach der oben gegebenen Annahme das Auswandern des Giftes aus dem Organ verhindert, und man erhält das merkwürdige Resultat, dass eine sonst stark erregend wirkende Giftdosis hemmend, eine stark hemmend wirkende Dosis erregend wirkt.

2. Das Auswandern des Pilokarpins nach dem Wasserwechsel hat Neukirch durch qualitative und quantitative Versuche zeitlich verfolgt. Auch wir haben verschiedene Male das Auswandern des Giftes direkt sehen können. In den Versuchen mit Physostigmin und Suprarenin bilden sich in der Tyrode'schen Flüssigkeit nach kurzer Zeit rot gefärbte Oxydationsprodukte. Beim Wasserwechsel wird die gefärbte Flüssigkeit durch reine Salzlösung ersetzt. Nach kurzer Zeit kann man dann die Flüssigkeit wieder rot werden sehen als Zeichen dafür, dass neues Physostigmin oder Suprarenin aus dem Organ in die Flüssigkeit hinübergetreten ist.

3. Dass die Wasserwechseleerregung bei Versuchen mit Pilokarpin wirklich eine Pilokarpinerregung ist, hat Neukirch dadurch wahrscheinlich gemacht, dass er sie durch kleinste Atropinmengen antagonistisch aufheben konnte.

4. Auch die Tatsache, dass die Entgiftungserregung und die Entgiftungshemmung nur bei Verwendung von grossen Dosen zu beobachten sind, stimmt gut zu dieser Erklärung; denn nur nach Vergiftung mit grossen Dosen kann sich das Organ mit hinreichend grossen Giftmengen beladen, dass nach dem Wasserwechsel ein genügend grosses Gefälles für das schnelle Auswandern des Giftes vorhanden ist. Nach Vergiftung mit kleinen Dosen wandert wohl das Gift nach dem Wasserwechsel in die Aussenflüssigkeit, aber das

1) W. Straub, Zur chemischen Kinetik der Muskarinwirkung und des Antagonismus Muskarin-Atropin. Pflüger's Arch. Bd. 119 S. 127. 1907.

Gefälle und damit die Wanderungsgeschwindigkeit sind zu klein, um zur Entgiftungserregung bzw. Entgiftungshemmung zu führen. Es tritt dann eben nur die Reversibilität der Entgiftung in die Erscheinung.

Zusammenfassung.

1. Am überlebenden Darm und Uterus von Katze, Kaninchen, Meerschweinchen und Ratte lässt sich nach Vergiftung mit grossen Dosen Physostigmin, Pilocarpin, Muskarin, Tyramin, Histamin und Suprarenin beim Ersatz der Giftlösung durch reine Aussenflüssigkeit von neuem das Auftreten der für das betreffende Gift charakteristischen Reaktion beobachten.

2. Bei der Verwendung erregender Gifte kommt es zur „Entgiftungserregung“, bei der Verwendung hemmender Gifte zur „Entgiftungshemmung“.

3. Nach den bisher vorliegenden Tatsachen kann dieses Phänomen auf das Auswandern des Giftes aus dem Organ in die Aussenflüssigkeit bezogen werden.

(Aus dem pharmakologischen Institut der Reichsuniversität Utrecht.)

Über die Wirkung einiger Arzneimittel beim vollständigen Herzblock.

Von

A. A. J. van Egmond.

(Mit 6 Textfiguren.)

An die Entdeckung von His, dass nach Unterbrechung des nach ihm benannten Bündels die Kammern unabhängig von den Vorhöfen schlagen, haben sich viele physiologische, experimentell-pathologische und klinische Arbeiten angeschlossen, aus denen sich zahlreiche Gesichtspunkte ergaben für die Beurteilung des Herzblocks auch beim Menschen.

Gegenüber diesen Untersuchungen treten vorläufig solche therapeutischen und pharmakologischen Inhaltes an Zahl beträchtlich zurück. Der Kliniker tastet auch jetzt noch, ebenso wie bei den übrigen Pulsunregelmässigkeiten, bei der Behandlung des Herzblocks mit Arzneimitteln ziemlich im dunkeln.

Ich habe mir die Aufgabe gestellt, die Wirkung der am häufigsten bei Herzkranken verwendeten Arzneimittel bei den verschiedenen Formen experimentell erzeugbarer Pulsunregelmässigkeiten zu untersuchen. In der vorliegenden Mitteilung berichte ich über Experimente beim totalen Herzblock.

Hierüber liegen bereits einige Angaben in der Literatur vor. von Tabora¹⁾ untersuchte den Einfluss von Digitalin nach Abklemmung des His'schen Bündels. Rothberger und Winterberg²⁾ erzielten Überleitungsstörung beim Hunde durch Reizung

1) D. von Tabora, Über die experimentelle Erzeugung von Kammer-systolenausfall und Dissoziation durch Digitalis. Zeitschr. f. exper. Pathol. u. Ther. Bd. 3 S. 499. 1906.

2) C. J. Rothberger und H. Winterberg, Über die exper. Erzeugung extrasystolischer ventrikulärer Tachykardie durch Acceleransreizung. Pflüger's

extrakardialer Nerven und studierten den Einfluss von $BaCl_2$, $CaCl_2$ und Strophanthin. Cullis und Tribe¹⁾ durchschnitten das His'sche Bündel und liessen Pilocarpin, Muscarin, Atropin und Adrenalin auf die Kammern einwirken. Eine grössere, nach einheitlicher Methodik vorgenommene Untersuchung zahlreicher Herzmittel bei vollständiger Unterbrechung des Bündels liegt nicht vor.

Methodik.

Zu den Versuchen dienten Hunde von 4—14 kg. Dieselben wurden in tiefer Äther-Chloroformnarkose nach dem von Sherrington angegebenen Verfahren dezerebriert, wobei der Hirnstamm zwischen vorderen und hinteren Vierhügeln durchtrennt wird. Darauf wird die Narkose beendet, und man hat den Vorteil, den ganzen ferneren Versuch ohne Störung durch irgendein Narkotikum ausführen zu können. Der Hund wird darauf durch eine Trachealkanüle künstlich geatmet, zur Vermeidung der Abkühlung auf einen elektrisch geheizten Versuchstisch gelagert, beide Vagi auf Schlingen gelegt, eine Blutdruckkanüle in eine Karotis und eine Injektionskanüle in die Jugularis eingebunden. Darauf wird das Sternum mit einer kräftigen Schere genau in der Medianlinie gespalten, bei etwaiger Blutung die Mammararterie unterbunden, die Thoraxöffnung durch kräftige Fäden, die am Tische befestigt werden, soweit wie möglich auseinandergezogen, beide Phrenici durchtrennt und das Zwerchfell durch einen Faden, dessen beide Enden durch die Bauchhöhle geleitet und durch die Bauchwand nach aussen gestochen und dort geknüpft werden, soweit nach unten gezogen, als es ohne Abknickung der unteren Hohlvene möglich ist. Der Herzbeutel wird in der Medianlinie gespalten und mit vier Ligaturen rechts und links an der Brustwand befestigt. Das Herz liegt dann auf dem Perikard wie auf einem Teller und wird durch die Exkursionen der Lungen bei der künstlichen Atmung nur wenig beeinflusst. Zur Erzielung des totalen Herzblocks wurde darauf das His'sche Bündel mit der Erlanger'schen Klemme abgeklemmt. Die Form dieser Klemme und die Methode ihrer Einführung ist von Erlanger²⁾ selbst so genau geschildert worden, dass auf dessen Darstellung verwiesen werden kann. Wir hielten uns genau an seine Vorschriften. Anfangs hatten wir manche Misserfolge; später glückte das Anlegen der Klemme fast stets. Die Erscheinungen des totalen Herzblocks sind so deutlich, dass man nicht im Zweifel sein kann, ob die Klemme richtig liegt. Nach dem Zuschnüren steht der Ventrikel zunächst in Diastole

Arch. Bd. 142 S. 461. 1911. — C. J. Rothberger und H. Winterberg, Über den Einfluss von Strophanthin auf die Reizbildungsfähigkeit der automatischen Zentren des Herzens. Pflüger's Arch. Bd. 150 S. 217. 1913.

1) W. Cullis and E. M. Tribe, Distribution of nerves in the heart. Journ. of Physiol. vol. 46 p. 141. 1913.

2) J. Erlanger, Über die Physiologie des Herzblocks in Säugetieren. Zentralbl. f. Physiol. Bd. 19 S. 9. 1905.

still und beginnt dann nach einigen Sekunden seine automatische Tätigkeit in langsamen und regelmässigen Kontraktionen, welche von der frequenten Vorhofstätigkeit sehr deutlich abstechen. Die Ventrikel-frequenz betrug meistens zwischen 22 und 57 Schläge pro Minute, während die Vorhofsfrequenz sehr viel höher (96—210) war. Stets haben wir uns überzeugt, dass der Herzblock total und nicht partiell war. Dieses kann man fast immer an den Bewegungen der Registrierhebel direkt sehen, ausserdem durch späteres Auszählen der Kurve noch nachträglich sicherstellen. Zur Registrierung der Vorhofs- und Ventrikelkontraktionen bedienten wir uns anfangs der direkten Suspensionsmethode (Knoll-Hering), hatten aber, besonders bei der Verzeichnung der frequenten Vorhofstätigkeit, mit störenden Eigenschwingungen der Hebel zu kämpfen. Deshalb wurden in den späteren Versuchen, nach dem Vorgange von L. Frédéricq, die Bewegungen von Vorhof und Kammer zunächst auf je einen Tambour récepteur übertragen, der mit je einem Tambour enregistreur (Marey) in Verbindung stand. Diese letztere Einrichtung hat sich als sehr handlich erwiesen. Je nach der Lage des Herzens haben wir die Bewegungen der rechten oder der linken Kammer bzw. Vorkammer registriert, ohne dass hierdurch Unterschiede in den einzelnen Versuchen zur Beobachtung gekommen wären. Nach Einstellung des Tambours wurde die Karotis mit einem Hg-Manometer verbunden, und der Versuch begann. Das Herz schlug je nach den verschiedenen injizierten Arzneimitteln verschieden lange Zeit; der längste Versuch dauerte nach Anlegen der Erlanger'schen Klemme über 2 Stunden.

g-Strophantin.

Über die Wirkung von Digitaliskörpern auf die automatisch schlagenden Kammern beim totalen Herzblock liegen bereits zwei Arbeiten vor. von Tabora¹⁾ sah durch Digitalin beim totalen Herzblock die Pulsfrequenz der Kammern allmählich bis auf das Doppelte steigen. Erlanger²⁾ konnte dies nachher bestätigen. Ferner untersuchten Rothberger und Winterberg³⁾ mit der Suspensionsmethode und dem Saitengalvanometer den Einfluss der Digitaliskörper auf die verschiedenen kardiomotorischen Zentren. Von ihren Ergebnissen ist folgendes für uns von Wichtigkeit: Durch Strophantin kann die Vorhofsfrequenz geringgradig beschleunigt werden; doch wird dieses erst deutlich nach Aufhebung des normalen

1) l. c.

2) J. Erlanger, Über den Grad der Vaguswirkung auf die Kammern des Hundeherzens. Pflüger's Arch. Bd. 127 S. 77. 1909.

3) C. J. Rothberger und H. Winterberg, Über den Einfluss von Strophantin auf die Reizbildungsfähigkeit der automatischen Zentren des Herzens. Pflüger's Arch. Bd. 150 S. 217. 1913.

Vagus-Acceleranstonus und hält sich in mässigen Grenzen. Eine hochgradige Beeinflussung der Kammerautomatie durch Strophantin erfolgt erst im sogenannten toxischen Stadium. In dem vorangehenden (therapeutischen) Stadium wird die Kammerautomatie ebenfalls bereits beeinflusst, da nach Durchschneidung des Vagus-Accelerans bei Vagusreizung einzelne Kammerextrasystolen auftreten. Vor dem Auftreten von Kammerautomatie lässt sich eine Verstärkung der Kammerkontraktionen nachweisen.

Die Resultate meiner Versuche, in denen der totale Herzblock durch Abklemmen des His'schen Bündels hervorgerufen wurde und die infolgedessen unter einfacheren Versuchsbedingungen stattfanden, stimmen gut überein mit den Ergebnissen von Rothberger und Winterberg. Jedoch kommt die Wirkung des Strophantins während des therapeutischen Stadiums beim totalen Herzblock durch Bündelabklemmung deutlicher zum Ausdruck als bei Ausschaltung der Erregungen, welche von den Vorhöfen auf die Kammern übergehen, durch maximale Vagusreizung. Man kann dann den günstigen Einfluss des Strophantins auf die automatisch schlagenden Kammern besonders gut demonstrieren.

Im ganzen wurden zehn Versuche mit kristallisiertem g-Strophantin (Thoms) in 1%iger Lösung ausgeführt. Die injizierten Dosen betragen immer 1 mg. Die Hunde wogen 4,5—14 kg. Die Resultate sämtlicher Versuche stimmen in den Hauptpunkten durchaus miteinander überein.

Einige Sekunden nach der Injektion sieht man bereits die Frequenz der automatisch schlagenden Kammern zunehmen. Manchmal erreicht diese Zunahme 22 Schläge pro Minute. Auf Fig. 1 steigt sie von 54 auf 69 pro Minute. Hierbei bleibt die Kammer-tätigkeit vollständig regelmässig. Niemals habe ich in diesem Stadium irgendwelche Unregelmässigkeiten gesehen. Bei der sehr starken Verlangsamung der Ventrikeltätigkeit beim totalen Herzblock fällt eine derartige Beschleunigung bereits sehr ins Gewicht. Dieses gewinnt dadurch noch mehr an Interesse, weil auch von klinischer Seite über eine derartige Wirkung des Strophantins beim totalen Herzblock berichtet worden ist [Bachmann¹⁾].

1) G. Bachmann, Sphygmographic study of a case of complete heart-block. Arch. of intern. med. 1909.

Fig. 1. Hund, 7,2 kg. Dezerebriert. Totaler Herzblock mit der Erlanger-schen Klemme. Obere Reihe: Ventrikelkontraktionen. Zweite Reihe: Vorhofs-kontraktionen. Dritte Reihe: Blutdruck in der Karotis. Vierte Reihe: Zeit in Sekunden. Fünfte Reihe: Signal.

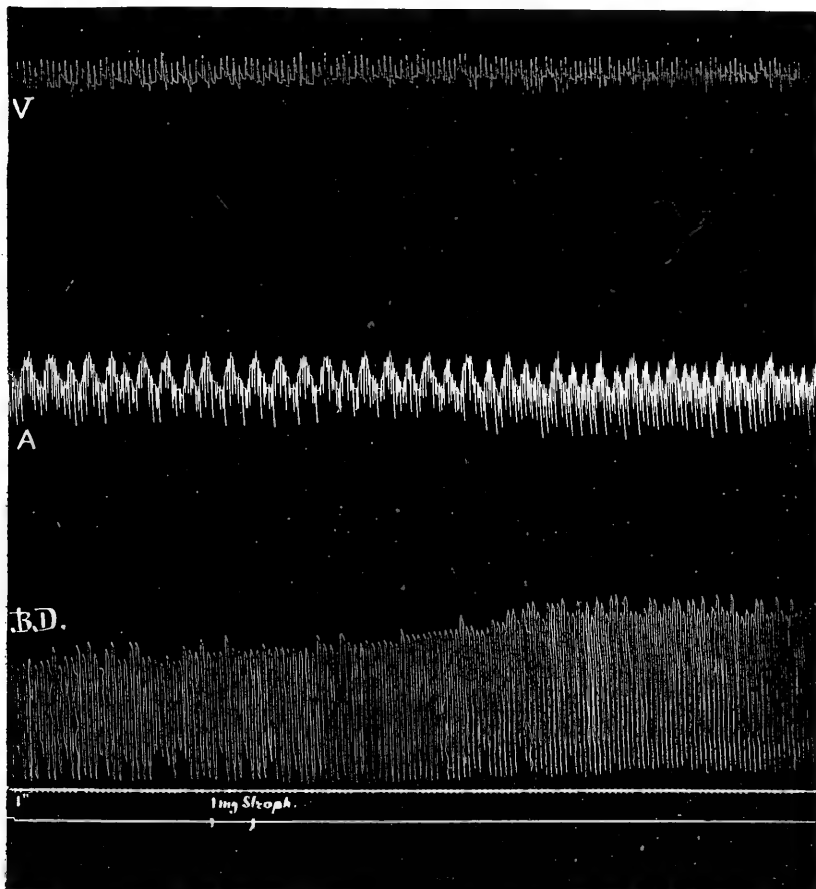


Fig. 1 a. Normalperiode. Vorhofs-frequenz 159 Pulse pro Minute. Ventrikel-frequenz 54 Pulse pro Minute. Mittlerer Blutdruck 59 mm Hg. Nach intra-venöser Injektion von 1 mg Strophantin nehmen die Vorhofs-schläge deutlich in Frequenz zu (bis 195 pro Minute) und werden kräftiger. Die Ventrikel-schläge werden ebenfalls beschleunigt (bis auf 69). Eine Vergrößerung der Kontraktionen ist auf dieser Ventrikelkurve nicht ausgeprägt (in anderen Versuchen war sie deutlich); dagegen nehmen die Ausschläge des Hg-Manometers deutlich an Grösse zu, und der mittlere Blutdruck steigt auf 84 mm Hg.

Doch nicht allein die Pulsfrequenz wird vergrössert, auch die Kraft der einzelnen Herzkontraktionen nimmt zu. Diese bekannte Wirkung des Strophantins sieht man in einer Reihe von Versuchen

an einer Vergrößerung der Ausschläge auf der Ventrikelkurve (auf Fig. 1 a nicht zu sehen). Auch der mittlere Blutdruck steigt an, und die Exkursionen des Hg-Manometers werden beträchtlich viel

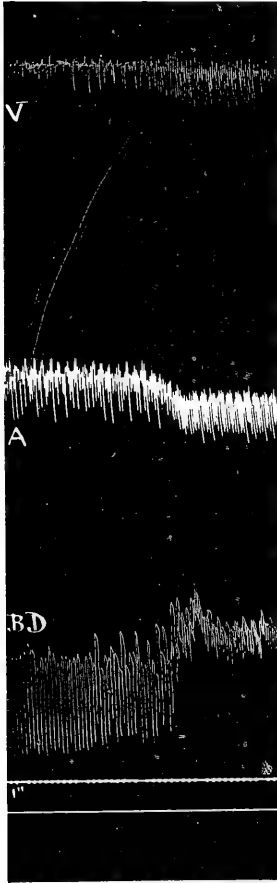


Fig. 1 b.

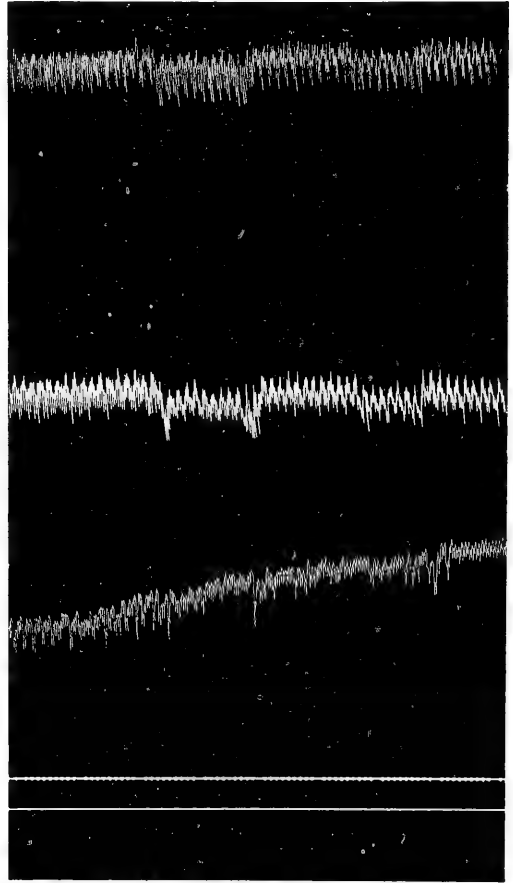


Fig. 1 c.

Fig. 1 b. 70 Sek. später. Vorhofsfrequenz 189, Ventrikelfrequenz 84. Mittlerer Blutdruck 62 mm Hg. Es treten einzelne ventrikuläre Extrasystolen auf. Plötzlich beginnt die Ventrikeltachykardie. Der Ventrikelpuls steigt auf 168, mittlerer Blutdruck 86 mm Hg. Die Pulsfrequenz der Vorhöfe ist nicht mehr festzustellen, weil die Vorhofskurve die Ventrikelkontraktionen gibt. Auf der Ventrikelkurve ist die Verstärkung der Kammerkontraktionen deutlich sichtbar. — Fig. 1 c. 90 Sek. später. Die Ventrikeltachykardie dauert an. Pulsfrequenz 198. Der Blutdruck steigt langsam auf 138 mm Hg.

größer. Nachdem dieses Stadium einige Zeit gedauert hat, treten in vielen Fällen Arrhythmien auf. Man sieht mehr oder weniger

zahlreiche Extrasystolen (Fig. 1 b). Nach den elektrokardiographischen Untersuchungen von Rothberger und Winterberg beruhen diese darauf, dass unter dem Einfluss des Strophantins an ver-

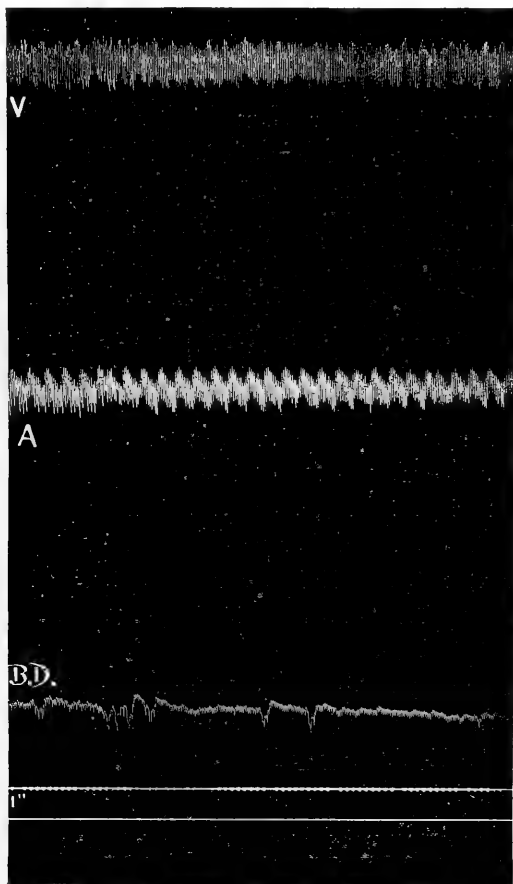


Fig. 1 d. Pulsfrequenz der Ventrikel 224. Blutdruck 50 mm Hg. Ventrikelkontraktionen noch deutlich vergrößert.

schiedenen Punkten der Kammer tertiäre Reizbildungsstellen auftreten. Dieses Stadium (Extrasystolen bei noch relativ niedriger Kammerfrequenz) war jedoch bei den von mir eingehaltenen Versuchsbedingungen und den verwendeten Strophantindosen in der Mehrzahl der Fälle nicht vorhanden. Vielmehr gehen die Kammern meist plötzlich aus dem therapeutischen Stadium in das toxische über. Die Pulsfrequenz der Ventrikel steigt enorm. Es ist ein eigenartiger Anblick,

an dem freigelegten, langsam und automatisch schlagenden Ventrikel zuerst die langsame, kräftige und regelmässige Tätigkeit zu beobachten, wobei der Ventrikel in der Diastole sehr viel Blut enthält; dann plötzlich, wie auf Kommando, verändert sich der Charakter der Kontraktionen; der vorher dilatirte Ventrikel wird plötzlich klein, und man denkt zunächst, dass die Kammer in starkes Wühlen verfallen ist, so schnell werden die Kontraktionen. Ein Blick auf die Blutdruckkurve lehrt aber sofort, dass die Ventrikel noch stets kräftig arbeiten. Dasselbe zeigt die Ventrikelkurve. Auf Fig. 1 b sieht man, dass die Kammerfrequenz, welche vor Strophantin 54 und am Ende des therapeutischen Stadiums 84 betragen hatte, plötzlich auf 280 pro Minute ansteigt. Gleichzeitig ist auf der Ventrikelkurve eine deutliche Verstärkung der Kontraktionen zu sehen. Auch die Blutdruckkurve verändert ihr Aussehen. Statt der langsamen und ausgiebigen Schwankungen des Hg-Manometers werden jetzt kleinere Pulse verzeichnet. Häufig sieht man, dass die Kammer arrhythmisch arbeitet. Der Blutdruck steigt beträchtlich an und erreicht nach einiger Zeit mehr oder weniger hohe Werte. In Fig. 1 c steigt er allmählich auf 138 mm Hg. In anderen Versuchen erreichte er (bei totalem Herzblock und geöffnetem Thorax) 208 mm Hg. Über die Rolle, welche eine Kontraktion der Blutgefässe dabei spielt, habe ich keine Versuche angestellt.

In Fig. 1 c steigt die Pulsfrequenz allmählich von 180 auf 224. Man sieht deutlich eine Reihe von Arrhythmien.

Nachdem das Maximum des Blutdruckes erreicht ist, sinkt dieser wieder ab (Fig. 1 d). In den meisten Fällen gingen die Kammern schliesslich in Flimmern über. Nur in zwei Fällen erfolgte einfacher Kammerstillstand.

Die Wirkung des Strophantins auf die Vorkammern ist viel geringer. Im therapeutischen Stadium werden die Kontraktionen deutlich verstärkt (Fig. 1 a). In manchen Fällen schlagen sie, wie auch Rothberger und Winterberg sahen, schneller (Fig. 1 a); in manchen Fällen kommt es durch zentrale Vaguserregung zu deutlicher Pulverlangsamung (bis zu 50 Schlägen pro Minute). Im toxischen Stadium war es bei der von mir verwendeten Suspensionsmethode häufig nicht möglich, festzustellen, ob die Vorkammern sich selbständig kontrahierten oder durch die heftig schlagenden Kammern

passiv mitbewegt wurden. In Fig. 1 c und d sind auf der Vorhofskurve im toxischen Stadium zweifellos die Kammerkontraktionen registriert.

Die Wirkung des Strophantins auf das Hundeherz beim totalen Herzblock ist, kurz zusammengefasst, folgende:

Verstärkte Kontraktionen und deutliche Beschleunigung der automatischen Kammerkontraktionen im ersten Stadium. Daran anschliessend eine plötzlich auftretende hochgradige, arrhythmische, ventrikuläre Tachykardie, die zunächst an Intensität zunimmt und schliesslich in den meisten Fällen in Flimmern übergeht. Im ersten Stadium steigt der mittlere Blutdruck mässig, im zweiten hochgradig an. Die Vorhofsschläge werden entweder mässig beschleunigt oder durch zentrale Vaguserregung verlangsamt.

Baryum- und Calciumchlorid.

Rothberger und Winterberg¹⁾ haben gezeigt, dass $BaCl_2$ und $CaCl_2$ die Reizbarkeit derjenigen Apparate steigern, welche bei Acceleransreizung das Auftreten automatischer Ventrikelkontraktionen veranlassen. Nach 5—10 mg $BaCl_2$ können nach ihren Angaben durch gleichzeitige Reizung der Accelerantes und Vagi die Kammern nicht mehr, wie in der Norm, zum Stillstand gebracht werden. Nach 25—50 mg $BaCl_2$ kommt es bei Reizung des Accelerans zum Auftreten von arrhythmischer ventrikulärer Tachykardie. Nach 50—100 mg $BaCl_2$ treten diese tachykardischen Anfälle spontan auf. Nach 5—10 Minuten hören die Anfälle auf; es kann dann aber durch Acceleransreizung jeweils wieder ein solcher hervorgerufen werden. In gleicher Weise können diese Tachykardien durch toxische Erregung der Accelerantes mit kleinen Adrenalin- und Nikotindosen ausgelöst werden. Die Wirkung des Calciumchlorids war im Prinzip die gleiche wie die des Baryts; nur mussten grössere Dosen angewendet werden, um das gleiche Resultat zu erzielen. Die Ventrikelkontraktionen wurden sowohl durch $BaCl_2$ als durch $CaCl_2$ verstärkt. Der Blutdruck stieg um 10—20 mm Hg.

1) C. J. Rothberger und H. Winterberg, Über die exper. Erzeugung extrasystolischer ventrikulärer Tachykardie durch Acceleransreizung. Pflüger's Arch. Bd. 142 S. 461. 1911.

In ihren Versuchen sind Rothberger und Winterberg in der Weise vorgegangen, dass sie die Überleitung der Erregung von den Vorhöfen zu den Kammern durch maximale Vagusreizung aufhoben und dann durch Acceleransreizung Ventrikelautomatie auslösten.

In den hier geschilderten Versuchen erreichte ich dasselbe Resultat durch Abklemmung des His'schen Bündels bis zum Auftreten von totalem Herzblock. Es war von vornherein zu erwarten, dass die Versuchsergebnisse mit denen von Rothberger und Winterberg übereinstimmen würden; nur sind die Resultate beim vollständigen Herzblock augenfälliger, weil sich die Tachykardie nach Ba oder Ca aus der niedrigen Pulsfrequenz entwickelt, mit welcher die automatisch sich kontrahierenden Ventrikel schlagen.

Im ganzen habe ich sieben Versuche mit BaCl_2 , welche sämtlich positiv ausfielen, und fünf Versuche mit CaCl_2 angestellt, von denen vier positiv verliefen. Ich benutzte eine 10%ige Lösung von BaCl_2 und injizierte bei Hunden von 6—14 kg Gewicht, bei denen totaler Herzblock hervorgerufen war, jeweils 1 ccm langsam in die Vena jugularis. Die Dosis wurde nach Bedarf wiederholt bis zum Auftreten von spontaner ventrikulärer Tachykardie.

Meist tritt sofort nach der Injektion von BaCl_2 ein derartiger Anfall auf, der 5—10 Minuten dauern kann. Die Pulsfrequenz der Kammern kann dann plötzlich z. B. von 36 auf 216 pro Minute steigen; gewöhnlich steigt die Frequenz jedoch nicht über 160 Pulse. Allmählich nimmt hierauf die Pulsfrequenz wieder ab, bis sie schliesslich wieder den früheren langsamen Ausgangswert erreicht hat; manchmal kann der Puls auch nach einem solchen Anfall langsamer werden, als er zum Beginn des Versuches war. Durch wiederholte Injektionen derselben Baryummenge kann dann jeweils wieder ein neuer Anfall ausgelöst werden; erst nach einer Reihe von Injektionen von 1 ccm 10%igen BaCl_2 verfallen die Ventrikel in Wühlen und Flimmern und sterben dann ab. Im Gegensatz zu den Versuchen mit Strophantin geraten daher nach Injektion von Baryt die Ventrikel nicht direkt ins Flimmern, sondern können mehrmals zum normalen Kontraktionszustand zurückkehren.

Die tachykardischen Anfälle lassen sich nicht stets mit der gleichen Leichtigkeit hervorrufen; manchmal müssen mehrere Injektionen gemacht werden, ehe der Ventrikel in der oben beschriebenen Weise reagiert. In solchen Fällen kann man dann gut

das allmähliche Auftreten der Veränderungen in der Kammertätigkeit beobachten. Man sieht dann die Ventrikelkontraktionen bei direkter Inspektion stärker werden und die Höhe der Suspensionskurve zunehmen. Ab und zu sind dann einige Gruppen von schnelleren Pulsen zu sehen, welche zwei bis drei bis zehn Kammerkontraktionen

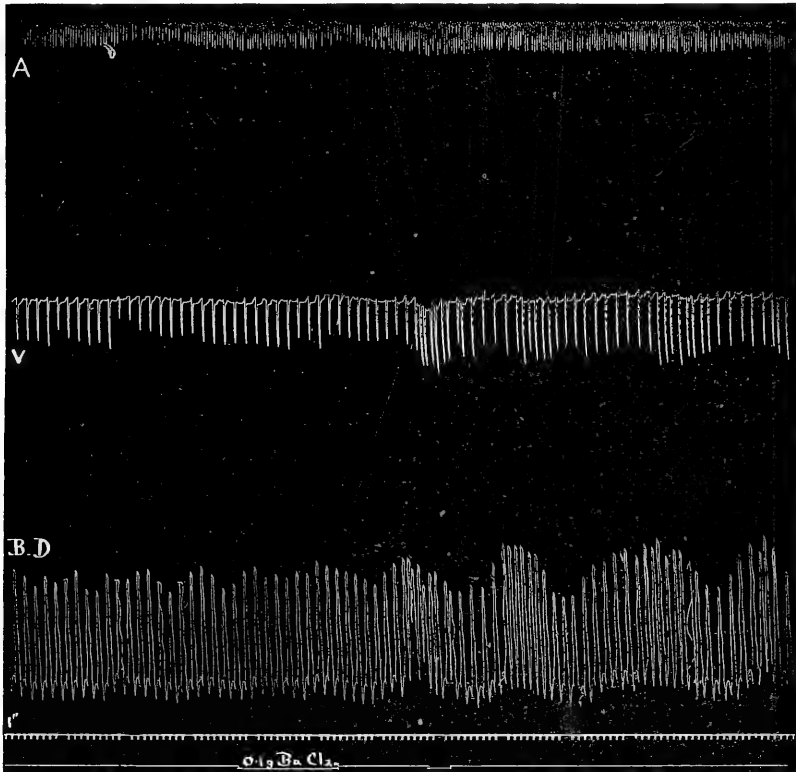


Fig. 2 a. Hund, 5,9 kg. Dezerebriert. Totaler Herzblock mit der Erlanger'schen Klemme. Oberste Reihe: Vorhofskontraktionen. Zweite Reihe: Ventrikelkontraktionen; Systole bewirkt Abwärtsbewegung des Hebels. Dritte Reihe: Blutdruck in der Karotis. Vierte Reihe: Zeit in Sekunden. Pünfte Reihe: Signal. Injektion von 1 ccm 10% igen $BaCl_2$ bewirkt Vergrößerung der Kammerkontraktionen, gruppenweis auftretende Pulsbeschleunigung, die zu geringer Steigerung des Blutdrucks führt. Auch die Vorhofskontraktionen werden grösser.

umfassen. Innerhalb dieser Gruppen nimmt mit Steigen der Barytdosis die Pulsfrequenz allmählich zu, bis schliesslich ein richtiger tachykardischer Anfall zum Vorschein kommt. Nach dem Aufhören eines solchen Anfalles scheinen die Kammern häufig ermüdet zu sein. Es treten dann zunächst einige kleinere und stark verlang-

samte Kammerpulse auf. Fig. 2a veranschaulicht diese Wirkung. Die Kurve stammt von einem Hunde von 5,9 kg. Im Beginn sieht man die normale Herztätigkeit beim vollständigen Herzblock; die Frequenz der Kammerschläge beträgt 37, die der Vorhöfe 126. Bei der Marke wird 1 ccm 10%iges BaCl_2 langsam intravenös injiziert.

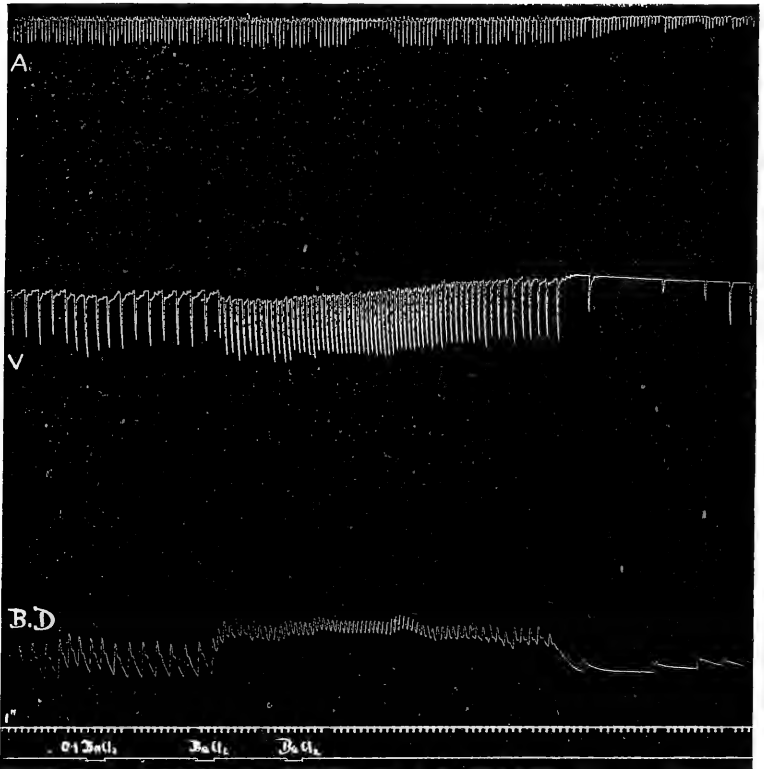


Fig. 2b. Fortsetzung des Versuches von Fig. 2a. Zwischen den beiden Kurven liegt eine Pause von 25 Minuten, während welcher 1,4 g BaCl_2 in 10%iger Lösung intravenös injiziert und drei tachykardische Anfälle aufgetreten sind. Beide Vagi sind unterdessen durchschnitten worden. Nach der 16. Injektion sieht man den vierten tachykardischen Anfall auftreten, bei dem die Pulsfrequenz der Ventrikel von 30 auf 90 steigt und der arterielle Blutdruck in die Höhe geht. Die Frequenz der Vorhöfe ändert sich nicht wesentlich. Nach dem Anfall Verlangsamung und Abschwächung der Kammerkontraktionen, die nach einiger Zeit wieder normal werden.

Wenige Sekunden danach beginnen die Ventrikelschläge anfallsweise schneller zu werden. Auf der Kurve sind drei solcher Anfälle zu sehen. Ausserdem werden die Ausschläge grösser; die Verstärkung der Kammerkontraktionen äussert sich ausserdem in einer

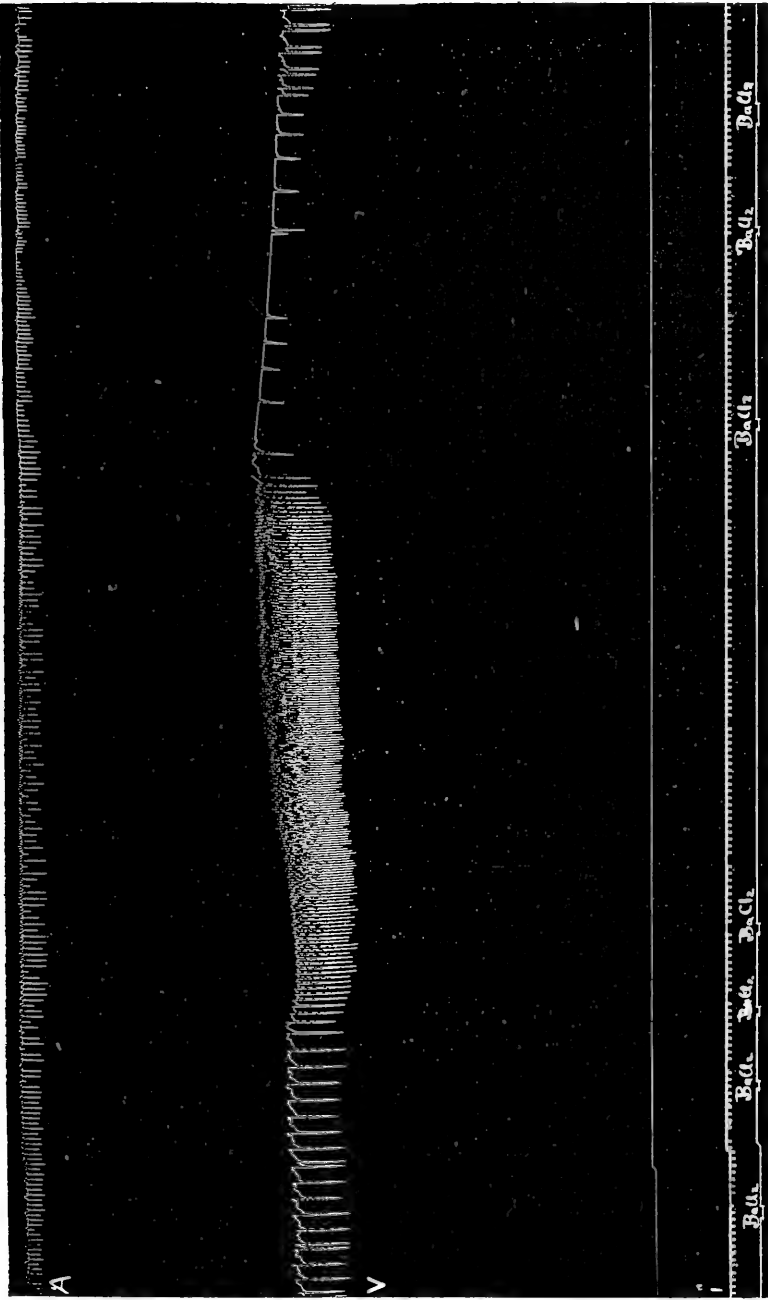


Fig. 2 c. Fortsetzung desselben Versuches. 1 Minute später. Inzwischen ist in der Blutdruckkanüle Gerinnung aufgetreten. Nach der 22. Injektion von 0,1 g BaCl₂ tritt der vierte tachykardische Anfall auf, der etwa 1/4 Minute dauert. Die Pulsfrequenz der Ventrikel steigt von 28 auf 174, die der Vorhöfe nimmt etwas ab (von 88 auf 69). Nach dem Anfall starke vorübergehende Verlangsamung und Abschwächung der Ventrikeltätigkeit.

Vergrosserung der Pulse des Quecksilbermanometers. Bei jeder Gruppe von schnelleren Pulsen steigt auch der Blutdruck um etwas an, was besonders an den Fusspunkten der einzelnen Pulse zu sehen ist.

Der Versuch dauert danach 25 Minuten an. Während der Zeit werden allmählich 14 ccm 10%iges BaCl_2 intravenös injiziert. Es treten dabei drei tachykardische Anfälle auf. Auf der Fig. 2 b ist die 15. 16. und 17. Injektion zu sehen. Nach der 16. Injektion erfolgt der vierte tachykardische Anfall, bei welchem die Frequenz der Ventrikel von 30 auf 90 steigt und eine deutliche Steigerung des Blutdruckes zustande kommt. Nach dem Anfall stark verlangsamte Herztätigkeit.

Fig. 2 c, 1 Minute später, zeigt, dass die Kammerkontraktionen ungefähr wieder die alte Grösse erreicht haben. Einige ventrikuläre Extrasystolen sind deutlich. Nach der 22. Injektion erfolgt ein neuer tachykardischer Anfall, bei dem die Pulsfrequenz von ca. 28 auf ca. 174 pro Minute steigt. Die Grösse der Kammerkontraktionen nimmt dabei ebenfalls zu. Die Frequenz der Ventrikelschläge steigt dabei, was auch schon auf Fig. 2 b zu sehen war, allmählich an bis zu einem Maximum, um dann wieder etwas langsamer zu werden. Nach dem Anfall vorübergehende Abschwächung der Kontraktionen und starke Verlangsamung, die allmählich wieder in normale Ventrikeltätigkeit übergeht.

Der Versuch wurde noch weiter fortgeführt. Erst nach der 39. Injektion von je 0,1 g BaCl_2 begannen, nachdem inzwischen noch zwei tachykardische Anfälle aufgetreten waren, zuerst die Vorhöfe, dann die Ventrikel zu flimmern. Der Versuch dauerte mit fortlaufender Registrierung im ganzen 40 Minuten.

Die Vorhöfe werden gewöhnlich durch das BaCl_2 nur wenig beeinflusst. Die Kontraktionen werden häufig verstärkt (Fig. 2 a). Die Frequenz kann in geringem Grade zunehmen, z. B. steigt sie auf Fig. 2 a von 126 auf 159. Bei länger dauernden Versuchen und steigenden Dosen von BaCl_2 nimmt die Frequenz und die Grösse der Vorkammerkontraktionen häufig wieder ab, wie ein Vergleich des Anfangs von Fig. 2 c mit Fig. 2 a ergibt. Die Vorhofsfrequenz ist auf Fig. 2 c im Anfang 78, also nur die Hälfte der früheren Frequenz; während des tachykardischen Anfalls beträgt sie sogar nur 66 und steigt nach dem Anfall wieder auf 93.

In einem Falle habe ich das Auftreten einer isolierten Vorhofstachykardie nach der Injektion von 1 ccm 10%igen CaCl_2 beobachten

können. Es handelte sich um einen Hund, von 6,6 kg mit intakten Vagi. Nach Anlegen der Klammer war totaler Herzblock aufgetreten; danach erfolgte Stillstand der Vorhöfe; die Frequenz der Ventrikelschläge betrug 25 pro Minute. Nach Injektion von 1 ccm 10%igen CaCl_2 begannen die Vorhöfe plötzlich mit einer Frequenz von 116 pro Minute zu schlagen, während die Kammern ihre langsame Schlagfolge unverändert beibehielten. Die Vorhöfe fuhren, nachdem der eigentliche tachykardische Anfall vorübergegangen war, noch eine Zeitlang fort zu schlagen; Frequenz 48 pro Minute, dann standen sie still. Nach zwei weiteren Injektionen von 1 ccm 10%igen CaCl_2 erfolgte dann bei stillstehenden Vorhöfen ein tachykardischer Anfall der Ventrikel, dessen Frequenz von 18 auf 99 stieg. Dieses war der einzige Anfall von Vorhofstachykardie, den ich beobachten konnte. Er zeigt, dass im Prinzip die gleiche Einwirkung auf die Vorhöfe wie auf die Kammer möglich ist, dass aber die Vorhöfe unter den von mir gewählten Versuchsbedingungen sehr viel seltener betroffen werden.

Aus den zuletzt geschilderten Versuchen ersieht man bereits, dass die Wirkung von CaCl_2 im allgemeinen der des Baryts sehr ähnlich ist. Nur sind gewöhnlich grössere Dosen von Kalk nötig, um ventrikuläre Tachykardien hervorzurufen. Es erübrigt sich daher, eine besondere Besprechung von CaCl_2 vorzunehmen.

Zusammenfassend kann man demnach sagen, dass BaCl_2 und CaCl_2 auf die automatisch schlagenden Ventrikel des Hundeherzens mit totalem Herzblock folgende Wirkungen ausüben: Verstärkung der Kammerkontraktionen mit gruppenweise auftretenden Pulsbeschleunigungen. In den meisten Fällen äussert sich diese Wirkung nicht als solche, sondern es entsteht wenige Sekunden nach der Injektion von BaCl_2 oder CaCl_2 ein Anfall von arrhythmischer ventrikulärer Tachykardie, der mehrere Minuten andauern kann. Direkt nach dem Anfall kann die Kammer durch Ermüdung langsamer und schwächer schlagen; danach kehrt sie wieder zu ihrer früheren normalen Kontraktionsweise zurück; manchmal bleibt die Pulsfrequenz auch etwas vermindert. Während des tachykardischen Anfalles kommt es zu einer mässigen Blutdrucksteigerung, die meist nicht mehr als 30 mm Hg beträgt. Die Vorhöfe schlagen auch kräftiger und manchmal etwas schneller; in Ausnahmefällen kann die Pulsbeschleunigung an den Vorhöfen sehr deutlich sein. Nach längerer Einwirkung von BaCl_2 oder CaCl_2 ist gewöhnlich Verlangsamung der

Vorhoffschläge zu sehen. Bei fortgesetzter Zufuhr von BaCl_2 oder CaCl_2 kommt es schliesslich zum Flimmern und Herztod.

Rothberger und Winterberg geben an, dass man durch toxische Erregung der Acceleransenden durch Adrenalin bei einem Ventrikel, der unter dem Einfluss von Ba oder Ca steht, einen tachykardischen Anfall auslösen kann. Ich habe in vier Fällen bei Hunden mit totalem Herzblock zuerst BaCl_2 oder CaCl_2 und danach Adrenalin (0,1 mg intravenös) injiziert. Unter drei Versuchen mit Baryt glückte es einmal, durch Adrenalin einen solchen tachykardischen Anfall auszulösen.

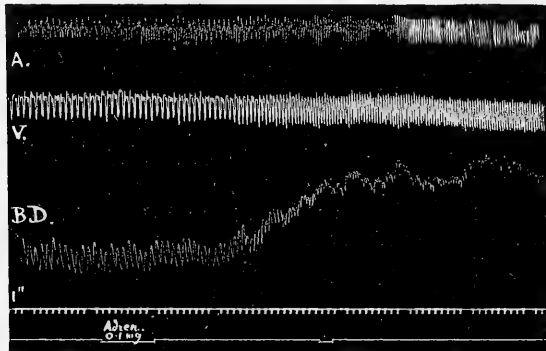


Fig. 3. Hund, 5,2 kg. Dezerebriert. Totaler Herzblock mit Erlanger'scher Klemme. Der Hund hat 18 Minuten vorher 0,1 g BaCl_2 intravenös erhalten. Darauf tachykardischer Anfall von $8\frac{1}{2}$ Minuten Dauer. Obere Reihe: Vorhoffskontraktionen 153 Schläge pro Minute. Zweite Reihe: Ventrikelkontraktionen 63 Schläge pro Minute. Dritte Reihe: Blutdruck. Vierte Reihe: Zeit in Sekunden. Fünfte Reihe: Signal. Danach steigt auf intravenöse Injektion von 0,1 mg Adrenalin die Pulsfrequenz der Ventrikel auf 150. Die Frequenz der Vorhöfe bleibt dieselbe. Der Blutdruck steigt auf 48 mm Hg.

Hund, 5,2 kg; nach Anlegen der Erlanger'schen Klemme totaler Herzblock. Pulsfrequenz der Ventrikel 36 pro Minute. Intravenöse Injektion von 1 ccm 10%igen BaCl_2 löst einen Anfall von ventrikulärer Tachykardie aus, bei dem der Ventrikel 216 Schläge pro Minute macht. Nach dem Anfall war die Pulsfrequenz des Ventrikels 63 pro Minute. Intravenöse Injektion von 0,1 mg Adrenalin löste sofort darauf einen tachykardischen Anfall aus, bei dem die Pulsfrequenz auf 150 stieg (Fig. 3).

In einem anderen Falle war bei einem Hunde von 5,7 kg mit totalem Herzblock nach 5 ccm 10%igen CaCl_2 dreimal ein tachykardischer Anfall aufgetreten. Danach betrug die Pulsfrequenz, die

vorher 57 in der Minute war, 72 pro Minute. Direkt nach Injektion von 0,1 mg Adrenalin stieg die Pulsfrequenz der Ventrikel auf 189. Dieser tachykardische Anfall ging dann nach einiger Zeit in Flimmern über.

Weiter unten wird gezeigt werden, dass Adrenalin für sich allein niemals derartige tachykardische Anfälle auslösen kann. Diese Beobachtungen bestätigen also die von Rothberger und Winterberg und zeigen, dass der kombinierte Effekt von Adrenalin und Ba oder Ca auch nach totaler Unterbrechung des His'schen Bündels auftreten kann.

Coffein.

Über die Wirkung des Coffeins auf die Tätigkeit der Kammern im totalen Herzblock liegen meines Wissens bisher keine Untersuchungen vor. Es erscheint zweckmässig, die Schilderung der Wirkung an der Hand des Versuches zu geben, bei welchem die Veränderungen in besonders deutlicher Weise ausgeprägt waren.

Fig. 4 zeigt im Abschnitt a die Vorhofs- und Ventrikelkontraktionen sowie die Blutdruckkurve eines dezerebrierten Hundes, bei dem durch die Erlanger'sche Klemme totaler Herzblock hervorgerufen war. Abschnitt b zeigt nach intravenöser Injektion von 0,1 g Coffeinum - Na. - benzoicum eine Vergrößerung der Kammer- und Vorhofsschläge und erhöhte Ausschläge des Hg-Manometers. Die Pulsfrequenz der Vorhöfe und der Ventrikel hat sich nicht geändert. Danach wurden noch 0,4 g Coffeinum-Na.-benzoicum intravenös injiziert. Die Kontraktionsgrösse von Kammern und Vorhöfen sinkt danach wieder ab (Abschnitt c). Dagegen treten jetzt vereinzelte Extrasystolen der Kammern auf. Diese nehmen im weiteren Verlauf (Abschnitt d) an Häufigkeit zu. Auf diese Weise kommt es durch Kammerextrasystolen zu einem deutlichen Ansteigen der Pulsfrequenz der Kammern, während die Vorhofsfrequenz sich nicht wesentlich ändert. Diese Extrasystolen häufen sich nun allmählich immer mehr; es treten Gruppen von 3, 4, 5, 6 und mehr Schlägen auf, und die Kurve geht dadurch kontinuierlich in die Form über, die auf Abschnitt e zu sehen ist. Die Vorhofsfrequenz hat sich nicht wesentlich geändert. Dagegen ist es zu einer ausserordentlichen extrasystolischen Tachykardie der Kammern gekommen, deren Frequenz (192) die der Vorhöfe (132) übertrifft. Dadurch hat sich der Charakter der Blutdruckkurve vollkommen geändert. Zu-

gleich ist es zu zentraler Erregung des Tieres gekommen. Auf der Ventrikelkurve sind grosse Zacken zu sehen, welche durch Spontan-

Fig. 4. Hund, 4,5 kg. Totaler Herzblock durch die Erlanger'sche Klemme. Obere Reihe: Ventrikelkontraktionen; Systole nach oben; auch die Vorhoffschläge sind als kleine Zacken sichtbar. Zweite Reihe: Vorhoffskontraktionen; Systole nach unten. Dritte Reihe: Blutdruck in der Karotis (Hg-Manometer). Vierte Reihe: Zeit in Sekunden.

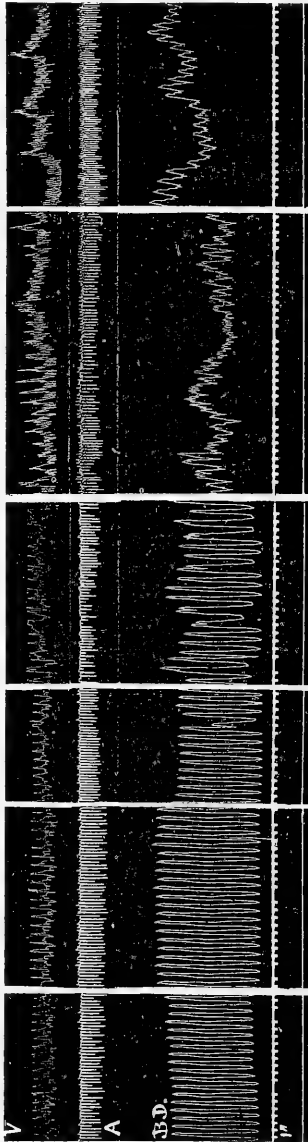


Fig. 4 a. Normalperiode. Vorhofs puls 138 pro Minute. Ventrikel puls 54 pro Minute. — Fig. 4 b. 4 Minuten später. Inzwischen 1 cem 10% iges Coffeinum Na.-benzoicum injiziert. Verstärkung der Vorhofs- und Kammer schläg. Vorhofs puls 138; Ventrikel puls 54. — Fig. 4 c. 12 Minuten später. Inzwischen 4 cem 10% iges Coffeinum Na.-benz. injiziert. Vorhofs- und Kammer schläge sind wieder kleiner geworden. Vorhofs puls 162; Ventrikel puls 54. Eine Extrasystole tritt auf, welche nicht von einer kompensatorischen Pause gefolgt wird. — Fig. 4 d. 30 Sekunden später. Auftreten zahlreicher Extrasystolen der Ventrikel, ohne kompensatorische Pause. — Fig. 4 e. 8 Minuten später. Hochgradige Tachykardie der Ventrikel, welche schneller schlagen (192 pro Minute) als die Vorhöfe (132 pro Minute). Die grösseren Zacken auf der Ventrikelkurve sind durch spontane Atmung des Tieres bedingt. — Fig. 4 f. 70 Sekunden später. Inzwischen sind die Vagi durchschnitten worden. Vorhofs frequenz 210; Ventrikel frequenz 264. Registrierung bei Stillstand der künstlichen Atmung. Die drei grösseren Erhebungen auf der Ventrikelkurve sind durch spontane Atmung bedingt. Steigung des mittleren Blutdrucks bis auf 74 mm Hg.

atmung des Tieres veranlasst sind. Darauf wurden die beiden Vagi durchschnitten. Fig. 4 f ist bei Stillstand der künstlichen Atmung

registriert. Die Frequenz der Vorhöfe beträgt 210 pro Minute, die der automatisch schlagenden Kammern 264; die Kammern schlagen also frequenter als die Vorhöfe. Drei spontane Atmungsbewegungen sind auf der Ventrikelkurve sichtbar. Der arterielle Blutdruck ist beträchtlich gestiegen und zeigt rhythmische Schwankungen, welche wie Atemwellen aussehen, aber, da die künstliche Atmung stillgestellt wurde, nicht durch diese bedingt sind.

In diesem Versuche kam es also nach Coffein zuerst zu einer vorübergehenden Verstärkung der Vorhofs- und der Kammerkontraktionen, nach Steigerung der Dosen zu Extrasystolen der automatisch schlagenden Kammern, welche allmählich an Häufigkeit zunahmten, bis daraus eine hochgradige ventrikuläre Tachykardie bis zu 264 Schlägen in der Minute entstand. Der Ventrikel verfiel dann zum Schluss in Flimmern.

Die in diesem Versuche beobachteten Veränderungen waren nicht alle in jedem Versuche zu beobachten. Die Vergrößerung der Kammerkontraktionen war stets deutlich zu erkennen. Dagegen kam es nur in drei von fünf Versuchen zum Auftreten von Extrasystolen.

In einigen Fällen wurden die Extrasystolen der Kammer nach Coffein beim schnellen Gang des Kymographions registriert. Dabei stellte sich heraus, wie zu erwarten war, dass sie nicht von einer kompensatorischen Pause gefolgt wurden. Auch die Ausmessung der Extrasystolen auf Abschnitt c und d von Fig. 4 ergibt, dass keine richtige kompensatorische Pause dabei festzustellen ist. Es handelt sich um typische ventrikuläre Extrasystolen bei Ventrikelautomatie.

Kurz zusammengefasst besteht demnach die Wirkung des Coffeins auf den automatisch schlagenden Hundeherzventrikel beim totalen Herzblock in einer vorübergehenden Verstärkung der Kontraktionen und in einer Beschleunigung, die durch Kammerextrasystolen bedingt wird, welche sich schliesslich so häufen können, dass eine maximale Kammertachykardie zustande kommt, wobei die Frequenz der Kammern die der Vorhöfe übertreffen kann. Die Kontraktionen der Vorhöfe werden unter diesen Umständen nur vorübergehend beschleunigt.

Suprarenin.

Die Wirkung, welche eine intravenöse Injektion von Suprarenin auf das Hundeherz mit totalem Herzblock ausübt, ist relativ gering, besonders wenn man sie mit den hochgradigen Veränderungen ver-

gleich, die durch Strophantin, Baryt, Kalk und Coffein hervorgerufen werden.

Im ganzen wurden sieben Versuche mit Suprarenin ausgeführt, die alle in demselben Sinne ausfielen. Es wurde jedesmal 0,1 ccm Suprarenium hydrochloricum (Höchst) in der Spritze auf 1 ccm verdünnt und langsam intravenös injiziert. Das Gewicht der Hunde betrug 5,5—14 kg.

Die Wirkung wird veranschaulicht durch Fig. 5. Man sieht, dass einige Sekunden nach der Injektion die infolge des Herzblocks automatisch schlagenden Kammern anfangen, schneller zu pulsieren. Die Frequenz steigt von 24 auf 31 Schläge. Zugleich werden die Kontraktionen kräftiger, wie man aus den vergrößerten Hebelausschlägen sieht. Diese kräftigeren Kammerkontraktionen führen, wahrscheinlich unterstützt durch die gefässkontrahierende Wirkung des Suprarenins, zu vergrößerten Ausschlägen des Hg-Manometers. Auch die Vorhofskontraktionen werden deutlich verstärkt. Die Frequenz der Vorhöfe steigt von 93 auf 120.

Da in diesem Versuch die Vagi intakt waren, wird die Pulsbeschleunigung der Vorhöfe unterbrochen durch eine vorübergehende Verlangsamung (bei \times). Diese beschränkt sich natürlich allein auf die Vorhöfe, da die Erlanger'sche Klemme das Übergreifen der Vagushemmung auf die Ventrikel verhindert. Nach im ganzen $4\frac{1}{2}$ Minuten war die Suprareninwirkung vollständig abgeklungen. Nochmalige Injektion von 0,1 mg Suprarenin veranlasste nochmals das Auftreten genau der gleichen Veränderungen am Vorhof und Ventrikel.

In der gleichen Weise verliefen die übrigen Versuche; stets war die Vergrößerung der Ventrikel- und Vorhofsschläge deutlich. Die Pulsfrequenz der Ventrikel stieg meist um 8—10 Schläge. Nur in einem Falle betrug die Frequenzvermehrung 15 Schläge (von 30 auf 45). Manchmal traten vereinzelte ventrikuläre Extrasystolen auf; doch wurde dieses nach der von mir verwendeten Dosis nicht regelmässig beobachtet.

Auch die Pulsbeschleunigung der Vorhöfe trat konstant ein und zwar bei den von mir eingehaltenen Versuchsbedingungen sowohl bei intakten wie bei durchtrennten Vagi. Die Steigerung des arteriellen Blutdrucks war in einigen Versuchen sehr viel deutlicher ausgesprochen als auf Fig. 5.

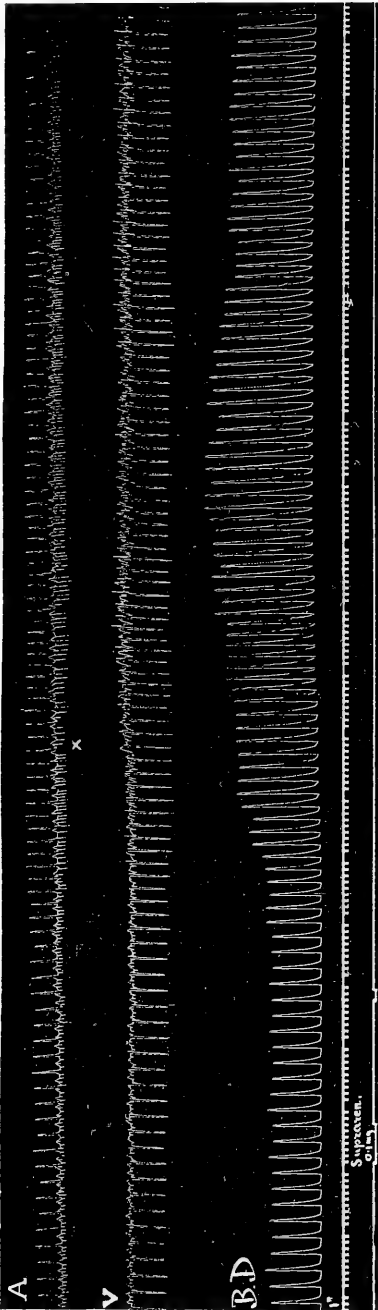


Fig. 5. Hund, 5,5 kg. Dezerebriert. Totaler Herzblock mit Erlanger'scher Klemme. Oberste Reihe: Vorhofskontraktionen. Jede Vorhofskontraktion bewegt den Hebel nach unten; ausserdem sind die Ventrikelkontraktionen auf der Kurve an den grösseren Ausschlägen nach oben zu sehen. Zweite Reihe: Ventrikelkontraktionen; Systolen nach unten. Ausserdem sind auch die Vorhofschläge als kleine Zacken sichtbar. Dritte Reihe: Blutdruck in der Karotis. Vierte Reihe: Zeit in Sekunden. Fünfte Reihe: Signal, Pulsfrequenz der Vorhöfe 93; der Ventrikel 24 pro Minute. Auf Injektion von 0,1 mg Suprarenin, hydrochl. werden die Ventrikelkontraktionen grösser und schneller (31 pro Minute). Auch die Grösse der Vorhofskontraktionen nimmt zu. Die Pulsfrequenz der Vorhöfe steigt auf 120; vorübergehend tritt eine Pulsverlangsamung der Vorhöfe auf. (Die Vagi waren in diesem Versuch intact.) Auf der Blutdruckkurve sieht man die Pulsbeschleunigung und die Vergrösserung der Ausschläge des Hg-Manometers.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass Suprarenin beim Hunde mit totalem Herzblock nicht nur die Kontraktionen der Vorkammern, sondern auch die der Kammern deutlich beschleunigt und verstärkt.

Diese Ergebnisse stimmen mit den Versuchen von Cullis und Tribe¹⁾ überein, welche bei Kaninchen nach Durchschneidung des His'schen Bündels die Beschleunigung der Kammer- und der Vorhofskontraktionen beobachtet haben.

Kampfer.

Während bei den bisher besprochenen Arzneimitteln sich konstante Resultate in ihrer Wirkung auf die automatisch schlagenden Kammern ergaben, war dies bei Kampfer nicht der Fall. Während ich in einem Versuch eine eklatante Wirkung erhielt, in einem anderen Versuch eine deutliche Wirkung sah, verlief der Rest der Experimente völlig negativ. Bei den ausserordentlich grossen Widersprüchen, welche noch immer über die Kampferwirkung auf den Kreislauf zwischen den verschiedenen Untersuchern herrschen [Seligmann²⁾, Gottlieb³⁾, Winterberg⁴⁾], ist dieses nicht verwunderlich. Ich gebe meine Resultate daher auch nur als kasuistische Mitteilung, ohne bisher imstande zu sein, eine Ursache für den verschiedenen Ausfall der Experimente angeben zu können. Untersuchungen von anderen Experimentatoren über die Wirkung des Kampfers auf den automatisch schlagenden Ventrikel des Warmblüters sind mir nicht bekannt geworden. Im ganzen wurden neun Versuche an Hunden von 5—9,7 kg angestellt. Der Kampfer wurde in 1% iger Lösung in 36% igem Alkohol sehr langsam intravenös injiziert. Die Injektionen wurden in Mengen von 1—2 $\frac{1}{2}$ ccm wiederholt, bis eine Wirkung eintrat oder das Herz stillstand. Fig 6 (a—d) entstammt dem erwähnten positiven Versuch.

1) W. Cullis and E. M. Tribe, Distribution of nerves in the heart. Journ. of Physiol. vol. 46 p. 141. 1913.

2) E. Seligmann, Zur Kreislaufwirkung des Kampfers. Arch. f. exper. Pathol. u. Pharm. Bd. 52 S. 333. 1905.

3) R. Gottlieb, Zur Herzwirkung des Kampfers. Zeitschr. f. exper. Path. u. Ther. Bd. 2 S. 385. 1905. — R. Gottlieb, Über die Einwirkung des Kampfers auf das Herzflimmern. Zeitschr. f. exper. Path. u. Ther. Bd. 3 S. 588. 1906.

4) H. Winterberg, Experimentelle Untersuchungen über die Wirkung des Kampfers auf das Herz und die Gefässe von Säugetieren. Pflüger's Arch. Bd. 94 S. 455. 1903. — H. Winterberg, Über Herzflimmern und seine Beeinflussung durch Kampfer. Zeitschr. f. exper. Path. u. Ther. Bd. 3 S. 182. 1906.

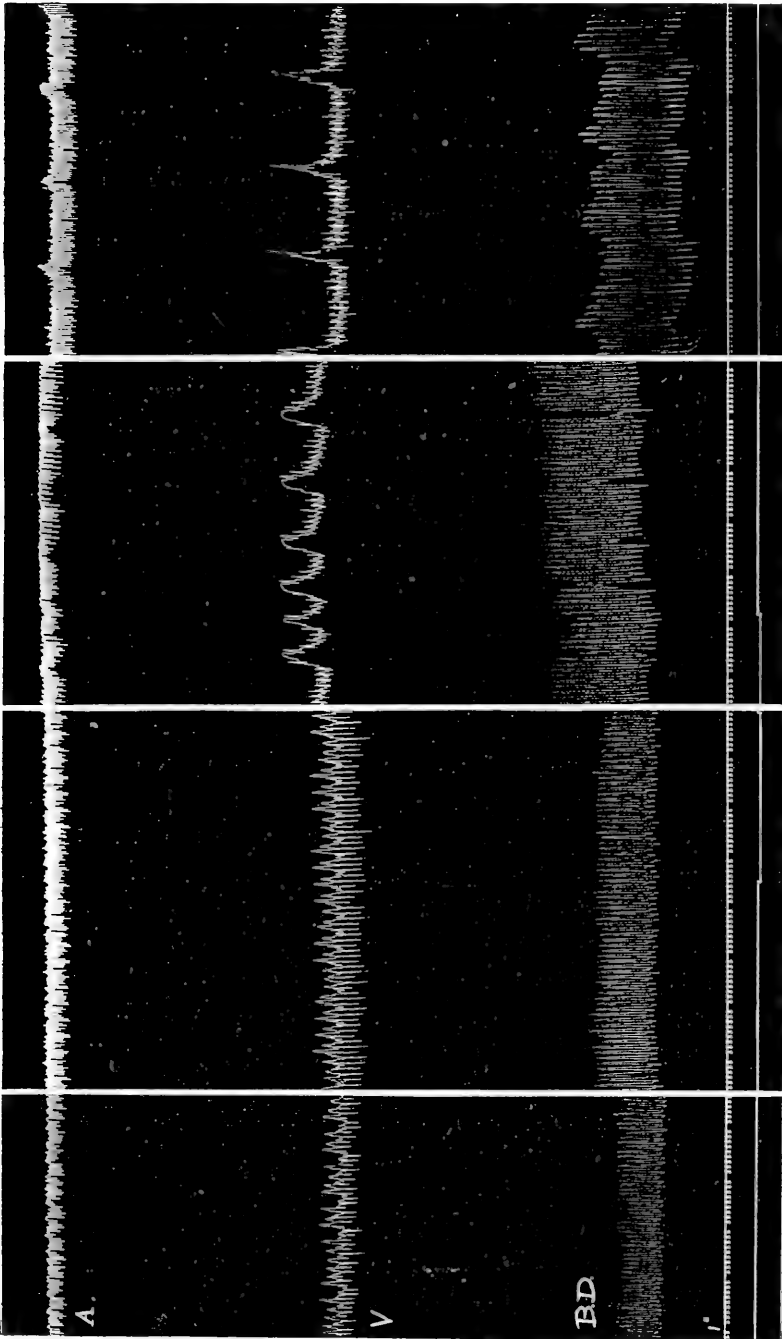


Fig. 6 a.

Fig. 6 b.

Fig. 6 c.

Fig. 6 d.

(Figurenerklärung siehe auf S. 62.)

Fig. 6. Hund, 9,7 kg. Dezerebriert; Vagi intakt. Totaler Herzblock mit der Erlanger'schen Klemme. Obere Reihe: Vorhöfe. Zweite Reihe: Ventrikel. Dritte Reihe: Blutdruck in der Karotis. Vierte Reihe: Zeit in Sekunden. Fünfte Reihe: Signal.

Fig. 6 a. Normalperiode. Vorhofsfrequenz 150; Ventrikelfrequenz 60 pro Minute. Auf der Ventrikelkurve sind ausserdem noch die Vorhofsschläge sichtbar.

Fig. 6 b. Nach 7 Minuten und langsamer Injektion von $5\frac{1}{2}$ ccm 1%iger Kampferlösung in 36% Alkohol. Die Frequenz der Vorhöfe ist auf 186 gestiegen. Die Kammerfrequenz (54) hat sich kaum geändert. Dagegen ist es zu einer sehr beträchtlichen Verstärkung der Kammerkontraktionen gekommen, welche sich auf der Ventrikelkurve äussert und mit blossem Auge an dem schlagenden Herzen deutlich sichtbar war. Der mittlere Blutdruck ist von 59 mm Hg auf 67 mm Hg gestiegen.

Fig. 6 c. 11 Minuten später, nach im ganzen 12 ccm 1%iger Kampferlösung in 36% Alkohol. Vorhofsfrequenz 171; Kammerfrequenz 54; mittlerer Blutdruck 89 mm Hg. Die grossen Wellen auf der Ventrikelkurve sind durch spontane Atmungen bedingt, welche nach Injektion von 10 ccm der Kampferlösung begannen. Einzelne Extrasystolen.

Fig. 6 d. 35 Minuten später, nach Injektion von 20 ccm 1%iger Kampferlösung. Vorhofsfrequenz 159; Kammerfrequenz 45; mittlerer Blutdruck 66 mm Hg. Auf der Kammerkurve sind spontane Atmungen sichtbar. Die Verstärkung der Vorhofsschläge gegenüber der Normalperiode ist besonders deutlich.

In diesem Versuche ergab sich nach Injektion von Kampfer erstens eine sehr beträchtliche Verstärkung der Kammerschläge (Fig. 6 b), welche so hochgradig war, dass sie mit blossem Auge direkt deutlich wurde; zweitens eine Steigerung des arteriellen Blutdrucks (Fig. 6 b und c), welcher von 59 auf ein Maximum von 89 mm Hg stieg; (es ist unsicher, ob diese Blutdrucksteigerung ausschliesslich auf die Verstärkung der Kammertätigkeit oder ausserdem noch auf eine gleichzeitige Erregung des vasomotorischen Zentrums bezogen werden muss); drittens eine Zunahme der Vorhofsfrequenz (Fig. 6 b und c), welche im Maximum von 150 auf 189 anstieg; viertens eine Verstärkung der Vorhofsschläge (Fig 6 b und c und besonders d); fünftens eine Erregung des zentralen Nervensystems, welche sich in dem Auftreten von spontanen Atembewegungen bei dem ausgiebig künstlich geatmeten Tier äusserte (Fig. 6 c und d).

Eine nähere Analyse dieses Versuchsergebnisses konnte leider nicht vorgenommen werden, weil es nicht gelang, dieselbe in anderen Versuchen mit Sicherheit zu reproduzieren. Nur in einem weiteren Versuche trat eine deutliche Verstärkung und Beschleunigung

der Vorhofskontraktionen ein. Es kam zum Auftreten von ventrikulären Extrasystolen und zu einer Verstärkung der Kammertätigkeit, ohne dass der mittlere Blutdruck dabei stieg. Die anderen sieben Versuche verliefen völlig negativ. Es konnte daher auch nicht entschieden werden, welchen Auteil etwa der mitinjizierte Alkohol auf die beschriebene Kreislaufsveränderung gehabt hat.

Die Beschleunigung der Vorhofstätigkeit kann auf die von Loewi¹⁾ nach Kampferinjektion bei Kaninchen und Katzen nachgewiesene Abschwächung der Vaguswirkung bezogen werden.

Wie dem auch sei, so erscheint sicher, dass Kampfer in alkoholischer Lösung bei intravenöser Injektion unter bestimmten, nicht näher analysierten Bedingungen eine inkonstante erregende Wirkung auf die automatisch schlagenden Kammern des Hundeherzens beim totalen Herzblock ausüben kann.

Atropin.

Nach Durchschneidung oder vollständiger Abklemmung des His'schen Bündels übt, nach den Angaben verschiedener Autoren [Erlanger²⁾, Hirschfelder²⁾, Frédéricq³⁾, Kahn⁴⁾, dagegen Hering⁵⁾ und Rihl⁶⁾], der Vagus keinen Einfluss auf die Kammern mehr aus. Etwaige im Bündel verlaufende Vagusbahnen werden bei vollständiger Abklemmung ebenfalls mit unterbrochen [Frédéricq³⁾].

1) O. Loewi, Untersuchungen zur Physiologie und Pharmakologie des Herzvagus. I. Mitt. Schmiedeberg's Arch. Bd. 70 S. 323. 1912.

2) J. Erlanger, Über die Physiologie des Herzblockes in Säugetieren. Zentralbl. f. Physiol. Bd. 19 S. 5. 1905. — J. Erlanger, Über den Grad der Vaguswirkung auf die Kammern des Hundeherzens. Pflüger's Arch. Bd. 127 S. 77. 1909. — J. Erlanger und A. D. Hirschfelder, Eine vorläufige Mitteilung über weitere Studien in bezug auf den Herzblock. Zentralbl. f. Physiol. Bd. 19 S. 273. 1905. — J. Erlanger and A. D. Hirschfelder, Further studies in the physiology of the heartblock in mammals. Amer. Journ. of Physiol. vol. 14 p. 153. 1906.

3) L. Frédéricq, Dissociation par compression graduée des voies motrices et arrestatrices contenues dans le faisceau de His. Arch. Intern. de Physiol. t. 11 p. 405. 1912.

4) R. H. Kahn, Elektrokardiogrammstudien. Pflüger's Arch. Bd. 140 S. 627. 1912.

5) H. E. Hering, Über die unmittelbare Wirkung des Accelerans und Vagus auf automatisch schlagende Abschnitte des Säugetierherzens. Pflüger's Arch. Bd. 108 S. 281. 1905.

6) J. Rihl, Über Vaguswirkung auf die automatisch schlagenden Kammern des Säugetierherzens. Pflüger's Arch. Bd. 114 S. 545. 1906.

Infolgedessen übt auch nach Abklemmung des Bündels Atropin keinen Einfluss mehr auf die Pulsfrequenz der Kammern aus. Dies ergab sich aus fünf übereinstimmenden Versuchen, in denen bei Hunden (5—14 kg) 1 mg Atropinum sulfuricum intravenös injiziert wurde. Hiernach blieb auch der mittlere Blutdruck unverändert. In den Versuchen, in welchen die Vagi intakt gelassen waren, erfolgte dagegen natürlich eine prompte Beschleunigung der Vorhofsschläge. Hierdurch werden die Befunde von Frédéricq¹⁾ und von Cullis und Tribe²⁾ bestätigt.

Zusammenfassung.

Bei dezerebrierten Hunden wurde mit der Erlanger'schen Klemme das His'sche Bündel vollständig abgeklemmt und dadurch totaler Herzblock hervorgerufen.

Bei gleichzeitiger Registrierung der Vorhofs- und Kammerkontraktionen und des arteriellen Blutdrucks wurden nachfolgende Wirkungen intravenös injizierter Gifte beobachtet:

1. Strophantin beschleunigt und verstärkt anfangs die Kammerkontraktionen; danach entsteht meistens plötzlich eine arrhythmische ventrikuläre Tachykardie, die an Stärke zunimmt und schliesslich in Flimmern übergeht. Der arterielle Mitteldruck steigt im ersten Stadium mässig, im zweiten beträchtlich an. Die Vorhofsschläge werden verstärkt; manchmal werden sie in geringem Grade beschleunigt, manchmal durch zentrale Vaguswirkung verlangsamt.

3. BaCl_2 und CaCl_2 rufen Anfälle von vorübergehender arrhythmischer ventrikulärer Tachykardie hervor, welche sich durch wiederholte Injektionen mehrmals hintereinander auslösen lassen. Nach grossen Dosen von BaCl_2 und CaCl_2 tritt schliesslich Flimmern der Kammern auf. Den tachykardischen Anfällen kann eine Verstärkung und gruppenweise auftretende Beschleunigung der Kammerschläge vorangehen. Der mittlere Blutdruck steigt während der Anfälle in geringem Grade. Die Vorkammern werden in demselben Sinne, aber schwächer beeinflusst.

3. Coffein verstärkt die Kammerkontraktionen. Nach grösseren Dosen treten ventrikuläre Extrasystolen auf, welche allmählich zunehmen und schliesslich zur arrhythmischen ventrikulären Tachykardie

1) Frédéricq, l. c.

2) Cullis und Tribe, l. c.

führen. Der Blutdruck kann dabei auf ziemlich hohe Werte steigen. Die Vorhofsschläge werden verstärkt und vorübergehend beschleunigt.

4. Suprarenin führt zu mässiger Beschleunigung und Verstärkung sowohl der Kammer — wie der Vorhofsschläge.

5. Kampfer übt unter den eingehaltenen Versuchsbedingungen keinen konstanten Einfluss aus. Die meisten Versuche verliefen negativ. Nur einmal war eine beträchtliche Verstärkung der Kammerschläge vorhanden.

6. Atropin ist ohne deutlichen Einfluss auf die Kammerkontraktionen.

Über die Kehl- und Lungenatembewegungen der Amphibien und ihre Regulation.

Von

Prof. Dr. **Edward Babák**, Prag.

Inhaltsübersicht.

| | Seite |
|---|-------|
| I. Einleitung | 66 |
| II. Die Mechanismen der Kehl- und Lungenatembewegung | 67 |
| III. Die respiratorische Bedeutung der Kehloszillationen | 74 |
| IV. Die Beeinflussung resp. die Regulation der Kehl- und Lungenatem- bewegungen | 80 |
| A. Bisherige Untersuchungen | 81 |
| B. Eigene Untersuchungen an Urodelen | 91 |
| C. Eigene Untersuchungen an Anuren. Erstickungsversuche | 93 |
| D. Die abweichende Organisation des Kehlatemzentrums (gegenüber- dem Lungenatemzentrum), durch das Verhalten der lungenlosen Salamandriden bewiesen | 99 |
| E. Über den Einfluss der Temperatur auf die Tätigkeit des Kehl- und Lungenatemzentrums | 101 |
| F. Über das Verhalten der Atembewegungen nach der Unterbrechung der Blutzirkulation und nach Entblutung | 105 |
| G. Die Atembewegungen bei Kohlenoxyd- und Natriumsulphantimoniat- vergiftung | 108 |
| H. Über den Atemrhythmus nach Abtragung einzelner Gehirnabschnitte | 109 |
| J. Die reflektorische Beeinflussung der Kehl- und Lungenatembewe- gungen | 116 |
| V. Zur vergleichenden Physiologie der Atembewegungen der Amphibien. Der phylogenetische Standpunkt | 117 |
| VI. Zur ontogenetischen Entwicklung der Atemmechanismen und der Atemzentren bei den Amphibien | 134 |

I. Einleitung.

Die „Kehlatembewegungen“, welche bei den Geschlech-
tieren von Anuren und bei den landlebenden Urodelen — ins-
besondere Salamandriden — in der Norm als mehr oder minder
ununterbrochener Atemrhythmus vorkommen, müssen
grundsätzlich von den in der Norm weit selteneren
Lungenatembewegungen unterschieden werden, bei

denen zwar auch die „Kehle“ sich bewegt; doch, wie weiter ausgeführt wird, die Kehlbewegung ist hier nur ein integrierender Anteil des grossen Bewegungskomplexes der Lungenventilation.

Aber nicht nur die Art der Bewegung, der Grad derselben, der Anteil der verschiedenen Mechanismen der Atemwege (Nasenlöcher, Glottis usw.) ist bei den Kehl- und Lungenatembewegungen gänzlich verschieden, sondern, wie wir neuerdings nachgewiesen haben, auch die Regulation der beiderlei Atembewegungen; die Betätigung der betreffenden Atemzentren weicht grundsätzlich voneinander ab¹⁾.

Wir wollen in dieser Abhandlung die bisherigen Kenntnisse zusammenfassen, kritisch beleuchten und in Verbindung mit unseren neuen Versuchsergebnissen ein einheitliches Bild über die Beziehung der beiden Atemmechanismen entwerfen und zugleich teilweise eine vergleichende Physiologie der Atembewegungen bei den Amphibien skizzieren.

II. Die Mechanismen der Kehl- und Lungenatembewegung.

Townson²⁾ hat vielleicht zuerst scharf hervorgehoben, dass die Bewegungen der Kehle bei den Fröschen nicht gleich lebhaft sind: Man kann vielmehr zahlreichere, weniger lebhaftere von selteneren, sehr energischen unterscheiden (d. h. den Lungenatmungen), die mit Schluckbewegungen grosse Ähnlichkeit besitzen; während jener schwachen Kehlbewegungen bleiben die Nasenöffnungen ganz ruhig oder werden nur sehr schwach bewegt; ebenfalls die Bauchwandungen kontrahieren sich nur bei den starken Kehlbewegungen, während sie bei den schwachen höchstens nur ganz geringe Schwankungen aufweisen, durch die Ortsveränderungen des Zungenbeins hervorgebracht. — Nachher findet man gewöhnlich nur Schilderungen des Schluckmechanismus der Lungenatmung, während die Kehlbewegungen ganz nebensächlich erwähnt werden, und zwar nur als ein Teil der Lungenventilation. Bei Panizza³⁾ haben wir

1) E. Babák, Über den Nachweis einer wahren (Sauerstoffmangel-) Dyspnoë beim Frosche. *Folia Neurobiol.* 1911 S. 537.

2) R. Townson, *Observationes physiologicae de amphibii. I. De respiratione.* Goettingae 1794.

3) Panizza, Sur la respiration chez les grenouilles, les salamandres et les tortues. *Ann. de Sc. Nat. S. 3 T. 3 Zool.* 1845 p. 230.

nur eine vorübergehende Bemerkung gefunden, dass bei den schwachen Atembewegungen keine Bewegungen an den Nasenöffnungen beobachtet werden, während bei den starken eine Erweiterung und nachher eine (nicht vollständige) Verengung erfolgt (s. weiter).

Erst bei Heinemann¹⁾ werden die zweierlei Atembewegungen gründlich unterschieden; aber dennoch haben die weiteren Forscher, sogar bis in die jüngste Zeit, seinem Beispiele nicht gefolgt, woraus eine unheimliche Verwirrung resultierte, insbesondere bei den Studien über die Verhältnisse der Regulation des Atemrhythmus. Nach Heinemann dienen „der Respiration“ (soll heissen: der Lungenrespiration!) nur diejenigen Kehlbewegungen, bei welchen die Öffnung des Aditus ad laryngem erfolgt. Er findet, dass „nach der Dekapitation“ das Verhältnis der beiderlei Kehlbewegungen stark verändert wird (ebenfalls „nach fast vollständiger Entfernung des Gehirns“). Bei ruhig im Wasser sitzendem Tiere erscheint eine Lungenrespiration nur in 2, ja 3 Minuten; es gibt dagegen 20—103 leichtere Kehlbewegungen. Nach Reizung erscheinen bis 60, ja 104 Lungenrespirationen, wogegen die leichteren Kehlbewegungen seltener werden. [Er hat später²⁾ noch einmal zu dieser Frage das Wort ergriffen, worüber weiter berichtet wird.] — Auch v. Wittich³⁾ unterscheidet „Atembewegungen des Larynx“ und „zitternde Bewegungen der Kinnhaut“ an seinen „dekapitierten“ Fröschen. Es ist ihm „mehr als fraglich“, ob man die kleinen meistens sehr schnell folgenden Bewegungen der Kehlhaut als eigentliche Atembewegungen aufzufassen hat. Denn sie sind nicht mit Nasenlöcherbewegungen verbunden, und während derselben wird die Atemluft in den Lungen nicht erneuert. Sie bestehen nach Entfernung der Lungen fort, und „aus ihnen resultiert am wenigsten eine Stütze für die automatische Funktion der Oblongata“.

1) C. Heinemann, Über den Respirationsmechanismus der *Rana esculenta* und die Störungen desselben nach Durchschneidung der *Nervi vagi*. Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 21 S. 22. 1861.

2) C. Heinemann, Über nicht der Lungenrespiration dienende, sogenannte „oszillatorische“ Kehlbewegungen bei Amphibien, Reptilien und Vögeln. Pflüger's Arch. Bd. 34 S. 275. 1884.

3) v. Wittich, Über die Beziehung der *Medulla oblongata* zu den Atembewegungen beim Frosche. Virchow's Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 37 S. 322. 1866.

Unabhängig scheint Burdon-Sanderson¹⁾, s. bei Martin²⁾, die beiden Atembewegungen unterschieden zu haben; ja, er hat sie auch durch eine in das Nasenloch eingeführte Kanüle registriert. Martin findet oft eine Reihe von „throat-respirations“ bei verschlossener Glottis und unverändert gefüllten Lungen, ohne „flank-respiration“. Sokolow und Luchsinger³⁾ haben angeblich bei ihren Untersuchungen über das Cheyne-Stokes'sche Phänomen bei der Atmung des Frosches nur „den Inspirationen, Schluckbewegungen der Kehlhaut“ Aufmerksamkeit geschenkt, ebenfalls wohl Langendorff⁴⁾, der „nur wahre Atembewegungen berücksichtigt hat“ (obzwar es nach seinen Abbildungen scheint, dass das nicht immer der Fall gewesen war).

Sehr eingehend hat sich Wedensky⁵⁾ mit den Atembewegungen des Frosches beschäftigt. Er hält aber nur die Lungenventilationen für „echte“ Atembewegungen, während er die „Oszillationen“ der Kehle aus der Reihe der Atembewegungen ausschliesst: denn erstens kommen sie vor, auch wenn der sämtliche übrige Respirationsapparat in Ruhe verharrt; zweitens, beim Übergange zur Lungenatmung werden die „Oszillationen“ unterdrückt und werden um so häufiger angetroffen, je schwächer die „eigentlichen“ Respirationen sind; drittens, die Einflüsse, wodurch die „Respirationen“ geändert werden, wirken auf die „Oszillationen“ nicht oder heben dieselben auf; viertens, bei den Kaltblütern, wo keine Kiemenatmungstätigkeit vorkommt (*Lacerta*), fehlen auch die „Oszillationen“ im erwachsenen Zustande. — Man kann nach Wedensky zur Sicherstellung eines regelmässigen normalen Atmungstypus beim Frosche gelangen, nur wenn man diese „Oszillationen“ aus dem Bereiche der Beobachtungen ausschliesst. —

1) Burdon-Sanderson, Handbook for the physiological laboratory p. 288. London 1873.

2) H. Newell Martin, The normal respiratory movements of the frog and the influence upon its respiratory centre of stimulation of the optic lobes. Journ. of Physiol. vol. 1 p. 9. 1878.

3) O. Sokolow und B. Luchsinger, Zur Lehre von dem Cheyne-Stokes'schen Phänomen. Pflüger's Arch. Bd. 23 S. 233. 1880.

4) O. Langendorff, Studien über die Innervation der Atembewegungen. 3. Mitt. Über periodische Atmung bei Fröschen. Teilweise nach Versuchen von Dr. G. Siebert. Arch. f. Physiol. 1881 S. 241.

5) N. Wedensky, Über die Atmung des Frosches (*Rana temporaria*). Pflüger's Arch. Bd. 25 S. 129. 1881.

Von dieser Argumentation hat schon Heinemann mit Recht die Einwendungen erstens bis drittens für nicht überzeugend erklärt, in betreff der letzten aber hervorgehoben, dass die „Kehloszillationen“ auch bei gewissen Reptilien, ja sogar bei Vögeln, vorkommen.

Wedensky hat vollkommen recht, wenn er streng zwischen den Kehl- und Lungenatmungen unterscheiden will; aber er geht zu weit, wenn er auf Grund seiner obenberührten Einwände die Natur der ersteren als Atembewegungen verneint. Doch darüber werden wir ebenfalls weiter eingehend erwägen.

Aubert¹⁾ beobachtete bei ganz ruhig sitzenden Fröschen oft „nur Oszillationen mit der Kehle, also keine eigentlichen Atembewegungen“, und erwähnt die Abhängigkeit des Atemtypus insbesondere von den sonstigen Körperbewegungen (s. im Abschnitt IV). Der Autor konnte in den Fällen, wo nach dem scheinbaren Aufhören der Oszillationen die umfänglichen Exkursionen der Kehlgegend wieder erschienen sind, nicht entscheiden, ob diese „mit einer wirklichen Expiration oder Inspiration verbunden sind“ (d. h. mit Lungenventilation?), so dass ihm überhaupt das Atemgeschäft des Frosches sehr unregelmässig erscheint (dies hängt mit der damaligen ungenügenden Kenntnis des Atemmechanismus des Frosches zusammen, s. weiter).

In Knoll's²⁾ Versuchen waren wahrscheinlich die Frösche, ebenfalls wie bei den Aubert'schen, in wirklicher Ruhe, gegenüber Wedensky's Versuchsbedingungen, wo die sehr frequente und insbesondere periodisch aufblähende Lungenventilation von störenden Einflüssen zeugt. Knoll unterscheidet aber, im Gegensatz zu Aubert, die Kehlatmungen und Lungenventilationen ganz leicht. Über die Beeinflussung der beiden Atemrhythmen sowie überhaupt über ihre Beziehungen zueinander, über welche Knoll berichtet und über welche Sherrington³⁾ eine Arbeit veröffentlicht hatte, wollen wir noch weiter berichten.

1) H. Aubert, Über den Einfluss der Temperatur auf die Kohlensäureausscheidung und die Lebensfähigkeit der Frösche in sauerstoffloser Luft. Pflüger's Arch. Bd. 26 S. 303. 1881. — H. Aubert, Über das Verhalten der in sauerstofffr. Luft paralysierten Frösche usw. Pflüger's Arch. Bd. 27 S. 570. 1882.

2) Ph. Knoll, Beiträge zur Lehre von der Atmungsinnervation. 8. Mitt. Über die Atembewegungen und die Atmungsinnervation des Frosches. Sitzungsberichte der Wiener Akad. Bd. 96 S. 109. 1887.

3) C. S. Sherrington, Note on Cheyne-Stokes breathing in the frog. Journ. of Physiol. vol. 12 p. 292. 1891.

Die von Gaupp¹⁾ gelegentlich seiner morphologischen Arbeiten durchgeführten Beobachtungen über den Atemmechanismus der Frösche haben im Anschluss an die älteren Forscher, insbesondere an die von Wedensky durchgeführte Analyse, die Natur der beiderlei Atembewegungen sehr geklärt, indem insbesondere die Nasenbewegungen und der Mechanismus des Nasenverschlusses beleuchtet wurde. Auf Grund seiner und der späteren Arbeit Baglioni's²⁾ lässt sich der normale Mechanismus der Atmung beim Frosche (und ebenfalls bei den lungenatmenden Salamandriden) ungefähr folgendermaassen in aller Kürze skizzieren.

Der ruhig sitzende Frosch führt „oszillierende Kehlbewegungen“ aus, wobei die Nasenlöcher offen sind (gewöhnlich ohne sichtbare Veränderung, oder sie weisen ganz leichte Schwankungen auf); das Maul ist fest geschlossen, Augen und Trommelfelle unbeweglich; die Luft kann bei der Abwärtsbewegung des Mundhöhlenbodens (= Aspiration) ungehindert ein-, bei Aufwärtsbewegung der Kehle leicht austreten; auf diese Weise wird nur die Mundpharynxhöhle ventiliert, während der Aditus laryngis der gefüllten Lungen geschlossen bleibt. Von Zeit zu Zeit treten, zwischen diesen fortdauernden Kehloszillationen eingeschaltet, die lungenventilierenden Atembewegungen auf. Dabei wird am Ende einer Kehlgegensenkung plötzlich die Atemritze geöffnet, und der Luftinhalt der Lungen strömt teilweise in die Mundpharynxhöhle hervor, die gleichzeitig schon proximal (an den Nasenlöchern) verschlossen wird. Durch diese Expiration wird der durch aktive Muskeltätigkeit soeben in der Aspirationsstellung befindliche Mundboden weiterhin passiv herabgedrückt, und die Steigerung des Luftdruckes in der Mundpharynxhöhle gibt sich zugleich auch durch das Vortreiben der Trommelfelle nach aussen und das Hervortreten der Augen kund. Am Rumpfe, wo während der Kehlatembewegungen nur unbedeutende, mechanisch von der Kehlgegend her übertragene Erschütterungen zu beobachten sind, erscheint die Lungenentleerung als Einziehung der Flanken (zeitlich etwas vor der tiefen Mundbodendepression). Hierauf

1) E. Gaupp, Zur Lehre von dem Atmungsmechanismus beim Frosche. Arch. f. Anat. (u. Physiol.) 1896 S. 239. — Anatomie des Frosches Bd. 3 Abt. 1 S. 200.

2) S. Baglioni, Der Atmungsmechanismus des Frosches. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. Suppl.-Bd. S. 33. 1900.

folgt sogleich die Inspiration: Der Mundboden wird energisch und rasch emporgehoben, und durch die offene Atemritze wird der Hauptteil des Luftinhaltes der mundpharyngealen Höhle in die Lungen gepresst (und die Atemritze wird zugeschlossen), was sich am Rumpfe als Vorwölbung der Flankengenden kundgibt. Dann wird durch die wiederum geöffneten Nasenlöcher vermittle der Kehloszillationen die nach hinten verschlossene Mundpharynxhöhle ventiliert.

Wie ersichtlich, ist der Lungenatemakt gegenüber der Kehlatembewegung ein unvergleichlich komplizierterer Bewegungsvorgang, an dem die Rumpfmuskeln, Larynxmuskeln und der Mechanismus des Nasenlöcherverschlusses nebst der Mundbodenmuskulatur in genau angeordneter Reihe Anteil nehmen [wir machen hier auch auf Mochi's¹⁾ Arbeit aufmerksam, der die zentralen Innervationsverhältnisse der Kehlkopfbewegungen bei der Lungenatmung eingehender verfolgt hat]. Bezüglich der Einzelheiten dieser Muskelkräfte verweisen wir auf unsere bald zu erscheinende Zusammenfassung (Babák, Die Mechanik und Innervation der Atmung in Winterstein's Handb. d. vergleich. Physiologie) und bemerken nur, dass der Verschluss der äusseren Nasenlöcher am Anfange der Mundhöhlenverengung nach Gaupp durch die Tätigkeit der Unterkiefermuskeln bewirkt wird, indem die Zwischenkiefergegend durch den Druck des Unterkiefers in die Höhe gedrängt wird (der Frosch besitzt keine genügend tätige Nasenmuskulatur); ausserdem besteht ein Verschlussmechanismus der inneren Nasenlöcher (Choanen), welcher (s. insbesondere Baglioni l. c.) im Momente der Öffnung der Nasenflügel kurz vor Beendigung der Mundhöhlenverengung durch die Platten der vorderen Hyoidhörner bewirkt wird.

Bei dem Lungenatemakte ist also die Mundhöhle gleichsam als Druckpumpenmechanismus zwischen die äussere Atmosphäre und die Lungen eingeschaltet (Gaupp l. c.), gegenüber dem Einsaugemechanismus der Brusthöhle bei den höheren Wirbeltieren.

Aber die Lungenventilation weist noch weitere Differenzierung auf, welche insbesondere Wedensky in der

1) A. Mochi, Sulla respirazione della rana con speciale riguardo della sua innervazione centrale. Siena 1908. (S. auch Baglioni, l. c.)

oben zitierten Arbeit eingehend berücksichtigt hat. Er hat da auf der ersten Stelle „ventilierende“ Lungenatmungen beschrieben, wo die Expiration und Inspiration annähernd gleich sind, gegenüber den „einpumpenden“, wo die nacheinanderfolgenden Inspirationen grösser als die zugehörigen Expirationen sind, und den „entleerenden“ Lungenatmungen, wo das umgekehrte Verhalten vorkommt. Es handelt sich da schon um ganze Atmungsgruppen, die in Beziehung zur Regulationstätigkeit der Atemzentren stehen, über welche wir weiter berichten werden; auf dieser Stelle interessiert uns nur der bezügliche Mechanismus. Im Grunde handelt es sich wohl um den Grad des Nasenlöcherverschlusses. Wenn wir bei der ruhigen Lungenatmung des Frosches vorsichtig ein zartes Federchen (am besten in der Führung eines Glasröhrchens) zu einem der Nasenlöcher nähern, so können wir zwei Luftstösse konstatieren, von denen der eine bei der Inspiration, der andere bei der Expiration zustande kommt — durch die eben nicht vollständig verschlossenen Nasengänge, gegenüber dem einfachen Oszillieren des Federchens bei den Kehlatembewegungen. Würden aber die Nasenlöcher schon bei der Expiration fest verschlossen, so wird bei der folgenden Inspiration die ganze expirierete Luftmenge und die vorher aspirierte (s. oben) in die Lungen gepresst, was, wenn es wiederholt wird, zur „Aufblähung“ des Tieres, durch „einpumpende“ Atembewegungen, führt. Werden aber die Nasenlöcher schwach verschlossen, so wird ein grosser Teil der expirierten Luftmenge durch dieselben entweichen und die nachherige Inspiration, trotz der Zumengung der Aspirationsluft, unausgiebig ausfallen, die Lungen werden weitgehend entleert. — Wedensky hat diese verschiedenen Arten der Lungenfüllung dadurch zu erklären gesucht, dass er auf die verschiedenen Zeitpunkte der Glottiseröffnung in Hinsicht auf die übrigen Phasen des Atemmechanismus Gewicht legte (bei der „Einpumpung“ würde sich die Glottis öffnen nach dem Verschliessen der aspirierten Luft am Anfange der Mundbodenerhebung, bei der „Entleerung“ etwas früher). Ausserdem hebt Wedensky mit Recht hervor, dass verschiedene Übergänge zwischen diesen Haupttypen bestehen.

Wir haben oft sicherstellen können, dass die Nasenlöcher bei ausgiebigen Lungenventilationen dauernd verschlossen gehalten wurden (ein vor denselben befindliches Federchen zeigte bei den rhythmisch erfolgenden mächtigen Kehl- und Flankenexkursionen

weder einen aus der Mundhöhle nach aussen noch umgekehrt gerichteten Luftstrom); es wurde da also ein und dasselbe Luftquantum zwischen den Lungen und der Mundhöhle hin und her bewegt (fast wie bei dem Quaken). Dies war auch bei den untergetauchten Fröschen bisweilen der Fall sowie bei anderen Amphibien, worüber sowie über die respiratorische Bedeutung dieser Modifikation siehe weiter.

In anderen Fällen (s. unsere Beobachtungen auch Abschnitt IV) werden Lungenventilationen bei ungenügend verschlossenen Nasenlöchern beobachtet: Auch wenn keine „entleerenden“ und „aufblähenden“ Lungenatmungen bestehen, wird hier, sogar bei Abwesenheit von Kehloszillationen, eine partielle Lufterneuerung vollführt; die Durchmischung der Luft in den Lungen, welche auf diese Weise zustande kommt, besitzt ohne Zweifel ebenfalls eine Bedeutung.

III. Die respiratorische Bedeutung der Kehloszillationen.

Während diejenigen Kehlbewegungen resp. Kontraktionen des Bodens der mundpharyngealen Höhle, welche bei mehr oder weniger verschlossenen Nasengängen den Luftinhalt grösstenteils in die Lungen einpressen, eine wesentliche Bedeutung im Gaswechsel der Anuren und lungenatmenden Urodelen besitzen, wurde in betreff der bei distal verschlossener Mundpharynxhöhle und bei offenen Nasengängen vollführten Kehloszillationen wiederholt der Zweifel ausgesprochen, ob man sie für Atembewegungen überhaupt zu halten berechtigt ist.

Heinemann (s. den vorigen Abschnitt) konnte nicht feststellen, welchen Zweck diese leichteren Kehlbewegungen haben, ob sie vielleicht zur Erneuerung der Luft in der Mundhöhle dienen möchten; vielleicht verrichtet die Mundhöhlenschleimhaut den Gaswechsel; er ist aber sichtlich geneigt, in ihnen eine rudimentäre Funktion zu sehen (s. den Abschnitt V u. VI). Die späteren Forscher haben, wie wir gesehen haben, wiederholt die Lungenventilation als „echte, eigentliche“ Atembewegungen angesprochen. Wedensky hat überhaupt ihre respiratorische Bedeutung gelegnet.

Doch ist es schon aus der Beziehung dieser Kehloszillationen zu den in der Norm nur hier und da in mehr oder minder kontinuierlichem Rhythmus erscheinenden Lungenventilationen ersichtlich, dass

sie eine respiratorische Bedeutung besitzen. Man hat auch allmählich anerkannt, dass die Kehloszillationen gleichsam als Hilfsatembewegungen aufzufassen sind, da sie den Luftinhalt der mundpharyngealen Höhle für die zeitweise vorkommenden Lungenatmungen in einer annähernd der äusseren Atmosphäre gleichen Gaszusammensetzung erhalten. Baglioni (l. c.) hält diese Bedeutung der Kehloszillationen für sehr wichtig; es scheint ihm, dass sie deswegen selbst bei den stärksten Eingriffen in den Atemapparat fast niemals ganz aufhören (der Frosch mit verstopften Nasenlöchern führt entweder bei halbgeöffnetem Maul die Kehloszillationen aus oder bei geschlossenem, wobei die in der Mundhöhle enthaltene Luft abwechselnd von dem vorderen in den hinteren Teil der Mundhöhle gesaugt und wieder nach vorn getrieben wird).

Wie aus dem geschilderten Mechanismus des Lungenatemaktes ersichtlich ist, würde ohne die Einschaltung der Kehloszillationen zwischen zwei Lungenatmungen zwar grösstenteils die aus den Lungen expirierte Luft wieder in dieselben zurückgepresst (s. die „ventilierenden“ Lungenatembewegungen im II. Abschnitte), aber es besteht doch die Möglichkeit einer ausgiebigen Lungenventilation, wenn zuerst Gruppen von „einpumpenden“, nachher von „entleerenden“ Lungenatmungen erscheinen (also ohne eingeschaltete Kehloszillationen), wofür unsere Versuchsergebnisse an aus der Sauerstoffmangelparalyse sich erholenden Fröschen, welche einen ununterbrochenen Lungenatemrhythmus aufweisen, zeugen (s. Abschnitt IV. C).

Der von Heinemann (l. c.) berührte Gedanke, dass die Kehloszillationen auch einer Atmungstätigkeit direkt dienen könnten — nebst der soeben geschilderten indirekten Atmungsaufgabe —, wurde später wieder aufgenommen und kräftig gestützt.

Bei den Amphibien besitzt die Haut, besonders beim Aufenthalte in feuchter Luft, aber auch im Wasser, wie schon Edwards gezeigt hatte, ausgiebige Gaswechselfähigkeit, so dass dadurch beim niedrigen Stoffwechsel der ganze Atmungsbedarf gedeckt werden kann [s. die Zusammenfassung bei Winterstein¹⁾]. Die Mund-, Pharyngeal- und oft auch Ösophagealschleimhaut besitzt

1) H. Winterstein, Die physikalisch-chemischen Erscheinungen der Atmung. Handb. d. vergl. Physiol. Bd. 1 T. 2 S. 193. 1912.

ähnliche Fähigkeiten wie die Haut, wie aus einer Reihe von morphologischen sowie physiologischen Arbeiten hervorgeht.

Was die für Gaswechseltätigkeit der oropharyngealen Schleimhaut sprechenden Bauverhältnisse betrifft, so sind besonders die zahlreichen Divertikel der Kapillaren anzuführen, die zum Teil bis in die Epithelschicht eindringen, und ist auch auf ähnliche Befunde in der Haut der Amphibien zu erinnern. In dieser Hinsicht wollen wir zuerst Maurer's¹⁾ Angaben anführen, obwohl schon Holl²⁾ diese Einrichtung im respiratorischen Sinne gedeutet hatte. Bei den einheimischen Anuren und Urodelen ist das mehrschichtige flimmernde Zylinder- oder kubische Epithel der Mundhöhlenschleimhaut vaskularisiert, indem der subepitheliale Blutkapillarplexus in reichlichem Maasse zwischen die Epithelzellen eindringt. Bei Urodelen (Triton, Salamandra) erstrecken sich die Blutkapillaren nur bis über die basale Zellenlage; bei Anuren (Rana, Bufo, Hyla) dringen sie bis zwischen die mittleren Zellenlagen, sogar bis an die Basalfläche der oberflächlichen Flimmerzellen vor. An dem mehrschichtigen Plattenepithel des Kiefferrandes fehlt sowohl der intra- als auch der subepitheliale Blutkapillarplexus. Diese Verhältnisse kommen sowohl bei den lungenlosen (s. IV. D.) als auch bei den lungenatmenden Amphibien vor. Maurer glaubt, dass die Anregung für das Eindringen der Blutkapillaren in das Epithel durch die Ernährungsbedürfnisse desselben primär verursacht worden war, und sekundär hat die Beziehung zum Gaswechsel eine weitere Ausbildung der Vaskularisierung bedingt. Die Flimmerung des Mundhöhlenepithels soll auch eine respiratorische Bedeutung haben, indem der Schleim und indirekt die Luft der Mundhöhle in Bewegung gebracht wird; bei Larven und bei perennibranchiaten (wasserlebenden) Formen fehlt das Flimmerepithel in der Mundhöhle. (Es wäre von Interesse, die lungenlosen Amphibienformen in dieser Richtung zu untersuchen.) Winterstein bezweifelt die letztere Annahme Maurer's und hebt hervor, dass die Flimmertätigkeit gerade bei den Wassertieren (s. die verschiedenen Wirbellosen) respiratorisch wichtig wäre.

Für die respiratorische Bedeutung dieser Gefässbildungen scheinen

1) F. Maurer, Blutgefässe im Epithel. Morphol. Jahrb. Bd. 25 S. 190. 1898.

2) M. Holl, Zur Anatomie der Mundhöhle von *Rana temporaria*. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wissensch., Math.-nat. Klasse Bd. 95 Abt. 3 S. 47. 1887.

auch Joseph¹⁾ und Bethge²⁾ zu stimmen. Bethge, der insbesondere auch dem lungenlosen *Spelerpes fuscus* eine eingehende Aufmerksamkeit gewidmet hat, bezieht die geschilderten Ausstülpungen der Kapillaren bei den Fröschen auf den „lebhafteren Stoffwechsel dieser Tiere“ und schliesst auch, dass die histologischen Bilder von *Salamandra* für Ösophagealatemung der letzteren sprechen. Gaupp³⁾ hebt hervor, dass man dann auch der Nasen- und Paukenhöhle, wo Schöbl⁴⁾ ebenfalls solche Gefässgebilde nachgewiesen hatte, eine solche Tätigkeit zuschreiben müsste; er findet, dass der hintere Teil der Mundrachenhöhle und die Paukenhöhle hauptsächlich Sitz der respiratorischen Vorgänge sein dürften, denn hier verzweigen sich die Äste der *Art. cutanea magna*, welche als Ast der *Art. pulmocutanea* hochvenöses Blut führt (es ist bemerkenswert, dass die Paukenhöhle ihre Entstehung aus der Hyomandibularspalte nimmt!). Aber der vordere grössere Abschnitt des Mundhöhlendaches wird von *Art. carotis interna* gespeist, die wahrscheinlich das höchstarterielle Blut von allen Gefässen des Froschkörpers führt. Oppel's⁵⁾ Einwand, dass das Epithel der Mundhöhlenschleimhaut keine spezifischen respiratorischen Anpassungsbildungen aufweist, besitzt keine entscheidende Kraft. — Suchard⁶⁾ sieht in der „Brücke'schen Klappe“, welche durch ihre Kontraktion „passage du sang veineux dans l'aorte au moment du début de la contraction du ventricule“ erschweren soll, eine spezielle im Dienste der oropharyngealen Atmung stehende Vorrichtung (die *Art. laryngea* entspringt der Aorta vor dieser Klappe; auch die übrigen kapillaren Gebiete werden von der grossen Hautarterie gespeist).

Es ist also sehr wahrscheinlich, dass wenigstens der hintere

1) H. Joseph, Einige Bemerkungen zu F. Maurer's Abhandlung „Blutgefässe im Epithel“. *Arch. f. mikrosk. Anat.* Bd. 52 S. 167. 1898.

2) E. Bethge, Das Blutgefässsystem von *Salamandra maculata*, *Triton taeniatus* und *Spelerpes fuscus*; mit Betrachtungen über den Ort der Atmung beim lungenlosen *Spelerpes fuscus*. *Zeitschr. f. wissensch. Zool.* Bd. 63 S. 680. 1898.

3) E. Gaupp, *Anatomie des Frosches* Bd. 3 S. 21. Braunschweig 1904.

4) J. Schöbl, Über divertikelbildende Kapillaren in der Rachenschleimhaut nackter Amphibien. *Sitzungsber. d. k. böhm. Gesellsch.* 1878.

5) J. Oppel, Mundhöhle, Bauchspeicheldrüse und Leber in *Lehrb. d. vergl. mikrosk. Anat.* Bd. 3 S. 25. Jena 1900.

6) E. Suchard, *Observations nouvelles sur la structure de la valvule de Brücke et sur son rôle dans la respiration buccopharyngienne de la grenouille.* *C. R. Soc. Biol.* t. 53 p. 1179. 1901.

Bezirk der Mundrachenschleimhaut gewisse morphologische Anpassung an Gaswechsellätigkeit aufweist, ähnlich wie die Haut. In Hinsicht der letzteren machen wir auf folgende interessante Angabe Maurer's¹⁾ aufmerksam, welche die respiratorische Bedeutung der Divertikelbildungen noch wahrscheinlicher macht.

Während der Metamorphose der Larven von *Rana esculenta* und *temporaria*, *Bufo cinereus*, *Hyla viridis* erscheint eine hochgradige Steigerung der Hautvaskularisierung; mit der am Ende der Larvenperiode beginnenden Entwicklung des Hautdrüsenapparates bildet sich zwischen der straffen Lederhaut und Epidermis eine subepitheliale Bindegewebsschicht aus, in welcher sich die Blutgefäße in subepitheliale Kapillarnetze auflösen und viele Haargefäße bis in die Epidermis aussenden. Zur Zeit der Metamorphose wird diese Einrichtung des Gefässapparates hochgradig gesteigert, so dass ein mächtiger subepidermoidaler Kapillarplexus besteht, von welchem zahlreiche Kapillaren in geschlängeltem Verlauf in die Epidermis eindringen (sogar bis an die basale Fläche der äussersten Zellenlage). Kurze Zeit nach der Metamorphose ist ohne künstliche Injektion von dieser Einrichtung nichts mehr nachzuweisen. Maurer hat nachgewiesen, dass in der Zeit, wo die vorderen Extremitäten vor ihrem Durchbruch stehen, die in der Kiemenhöhle eingeschlossenen Kiemenbüschel kürzer und dicker werden, dass ihr Epithel mehrschichtig wird, so dass die Kiemenatmung kaum irgendwelche grössere Bedeutung besitzt; die Rückbildung des Kiemenapparates verläuft unter dem Bilde einer akuten Entzündung; der Mund wird geschlossen, und während der Kieferentwicklung und Kiemenrückbildung wird keine Nahrung aufgenommen. Demnach sieht Maurer in der temporären gesteigerten Entfaltung der Kapillarnetze in der Haut während der Metamorphose eine vikariierende Einrichtung für Erleichterung des Gaswechsels.

Nach Boas²⁾ soll auch das Luftschnappen der Amphibienlarven, wo noch „keine Luft in die Lungen einpumpenden Mundbodenbewegungen“ vorhanden sind, mit der Schlundrespiration in Beziehung sein. Darüber müsste man spezielle Versuche anstellen, denn [s. Babák]³⁾ man findet schon bei ganz jungen Froschlarven mit Gas prallgefüllte Lungen (allerdings ist es bisher unentschieden, ob hier nicht eine Gassekretion vorkommt).

Eingehender hat sich mit der Frage der oropharyngealen

1) F. Maurer, Die Vaskularisierung der Epidermis bei anuren Amphibien zur Zeit der Metamorphose. *Morph. Jahrb.* Bd. 26 S. 330. 1898.

2) J. E. Boas, Über den Conus arteriosus und die Arterienbogen der Amphibien. *Morph. Jahrbuch* Bd. 7 S. 488. 1882.

3) E. Babák, Über die Ontogenie des Atemzentrums der Anuren und seine automatische Tätigkeit. *Pflüger's Arch.* Bd. 127 S. 502. 1909.

Atmung Marcacci¹⁾ beschäftigt, leider ohne erforderliche Genauigkeit, so dass seine Ergebnisse weitgehend problematisch sind (s. auch bei Winterstein l. c.). Er schätzt die oropharyngeale Atmung weit über die Hautatmung ab, da die Frösche mit tamponierter Mundhöhle („bâillonées“) oder mittels Kompressoren von aussen zusammengedrücktem Mundboden frühzeitig absterben, angeblich durch Asphyxie; die alleinige Hautatmung soll bei gewöhnlicher Zimmertemperatur nur einige Stunden lang das Leben zu erhalten imstande sein, während ohne Lungen die Tiere einige Tage am Leben bleiben. Die Methode, womit er wenigstens für die Kohlensäure die Ausgiebigkeit der Buccopharyngeal- atmung zahlenmässig festzustellen suchte, war aber ungenügend. Auch der Schluss, dass für die bei lungenlosen oder tamponierten untergetauchten Fröschen bald erscheinende „Anästhesie“ die Kohlensäure verantwortlich ist, lässt sich gar nicht halten.

Gegen Marcacci's Versuche und Schlüsse hat Ficalbi²⁾ die Ergebnisse seiner genaueren Versuchsanstellungen veröffentlicht, über welche wir aber nur auf Grund von Baglioni's³⁾ Berichterstattung referieren können. Bei *Hyla arborea* soll die Mundatmung im Verhältnis zu der Hautatmung in der Luft eine untergeordnete Rolle spielen (die Darmatmung ist auch von ganz geringer Bedeutung). Die Frösche, denen die Mund- und Nasenhöhle verstopft wurde, sollen nicht so durch Erstickung als vielmehr durch reflektorischen Zentrenshock zugrunde gehen; nach der Abschneidung des Unterkiefers vermögen sie viel längere Zeit zu überleben (in diesem Falle aber — müssen wir einwenden — ist die oropharyngeale Atmung grösstenteils erhalten, trotz der Beseitigung der Kehlzillationen).

Wir haben eine Reihe von Untersuchungen ausgeführt, um die Ausgiebigkeit der oropharyngealen Atmung beim Frosche abzuschätzen; aber es ist uns bisher nicht gelungen, eine Methode zu finden, die von störenden Mängeln nicht behaftet wäre.

Unsere neuen Beobachtungen (s. auch Abschnitt IV. G) haben viele Fälle ergeben, wo stundenlang, ja tagelang alleinige Kehl-

1) A. Marcacci, L'asphyxie chez les animaux à sang froid. Arch. ital. de biol. t. 21 p. 1. 1894.

2) E. Ficalbi, Osservazioni sulla respirazione degli anfi anuri. Messina 1896.

3) S. Baglioni, Zur vergleichenden Physiologie der Atembewegungen der Wirbeltiere. Ergebn. d. Physiol. Bd. 11 S. 526. 1911.

oszillationen bestehen; wenn man diese Fälle mit den nur den Kehlatemrhythmus aufweisenden lungenlosen Salamandriden vergleicht, so ist der Schluss zwingend, dass diese Kehlbewegungen eine respiratorische Bedeutung haben. Es ist zugleich ersichtlich, dass auch Mochi's¹⁾ Annahme, dergemäss die für die Vorbereitung von frischer Luft zur Lungeneinatmung völlig überflüssig grosse Frequenz der Kehloszillationen den Zweck hat, den Luftinhalt der Lungen während der Inspirationspause durchzumischen, unwahrscheinlich ist. [Ähnliches wie Mochi hat schon Graham Brown²⁾ gemeint]. [Keith's³⁾ Hypothese, dass die Kehloszillationen negativen Druck in der Lunge herstellen usw., ist unhaltbar.]

IV. Die Beeinflussung resp. die Regulation der Kehlund Lungenatembewegungen.

Wie der Mechanismus der Kehloszillationen und der Lungenatmungen wesentlich verschieden ist (s. III.), so können wir dasselbe auch in Hinsicht auf ihre reflektorische Beeinflussbarkeit sowie auch in betreff der Temperatureinwirkung, Asphyxie usw. behaupten. Durch unsere Untersuchungen wurden wir zur Annahme von zweierlei grundsätzlich verschiedenen Atemzentren für diese zweierlei Atembewegungen gezwungen. Wir haben nachher gefunden, dass schon Heinemann (l. c.) dasselbe getan, ja dass er auch ähnliche Bezeichnungen — Kehlatmungszentrum und Lungenatmungszentrum — eingeführt hatte, wobei er allerdings nur auf der Verschiedenheit der peripheren Mechanismen der beiden Atembewegungsarten basierte, während wir besonders auch die wesentlich verschiedenen Regulationstätigkeiten der beiderlei zentralen Nervenmechanismen hervorgehoben haben. Zwischen den hypostasierten zwei Atemzentren bestehen allerdings innige Beziehungen, denen spezielle Aufmerksamkeit zu schenken ist.

1) A. Mochi, Dispnea asfittica e dispnea riflessa nella rana. *Folia Neurobiol.* Bd. 6 p. 769. 1912.

2) T. Graham Brown, Die Atembewegungen des Frosches und ihre Beeinflussung durch die nervösen Zentren und durch das Labyrinth. *Pflüger's Arch.* Bd. 130 S. 193. 1909.

3) A. Keith, Respiration in frogs. *Nature* t. 69 p. 511. 1904.

A. Bisherige Untersuchungen.

Heinemann hat angegeben, dass (s. schon oben) beim gereizten Frosche die sonst so seltenen Lungenatemakte ungemein vermehrt auftreten, während die Kehloszillationen bedeutend seltener werden, im Vergleiche mit ihrer Normalzahl.

Martin (l. c.) erwägt die Möglichkeit von zwei verschiedenen Atemzentren, indem bei den Lungenatmungen weit ausgiebigere und auf zahlreichere Muskeln sich erstreckende Innervation vorkommt als bei den Kehloszillationen (die zugleich auch weit frequenter sind). Er meint aber, dass in der „Dyspnoë“ (das Wort wird da wohl in ganz vagem Sinne angewendet) und bei der Reizung von *Lobi optici* „the flank and throat respirations gradually shade off into one another“; demnach hält er es nicht für möglich, zwei selbständige Zentren dafür anzuerkennen. Diese Ansicht von „Übergängen“ zwischen den beiden Atemmechanismen ist allerdings grundlos.

Heinemann gelangte auf Grund seiner Reizversuche zur Annahme, dass der von *Medulla oblongata* ausgehende Respirationsimpuls eine gewisse Stärke erreichen muss, um die ganze Reihe der komplizierten Muskeltätigkeiten einer Lungenventilation hervorzu bringen, während der einfache Mechanismus des Kehlatemaktes leicht in Tätigkeit gesetzt werden kann; d. h. er hält dafür, dass der Innervationsimpuls beträchtlich anschwellen muss, um den komplizierten Lungenatemmechanismus zu erregen, während schon durch schwache Entladungen der Muskelapparat der Kehloszillationen in Bewegung gerät.

Für diese Hypothese hat später Sherrington¹⁾ anscheinend ungemein zusprechende Beobachtungen durchgeführt. Er hat zwar bei normalen Temporarien im Winter keine regelmässige Periodizität der Atembewegungen entdecken können. Nach der Entfernung der Hemisphären und *Thalami optici* erscheint aber (am zweiten bis vierten Tage) ausgesprochene periodische Respiration, und zwar der Cheyne-Stokes'sche Typus, indem die Atembewegungen allmählich sich vergrössern und wieder verkleinern. Mit einem leichten Hebel (welcher am vorher kokainisierten Kehlbezirk appliziert wurde) konnte er in der sonst normalen Lage des Tieres den Atemrhythmus registrieren. Die Kehl- sowie die „wahren“ Atembewegungen

1) C. S. Sherrington, Note on the Cheyne-Stokes' breathing in the frog. Journ. of Physiol. vol. 12 p. 292. 1891.

(= Lungenventilationen) besitzen zuweilen einen völlig unabhängigen Rhythmus; trotzdem aber lässt sich wiederum zwischen den beiden Arten der Atembewegungen unzweideutige Beziehung sicherstellen, wenn man in völliger Ruhe befindliche Tiere nach der Erholung von der Operation untersucht: Die Kehlbewegungen vermindern sich fast bis zum Verschwinden, um dann wieder allmählich anzusteigen, wobei auf dem Gipfel des Anstieges gleichsam als Krisis die mächtige Lungenventilation erscheint; nachher fallen allmählich die Amplituden der Atembewegungen herab. Die Dauer eines solchen Zyklus, am besten durch zwei Lungenventilationen charakterisiert, beträgt 20 Sekunden bis ungefähr 1 Minute. Die Lungenventilation scheint niemals während der kleinen oder der kleinsten Kehlbewegungen vorzukommen. Beim gereizten Tiere sowie bald nach der Operation kommen die Lungenventilationen abrupt zustande, getrennt durch gleichgrosse Kehlbewegungen. — Die Oszillationen der Kehlbewegungen geschehen durchgehend um die Ruhelageachse; die Exspiratoren sowie die Inspiratoren sind völlig einander entsprechend tätig. — Man könnte also glauben, dass ein und dasselbe Atemzentrum erst dann die Lungenventilation hervorbringt, nachdem es vorher während der ungenügend starken Erregung nur die progressiv sich vergrößernden Kehloszillationen bedingt hatte. Allerdings erkennt Sherrington an, dass dies nicht für die Norm gelten würde, wo keine Periodizität der Kehloszillationen vorkommt und die Lungenventilation abrupt auftritt. — Man könnte wohl mit grösserem Recht schliessen, dass hier zwei zentrale Nervenmechanismen vorhanden sind, deren Verhältnis bei den von Sherrington operierten Tieren gegenüber der Norm so verändert wird, dass die progressiv zunehmende Tätigkeit des Kehlatemzentrums in gewissem kritischen Momente sich auf das Lungenatemzentrum ausbreitet, worauf wiederum eine Abschwellung der Tätigkeit im Kehlatemzentrum zustande kommt; durch die gleiche Operation müssen wir allerdings zugleich diese Periodizität der Kehlatemzentrumtätigkeit bedingt annehmen (wir werden im weiteren über die Beziehungen der einzelnen Gehirnabschnitte zu den Atembewegungen des Frosches eingehender berichten).

Über die mögliche *B l u t r e i z u n g* des Atemzentrums des Frosches konnten wir in der älteren Literatur eine flüchtige Bemerkung bei Rosenthal¹⁾ finden, dass er bei (jungen Kaninchen, Meerschweinchen,

1) J. Rosenthal, Studien über Atembewegungen. Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Med. 1864 S. 462.

Fledermäusen und) Fröschen eine ausgesprochene Dyspnoë gesehen hatte, wenn Wasserstoff durch das Gefäß geleitet wurde. Wahrscheinlich sind ihm da gewisse angestrengte Abänderungen des Atemtypus aufgefallen, über welche wir weiter handeln werden. Aber bald nachher hat v. Wittich (l. c.) sich ganz entschieden gegen die „Automatie“ der Oblongata beim Frosche gewendet. An den „dekapitierten“ (s. den Abschnitt H) Tieren, deren Blut bald ungemein dunkel wird, sollen niemals der Dyspnoë ähnliche Zustände vorkommen; im Gegenteil wird Atemlosigkeit während langer Zeiten wahrgenommen, die allerdings reflektorisch sich leicht unterbrechen lässt (dasselbe wird auch noch nach Enthäutung beobachtet, wo aber von einem Hautrest aus sich die Atembewegungen auslösen lassen; würde der Sauerstoffmangel einen Reiz darstellen, so müsste ein solcher nach Enthäutung wenigstens später zur Geltung kommen). Ebenfalls nach Lungenexstirpation und Vagotomie sowie der Unterbindung der Lungengefäße, ja sogar des Bulbus aortae (s. Abschnitt F) will der Autor keine Anzeichen der Dyspnoë verzeichnet haben: Im ersten Falle bleiben die Atembewegungen nach einiger Zeit vollständig aus, und nur schwache Kehlhautbewegungen bei offenen Nasenlöchern bleiben übrig (= „Kehloszillationen“ Heine mann's); im zweiten bestanden nur unmittelbar gewaltsame Atembewegungen, aber weiter sitzen die Tiere atemlos da (mehrere Tage lang); im dritten war ebenfalls Atemlosigkeit vorhanden (ohne irgendwelche vorherige Steigerung der Atemfrequenz, welche der Autor schon als Folge von peripherer Reizung, also als reflektorische Erscheinung erwartet hatte); im vierten sollen die Tiere fast unmittelbar matt hinsinken und atmen kaum spontan. Demnach sind nach des Autors Meinung die Atembewegungen der Frösche reflektorischer Natur. — Ausserdem berichtet v. Wittich über den Einfluss von Kohlensäure auf normale, dekapitierte, lungenlose usw. Frösche; doch denselben lässt sich kaum etwas Wertvolles für die normale Atemregulation entnehmen, denn es wurden zu starke Konzentrationen verwendet; immerhin verdienen die angegebenen Unterschiede des Benehmens entgrosshirnter usw. Frösche Beachtung (s. noch weiter).

Aus den von Sokolow und Luchsinger (l. c.) ausgeführten Untersuchungen über die periodische Atmung des Frosches während der Erholung von einer durch Kompression der Aorta verursachten Gehirnerstickung lassen sich keine weitreichenden Schlüsse ziehen, da man hier keine genaue Unterscheidung der Kehl- und Lungen-

atmungen findet; die Autoren haben angeblich „nur die Inspirationen (Schluckbewegungen) der Kehlhaut beobachtet“, also wahrscheinlich nur die Lungenventilationen; aber man weiss nicht, ob sie wirklich dieselben allein verzeichnet haben (gewisse Anzeichen sprechen dagegen). Durch die Vorderhirnexstirpation und andere Umstände wurden ausserdem die Bedingungen der Versuche kompliziert. Die Autoren haben da eigentlich nur zu der Periodizität der Tätigkeit des sich aus der Parese erholenden Atemzentrums ihr Augenmerk gerichtet, um allgemeine Sätze über das Verhältnis der Rhythmik und Periodik formulieren zu können. Über die Art der Periodik, welche wahrscheinlich in diesen Versuchen zutage getreten ist, siehe weiter in unseren Versuchen.

Sehr genau hat Wedensky (l. c.) die Art des Rhythmus der Kehlzillationen und Lungenatmungen, besonders aber der letzteren erforscht, denen er allein die Rolle von Atembewegungen zuschreibt. Er glaubt allerdings eine Norm beobachtet zu haben, indem am Versuchstiere die „ventilierenden, einpumpenden und entleerenden“ Lungenventilationen periodisch lebhaft abwechselten, während es sich da sichtlich (s. weiter) um Reizeinflüsse gehandelt hat; dem normalen Verhalten näherten sich nur die Beobachtungen, wo ganze Minuten hindurch nur Kehlzillationsrhythmus vorhanden war. Als eine eigentümliche komplizierte Periode der Lungenatmung beschreibt er das folgende Bild: Nach einigen „einpumpenden“ Lungenventilationen kommt eine Pause zum Vorschein, nachher einige „entleerende“, im weiteren langsame „ventilierende“ Lungenatemzüge, worauf wiederum die „einpumpenden“ Atembewegungen erscheinen; dies dauert im ganzen etwa 2—3 Minuten, bei lebhafter Respiration kürzer. Mit dieser Periodik sollen auch Lokomotionsbewegungen in Beziehung sein, indem sie gewöhnlich nach der Pause (mit „entleerenden“ Lungenventilationen) auftreten; nach der Lokomotion aber treten gewöhnlich „einpumpende“ Lungenatmungen auf.

Langendorff's (l. c.) Ermittlungen bringen eine systematische Bearbeitung des Problems dar, welches eigentlich nur nebenbei Sokolow und Luchsinger berührt haben: inwieweit die Tätigkeit des Atemrhythmus — und zwar des Lungenatemrhythmus — durch den Ausschluss der (normalen oder künstlichen) Zirkulation abgeändert wird. Leider lässt sich schwer abschätzen, ob „nur die wahren Atembewegungen berücksichtigt“ worden waren, wie es der Verfasser geplant hatte. Er gibt an, dass nach Verhinderung des

Blutzuflusses zur Medulla oblongata zuerst mehr oder minder verlangsamte Atmung zu verzeichnen ist, mit verschiedenen langen Pausen und zuweilen mit sehr starken Atemzügen (hat es sich hier nicht um die „einpumpenden“ Atembewegungen gehandelt?) Der Autor wendet sich entschieden gegen v. Anrep, der von unmittelbarer Atembeschleunigung spricht; es soll weder ein freies noch fixiertes Tier eine Beschleunigung aufweisen. Es soll dann von den Unregelmässigkeiten ein vorübergehender Übergang zur Norm erfolgen, worauf die Pausen sich vergrössern und periodische Atmung auftritt, bis nur vereinzelte Atemzüge und endlich Atemstillstand zustande kommt. Nach der Erneuerung des Blutkreislaufes kehren die Atembewegungen um so eher zurück, je kürzer die Unterbindung gedauert hat; in der Regel sieht man periodische Atmung, die Pausen verkürzen sich, die Zahl der Atemzüge in den Gruppen steigt an. — Nach Entblutung soll ebenfalls periodische Atmung vorkommen. Die Salzfrösche zeigen unmittelbar nach der Transfusion verschiedenes Verhalten (regelmässige, aber verlangsamte — oder aber „dyspnoische“ Atmung — oder unregelmässige Ruhepausen — oder periodische Atmung — oder Atemeinstellung); es lässt sich nicht sagen, was willkürlich, was reflektorisch oder durch Blutverlust oder Salzeinwirkung verursacht ist. Später soll regelmässiger Atemrhythmus mit Übergängen zur periodischen Atmung vorhanden sein (auf dieser Stelle wird bei dem Leser am stärksten der Zweifel geweckt, ob tatsächlich nur die Lungenatmung registriert worden war: es sollen nämlich fast minutenlang frequente und schwache Atmungen, durch vereinzelte mächtige unterbrochen, aufgetreten sein oder noch öfters ansteigende und abfallende Atemgruppen und nachher „Norm“ usw.). Wir sehen von der weiteren Schilderung der periodischen Typen ab; endlich sieht man nur „aufgelöste Gruppen“ und sehr lange Pausen. — Sonst wird noch hervorgehoben, dass nach der Unterbindung von der Haut aus reflektorische Atemgruppen, in der Phase der Einzelatmungen nur ein Atemzug ausgelöst werden. — Bei Burkart¹⁾ wird eine gelegentliche Bemerkung gemacht, dass „Frösche, deren Blut aus den Gefässen vollständig verdrängt und durch Kochsalzlösung ersetzt ist, die schönsten Atembewegungen zeigen“. Die unter

1) R. Burkart, Studien über die automatische Tätigkeit des Atemzentrums und über die Beziehungen desselben zum Nervus vagus und anderen Atemnerven. Pflüger's Arch. Bd. 16 S. 439. 1878.

Langendorff ausgeführte Arbeit Aronson's¹⁾ hat am gefesselten Tiere, dessen Lunge durch eingebundene Kanüle künstlich ventiliert wurde, die Atembewegungen gezählt; der Autor hat dabei die Kehlatembewegungen „meist vernachlässigt“; auch wenn das Blut durch seine Farbe ausgiebige Sauerstoffbereicherung kundgab, bestanden normale Kehlund „echte“ Atmungen; keine apnoischen Pausen gegenüber der Norm wurden verzeichnet. — Auch W. Rosenthal²⁾ ist zu negativen Ergebnissen gelangt, als er das Verhalten der Frösche bei vermindertem Luftdruck untersuchte.

Von Aubert (l. c.) wurden auch bei völlig ruhenden Fröschen grosse Unregelmässigkeiten der Atembewegungen beobachtet. Dieselben sollen oft stundenlang vollständig fehlen, insbesondere wenn der Kopf, anscheinend im Schlafe, auf der Unterlage ruht. Bei den Bewegungen des Körpers nimmt man schon voraus das Aufhören der Oszillationen der Kehle wahr. Nach der Lokomotion werden Atembewegungen der Nase und der Flanken (= Lungenventilationen) verzeichnet (s. oben Wedensky); die nachher folgenden Kehloszillationen sind zuerst ziemlich umfänglich, nehmen aber allmählich immer ab, bis sie verschwindend klein werden oder vielleicht gänzlich aufhören (s. auch in Abschnitt II). — In sauerstoffloser Luft tritt zuerst eine Pause auf, und auch weiter erscheinen, und zwar immer längere Pausen, welche nur selten von einer „wirklichen Respirationbewegung“ und darauffolgenden Oszillationen der Kehle unterbrochen werden, gewöhnlich nur, nachdem eine spontane Körperbewegung stattgefunden hat. Die Nasen- und Flankenbewegungen sind übrigens schwer zu beobachten, sie scheinen von Anfang an äusserst unregelmässig zu erfolgen; die leicht zu verfolgenden Kehloszillationen sieht man manchmal nach „wirklichen Respirationen“, manchmal selbständig; sie beginnen ziemlich lebhaft und umfangreich, werden dann immer kleiner, bis sie so schwach sind, dass sie kaum noch bemerkt werden; das ganze Bild kommt übrigens ganz ebenso vor bei Fröschen in normaler Luft. Wenn die Körperbewegungen selten geworden sind, sind meistens weder „Respirationen“ noch Oszillationen

1) H. Aronson, Über Apnoë bei Kaltblütern und neugeborenen Säugetieren. Arch. f. Physiol. 1885 S. 267.

2) W. Rosenthal, Hat Verminderung des Luftdruckes einen Einfluss auf die Muskeln und das Nervensystem des Frosches? Arch. f. Physiol. 1896 S. 19.

der Kehle zu beobachten. — Pflüger's¹⁾ etwas ältere Beschreibung des Verhaltens der Frösche ohne Sauerstoff enthält keine dyspnoischen Symptome (nicht einmal das weite „Maulaufreissen“ lässt sich in diesem Sinne deuten); die „sehr schnelle“ Atmung am Anfange des Versuches ist sichtlich durch reflektorische Reizung (Manipulationen) verursacht worden.

Wie ersichtlich, meint Aubert, dass bei erstickendem Frosche keine dyspnoischen Erscheinungen vorhanden sind; er lässt den Atemrhythmus ausschliesslich von der Ruhe und den sonstigen Bewegungen der Tiere abhängig sein. Die einzige Erscheinung, die den Eindruck von Atemnot machen könnte — welche auch Pflüger beobachtet hatte, nämlich das weite Öffnen des Mundes des sich energisch aufrichtenden Tieres — ist keineswegs konstant (s. weiter).

Knoll (l. c.) gibt an, dass ruhige Frösche lange Zeit hindurch nur in verschiedenem Verhältnis miteinander abwechselnde Kehl- und ventilierende Lungenatmungen aufweisen (dass aber jede Reizung eine Anzahl von aufblähenden und entleerenden Lungenrespirationen auslöst); gewöhnlich kommt auf zwei oder mehrere Kehlatmungen zumeist nur eine ventilierende Lungenatmung oder auf eine längere Reihe der ersteren eine kleine Gruppe der letzteren. Beunruhigt oder behufs graphischer Registration gefesselt weist der Frosch lediglich ventilierende Lungenatmungen ohne Kehloszillationen auf.

In Winterstein's²⁾ Untersuchungen [wenn man die Kropetschen³⁾ ausser acht lässt, da er bei 20—50% iger oder reiner Kohlensäure nur über narkotische Wirkungen berichtet] treten in kohlenensäure-reicher Atmosphäre nebst der Abwehrbewegungen starke Änderungen des Atemrhythmus zum Vorschein; die Kehloszillationen hören fast sogleich auf und machen den zuerst vertieften und stark vermehrten Lungenatmungen Platz, welche ein Vollpumpen der Lungen bewirken, dann aber bald immer seltener und langsamer werden, um bei fortschreitender Lähmung ganz aufzuhören; in einzelnen Fällen sind bei kräftigen Tieren bei 25% igem CO₂ einige Zeit, nachdem die übrigen Erregungserscheinungen schon vorüber waren, häufige Aufsperrungen

1) E. Pflüger, Über die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen. Pflüger's Arch. Bd. 10 S. 316. 1875.

2) H. Winterstein, Über die Wirkung der Kohlensäure auf das Zentralnervensystem. Arch. f. Physiol., Supplbd. S. 177. 1900.

3) A. Kropet, Die Kohlensäure als Atmungsreiz. Pflüger's Arch. Bd. 73 S. 438. 1898.

des Maules erschienen, die aber kaum als dyspnoische Zeichen aufzufassen sind, da sie bei Erstickung in der Wasserstoffatmosphäre oft gar nicht, sicher aber nicht regelmässig beobachtet werden, während man sie in einfacher Weise durch Verkleben der Nasenlöcher hervorrufen kann. Der Autor hält dieselben also für durch Störung der normalen Atemtätigkeit bedingte Reflexe. — Im weiteren hat Winterstein den Versuch gemacht, die zentrale Wirkungsweise des Kohlendioxyds als Atemreiz zu erforschen, indem er durch Karbolsäure die sensiblen Elemente des Rückenmarkes ausschaltete: Es hat hier, wo zugleich die motorischen Elemente erhöhte Erregbarkeit aufweisen, die Kohlensäure keine auffällige bewegungsauslösende Wirkung zutage gelegt, so dass es höchstwahrscheinlich ist, dass auch die obengeschilderten Erregungserscheinungen am normalen Tiere reflektorischer Natur sind.

Die von Couvreur¹⁾ vollführten Untersuchungen haben ergeben, dass in kohlenstoffhaltiger Atmosphäre eine starke Beschleunigung (und Verstärkung) des Atemrhythmus sich ausbildet, und zwar noch nach der Entfernung der proximalen Gehirnabschnitte bis oberhalb des Abganges des siebenten Hirnnerven; wird der Schnitt unterhalb dieser Stelle geführt, so wird keine Beschleunigung durch CO₂ mehr beobachtet. Daraus schliesst der Autor, dass es in dieser Region eine auf CO₂ empfindliche Stelle gibt, welche aber nicht dem Atemzentrum entspricht; er meint, dass vielleicht die Venosität des Blutes keine Hauptursache des Atemrhythmus vorstellt, und neigt zur reflektorischen Theorie des letzteren. Dieser Abschnitt der Arbeit ist nicht genug klar; was die experimentelle Seite derselben betrifft, kann man bezweifeln, ob es sich bei der erzielten Beschleunigung des Atemrhythmus tatsächlich um zentrale Kohlensäureeinwirkung gehandelt hat, obwohl der Verfasser angibt, dass er die reflektorische Einwirkung ausgeschlossen hat (auf welche Weise?). Wahrscheinlich hat er auch nur den Lungenatmungen Aufmerksamkeit gewidmet; es ist aber dann die für die „Norm“ angegebene Zahl derselben (24 in einer Minute) ganz abnorm.

Wir sind schon wiederholt zu der Frage gelangt, ob und auf welche Weise die Atembewegungen des Frosches durch zentrale oder Blutreize beeinflusst werden; aber die Antwort war entweder ver-

1) E. Couvreur, Action de CO₂ sur les centres respiratoires de la grenouille. Compt. Rend. Soc. Biol. t. 54 p. 518. 1902.

neinend oder zweifelhaft. Von den alten Forschern dürfen wir noch Humboldt anführen [nach Edwards¹⁾], der die Atembewegungen in der Luft und bei Zuleitung des „Stickgases“ gezählt haben soll: „Sogleich veränderten sich die Atemzüge, und diese Veränderung nahm im geraden Verhältnis mit der Menge des zugesetzten Stickgases zu; allein weder Stickgas, noch Wasserstoffgas, noch kohlen-saures Gas wirkten so kräftig als Wasser.“ Es ist nicht klar, was für eine Veränderung im „Stickgas“ gemeint wird; da aber weiter von Edwards über die hemmende Einwirkung des Wassers gesprochen wird, so scheint es, dass die beiden Beobachter im „Stickgas“ eine fortschreitende Abnahme der sämtlichen Atembewegungen gesehen haben. — Bei J. Müller²⁾ werden bei in Wasserstoffatmosphäre gehaltenem Frosche keine dyspnoischen Zeichen erwähnt; aus der erfolgten Lähmung und aus der nachherigen Erholung in der Luft wird nur geschlossen, dass das arterielle Blut eine Bedingung für dauernde Tätigkeit des Atemzentrums vorstellt.

Die erste klare und höchstwahrscheinlich genaue, leider äusserst lakonisch beschriebene Beobachtung einer Sauerstoffmangeldyspnoë verdanken wir eben J. Rosenthal (l. c.), der bei (jungen Kaninchen, Meerschweinchen, Fledermäusen und) Fröschen in der mit Wasserstoff progressiv verdünnten Luft eine Dyspnoë, „so deutlich als dies bei Fröschen nur möglich ist“, gesehen hat. Wenn aber Rosenthal weiter schreibt, dass „zuletzt Krämpfe ausbrechen“, so will er dies wohl nur bei den erwähnten Säugetieren beobachtet haben. — Diese Angabe wird in der weiteren Literatur nicht weiter angeführt, bis wir sie wieder entdeckt haben, nachdem wir schon den weiter geschilderten genauen Nachweis einer Sauerstoffmangeldyspnoë geführt hatten.

Nur flüchtig berühren wir Danilewski's³⁾ Bericht über den vermeintlichen Dyspnoënachweis beim Frosch. Wird ein nasses Fliesspapierstreifen auf die äusseren Nasenlöcher gelegt, so entfernt das Tier dasselbe bald durch geschickte Abwischbewegung; wird die

1) Edwards, Über Asphyxie der Batrachier (Ann. de chimie et physiol. t. 5 p. 356) in Deutsch. Arch. f. Physiol. Bd. 3 S. 610. 1817.

2) J. Müller, Handb. der Physiol. des Menschen für Vorlesungen Bd. 2 S. 76. 1840.

3) B. Danilewski, Über die Hemmungen der Reflex- und Willkürbewegungen. Beiträge zur Lehre vom tierischen Hypnotismus. Pflüger's Arch. Bd. 24 S. 501. 1881.

letztere verhindert, so soll die Atmung zuerst eingestellt, dann stark vermehrt werden, bis auch spasmodische Kontraktionen der Atemmuskeln erscheinen: Einziehen der Augen, Streckung des Kopfes usw., auch oft die schon oben erwähnten Öffnungen des Maules; nach Entfernung des Hindernisses besteht eine Weile ein beschleunigter Atemrhythmus. Bei „hypnotisiertem“ Tier wird die Abwischbewegung (angeblich „Resultat“ eines elementaren Denkens, willkürlicher „Impuls“) gehemmt, und es soll da in 10—20 Sekunden eine „Dyspnoë“ zustande kommen. Nach der Exstirpation des Vorderhirns soll dieser Versuch viel geringere „Dyspnoë“ hervorbringen, und es folgt bald der Abwischreflex. Es wird der Schluss getroffen, dass vielleicht das Vorderhirn „die wirkliche Gefahr der Atemnot übertreibt“ usw. — Es handelt sich aber überhaupt um „keine Dyspnoë, sofern dieser bei den höheren Wirbeltieren ausgearbeitete Begriff eine durch Blutreizung bedingte Vermehrung der Atemzentrentätigkeit enthält, sondern nur um reflektorische Reaktionen, durch mechanische Störung des normalen Atemmechanismus bedingt; es wurde schon im vorhergehenden über eine Reihe von solchen Beeinflussungen berichtet.

Nach Bethe¹⁾, der den derzeitigen Stand der Frage über die Atemregulation der Amphibien kurz zusammengefasst hat, ist der Gasgehalt des Blutes ohne jeden Einfluss auf die Auslösung der Atembewegungen; es soll sich das Atemzentrum der Amphibien (und Fische) wesentlich von den Atemzentren der höheren Wirbeltiere in dieser Hinsicht unterscheiden.

Robertson's²⁾ Versuche über die Einwirkung oxydierender und reduzierender Substanzen bei direkter Applikation auf die entblösste Medulla oblongata lassen sich schwer für unsere Frage verwerten; nichtsdestoweniger ist es bemerkenswert, dass der Autor bei den oxydierenden Mitteln eine Beschleunigung, bei den reduzierenden eine Verlangsamung des Atemrhythmus festgestellt hat, und man könnte, bei sorgfältiger Wiederholung dieser Versuche und bei genauer Unterscheidung der Kehloszillationen und Lungenatmungen zu wertvollen Ergebnissen gelangen.

1) A. Bethe, Allgem. Anatomie und Physiologie des Nervensystems S. 393. Leipzig 1903.

2) T. Brailsford Robertson, Sur la dynamique chimique du système nerveux central. Arch. internat. de physiol. t. 6 p. 388. 1908.

Sonst ist noch Nikolaides¹⁾ zu erwähnen, der in seiner ersten diesbezüglichen Arbeit die nach Abziehung der Haut in minutenlangen Pausen erscheinenden kurzdauernden Atembewegungen bei geöffnetem Munde für den Ausdruck der nach der Ausschaltung der Hautatmung zustande kommenden Dyspnoë (zentralen Ursprunges) hielt [s. die von Babák²⁾ veröffentlichte Kritik]; es braucht nicht ausführlich dargelegt zu werden, dass man aus solchen Versuchen nichts über die Atemregulation des normalen Tieres schliessen darf. Neuerdings hält er nur das weite Aufreissen des Maules für eine dyspnoische Erscheinung, worüber wir schon oben (s. Winterstein) als unhaltbare Ansicht berichtet haben; im ganzen bestreitet Nikolaides, dass „der Sauerstoffmangel und die Kohlensäureanhäufung durch Reizung des Atemzentrums die Atembewegungen auslösen“ würde, und neigt zur reflektorischen Theorie.

B. Eigene Untersuchungen an Urodelen.

In der Arbeit über die Ontogenie des Atemzentrums der Anuren haben wir³⁾ noch die insbesondere von Bethe formulierte Sonderstellung der Atemzentrentätigkeit bei den Amphibien für eine von namhaften Forschern festgestellte Tatsache gehalten und uns gezwungen gesehen, das abweichende Verhalten der Atemzentren der Anurenlarven, wo eine feine Einstellung der Regulation auf den Sauerstoffgehalt des Blutes resp. des äusseren Mediums vorkommt, mit den Verhältnissen bei den metamorphosierten Tieren, in Gegensatz zu stellen; es schien, dass es sich um ökologische Anpassungen an die grundverschiedenen Lebensverhältnisse der Larven und der Geschlechtsiere handelt [s. Babák⁴⁾].

1) R. Nikolaides, Die Atembewegungen der Amphibien und ihre Registrierung. Zentrabl. f. Physiol. Bd. 22 S. 753. 1908. — Untersuchungen über die Innervation der Atembewegungen der Amphibien. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1910 S. 197.

2) E. Babák und M. Kühnová, Über den Atemrhythmus und die Ontogenie der Atembewegungen bei den Urodelen. Pflüger's Arch. Bd. 130 S. 446. 1909.

3) E. Babák, Über die Ontogenie des Atemzentrums der Anuren und seine automatische Tätigkeit. Pflüger's Arch. Bd. 127 S. 502. 1909.

4) E. Babák, Über die Oberflächenentwicklung der Organismen und ihre Anpassungsfähigkeit. Biol. Zentrabl. Bd. 30 S. 231. 1910. — E. Babák, Zur ontogenetischen Betrachtungsweise in der Physiologie. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organ. Bd. 30 S. 248. 1910.

Die weitere Untersuchung der Urodelenatmung aber (Babák und Kühnová l. c.) hat auf das Problem der Atemregulation bei Amphibien neues Licht geworfen.

Die erwachsenen Tiere von *Salamandra maculosa* weisen in der Norm sehr verschiedenartigen Atemtypus auf, wohl dadurch bedingt, dass die reflektorische Reizbarkeit des Atemzentrums ausserordentlich gross ist und sogar diejenige der Anuren, über welche wir schon oben wiederholt berichtet haben, weitgehend zu übertreffen scheint. Es werden da sowohl die Lungen- als auch Kehlatmungen beeinflusst. Aber auch unter womöglich gleichen Versuchsbedingungen konnten an verschiedenen Tagen auffällige Unterschiede des Atemrhythmus verzeichnet werden. Demzufolge müssen bei den Versuchen über die durch Blutreize verursachten Atemänderungen die bezüglichen Untersuchungen in einem Zuge durchgeführt und die Einflüsse der zugehörigen Manipulationen durch spezielle Versuche ermittelt werden.

Bei den Erstickungsversuchen in Wasserstoffatmosphäre, insbesondere aber bei Erholung aus der Sauerstoffmangelparalyse hat sich da ein wesentlicher Unterschied im Verhalten der Lungenatmungen und Kehloszillationen gezeigt. Während der Erstickung sank die Anzahl der Kehlatmungen progressiv, während die Lungenventilationen anfänglich öfter wurden, um erst später ebenfalls abzunehmen und früher zu verschwinden als die Kehlatmungen, welche vor der definitiven Einstellung periodisch erfolgten (es kamen auch hier und da krampfartige Einziehungen des Mundbodens zum Vorschein). Bei der Erholung erschienen zuerst periodische, allmählich zahlreichere Kehlbewegungen (oft zuerst unregelmässig), dann bricht eine mächtige Dyspnoë der Lungenatmungen aus, immer mehr anwachsend, mit zugleich sich vermehrenden Kehlatmungen; erst nach längerer Zeit nimmt die Anzahl der Lungenventilationen ab, um zur Norm zurückzukehren, während die Kehloszillationen sich noch weiter vermehren, bis zu der normalen hohen Frequenz.

Man könnte demnach das Atemgeschäft von *Salamandra* (und wohl auch des Frosches, wie weiter zu sehen ist) als das Ergebnis der Interferenz von zweierlei Atemzentren auffassen. Das Kehlatemzentrum wird durch Verminderung des Sauerstoffgehaltes im Blute nicht zur intensiveren Tätigkeit angefacht, sondern allmählich paralysiert, und zwar später als das

Lungenatemzentrum, welches gleichsam auf feinere Sauerstoffgehaltoszillationen eingestellt ist, bald zur dyspnoischen Tätigkeit angeregt wird, um erst nachher gelähmt zu werden; die Verhältnisse der Erholung bringen diesen Unterschied der physiologischen Eigenschaften beider Zentren noch mehr zum Ausdruck.

C. Eigene Untersuchungen an Anuren. Erstickungsversuche.

Durch diese Versuchsergebnisse wurde in uns der Zweifel erweckt, ob die offizielle Lehre von der Ausnahmestellung des Frosches unter den Wirbeltieren in Hinsicht der Atemregulation zu Recht besteht. Tatsächlich haben nun die weiteren Untersuchungen ergeben, dass es sich hier nur um eine Folge ungenügender Beobachtung handelt, und dass sich die Anuren in den Erstickungsversuchen vielfach ähnlich verhalten wie Salamandra. Wir haben nur eine kurze Mitteilung über diese Frage veröffentlicht¹⁾ und wollen nun auf die bezüglichen Untersuchungen ausführlicher eingehen.

Wir haben durchwegs von allen Manipulationen Abstand genommen, von welchen es bekannt ist — s. unsere eben vorgeführte Zusammenfassung der älteren Arbeiten —, dass dadurch die Respirationsbewegungen entweder reflektorisch oder durch schwere Störung der inneren Bedingungen des Organismus beeinflusst werden (Fesselung, Registration, Operationen am Gehirn, an den Atemnerven, Einführung von Kanülen in die Nasenlöcher usw.). Man sucht womöglich nur die Sauerstoffgehaltsbedingungen zu ändern; da dabei ebenfalls gewisse Manipulationen reflektorisch das Atemgeschäft beeinflussen, überzeugt man sich, was für einen Einfluss die letzteren haben, indem man „Scheinänderungen des Gasmediums“ anstellt (ähnlich den „Scheinfütterungen“ bei der Analyse der Sekretion der Verdauungssäfte usw.).

Die eine Gruppe der Versuche bestand darin, dass wir den Frosch in ein mit Wasser vollgefülltes, hermetisch verstopftes Gefäß eingeschlossen und dann das Wasser durch Luft oder Wasserstoff verdrängt oder auch Luft allmählich mit Wasserstoff verdünnt haben, bis sich endlich der Frosch in reinem Wasserstoff befand. In akustisch signalisierten 15- oder 30-Sekunden-Intervallen wurde bei sonstiger

1) E. Babák, Über den Nachweis einer wahren (Sauerstoffmangel-)Dyspnoë beim Frosche. Folia Neurobiol. 1911 S. 539.

Ruhe durch blosser Inspektion das ganze Benehmen des Tieres mittels geeigneter Zeichen beschrieben, wobei insbesondere die Zahl und die Art der Bewegungen des Atemapparates genau verfolgt wurde. Die betreffenden Tiere wurden schon einige Tage vorher in dem gleich temperierten Laboratorium in ihren Versuchsgefässen gehalten, so dass ihr Verhalten in der Norm uns bekannt war; ebenfalls die schwachen Abänderungen des Atemrhythmus, welche durch die höchst schonende Manipulation des Verschliessens usw. bedingt wurden, haben wir in die Rechnung nehmen können.

Es ist bemerkenswert, dass unter solchen Umständen das Atemgeschäft des Frosches sehr regelmässig ist, gegenüber den Angaben der meisten älteren Forscher. Es darf behauptet werden, dass dieselben an gereizten oder abnormalen Tieren ihre Beobachtungen angestellt haben.

Die Kehloszillationen besitzen ein weit überwältigendes Übergewicht, indem grösstenteils auf etwa 10—50 davon in der Regel eine vereinzelter Lungenatmung kommt (sehr selten eine verdoppelte); es werden gleichsam individuelle Unterschiede in der Grösse der Kehloszillationengruppen vorgefunden, aber auch bei einem und demselben Versuchstiere variiert die Anzahl der Kehloszillationen in einer „Atemperiode“ zwischen zwei Lungenatmungen in weiten Grenzen; aber immer kommt da eine wenn auch noch so kleine Kehlatemgruppe vor. Je gereizter oder abnormaler das Tier, um so kleiner sind die letzteren, um so häufiger die Lungenventilationen, welche sogar gruppenweise auftreten und z. B. an die von Wedensky gegebene Schilderung erinnern; das Atemgeschäft überhaupt wird vollends unregelmässig.

Beispiel eines Erstickungsversuches.

Versuch am 23. Februar 1911. *Rana fusca* ♂. 20° C. Während je 5 Minuten in der Norm 680—690 Kehloszillationen in Gruppen von 3—96 (im Durchschnitte 30) zwischen je zwei Lungenventilationen, deren 21—24 in der gleichen Zeit auftreten.

Bei Durchleitung des Wasserstoffs kommen sehr bald öftere Lungenventilationen zum Vorschein, so dass die Kehlatemgruppen sich verkleinern, aber im ganzen während der ersten 5 Minuten etwas vermehrt werden: 794 K. (Kehlatmungen) + 61 L. (Lungenatmungen).

| | Zahl der Kehloszillationen | Zahl der Lungen-ventilationen | Zahl der Atembewegungen überhaupt |
|--|----------------------------|-------------------------------|-----------------------------------|
| Durchschnittszahl der Atembewegungen während 5 Min. in der Norm: | | | |
| | 689 | 22 | 711 |
| Zahl der Atembewegungen bei der Wasserstoff-durchleitung: | | | |
| Anfang bis 5. Min. | 764 | 61 | 825 |
| 5.— 10. " | 695 | 50 | 745 |
| 10.— 15. " | 676 | 64 | 740 |
| 15.— 20. " | 496 | 101 | 597 |
| 25.— 30. " | 492 | 112 | 604 |
| 30.— 35. " | 508 | 102 | 610 |
| 35.— 40. " | 446 | 114 | 560 |
| 40.— 45. " | 385 | 98 | 484 |
| 45.— 50. " | 346 | 90 | 436 |
| 50.— 55. " | 475 | 73 | 548 |
| 55.— 60. " | 177 | 80 | 257 |
| 65.— 70. " | 96 | 86 | 182 |
| 75.— 80. " | — | 86 | 86 |
| 90.— 95. " | — | 62 | 62 |
| 95.—100. " | — | 100 | 100 |
| 110.—115. " | — | 87 | 87 |
| 115.—120. " | — | 88 | 88 |
| 120.—125. " | — | 43 | 43 |
| 125.—130. " | — | 43 | 43 |
| 130.—135. " | — | 23 | 23 |

Die Kehlatembewegungen nehmen, von der anfänglichen Beschleunigung abgesehen, progressiv ab, um früher zu verschwinden als die Lungenatmungen, welche durchweg, insbesondere in der Mitte der Beobachtung, sehr frequent sind, um bei nahender Erschöpfung des Nervensystems der Norm sich zu nähern. Die stärkere anfängliche Vermehrung der Lungenatmungen wird ebenfalls wie diejenige des Kehlatemrhythmus mit den peripheren Einflüssen des veränderten Mediums in Beziehung zu bringen sein, während die übrigen Erscheinungen wohl zentral, durch Sauerstoffmangel des Blutes, hervorgebracht werden. Schon nach 10 Minuten werden die Lungenatmungen hier und da gruppenweise zuerst als „ventilirender“, im späteren Verlaufe als „einpumpender“ Atemtypus (Wedensky l. c.) angetroffen, was in 30 Minuten zur Regel wird, so dass nur abwechselnde Perioden auftreten, zwischen denen bei starker Aufblähung der Kehlrhythmus besteht; es nimmt weiter die Zahl der Lungenatemzüge in diesen Perioden und der Betrag der Aufblähung zu, zugleich aber die Summe der Kehloszillationen merklich ab, gleichzeitig mit Verkleinerung ihrer Exkursionen, insbesondere nach den

Lungenatemperioden, bis sogar nach den letzteren die Kehlatembewegungen einige Zeit aussetzen, um durch ihre Erscheinung eine nahende Lungenatemperiode anzukünden. Später werden zeitweise, endlich definitiv, die Kehloszillationen zwischen den mächtigen Lungenatemperioden vermisst. Die Abnahme der Frequenz und des Umfanges der letzteren (bei sichtlicher dyspnoischer Art des periodischen Atemtypus) bewegt uns zur Unterbrechung des Erstickungsversuches.

Nach vorsichtiger, ohne jede Reizung vollführter Eröffnung des Versuchsgefäßes leiten die ersten Ventilationen der Lunge mit atmosphärischer Luft einen ununterbrochenen Lungenatemtypus ein, wo fast jede Sekunde ein mächtiger Atemzug erscheint. Nach einiger Zeit, aber zuweilen erst am Ende der zehnten Minute, erscheinen seltene, dann allmählich frequenter werdende Kehloszillationen; sie sind zwischen einzelnen Lungenventilationen oder zwischen kleinen Gruppen von solchen vereinzelt oder in kleinen Gruppen, später in grossen Gruppen zwischen vereinzelt seltenen Lungenventilationen vorhanden (d. i. Norm).

| | Zahl der Atembewegungen nach Herstellung der Luftatmosphäre in 5-Min.-Intervallen | | |
|--------------------|---|------------------------------|-----------------------------------|
| | Zahl der Kehloszillationen | Zahl der Lungenventilationen | Zahl der Atembewegungen überhaupt |
| Anfang bis 5. Min. | — | 286 | 286 |
| 5.—10. " | 14 | 361 | 375 |
| 10.—15. " | 182 | 292 | 474 |
| 20.—25. " | 434 | 154 | 588 |
| 30.—35. " | 621 | 30 | 651 |

Was die Frequenz betrifft, gibt sich sowohl während der Erstickung als auch der Erholung nur bei den Lungenatembewegungen ein auffälliger Reizzustand zu erkennen (im ersten Falle durch allmählich ansteigende Vermehrung, im zweiten durch unmittelbaren Aufschwung, der später allmählich in die Norm übergeht), während das Kehlatemzentrum im ersten Falle allmähliche Depression, im zweiten allmählich fortschreitende Restitution aufweist. Wenn man, wie es bisher getan wurde, nur die Gesamtzahl der Atembewegungen betrachtet, ohne zwischen den zwei Typen zu unterscheiden, so kommt man infolge des eben geschilderten Verhaltens zu dem irrtümlichen Schlusse, dass der Frosch bei der Erstickung allmähliche Abnahme bis Einstellung, bei der Erholung von der Sauerstoffmangelparese

allmähliche Rückkehr des Atemrhythmus zur Norm zeigt, während es sich in der Tat um eine sowohl während der Erstickung als auch der Erholung zustande kommende auffällige Dyspnoë des Lungenatemrhythmus handelt.

Es ist aber bemerkenswert, dass die zweierlei Dypnoën während der Erstickung und während der Erholung keinesfalls gleiches Bild zutage legen. Was die Frequenz der Lungenatmungen betrifft, so findet man sie bei der Erholung bedeutend stärker dyspnoisch vermehrt als während des Erstickungsversuches. Und noch auffälliger differieren die Charaktere dieser dyspnoischen Atmungen: Bei der Erstickung sieht man zuerst eine allmähliche Vermehrung der in dem ununterbrochenen Kehlatemrhythmus zerstreuten Lungenventilationen, bald aber eine deutliche Gruppenbildung der letzteren, wobei der Anfang der Gruppe durch entleerende und ventilierende, das Ende derselben durch aufblähende Atemzüge gebildet wird; dieser Typus besteht bis zur Paralyse. Ein besonders typischer Verlauf ist folgender: Es werden die Nasenlöcher geöffnet, und die bisher aufgeblähten Lungen werden entleert; dann erscheint eine Reihe von gleichmässigen ventilierenden Lungenatmungen, endlich eine Reihe von einpumpenden und Atemeinstellung im aufgeblähten Zustande.

Bei der Erholung aber wird ein zuerst ununterbrochener Atemtypus bemerkt, wo durchweg nur ventilierende Atmungen vorhanden sind: Es wird der in die Mundhöhle teilweise entleerte Luftinhalt der Lungen wieder zurückbefördert, so dass es den Anschein hat, als ob ein und dasselbe Luftquantum sich zwischen der Mundpharynxhöhle und den Lungen mit grosser sichtlich dyspnoischer Anstrengung bewegen würde; dabei wird der Gaswechsel in den Lungen allerdings durch diese Luftdurchmischung gefördert, aber es besteht doch wieder der Nachteil, dass es sich um dieselbe allmählich verbrauchte Luft handelt. Es ist allerdings schwer, auszuschliessen, ob doch nur nicht dabei durch die nicht völlig schliessenden Nasenlöcher etwas davon zeitweise nach aussen und ebenfalls neue Luft von aussen nach innen befördert wird (über solche Abänderung des Atemmechanismus haben wir schon oben berichtet; s. Abschnitt II S. 73). Später, wo zerstreute und gar gruppierte Kehloszillationen in dem erregten Lungenatemrhythmus auftreten, sind allerdings sehr günstige Atmungsbedingungen geschaffen.

Den gleichen Verlauf haben auch die übrigen Versuche gehabt, wo ebenfalls ein kontinuierlicher Wasserstoffstrom durchgeleitet wurde

oder wo nach Auspressung des Wassers aus dem Gefässe mittels des Wasserstoffes (bis auf eine kleine Menge am Boden) das Tier in einer Atmosphäre mit unbedeutenden Spuren des Sauerstoffs sich befand.

Ausserdem wurden zahlreiche Erstickungsversuche so ausgeführt, dass die Tiere im Wasser bis zur Lähmung oder wenigstens bis zu starkgewecktem Sauerstoffhunger gehalten wurden, und dann die Erholung der Atemzentrentätigkeit verfolgt wurde. Wo noch keine Lähmung vorhanden war, da brach in der Luft sofort ein ununterbrochener dyspnoischer Lungenatemrhythmus aus, der erst allmählich durch eingesprengte Kehloszillationen zur Norm zurückkehrte, auf dieselbe Weise, wie wir dies soeben ausführlich geschildert hatten. Über die Bewegungserscheinungen am Atemapparat während des Untertauchtseins im Wasser werden wir weiter handeln (Abschn. V).

Wurde die Erstickung bis zur Lähmung getrieben, so wird erst nach gewisser Zeit in der Luft reflektorisch ein oder mehrere Lungenatemzüge ausgelöst; spontan erscheinen oft zuerst nur unregelmässig (auch gruppiert) schwache Mundbodenbewegungen, die Lungenatmungen gewöhnlich später, bei noch mehr fortgeschrittener Erholung. Als Zeichen einer Beschädigung des zentralen nervösen Atemmechanismus, welche allerdings noch reparabel ist, sieht man verschiedenes Verhalten: Es werden z. B. auf Reiz nur Quakreflexe ausgelöst (wobei die Luft aus den Lungen in die proximal verschlossene Mundhöhle und von da wieder zurück in die Lungen gepresst wird), erst später die Lungenventilationen; zuweilen wird auf den Reiz zuerst nur der Mund weit geöffnet, aber keine Atembewegung wahrgenommen; es können aber bei geöffnetem Munde allmählich spontan schwache Oszillationen des Bodens zustande kommen, ja es kann auch aus den Lungen expiriert werden (eine ausgiebige Füllung der Lungen ist allerdings bei geöffnetem Munde unmöglich). Die Lungenfüllung kann zuerst auf die Weise vollführt werden, dass der Mund weit geöffnet, dann verschlossen und sein Luftinhalt in die Lungen gepresst wird (bis zur Aufblähung). Die oben geschilderte auffällige Lungendyspnoë entwickelt sich bisweilen erst nach einer halben Stunde und später, und kann dann auch noch 2 Stunden bestehen, so dass die Norm erst nach Stunden zurückkehrt. Bei nochweiter getriebener Erstickung kann das zentrale Nervensystem so stark beschädigt werden, dass die typische, gleichsam den Restitutionsprozess bezeichnende Dyspnoë der Lungenatmungen überhaupt nicht mehr beobachtet wird, sondern nur unregelmässig

gruppierte oder vereinzelte Lungenventilationen, und das Tier geht zugrunde, auch wenn es schon Lokomotionsbewegungen usw. zeigte (über die verschiedenen Beschädigungen des Zentralnervensystems durch protrahierte Erstickung haben wir vor Jahren viele Erfahrungen gesammelt, die sich bis zu gewissem Grade mit denjenigen von Fühner in Pflüger's Archiv Bd. 129 S. 255 decken). Wiederholte schonende Erstickungsversuche brauchen das Lungenatemzentrum nicht zu beschädigen, wie unsere Versuche, die monatelang dauerten, beweisen (die diesbezügliche Abhandlung wird später erscheinen).

In der Norm besteht zwischen den Kehloszillationen und Lungenventilationen eine funktionelle Verknüpfung, wie aus der oben geschilderten zweckmässigen Einschaltung der Kehlatemperioden zwischen die vereinzelten Lungenventilationen zu ersehen ist. Durch reflektorische Beeinflussung wird meistens die Zahl der Lungenatmungen vermehrt, diejenige der Kehloszillationen entsprechend vermindert, indem anscheinend die letzteren als „unvollständige“ Atembewegungen sich in „vollständige“, hochkomplizierte Lungenatemzüge umbilden. Die Beziehung der beiden Atemtypen ist indessen nicht so innig. Wir haben soeben eine Reihe von Fällen beschrieben, wo dieselben getrennt vorkommen. Insbesondere bei der Erstickung haben wir nachgewiesen, dass der Lungenatemrhythmus dyspnoisch erregt, der Kehlatemrhythmus gehemmt wird; es kann sich da also kaum um die Reizung eines einheitlichen zentralen Nervenapparates handeln, so dass die „schwachen“ Atembewegungen in „starke“ (Kehloszillationen in Lungenatmungen) übergehen würden; denn man sieht bei der fortgeschrittenen Asphyxie alleinige, in langen Pausen vorkommende Lungenventilationen, gruppenweise angeordnet. Bei der Erholung aus der protrahierten Sauerstoffmangelparalyse können zuweilen auch zuerst nur Kehloszillationen auftreten; grösstenteils aber sind nur Lungenatmungen vorhanden, und auch ihr Erscheinen ist nicht der Hypothese günstig, nach welcher die beiden Atemtypen nur quantitative Abänderungen der Tätigkeit eines und desselben nervösen Mechanismus wären.

D. Die abweichende Organisation des Kehlatemzentrums (gegenüber dem Lungenatemzentrum) durch das Verhalten der lungenlosen Salamandriden bewiesen.

Wir haben soeben gesehen, dass die Kehloszillationen keine dyspnoische Vermehrung aufweisen. Es scheint aber,

dass das „Kehlatemzentrum“ sich auf der anderen Seite durch eine ausserordentliche Beeinflussbarkeit von seiten der verschiedenen „willkürlichen“ Bewegungsinervationen auszeichnet. Wenn das normale, ruhig atmende Tier seinen Kehlatemrhythmus beschleunigt oder verstärkt, oder wenn bei Abwesenheit von jeder Atembewegung plötzlich die Kehloszillationen erscheinen, lässt sich bald irgendwelche Bewegung (auch die Lungenventilation) erwarten. Dies lässt sich auch in den langen Atemstillständen im Stadium der fortgeschrittenen Erstickung beobachten: Es fehlen da die Kehloszillationen zwischen den Lungenatemperioden; wo aber dieselben plötzlich erscheinen, lässt sich mit Bestimmtheit irgendwelche Unruhe erwarten. Man kann da auch reflektorisch die Lungenatempause mit einem Kehlatemrhythmus auffüllen, indem man eben eine Unruhe (Lokomotion usw.) auslöst (zugleich werden die Lungenatemperioden häufiger gemacht).

Diese Eigenschaft des hypostasierten Kehlatmungsentrums konnten wir insbesondere bei den lungenlosen Salamandriden im höchsten Grade entwickelt nachweisen. Mit den Lungen ist da auch das durch den Sauerstoffmangel dyspnoisch erregbare Lungenatemzentrum verloren gegangen¹⁾, und es sind da nur die Kehloszillationen erhalten geblieben. Wir können in dem tatsächlichen Vorhandensein des in seinen sämtlichen Eigenschaften mit dem hypostasierten Kehlatemzentrum der übrigen Salamandriden und der Anuren übereinstimmenden alleinigen Atemzentrums für Kehlatembewegungen bei den lungenlosen Salamandriden einen Naturbeweis erblicken, dass unsere Hypothese von der Duplizität der zentralen nervösen Atemmechanismen bei den lungenatmenden Salamandriden und bei den Anuren den höchsten Grad von Wahrscheinlichkeit besitzt. Bei den lungenlosen Salamandriden ist auch der spezifische, auf Änderungen des Sauerstoffgehaltes im Blute eingestellte Regulationsmechanismus der Lungenatembewegungen verschwunden, und das allein gebliebene Kehlatemzentrum hat sich diese Fähigkeit nicht angeeignet, wie unsere Untersuchungen gezeigt haben¹⁾.

1) E. Babák, Neue Untersuchungen über die Atembewegungen der Urodelen mit besonderer Berücksichtigung der lungenlosen Salamandriden. • Pflüger's Arch. Bd. 153 S. 441. 1913.

Um so auffälliger haben sich die Eigenschaften des von uns oben studierten Kehlatemzentrums ausgebildet, als die innigen Beziehungen, welche das letztere mit dem Lungenatemzentrum gebunden haben, durch den Schwund der Lungen und also auch ihrer zentralen Repräsentation, d. h. des Lungenatemzentrums, sich gelöst haben. Das Kehlatemzentrum der lungenlosen Salamandriden ist reflektorisch ausserordentlich beeinflussbar, insbesondere aber wird die Frequenz und Grösse der Kehlosillationen durch die geringsten Körperbewegungen, ja sogar schon durch das Vorbereiten derselben, äusserst fein abgeändert, so dass dies als ein ebenso vollkommener Regulationsmechanismus gelten kann, wie es, allerdings in anderer Weise, derjenige des Lungenatemzentrums ist.

Die vergleichende Untersuchung hat also unsere auf Grund physiologischer Beobachtungen des Atemgeschäftes von Salamandra und des Frosches gefällten Urteile stark gestützt. Wir werden noch im V. Abschnitte Gelegenheit haben, die Bedeutung der vergleichenden Untersuchung für die Lehre von den Atembewegungen und ihrer Regulation an anderen Beispielen klarzulegen.

E. Über den Einfluss der Temperatur auf die Tätigkeit des Kehl- und Lungenatemzentrums.

Wir müssen aber vorher noch eine Reihe von Fragen berühren, welche mit der Regulation der Atembewegungen bei den Amphibien im Zusammenhange stehen.

Eine Reihe von Versuchen haben wir mit Herrn cand. med. V. Dýšek zu dem Zwecke angestellt, um den Einfluss der Temperatur nicht als reflektorischen Reizes, sondern als andauernder Lebensbedingung zu ermitteln.

Durch steigende Temperatur werden die Lebensprozesse, sofern sie auf überwiegend chemischer Grundlage beruhen, so beschleunigt, dass auf jede 10° C. der Temperaturquotient $Q_{10} = 2-3$ zutrifft. In einer von unseren Arbeiten¹⁾ haben wir nachgewiesen, dass je nach den Sauerstoffbedingungen im äusseren Medium und im Zentralnervensystem die Beschleunigung des Atemrhythmus verschiedenartig

1) E. Babák und J. Roček, Über die Temperaturkoeffizienten des Atemrhythmus bei reicher und bei ungenügender Versorgung des Atemzentrums mit Sauerstoff. Pflüger's Arch. Bd. 130 S. 477. 1909.

ausfällt; ein auf Sauerstoffgehalt eingestellter Regulationsmechanismus weist im Sauerstoffmangel eine bedeutend stärkere Beschleunigung seiner Tätigkeit bei wachsender Temperatur auf als im Sauerstoffreichtum. Es wäre möglich, dass man durch Erwärmung eine verschiedene Vermehrung der Kehll- und der Lungenatembewegungen erzielen würde, wenn die betreffenden Regulationsmechanismen oder „Atemzentren“ wirklich weitgehend unabhängig tätig sind und verschiedene physiologische Organisation besitzen, wofür wir schon im vorhergehenden eine Reihe von Daten angeführt haben.

Beispiel eines Temperaturversuches.

Versuch am 14. März 1912. *Rana esculenta*. Das Gefäss mit dem Tiere enthält am Boden etwas Wasser und ist in einem anderen grösseren Glasgefäss eingetaucht, dessen Wasser verschiedene Temperatur besitzt. Nach jedem Wasserwechsel wurde abgewartet, bis die Folgen der Manipulation vorüber waren und das Tier annähernd die höhere Temperatur aufwies.

Bei 7° C. fast durchweg 95 Kehloszillationen in 1 Minute.

Bei 13° C. fast durchweg 106 Kehloszillationen in 1 Minute.

Bei 19° C. fast durchweg 127 Kehloszillationen in 1 Minute.

Bei 25° C. erscheinen erst unregelmässige Lungenatmungen, von denen im Durchschnitt drei auf verhältnismässig noch immer regelmässig verlaufende 146 (135—163) Kehlatmungen fallen.

Bei 30° C. besteht schon Unruhe, die Lungenatembewegungen werden stark vermehrt, bis 19 in 1 Minute, am Ende aber nehmen sie ab (auf 9 in 1 Minute); die Kehlatmungen sind zuerst annähernd ebenso zahlreich wie in 25° C., um im weiteren Verlaufe der Beobachtung progressiv abzunehmen und endlich völlig zu verschwinden: Dies kommt so zustande, dass Pausen in dem bisher ununterbrochenen Kehll- und Lungenatemrhythmus erscheinen und sich verlängern, bis allmählich ein periodischer, zuerst noch regelmässiger Atmungstypus erscheint (gewöhnlich zwei Lungenventilationen von einigen Kehloszillationen gefolgt); endlich sieht man nur doppelte oder vereinzelt, unregelmässig verstreute Lungenatembewegungen.

Bei 35° C. wird der Frosch hellgrün (durch Zusammenziehung der Hautchromatophoren), weist grosse Unruhe auf, auffällige Lungenatmungen, fällt dann auf den Rücken um, aber erholt sich bei der Zimmertemperatur bald und zeigt nun eine ununterbrochene Lungenatemdyspnoë von zuerst 96, weiter 99, 103, 105, 107 usw. Atemzügen, vollständig ähnlich derjenigen, welche oben bei der Erholung aus der Sauerstoffmangellähmung geschildert worden war. Noch nach $\frac{1}{4}$ Stunde zählt man 107 Lungenatemzüge in 1 Minute.

Ähnlichen Verlauf besitzen viele andere Versuche. Bisweilen weichen die Ergebnisse ein wenig ab. So z. B. im Versuche am 29. März 1912 bestanden

| | | | |
|-----------------------------|--------------|--------------------|------------|
| bei 10° C. im Durchschnitte | 83 Kehl- und | 0,2 Lungenatmungen | in 1 Min., |
| „ 15° C. „ | 89 „ | 1,7 „ | „ 1 „ |
| „ 20° C. „ | 86 „ | 22,0 „ | „ 1 „ |
| „ 25° C. „ | 90 „ | 23,0 „ | „ 1 „ |
| „ 30° C. „ | 21 „ | 20,0 „ | „ 1 „ |
| „ 35° C. „ | — „ | 16,0 „ | „ 1 „ |

wo aber nach 5 Minuten Lähmung erschien; weiter bei der Erholung in der Zimmerluft bei 17° C. in den nacheinanderfolgenden Minuten 71, 78, 82, 89, 92, 94, 97, 99, 100, 101, 100, 98, 99 usw. alleinige Lungenatemakte.

In einigen Fällen waren auch bei 9 oder 10° C. Lungenatembewegungen zu verzeichnen, sind aber später bei 15°, ja 20° C. verschwunden, um wieder später und rasch anwachsend zu erscheinen, oder sie haben schon von 10° C. fortschreitend zugenommen, so z. B. in einem Versuche vom 27. März 1912, wo später am Anfange des Aufenthaltes bei 30° C. auch die Kehlathmungen sich stärker vermehrt hatten: bei 10° C. im Durchschnitte 84 Kehl- und 14 Lungenatmungen in 1 Min.

| | | | |
|------------|------|------|-------|
| „ 15° C. „ | 75 „ | 22 „ | „ 1 „ |
| „ 20° C. „ | 67 „ | 37 „ | „ 1 „ |
| „ 25° C. „ | 73 „ | 39 „ | „ 1 „ |

Bei 30° C. haben die Kehlathmungen am Anfange die Zahlen 185, 182, 148, 168, 164 aufgewiesen, dann aber ganz aufgehört; bei der grossen Unruhe sind diese Zahlen allerdings anders zu deuten, als nur durch Temperatur vermehrt. Die Lungenatmungen haben durchweg abgenommen. Bei der Erholung wurde das übliche Verhalten wahrgenommen.

Im ganzen werden mit der steigenden Temperatur unvergleichlich mehr die Lungen- als die Kehlathmungen vermehrt. Es lässt sich nicht zweifeln, dass man auch diese Ergebnisse zugunsten unserer Behauptung von dem weitgehenden Unterschiede der physiologischen Organisation des Kehl- und Lungenatemzentrums verwerten darf.

Es bleibt zu erwägen, auf welche Weise dieser Unterschied zu deuten ist. Auch wenn wir von der reflektorischen Beeinflussung der beiderlei Atemzentrentätigkeit absehen, bleiben noch wenigstens zwei Wege für den Einfluss der Temperatur übrig: Es wird die Temperatur des Zentralnervensystems im ganzen direkt abgeändert und auf diese Weise der Verlauf der Lebensprozesse in demselben; und indirekt bewirkt die höhere Temperatur des ganzen Körpers einen intensiveren Gaswechsel, einen stärkeren Sauerstoffbedarf, ja sogar endlich einen Sauerstoffmangel, wenn die üblichen Atmungsmechanismen nicht ausreichen, um den Körper genügend mit Sauerstoff zu versorgen. In unseren Versuchen haben wir keine weiteren analytischen Untersuchungen angestellt.

Was die Tätigkeit des Kehlatemzentrums betrifft, wo wir (s. oben) keine regulatorische Einwirkung der Blutbeschaffenheit auf finden konnten, hat sich da in der Hauptsache nur der direkte Erwärmungseffekt der hohen Temperaturen bewährt; dieser scheint aber merkwürdigerweise sehr gering zu sein: In sehr vielen Versuchen wird bei steigender Temperatur der Kehlatemrhythmus nicht vermehrt oder höchstens unbedeutend, so dass hier eine Ausnahme von der R. G. T.-Regel vorliegen würde, welche letztere sonst bei allen rhythmischen Lebensvorgängen gilt, soweit ich in der umfangreichen Literatur orientiert bin. Es müsste noch nachgeforscht werden, ob sich hier kein hemmender Einfluss von seiten des Lungenatemzentrums betätigt. Aber die blosser Zunahme der Lungenventilationen reicht entschieden nicht aus, um die unbedeutende Zunahme der Kehlatembewegungen zu erklären.

Bei der weiteren Temperatursteigerung — gegen 30° C. — wird in der Mehrzahl der Fälle (ausgenommen die Versuche, wo eine ausserordentliche Unruhe vorhanden war) eine deutliche Depression und endlich Einstellung des Kehlatemrhythmus verzeichnet. Der indirekte Einfluss der Temperatursteigerung — vermittels des erhöhten Sauerstoffbedarfes im Körper resp. des zustandekommenden Sauerstoffmangels im Blute — kommt bei dem Kehlatemrhythmus nicht zur Geltung: Dies ist in Übereinstimmung mit der oben gemachten Erfahrung.

Die Lungenatembewegungen kommen bei vielen Tieren bei niedrigen Temperaturen überhaupt nicht zum Vorschein; gegen 20° C. werden da gewöhnlich vereinzelter Lungenatemzüge wahrgenommen, erst weiter nehmen sie rasch zu. Es lässt sich da hauptsächlich an die indirekte, stoffwechselerhöhende Einwirkung der Temperatursteigerung denken, wie aus dem weiteren Verlaufe der Versuche zu sehen ist: Über 30° C. wird eine Depression und Lähmung, während der Erholung ein ununterbrochener dyspnoischer Lungenatemrhythmus beobachtet, wie in den Erstickungsversuchen. Die direkte Beeinflussung der (unregelmässiger) rhythmischen Lungenatemzentrumstätigkeit gibt sich in den Fällen kund, wo schon bei niedrigen Temperaturen aus unbekanntem inneren Gründen verhältnismässig zahlreiche Lungenatmungen vorkamen.

F. Über das Verhalten der Atembewegungen nach der Unterbrechung der Blutzirkulation und nach Entblutung.

Wir haben weiter mit Herrn cand. med. J. Hepner¹⁾ eingehend das Verhalten der Atemzentren des Frosches nach Unterbrechung der Blutzirkulation und Wiederherstellung derselben ausgeführt (und sind soeben mit den Versuchen über den Einfluss der künstlichen Zirkulation beschäftigt).

Die oben geschilderten Versuche von Sokolow und Luchsinger und diejenigen von Langendorff lassen von unserem Standpunkte aus — von dem es unumgänglich notwendig ist, die Kehloszillationen und Lungenatmungen streng auseinanderzuhalten — viel zu wünschen übrig. [Die von Martius²⁾ berührten Änderungen in der Atemtätigkeit der Salzfrösche sind nur gelegentlich angeführt.] Tatsächlich sind wir zu anderen Schlüssen gelangt, diese Maassregel befolgend.

Bei den Versuchstieren wurde die Region des Abganges der Aorta entblösst und der Einfluss einer fingierten Aortenzuklemmung auf die Atembewegungen sichergestellt, indem das nach der Operation erholte, in Ringer'scher Lösung ($\frac{1}{2}$ cm Tiefe) freisitzende Tier herausgeholt und die betreffende Manipulation bis auf die Schliessung der Aorta ausgeführt wurde. Später wurde wirklich die Aorta zugeklemmt und nachher eröffnet usw.

Beispiel eines Versuches mit Unterbrechung und Wiederherstellung der Blutzirkulation.

Versuch am 13. April 1912. Zwei Stunden nach der Aortaentblösung weist ein kräftiges Männchen *Rana fusca* ganz regelmässig in 15 Sekunden 30—31 Kehl- und 1—2 Lungenatmungen auf.

Wird die Verschlussmanipulation fingiert, so verändert sich das Atemgeschäft in den nacheinanderfolgenden 15-Sekunden-Intervallen folgendermaassen: 39 K., 2 L. — 34 K., 3 L. — 32 K., 6 L. — 25 K., 6 L. — 25 K., 5 L. — 29 K., 5 L. — 30 K., 5 L. — 30 K., 5 L. — 33 K., 4 L. — 30 K., 5 L. — 29 K., 5 L. — 31 K., 4 L. — 28 K., 4 L. — 31 K., 2 L. — 30 K., 3 L. — 32 K., 2 L. — 32 K., 2 L. — 30 K., 2 L. — (usw. = Norm).

1) J. Hepner, K otázce krevní regulace dýchacích ústředí u obojživelníků. Biol. Listy Bd. 2. 1913.

2) Martius, Über die Wirkung blutverdünnender Transfusion bei Fröschen. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1883 S. 257.

Dieselbe Manipulation mit Zuklemmung der Aorta: 11 K., 3 L. — 25 K., 3 L. — 29 K., 4 L. — 19 K., 10 L. — (Unruhe) — 25 K., 4 L. — 23 K., 4 L. — 20 K., 6 L. — 23 K., 5 L. — 20. K., 5 L. — (Unruhe) — 22 K., 9 L. — 25 K., 5 L. — 21 K., 5 L. — 16 K., 7 L. — 22 K., 7 L. — (beständige Unruhe) — 16 K., 8 L. Es wurde die Aorta geöffnet: 19 K., 6 L. — (Unruhe) — 16 K., 7 L. — 19 K., 6 L. — 23 K., 6 L. — 18 K., 4 L. — 27 K., 4 L. — 22 K., 5 L. — 28 K., 2 L. — 23 K., 5 L. — 27 K., 2 L. — 27 K., 2 L. — 24 K., 6 L. — 13 K., 15 L. — 25 K., 5 L. — 21 K., 7 L. — 20 K., 6 L. — 25 K., 4 L. — 16 K., 4 L. — 18 K., 5 L. — 18 K., 4 L. — 20 K., 7 L. — 28 K., 7 L. Nach weiteren 5 Minuten: 31 K., 3 L. — 30 K., 3 L. usw. Nach weiteren 5 Minuten: 31 K., 1 L. — 29 K., 2 L. — 23 K., 4 L. — 26 K., 2 L. usw.

Wiederholte Zuklemmung der Aorta: 19 K., 7 L. — 31 K., 8 L. — 31 K., 5 L. — 27 K., 4 L. — 27 K., 7 L. — 23 K., 7 L. — die Kehloszillationen werden sehr klein, die Lungenatmungen erscheinen gruppiert als einpumpende Atmungen, bisweilen Unruhe, krampfhaftes Einziehen des Mundbodens — 14 K., 3 L. — 14 K., 4 L. — 15 K., 3 L. — 22 K., 1 L. Es verschwinden bisweilen die Lungenatmungen, und das Maul wird hier und da stark eröffnet: 20 K. (3 Maulöffnungen) — 18 K., 1 L. — 28 K. — 14 K. — 25 K. — 26 K. — 18 K., 2 L. — 10 K., 1 L. (2 Maulöffnungen) — 14 K., 2 L. — 15 K. — 28 K. — 5 einpumpende L., 13 K. (1 Maulöffnung) — 16 K. (5 Maulöffnungen) — 12 K., 2 L. — 15 K. — 12 K. (1 Maulöffnung) — 2 L., 4 K. — die Kehloszillationen erscheinen in Pausen als Gruppen: 9 K. — 12 K. — 0 — 19 K. — 0 — 13 K. — Unruhe, 11 K., 2 L. — 20 K. Aorta eröffnet: 8 K. — 15 K., 6 L. (in zwei Gruppen) — 2 K. und dann 11 L. — 25 L. usw. als ununterbrochener Lungenatemrhythmus; nach 3 Minuten erscheinen dazwischen 3 K., dann wieder ein ununterbrochener Lungenatemrhythmus, dann hier und da einige Kehlbewegungen, was noch nach 15 Minuten andauert.

Wiederholte Zuklemmung hat baldige Vermehrung der Kehloszillationen zur Folge: 4 K., 17 L. — 10 K., 16 L. — 3 K., 17 L. — 30 K., 2 L. — 26 K., 4 einpumpende L. — 23 K., 7 einpumpende L. — 24 K. — 23 K., 3 einpumpende L., Unruhe — 22 K., 2 L. — 30 K. — 19 K., 6 L. (einpumpend) — 23 K. — 34 K. — 32 K. — 28 K., 1 L. Eröffnung: 31 K. — 7 K., 16 L. usw., ein nur höchst selten durch einige Kehloszillationen unterbrochener Lungenatemrhythmus.

Wiederholte Zuklemmung und Eröffnung hat fast dieselben Folgen gehabt wie zuletzt. Später wurde die Schliessung nochmals 6 Minuten lang erhalten, mit ähnlichem Ergebnis wie früher; nach Eröffnung wurden zuerst sehr ausgeprägte einpumpende Perioden gesehen; sonst bestand ein ununterbrochener Lungenatemrhythmus. Nach Abschneidung der Herzspitze erschienen einpumpende Lungenatmungen dazwischen, in 45 Sekunden auch Kehloszillationen, die dann (bei zeitweiliger Unruhe) fast allein übrigblieben, nur selten durch Lungenatemzug unterbrochen; dann kamen

in dem Kehlatemrhythmus Pausen und Maulöffnungen zum Vorschein. Aber schon in 4 Minuten verschwanden fast sämtliche Atembewegungen, das Maul wurde geöffnet gehalten, es bestand Unruhe, einige kleine Kehlatemgruppen, in 12 Minuten vollständige Atemlosigkeit.

Es ist, wie leicht ersichtlich ist, der Verlauf der Erscheinungen nach der Unterbrechung der Zirkulation wesentlich verschieden bei den nacheinanderfolgenden Versuchen.

Die erste Zuklemmung der Aorta hat deutliche Verminderung der Kehlatemfrequenz und Vermehrung der Lungenatemfrequenz zur Folge; die Wiederherstellung der Norm erfolgt verhältnismässig spät, obwohl die Unterbrechung der Zirkulation nur 4 Minuten gedauert hat. Die weitere (10 Minuten dauernde) Zuklemmung ruft sehr rasch eine starke Vermehrung der Lungenatmungen hervor, als Zeichen dafür, dass das betreffende Atemzentrum, trotz anscheinend normalen Verhaltens, doch noch nicht vollständig restituiert war; es löst ausserdem periodische, aufblähende Lungenatemzüge aus, welche wir oben als ein Charakteristikum der Erstickungsversuche erkannt haben; aber als gewaltiger Unterschied von dem Bilde der blossen Erstickung sehen wir sehr bald die Lungenatmung fast verschwinden, und nur die Kehlatmungen, welche sich zuerst unregelmässig verhielten, bleiben in grösserer Anzahl übrig, allerdings gegenüber der Norm seltener und bedeutend schwächer, später nur in Perioden. Die Wiederöffnung hat einen ganz anderen Effekt als früher: Es besteht eine ähnliche Lungenatemdyspnoë, welche für die Erholung aus der Sauerstoffmangellähmung typisch ist, nur dass sie jetzt bedeutend länger aushält. Wir haben vor uns sichtlich zweierlei Wirkungen: erstens, die Wirkung des Sauerstoffmangels, welche rein selbständig in den oben geschilderten Erstickungsversuchen zutage trat; zweitens, dazu gesellen sich die weiteren Wirkungen der Zirkulationseinstellung (Verhinderung der normalen Ernährung, der Abfuhr der Abbauprodukte usw.). Es ist möglich, den Unterschied der Folgen einer zweiten Zuklemmung auch in den Fällen nachzuweisen, wo die letztere ganz kurz gedauert hat. Es wird da wohl hauptsächlich eine Beschädigung des Zentralnervensystems durch die sub 2 eben erwähnten Umstände herbeigeführt.

Die weiteren Zuklemmungen der Aorta, welche im Zustande einer fast ununterbrochenen Lungenatemtätigkeit stattgefunden hatten,

verursachten baldige Abnahme der letzteren, einige einpumpende Perioden, Erscheinen und Vermehrung der Kehlatembewegungen; nach Eröffnung kamen immer ausgeprägte aufblähende Lungenatemperioden und ein ununterbrochener Lungenatemrhythmus zum Vorschein. Man könnte da insbesondere in dem Verhalten nach Unterbrechung der Blutzirkulation eine weitere Stütze für die Anschauung schöpfen, dass zwei spezielle Atemzentren bestehen, deren Tätigkeit bei verschiedenen Ernährungsbedingungen verläuft.

Die Symptome nach Entblutung sind ähnlich wie bei Unterbrechung der Zirkulation, einerseits durch Sauerstoffmangel (aufblähende Lungenatemperioden!) und andererseits durch Aufhebung des normalen Stoffaustausches zwischen dem Blute und den Nervenzellen verursacht; dazu müssen wir aber noch die mechanische Wirkung der weitgehenden Entleerung der Gefäße zurechnen; mit dem letzteren Umstande (Verringerung des Turgors?) würde vielleicht die baldige Einstellung sämtlicher Atembewegungen im Zusammenhange sein, wenn wir den Verlauf der Erscheinungen mit demjenigen nach Zuklemmung der Aorta vergleichen (es ist zu bemerken, dass eine langsame Blutzirkulation in den Kapillaren und kleineren Gefäßen auch in den Schwimmhäuten abgetrennter hinterer Extremitäten und, wie wir wiederholt noch nach 10 Minuten gesehen haben, in den Kapillaren der abgetragenen Gaumenschleimhaut weiterbesteht, wahrscheinlich eben durch die Turgoränderung der Gewebe bedingt).

Die insbesondere bei wiederholter Zuklemmung der Aorta und bei Entblutung zu beobachtenden Maulöffnungen werden auch in den Erstickungsversuchen verzeichnet und könnten als dyspnoische Äusserungen aufgefasst werden, würden sie nicht auch unter den verschiedensten anderen Umständen vorhanden sein (z. B. sehr bald nach mechanischer Verhinderung der Atmung, bei reflektorischer Reizung durch Kohlensäure usw.), umgekehrt aber bei der typischen Dyspnoë während der Erholung von dem Erstickungsversuch oder nach Wiederherstellung der Blutzirkulation vollständig fehlen.

G. Die Atembewegungen bei Kohlenoxyd- und Natrium-sulphantimoniat-Vergiftung.

Unter meiner Leitung hat Herr cand. med. J. Hepner eine systematische Untersuchung über den Einfluss der „Hämoglobin“-Gifte ausgeführt, deren Ergebnisse zugleich mit denjenigen anderer

chemischen Beeinflussungen der Atemzentrentätigkeit, mit denen wir soeben noch beschäftigt sind, erst später veröffentlicht werden sollen.

Wir führen nur vorläufig an, dass durch Kohlenoxyd unter gewissen Versuchsanordnungen eine auffällige dyspnoische Erregung des Lungenatemzentrums bewirkt wird, die allerdings mit der raschen Abgabe des Kohlenoxyds aus der losen Oxyhämoglobinverbindung in frischer Luft rasch übergeht; dagegen ist die ähnliche Einwirkung von geeigneten Dosen von Schlippe'schem Salz weit eingreifender und beharrlicher. Es lassen sich also die Sauerstoffmangelwirkungen, die durch Behinderung der Hämatoze zustande kommen, an dem Lungenatemzentrum des Frosches ausserordentlich schön demonstrieren.

H. Über die Atembewegungen nach Abtragung der einzelnen Gehirnabschnitte.

Nach den älteren Forschern, welche sich mit der Frage der „Lokalisation des Atemzentrums“ beim Frosche beschäftigt haben (Legallois, Flourens u. a.) hat erst von Wittich (l. c.) eingehender die Beziehung der Gehirnabschnitte zu den Atembewegungen untersucht. Nach alleiniger Abtragung der Grosshirnlappen atmeten die Tiere mit grösster Regelmässigkeit, sowohl was die Frequenz als auch die Tiefe der Atmungen betrifft; nach Durchschneidung der Hirnstiele bis dicht vor den Vierhügeln erhielten sich gleichfalls die rhythmischen Respirationsbewegungen; bei durchschnittenen Vierhügeln atmete ein Tier nur, wenn man es berührte oder ihm Luft in die Lungen blies (Überleben 4 Tage); wurde der Schnitt genau vor der Medulla oblongata geführt, so starben die Tiere sehr bald und atmeten weder spontan noch auf Reize. Demnach ist der Autor geneigt, das Atemzentrum in den Corpora quadrigemina zu suchen. Die durch einen Scherenschnitt (dicht vor den Trommelfellen) dekapitierten Frösche (bei Erhaltung des Unterkiefers), wo noch Vierhügel erhalten bleiben, können bis einen Monat überleben; sie zeigen unmittelbar häufige und gewaltsame Bewegungen des freigelegten Kehlkopfes; jede Berührung der Rückenhaut wird mit Quaken beantwortet. Später sind die Kehlkopfbewegungen ungemein selten (zuweilen nicht eine einzige in $\frac{1}{2}$ Stunde, wenn in der Umgebung Ruhe besteht); aber auf noch so leise Reize erfolgen grössere oder geringere Reihen der Kehlkopferöffnungen und -schliessungen, oft ein lebhaftes Quaken (auch die

leiseste Berührung der Schnittfläche des Gehirns wirkt intensiv); sonst sind nur „zitternde Bewegungen der Kinnhaut“ zu sehen (= Kehloszillationen?). — Trotz der Behinderung der Lungenatmung nach dieser mit Eröffnung der Mundhöhle verbundenen Operation werden die durch wiederholte Reizung durch Quaken entleerten Lungen nach einiger Zeit wieder gefüllt. Von der ungenügenden Blutdurchblüftung zeugt das ungemein dunkle Blut, aber trotzdem verbleiben die Tiere „apnoëtisch“; dass das Atemzentrum erregbar ist, beweisen reguläre, infolge des Lufteinblasens in die Lungen ausgelöste Kehlkopfzuckungen. — Im weiteren berichtet v. Wittich, dass ein normaler, im Wasser gewaltsam untergetauchter Frosch gewaltsame Anstrengungen macht, um die Oberfläche zu erreichen, und endlich durch starke Expirationen seine Lungen entleert, während der hirn- und lungenlose nach etwa 15—20 Minuten regungslosen Aufenthaltes tetanische Bewegungen aufweist und „ohne alle dyspnoische Erscheinungen“ stirbt. — Die bemerkenswerten, völlig vergessenen Angaben Spirò's¹⁾ über die Beziehungen der Atembewegungen überhaupt und ihrer reflektorischen Beeinflussbarkeit im speziellen zu den einzelnen Gehirnabschnitten enthalten den Nachweis, dass auch noch die Hemisphären einen unzweideutigen Einfluss auf die Atembewegungen besitzen (wenn auch die Art des Einflusses der proximalen Gehirnabschnitte auf das Atemzentrum der Oblongata nicht so ist, wie es der Autor annimmt).

Steiner²⁾ hat noch nach der Schnittführung am hinteren Rande des Kleinhirns „schwache Atmung“ gesehen. — Martin (l. c.) hat bei Fröschen ohne Hemisphären und Thalami optici keine wesentliche Änderung des Atemgeschäftes wahrgenommen; es war nur eine grössere Regelmässigkeit in dem Verhältnisse der Flanken- und Kehlrespirationen zu verzeichnen. Nach Entfernung der Lobi optici kam keine vollständige Erholung zustande, dass er eine genaue Vergleichung des Atemgeschäftes vollführen könnte.

Wenn aber Martin als Norm für die Frösche ohne Hemisphären und Thalami etwa vier bis fünf Kehloszillationen auf eine

1) P. Spirò, Über die Innervation der Atemritze beim Frosche. Pflüger's Arch. 1874 S. 602.

2) J. Steiner, Untersuchungen über die Physiologie des Froschhirns. Braunschweig 1885.

Lungenventilation angibt, so handelt es sich da schon um starke Abweichung von dem Verhalten eines intakten Frosches, wo die Lungenatmungen weit seltener vorhanden sind. Aus seinen Versuchen über die Reizung der Lobi schliesst er, dass dieser Gehirnabschnitt die Tätigkeit des Atemzentrums in *Oblongata* stark beeinflusst; allerdings ist der von ihm verwendete Reiz (Kochsalz) nicht lokalisierbar. — Knoll (l. c.) erkennt an, dass nach vollständiger Ausschaltung des Gross- und Mittelhirnes sich der Typus der Atembewegungen nicht ändert (auch aufblähende Bewegungen sollen vorkommen); sie sind aber weit seltener und treten beim Fernhalten aller äusseren Reize nur gruppenweise nach sehr langen Pausen auf.

Schrader¹⁾ lokalisiert die für die automatische Atmung in Anspruch zu nehmende Gehirnpartie zwischen den Querschnitt parallel dem hinteren Rand der Kleinhirnluste und wahrscheinlich dem Niveau der Spitze des *Calamus scriptorius*; noch nach Zerstörung des *Trigeminus* oder aber des *Vagusgebietes* können rhythmische Bewegungen beobachtet werden. (Sehr bemerkenswert sind auch Schrader's Angaben über die Beziehungen des Rückenmarkes zur Tätigkeit der Atemzentren; s. das Original.)

Nach Graham Brown (l. c.) atmet ein Frosch ohne Grosshirn (24 Stunden und mehr nach der Operation) normal; der Lungenatemrhythmus soll regelmässiger sein. Ohne *Thalami* (2—3 Tage) besteht fast normales Verhalten; nur eine Neigung zu Pausen von etwa 10 Sekunden Dauer, in denen keine Lungenatmung stattfindet, soll vorhanden sein, während sonst die Lungenatmungen jede Kehlbewegung begleiten (es muss hervorgehoben werden, dass die Versuchstiere befestigt waren und in die eine Lunge eine Glasröhre behufs Registration der Atembewegungen eingebunden wurde — deswegen weisen die Tiere überhaupt eine grosse Anzahl der Lungenventilationen gegenüber den unserigen, wirklich normalen auf; s. weiter). Ohne *Corpora bigemina* (24 Stunden) war ein unregelmässigerer Rhythmus anzutreffen; die Kurven schienen eine fortlaufende Reihe von Einpumpungs- und Entleerungsphasen zu sein.

In Gemeinschaft mit Herrn cand. med. V. Dýšek²⁾ haben wir auch über diese Fragen Untersuchungen angestellt, wobei wir einerseits

1) M. E. G. Schrader, Zur Physiologie des Froschgehirns. Pflüger's Arch. Bd. 41 S. 89. 1887.

2) V. Dýšek, O vztahu oddílů mozkových k dýchání obojživelníků. Biologické Listy 1912.

an ungefesselten Tieren unsere Beobachtungen vollführten (denn durch die Fesselung und Registrationsvorrichtungen werden die Bedingungen viel zu kompliziert, was bei einem reflektorisch so stark beeinflussbaren Organismus, wie es der Frosch ist, in den bisherigen Arbeiten sehr vernachlässigt wurde), andererseits an von der Operation am Zentralnervensystem vollständig erhaltenen, bis monatelang in voller Gesundheit überlebenden Versuchstieren (es liess sich nachweisen, dass das Verhalten der Atembewegungen am anderen Tage nach der Operation, nach wenigen Tagen und nach Wochen verschieden war; nach völliger Heilung der Wunde, was zuweilen bis zwei Wochen erfordert, haben wir sehr konstante Verhältnisse verzeichnet).

a) Frösche ohne Vorderhirn.

Unmittelbar nach dem Operationseingriff findet man die verschiedensten Abänderungen des Atemgeschäftes, wohl je nach den Blutverlusten, nach der Schnelligkeit und Genauigkeit der Exstirpation, nach den Beschädigungen der nächsten Nachbarschaft usw. Es bestand zuweilen ein ununterbrochener Lungenatemrhythmus oder ein periodischer Kehlatemrhythmus usw.

In einigen Tagen und besonders nach vollständiger Heilung sahen wir alleinige Kehlatembewegungen mit ausserordentlicher Regelmässigkeit erfolgen; die Lungenatmung liess sich durch verschiedene Reize auslösen. Die Regelmässigkeit des Atembildes war so frappant, dass wir mit gutem Erfolg diese Versuchstiere zur Erforschung der Temperatur-, Licht- und Schallreizbarkeit verwendet haben, worüber wir in diesem Abschnitte weiter unten das Wesentliche anführen wollen, sofern es sich um Beeinflussung des Verhältnisses zwischen Kehl- und Lungenatmungen handelt. — Wo ohne nachweisbar äussere Reizung die Versuchstiere vereinzelte Lungenatmungen aufwiesen, war eine innere Reizquelle vorhanden: Es liess sich da bei der Autopsie eine fortschreitende Erweichung der Thalami von der Schnittfläche aus nachweisen [s. b)].

Bei Erstickung in Wasserstoffatmosphäre sind schon in den ersten Minuten Lungenatmungen aufgetreten, isoliert oder gruppenweise oder auch ununterbrochen; die Gruppen bestanden aus blossen ventilierenden Atemzügen, oder es handelte sich um Aufblähungsperioden. Bald sind die Kehlatmungen vollständig verschwunden.

Es ist also der ganze Erstickungsprozess auffallend

verkürzt, ungefähr auf die Hälfte der Normzeit (der Verlust der Kehloszillationen erfolgt in 7—16 Minuten, bei intaktem Tiere bis in 70 usw.; die Lähmung in etwa 1 Stunde, gegen etwa 2 Stunden in der Norm). Der Verlauf der Erholung ist gegenüber der Norm sehr erschwert, oft muss man durch Massage des Herzens ihren Beginn beschleunigen. Man sieht dann seltene isolierte Lungenventilationen, später auch Aufblähungsperioden bis einen ununterbrochenen raschen Lungenatemrhythmus, welcher auch die Norm charakterisiert.

b) Frösche ohne Zwischenhirn.

In der ersten Zeit werden grösstenteils nur Lungenatmungen verzeichnet; aber allmählich erscheinen und vermehren sich die Kehlatmungen, welche endlich ein Übergewicht auf die Dauer erhalten.

Das Mittelhirn steht ohne Zweifel in intimum Verhältnisse mit dem „Atemzentrum“ der Oblongata, wie aus dem Verhalten der Frösche ohne diesen Gehirnabschnitt [s. c)] folgt. Solange das intakte Mittelhirn vorhanden ist, werden im wesentlichen ähnliche Symptome bei der Erstickung und Erholung wahrgenommen, wie bei normalen Tieren, obwohl der Erstickungsverlauf noch abrupter erfolgt als in den Fällen, wo Thalami vorhanden sind (die Lähmung erscheint in 20—30 Minuten); die Kehlatmungen verschwinden bisweilen sehr bald. Die Erholung verläuft langsamer als bei a).

c) Frösche ohne Mittelhirn.

In der Norm fehlen da die Kehlatmungen vollständig. Die Lungenatmungen erscheinen vereinzelt, zuweilen sehr selten, zuweilen bis sogar 29 in einer Minute.

Es besteht eine ungewöhnliche Empfindlichkeit gegen Sauerstoffmangel: Das Versuchstier wird in sauerstoffloser Atmosphäre schon in 2—6 Minuten gelähmt, so dass, wenn man es nicht zur rechten Zeit in die Luft bringt, das ganze Zentralnervensystem rasch abstirbt. Dass das ganze Zentralnervensystem rasch leidet, sieht man aus den Krampfreaktionen, die bei der Erholung in der Luft, noch ehe die Lungenatmungen erscheinen, auf ganz schwache mechanische Reize wie beim Strychninfrosch erfolgen.

Der dyspnoische Lungenatemrhythmus wird eher während der Erholung beobachtet; aber er erreicht bei weitem nicht diejenige Stufe wie in der Norm oder in den eben geschilderten Fällen a) und b).

Doch durch die Erstickung wird sehr leicht das Funktionieren des Atemzentrums der Oblongata gestört: Man sieht da während der Erholung z. B. rhythmische Oszillationen des Mundbodens bei geöffnetem Maule, zuweilen auch bei geschlossenem usw.

Der Oblongatafrosch scheint gleichsam im Zustande einer chronischen Asphyxie zu sein; es brauchen die normalen Bedingungen des Gaswechsels nur auf ganz kurze Zeit gestört zu werden, und es erscheint schon akute Erstickung. Während das Rückenmark eines normalen Frosches nach Einstellung der Zirkulation (oder nach Dekapitation und Entfernung der Eingeweide) bis etwa eine Stunde überlebt, stirbt das mit Oblongata verbundene Rückenmark unserer Versuchstiere fast ebenso rasch wie dasjenige der Homiothermen.

Diese Verhältnisse erfordern erst eine eingehende Analyse, die aber in den Bereich unseres Problems grösstenteils nicht mehr gehören. In einer Hinsicht könnte man den anscheinend vorhandenen chronischen Asphyxiezustand im Zusammenhange mit unserer Hauptfrage erörtern. Die Oblongatafrösche weisen nur Lungenatmungen auf. Es scheint, dass der normale Kehlatemrhythmus, insbesondere sein Auftreten zwischen den vereinzelt Lungenatemzügen, an das Vorhandensein des Mittelhirns gebunden ist, denn wir sahen (echte?) Kehloszillationen bei den Oblongatafröschen nur ganz ausnahmsweise. Wenn aber diese Ventilationen der Mundpharynxhöhle fehlen, so ist auch die Ventilation der Lungen vielleicht erschwert: Die expirierte Luft mischt sich mit der in der Mundhöhle befindlichen, nicht erneuten Luftmenge und wird wieder inspiriert usw. Allerdings müsste man da voraussetzen, dass die Nasenlöcher fest zuschliessen, denn sonst würde bei der Expiration etwas Luft nach aussen entströmen, vielleicht auch vorher, bei der aktiven Senkung des Mundbodens, von aussen in die Mundhöhle eindringen usw. Ohne Zweifel besteht hier kein dauernder fester Verschluss der Nasenlöcher (ja Mochi l. c. [s. weiter] meint, dass hier sogar die Schliessung überhaupt nicht vorkommt), und so wird doch nur, wenigstens teilweise, für die Erneuerung der Atemluft, auch ohne eingeschobene Kehlatmungsperioden, gesorgt; ausserdem besteht hier die Hautatmung (nach Mochi wird eben durch die andauernde Öffnung der Nasenlöcher die Lungenfüllung unmöglich und dadurch der chronische Erstickungszustand herbeigeführt). Es ist vielleicht also begründet, wenn man für die ausserordentliche Empfindlichkeit der Oblongatafrösche gegenüber

dem Sauerstoffmangel den Ausfall der Kehlatembewegungen mitverantwortlich macht. — Dabei bestehen allerdings noch andere Möglichkeiten: z. B. es können die proximalen Gehirnabschnitte, insbesondere das Mittelhirn, wesentlich den Stoffwechsel der distalen Abschnitte des Zentralnervensystems und des ganzen Körpers beeinflussen usw.; und in dieser Hinsicht ist es bemerkenswert, dass schon die Abtrennungen des Vorder- und Zwischenhirns in demselben Sinne, allerdings schwächer, wirken wie die Ausschaltung des Mittelhirns.

An dieser Stelle erwähnen wir, das neuerdings Mochi Untersuchungen über die nervöse Regulation der Atembewegungen bei Fröschen unternahm, wobei er auch die *Lobi optici* entfernte. Er sagt, dass diese Operation „per la inevitabile recisione dei bronchi nervosi che vanno ai muscoli del naso, impedisce l'effettuarsi di movimenti respiratori efficaci — i moti che si osservano nella rana priva di lobi ottici sono tentativi di respirazione, privi di effetto per la impossibilitata chiusura dei forami nasali — mancando la chiusura del naso, manca la possibilità di modificare lo stato di riempimento del polmone, che resta permanentemente quasi vuoto — le escursioni respiratorie del laringe si verificano egualmente, soltanto il loro numero diminuisce subito notevolissimamente, passando di colpo dopo l'operazione a 5, 10 tutt' al più 12 escursioni al minuto, mentre prima aveva raggiunte le 50, 60 e più“; allmählich werden in folgenden Tagen die Respirationen zahlreicher, aber die Lungen sind noch mehr entleert. In Wasserstoffatmosphäre werden die Larynxbewegungen frequenter, im Sauerstoff seltener.

Mochi hebt mit Recht die Bedeutung der *Lobi* für die Atemtätigkeit hervor, aber seine Erklärung der nach Exstirpation der *Lobi* stattfindenden Änderung des Atemmechanismus durch Lähmung der Nasenmuskeln, deren Nerven bei der Operation „unausbleiblich durchgetrennt“ werden sollen, lässt sich nicht halten. Wie Gaupp eingehend nachgewiesen hatte, bestehen bei den Anuren keine Nasenmuskeln, welche an dem Atemmechanismus einen wesentlichen Anteil hätten, sondern die Änderungen des Lumens der äusseren Nasenlöcher werden durch den Druck des Unterkiefers auf den Zwischenkiefer bewirkt.

Man wird also zu dem Schlusse geführt, dass das „Atemzentrum“ des Frosches — resp. das Lungenatemzentrum — zwar hauptsächlich an das Kopfmarg gebunden ist, aber

dass seine Tätigkeit in hohem Grade von den proximalen Gehirnteilen, insbesondere dem Mittelhirn, reguliert wird; es handelt sich nicht nur um die Beziehung zu der zentralen oder Blutregulation, welche bei Vorhandensein des Mittelhirns unvergleichlich ausgiebiger ist, sondern auch, wie es schon Spirò (l. c.) gesehen hatte und wie dies neuerdings auch Mochi berichtet, um die Beeinflussung der reflektorischen Reizbarkeitsverhältnisse. Es scheint nebstdem, dass ohne das Mittelhirn jene wichtigen Abänderungen des Lungenatemmechanismus weitgehend gestört, wenn nicht überhaupt verhindert werden, welche Wedensky als „einpumpende“ und „entleerende“ Lungenatmungen bezeichnet hatte. Es wird weiter nach Entfernung des Mittelhirns jene für die Ausgiebigkeit der Lungenatmetätigkeit so wichtige Einschaltung der die Luft in der Mundhöhle erneuernden Kehloszillationen vernichtet, so dass man gleichsam in das Mittelhirn das Kehlatmungszentrum „verlegen“ könnte. Endlich scheinen an das Mittelhirn wichtige Einflüsse auf den Stoffwechsel (insbesondere Gaswechsel) der distalen Abschnitte des Zentralnervensystems gebunden zu sein, deren Analyse erst durchzuführen ist. (Wir behalten uns ausserdem vor, eine genaue Erforschung der Störungen des komplizierten Lungenatemmechanismus bei den Oblongatafröschen durchzuführen.)

Aber nicht nur das Mittelhirn, sondern auch die noch mehr proximal liegenden Gehirnabschnitte erweisen sich als wichtige Regulatoren des Kehl- und Lungenatmerhythmus. Wie ersichtlich, lässt es sich nicht von einer umgrenzten Lokalisation des „Atemzentrums“, nicht einmal des „Lungenatmzentrums“ sprechen. — Das Vorderhirn scheint insbesondere die chemische („zentrale“) und reflektorische Reizbarkeit des Lungenatem-, die reflektorische des Kehlatmungszentrums zu beeinflussen.

J. Die reflektorische Beeinflussung der Kehl- und Lungenatembewegungen.

Die beiden Arten der Atembewegungen des Frosches werden von den verschiedensten Reizen beeinflusst. Es scheint, dass ein völlig ruhiger Frosch bei mässiger Temperatur in der Regel gar keine Lungenatmungen und oft nur periodische Kehlatembewegungen aufweist; aber sehr leicht wird ein beständiger Kehlatemrhythmus,

mit verschiedener Anzahl Lungenatmungen besetzt, ausgelöst; stärkere Reizung kann sogar „Aufblähungsperioden“ und einen ununterbrochenen Lungenatemrhythmus hervorbringen. Auch aus dem Verhalten der beiden Arten Atembewegungen lassen sich Gründe schöpfen für die Auseinanderhaltung der beiden zugehörigen zentralen Mechanismen. — Schon in den vorhergehenden Abschnitten (s. insb. IV. A./H.) wurde gelegentlich eine Reihe von Daten der verschiedenen Forscher darüber gesammelt; man könnte von den neueren noch Nicolaides (l. c.) anführen.

Es handelt sich für uns an dieser Stelle nur darum, auf die feinen reflektorischen Beeinflussungen der Tätigkeit der beiden Atemzentren hinzuweisen, die neuerdings Babák mit seinem Mitarbeiter Dýšek bei Temperatur-¹⁾ und besonders bei Lichtreizen²⁾ erzielt hat, indem die äusserst fein reagierenden, dabei in der Ruhe einen höchst regelmässigen ununterbrochenen Kehlatemrhythmus aufweisenden Frösche ohne Vorderhirn zu den Versuchen verwendet worden waren. Es wurden da nicht nur reflektorische Änderungen des Atemrhythmus durch die geringsten Änderungen der äusseren Einflüsse beobachtet, sondern auch anhaltende tonische Änderungen des Atemgeschäftes durch andauernde feine Temperatur- und Lichtwirkungen wahrgenommen; und dabei sind insbesondere bei Lichteinflüssen je nach der Farbe usw. ganz typische „Atembilder“ erschienen, wo das Lungen- und Kehlatemzentrum gesondert beeinflusst zu werden scheint (z. B. werden da in gedämpftem farblosem Licht alleinige sehr zahlreiche Kehlatmungen, in violetter seltenerer Kehl-, aber dazwischen Lungenatmungen verzeichnet usw.).

V. Zur vergleichenden Physiologie der Atembewegungen der Amphibien. Der phylogenetische Standpunkt.

Die Anuren und wahrscheinlich auch die lungenatmenden landbewohnenden Urodelen werden sich in bezug auf die Mechanik und Regulation der Atembewegungen wohl im wesentlichen gleich verhalten. Es sind allerdings in den einzelnen Gruppen gewisse Unterschiede zu verzeichnen.

1) E. Babák, Über die Temperaturempfindlichkeit der Amphibien. Zugleich ein Beitrag zur Energetik des Nervengeschehens. Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 47 S. 34. 1912.

2) E. Babák, Über den Farbensinn des Frosches, vermittels Atemreaktionen untersucht. Zeitschr. f. Sinnesphysiol. 1913 S. 331.

A. *Salamandra maculosa* zeichnet sich im Verhältnisse zu *Rana fusca* oder *R. esculenta* in der Norm durch grössere Unregelmässigkeit des gesamten Atemgeschäftes aus, was wohl durch stärkere Beeinflussbarkeit, insbesondere reflektorische Reizbarkeit, bedingt sein wird; aber sonst ist das Verhältnis der Kehlund Lungenatembewegungen annähernd ähnlich.

Ein grösserer Unterschied ist darin hervorzuheben, dass bei erstickender *Salamandra* das Kehlatemzentrum länger arbeitet als das Lungenatemzentrum und nachher früher sich erholt und das Atemgeschäft einleitet, während beim *Rana* die Kehloszillationen schon lange vor den Lungenatmungen verschwinden, zur Zeit, wo die letzteren eine auffallende Dyspnoë (verbunden mit aufblähenden und entleerenden Atemperioden) aufweisen. Die gewöhnlich späte Rückkehr der Kehlatmungen während der Erholung aus dem Erstickungsversuche beim Frosch ist wohl auch damit in Zusammenhang zu bringen, dass hier eine ungemaine Erregung des Lungenatemzentrums besteht, so dass das Kehlatemzentrum gleichsam nicht zur „Rede“ kommen kann (nur selten werden bald nach dem unter Wasser vollbrachten Erstickungsversuche zuerst schwache Kehloszillationen wahrgenommen).

Die während der Erstickung und während der Erholung zustandekommende Lungenatemdyspnoë ist beim Frosch bei weitem auffälliger als bei *Salamandra*. Man könnte diesen während der Erholung vorhandenen Unterschied im Verhalten der Anuren so zu deuten versuchen, dass es sich um eine unaufhörliche Verschiebung grösstenteils eines und desselben Luftquantums zwischen den Lungen und der proximal verschlossenen Mundhöhle handelt, wobei also der Gaswechsel unausgiebig ist, während bei *Salamandra* die von Anfang der Lungenatmung zwischen den einzelnen Lungenventilationen erscheinenden Kehloszillationen für Erneuerung der Atemluft sorgen. Wir glauben aber, dass es sich da zugleich um verschiedene Eigenschaften der Lungenatemzentren der beiden Amphibiengruppen handelt: denn die Lungenatemdyspnoë, welche während der Erholung aus der Sauerstoffmangelparese zum Vorschein kommt, dauert nicht nur bei den Anuren, sondern auch bei *Salamandra* sehr lange (vielleicht noch länger) an, obwohl hier keine solche Behinderung der Blutdurchlüftung vorliegt. Übrigens ist in dem Verhalten der Lungenatemzentren dieser beiden Amphibienrepräsentanten auch

während der Erstickung ein deutlicher Unterschied vorhanden, wenn auch kein wesentlicher (bei *Salamandra* kommt geringere Dyspnoë vor, es werden kaum die für den Frosch so charakteristischen Aufblähungsperioden verzeichnet usw.; um so häufiger sind die weiten Aufsperrungen des Maules, mächtige Füllungen der Mundhöhle bei äusserst niedergesunkenem Mundboden usw.).

Dass tatsächlich die zentralen nervösen Atemvorrichtungen der Urodelen in mancher Hinsicht von denjenigen der Anuren abweichend gestaltet sind, dafür zeugen einige Beobachtungen an den Tritonen. *Triton torosus*, eine von den grössten Molcharten, weist in der Norm sehr seltene Lungenventilationen auf; der (zuweilen ausserordentlich rasche) Kehlatemrhythmus besteht fast ununterbrochen. Im Wasserstoff wird sehr bald eine auffällige Verlangsamung des Kehlatemrhythmus wahrgenommen und (mit der allgemeinen Unruhe) die Zahl der Lungenventilationen stark vermehrt; schon nach einer Viertelstunde verschwinden allmählich die seltenen Kehlatmungen, die an die ebenfalls schon selteneren Lungenatmungen gebunden hier und da erschienen; der Mund bleibt halb geöffnet, und bald wird das Tier gelähmt; in der Luft erscheint bald ein ununterbrochener, nicht gerade schneller Atemrhythmus, wo etwa 2—3 Lungenatmungen auf 15—25, später bis 50 Kehloszillationen kommen — also besteht da keine solche Lungenatemdyspnoë, wie bei den Anuren. — Bei *Triton taeniatus*, wo in der Norm ebenfalls ein ununterbrochener Kehlatemrhythmus mit oft mächtigen, zuweilen wieder feinen Exkursionen vorhanden ist, während die Lungenventilationen nur sehr selten und isoliert erscheinen, wird im Wasserstoff nach bald vorübergehender Reizung die Zahl der Kehlatmungen stark verringert, diejenige der Lungenatmungen vermehrt; bald treten Pausen auf, in 10—12 Minuten sieht man schon lange Ateameinstellungen, die Kehloszillationen nur in kleinen Gruppen selbständig oder an Lungenventilation gebunden, die letzteren sind immer noch häufig, oft ohne Kehloszillationen; endlich treten sie allein auf und erhalten einen krampfartigen Charakter (dies gilt auch für *Triton torosus*): Die Niedersenkung des Mundbodens wird ausserordentlich protrahiert und ist exzessiv; dabei kann endlich auch die Mundspalte eröffnet werden, und so bekommt die Lungenatmung einen schnappenden Charakter. Nachher in der Luftatmosphäre kehren sehr rasch die Kehlatmungen zurück, und bald besteht ein (ziemlich langsamer)

ununterbrochener Atemrhythmus, wobei die Lungenatmungen zwar vermehrt sind, aber bei weitem nicht so wie bei Anuren (z. B. etwa fünf in 1 Minute); die Kehlatmungen erreichen erst z. B. etwa nach 15 Minuten die normale sehr rasche Frequenz, wobei auch die Lungenatmungen schon sehr selten auftreten.

B. Zwischen den verschiedenen Anurengattungen werden wohl in betreff des Atemgeschäftes ebenfalls Unterschiede bestehen, worüber man erst speziell nachforschen müsste. Wir führen *Hyla* und *Bufo* zum Vergleiche an.

Hyla arborea kennzeichnet sich durch eine ausserordentliche Frequenz (bis gegen 300 in 1 Minute) und Grösse der Kehloszillationen, zugleich auch durch starke Reizbarkeit des Lungenatemzentrums bei äusseren Einflüssen. Der Kehlatemrhythmus kann stundenlang ununterbrochen fortgesetzt werden; es werden aber gewöhnlich an ihm periodische Frequenz-An- und Abschwellungen wahrgenommen, auch bei sonstiger Ruhe. Schon durch schwache Reize, wie zum Beispiel wenn aus dem Versuchsgefässe, wo der Frosch an der Wasseroberfläche schwimmt, das Wasser mit Luft ausgepresst wird (so dass nur etwas davon am Boden bleibt), kommt eine andauernde Unruhe zum Vorschein, wobei bald mehr die Kehl-, bald die Lungenatmungen vermehrt sind, aber auch deutliche Depressionen der ersteren vorkommen. Wurde das Wasser durch Wasserstoff ausgepresst, so waren die Reizwirkungen weit mächtiger, die Kehlbewegungen nahmen unmittelbar stark ab, die Lungenatmungen stark zu; in gewissem Versuche konnte man z. B. schon in der zweiten Minute deutliche Einstellungen des Kehlatemrhythmus konstatieren, von der vierten Minute ab sind die Kehloszillationen fast völlig verschwunden, und nur die mächtige Lungenatemdyspnoë (bis jede Sekunde eine Atmung) war zu sehen; doch schon in der sechsten Minute erschienen längere Pausen, sehr bald liessen sich die Lungenventilationen nur durch Reize, allmählich nur durch starke Erschütterungen auslösen, oder sie kamen bei spontanen Lokomotionsversuchen zum Vorschein. Nach 25 Minuten, wo zuletzt äusserst selten einige Lungenatmungen zu sehen waren und auch bei schwachen Körperbewegungen vermisst werden konnten, sah man endlich gar keine Lebensäusserungen. In der Luft kamen am Ende der zweiten Minute drei Lungenventilationen

zum Vorschein, in der vierten und achten Minute auf Berührung eine Gruppe derselben, in der fünften Minute ein spontaner Lungenatemzug, Sprung und sogleich ein 1 Minute lang dauernder Kehlatemrhythmus, nachher nach einer Pause sechs L.- und ein längerer K.-Rhythmus; dann bestand ein im Verhältnis zur Norm langsamer und schwacher K.-Rhythmus mit einem bis einigen L. in 15 Sekunden; gewöhnlich folgen auf L. mächtige, allmählich kleinere, bis ganz feine K., dann wiederum L. usw. Aber schon in 10 Minuten sieht man mächtig heranwachsende Lungenatemdyspnoë, so dass bis über 20 L. (bei 20—40 K.) in 15 Sekunden gezählt werden können. Erst nach 1 Stunde der Erholung wurde die Norm erreicht; es liess sich da beobachten, dass während der Ruhe nur der Kehlatemrhythmus bestand, dass aber die Lungenatmungen besonders an irgendwelche Körperbewegungen gebunden waren. Im ganzen ist das Bild der Atembewegungen doch nur demjenigen bei *Rana* ähnlich.

Bufo viridis weist in der Norm seltene vereinzelte Lungenatmungen, zerstreut in ununterbrochenem Kehlatemrhythmus, auf; gereizt, beschleunigt das Tier die Lungenventilationen gleichsam auf Kosten der Kehlatmungen (z. B. von 130 K. und 6 L. in 1 Minute auf 60 K. und 63 L., wonach in der Ruhe allmählich der Ausgangszustand zurückkehrt: in 2 Minuten 74 K. und 45 L., in 3 Minuten 116 K. und 20 L. usw.). Die Lungenatmungen können in der Ruhe auch minutenlang aussetzen. In Wasserstoffatmosphäre werden die in der Norm nur selten zu beobachtenden aufblähenden Lungenatmungen periodisch wahrgenommen, unter Herabdrückung der Kehloszillationenfrequenz; es entsteht Unruhe, die Exkursionen der Kehlatmungen werden oft ganz unbedeutend, es kommen apnoische Pausen zum Vorschein, endlich — z. B. schon nach 17 Minuten der Erstickung — bleiben nur die hier und da als kleine Aufblähungsgruppen erscheinenden Lungenatmungen übrig; wird Luft zugelassen, so kehren unmittelbar die Kehlbebewegungen zurück, und gleich nachher werden auch die Lungenatmungen vermehrt, zuerst als einpumpende Gruppen, dann als ventilierende, zwischen den Kehlatmungsperioden eingestreute. Es besteht gegenüber *Rana* und *Hyla* aber der Unterschied, dass keine ununterbrochene Lungenatemdyspnoë zu sehen ist, wodurch wir lebhaft an das Verhalten von *Salamandra* und *Triton* erinnert werden.

C. Die Amblystomatinen werden sich als umgewandelte Geschlechtstiere wohl durch ähnliche Verhältnisse des Atemgeschäftes auszeichnen wie die übrigen Salamandriden, sofern bei denselben gut ausgebildete Lungenatmung vorhanden ist. Einige Amblystomaarten sollen wenig entwickelte, ja reduzierte Lungen besitzen; man müsste spezielle Nachforschung über ihre Atembewegungen anstellen.

Uns standen überhaupt nur die neotenischen (Axolotl-) Formen von *Amblystoma tigrinum* zu Gebote; wir wollen im weiteren Abschnitt (VI.) über die Ontogenie ihrer Atembewegungen berichten. An dieser Stelle nehmen wir nur auf die erwachsenen geschlechtsreifen Wasserformen Rücksicht, die man gleichsam als perennibranchiate Amphibien ansehen kann.

Die Luftaufnahmen in die Lungen kommen hier in der Norm vereinzelt, bei Tieren mit grossen Kiemen sehr selten vor; es handelt sich um eine Verschluckung des durch die weit aufgesperrte Mundhöhle aufgenommenen Luftquantums in die Lungen. In höher temperiertem oder ausgekochtem Wasser werden die Lungenventilationen vermehrt; von einem rhythmisch tätigen „Lungenatemzentrum“ lässt sich aber nicht reden. Die „Kehlatabewegungen“ kommen grösstenteils (insbesondere bei Tieren mit wohlausgebildeten Kiemen) mit Schwingungen der äusseren Kiemen verbunden vor, als wohlkoordinierte physiologische Einheit, obwohl auch bei einem und demselben Tiere aus unbekanntem (inneren?) Gründen mehr oder minder zahlreiche alleinige Mundbodenbewegungen ohne nachfolgende Kiemenschwingungen, bis sogar fast alleinige „Kehlatabewegungen“ erscheinen können. In sauerstoffarmem Wasser nimmt man eine starke Erhöhung der „Kehlatabmungen“ wahr, sofern das Tier seine Lungenventilationen vermehren kann; aber daran gehindert, weist es rasch eine merkliche Depression der Atemfrequenz auf, welche aber, wenn rechtzeitig der Zutritt zur Wasseroberfläche freigemacht wird, wiederum rasch ansteigt. — Diese „Kehlatabmungen“ befördern das Atemwasser grösstenteils durch die Kiemenspalten nach aussen, sind also wohl zu unterscheiden von den Kehloszillationen der Luftatmung der Salamandriden (s. weiter).

Der Ausbildungsgrad des „Kehlatabmungszentrums“ ist bei den Amblystomalarven bedeutend niedriger, indem in der

Norm nur ein ganz langsamer und ziemlich unregelmässiger Rhythmus zu sehen ist und im Sauerstoffmangel der letztere zwar ausgeprägter wird, aber doch nur bei weitem nicht das Bild z. B. der Lungenatembdyspnoë der Anuren und lungenatmenden landlebenden Urodelen erreicht. .

Dass dieses „Kehlatemzentrum“ nicht mit demjenigen der Luftatmung übereinstimmt, sondern sowohl der Mechanik als auch der Regulation nach wesentlich von demselben sich unterscheidet, liegt auf der Hand.

D. Unter den perennibranchiaten Urodelen werden niedrige Stufen der Ausbildung der Atembewegungen angetroffen. Wir haben da von den Proteiden insbesondere *Necturus maculatus*, von den Sireniden *Siren lacertina* eingehender untersucht¹⁾.

Die Luftaufnahme wird ähnlich wie bei den *Amblystoma*-larven oder auch bei den Geschlechtstieren der Urodelen (z. B. Triton), sofern die letzteren im Wasser lebend von Zeit zu Zeit die Atmosphäre aufsuchen, nicht durch den im Abschnitt II geschilderten komplizierten Atemmechanismus, welcher die landlebenden Urodelen und die Anuren besonders kennzeichnet, vollführt, sondern durch mächtige Aufsperrung des Maules und Verschlucken der die Mundhöhle ausfüllenden Luftmenge in die Lungen; in dieser Hinsicht besteht eine bemerkenswerte Übereinstimmung mit dem Verhalten der Dipnoër²⁾. Es lässt sich von keinem regelmässig rhythmisch tätigen „Lungenatemzentrum“ reden.

Necturus maculatus, welcher in der Ruhe äusserst auffällige, lange Zeit hindurch ganz regelmässig ablaufende Schwingungen der äusseren blutreichen Kiemen aufweist, ventiliert seine Lungen bald selten, bald öfters (es scheint, dass der Gaswechsel darin überhaupt sehr schwach ist, und es ist eigentümlich, dass in sauerstoffarmem Wasser die Lungen kaum öfters ventiliert werden); er zeigt nebstdem isolierte oder mit den Kiemenschwingungen verbundene Mundbodenbewegungen;

1) E. Babák, Neue Untersuchungen über die Atembewegungen der Urodelen mit besonderer Berücksichtigung der lungenlosen Salamandriden. Pflüger's Arch. Bd. 153 S. 441. 1913.

2) E. Babák, Die Mechanik und Innervation der Atmung. Winterstein's Handb. der vergl. Physiol. Bd. 1 Heft 2 S. 674. 1913.

die letzteren kommen in der Norm gewöhnlich nur dann vor, wenn die äusserst empfindlichen Kiemenschwingungen durch äussere Reize zum Stillstand gebracht wurden: Sie sind dann selten als langsamer Rhythmus oder gruppenweise angeordnet, gewöhnlich isoliert. In sauerstoffarmem Wasser erscheint aber auffallende Vermehrung derselben; dadurch wird ohne Zweifel der Wasserwechsel in der Umgebung der Kiemen gefördert, aber seltsamerweise finden wir zugleich keine entsprechende Vermehrung der Kiemenschwingungen, im Gegenteil sogar eine Abnahme der letzteren: Sie werden hauptsächlich durch sonstige Körperbewegungen, insbesondere diejenigen bei Lungenventilation, beeinflusst, während die Kehlatmungen eine „chemische“ (d. h. durch den Sauerstoffgehalt des Blutes bedingte) Regulation zu besitzen scheinen.

Bei Siren richtet sich die Häufigkeit der Lungenventilation ganz deutlich nach dem Sauerstoffgehalte des äusseren Mediums, während die Kehlatmungen, in der Norm ganz unregelmässig, insbesondere in Anschluss an sonstige Körperbewegungen ihren Rhythmus abändern.

Im ganzen erscheint die physiologische Organisation der Atemzentren bei Proteiden und Sireniden wirklich auf einer sehr niedrigen Stufe. Man kann da kaum von einem Lungenatemzentrum sprechen, denn es besteht hier kein annähernd regelmässiger Rhythmus der Lungenventilationen (auch der Mechanismus der letzteren ist höchst primitiv: Die Luft wird in die Lungen, im Grunde auf dieselbe Weise wie die Nahrung in den Magen, verschluckt). Die Kehlatembewegungen sind ebenfalls als regelmässiger Rhythmus nicht vorhanden, und ihr Vorkommen ist, besonders bei Siren, an allgemeine Körperbewegungen gebunden.

Nachträglich habe ich gefunden, dass Powers¹⁾ Hay's Angaben von der „Gaumenatmung“ der ausgewachsenen Amblystomen erweitert hat: Er findet sie auch bei den Larven, hält sie sogar für höchstwahrscheinlich bei allen kiementragenden Urodelen — sicher bei Necturus — anwesend; die Nasenlöcher dienen beim Ausatmen ebensogut wie beim „Einatmen“. — Das Atemwasser wird aber, wie man sich leicht überzeugen kann, vorwiegend durch die Mundöffnung aufgenommen.

1) J. H. Powers, *Morphological variation and its causes in Amblystoma tigrinum*. Univ. Stud. Nebraska Linc. vol. 7 p. 197. 1908. (Neap. Jhb.)

E. Eine spezielle Berücksichtigung erfordern die Kehlatembewegungen der wasserlebenden Amphibien und diejenigen der landlebenden, sofern sie sich unter Wasser aufhalten.

Die Mundbodenbewegungen der Perennibranchiaten bewirken den Wasseraustausch des Wassers in der Mundpharynxhöhle, indem — teilweise durch die Nasenlöcher, aber auch durch die etwas geöffnete Mundspalte (es werden da quantitative Unterschiede vorkommen) — von vorne aspiriert und grösstenteils nach hinten expiriert wird. Es lässt sich bisher nicht abschätzen, inwiefern dadurch die Atemtätigkeit der oropharyngealen Schleimhaut und inwiefern der Wasserwechsel an den äusseren Kiemen gefördert wird. Die neotenischen Wasserformen von *Amblystoma* weisen, wie oben dargelegt wurde, in erwachsenem Zustande beim Vorhandensein gut ausgebildeter äusserer Kiemen eine komplizierte Atembewegung auf, welche aus koordinierter Verknüpfung der Kehl- mit Kiemenbewegung besteht. Wir haben gesehen, dass erst bei diesen Urodelenformen eine deutlichere Beziehung der Kehlatembewegungen zu den Verhältnissen der Sauerstoffversorgung aus dem äusseren Medium besteht.

Die Mundbodenbewegungen oder sogenannten „Kehloszillationen“ der landlebenden Urodelen und der Anuren erneuern allein den Luftinhalt der oropharyngealen Höhle durch die Nasengänge. Wie verhalten sich diese Kehl- bewegungen im Wasser? Nach Edwards (l. c.) sollen untergetauchte Frösche gewöhnlich keine Kehlatembewegungen mehr aufweisen, obzwar hier und da eine isolierte Bewegung in der Kehl- gegend vorzukommen pflegt. In unseren Versuchen glaubten wir zuerst an völlig unter Wasser gehaltenen Fröschen zuweilen eine Kehloszillation gesehen zu haben — wie es auch Hill¹⁾ erwähnt, der aber von Wasserventilation spricht und an Förderung der Atemtätigkeit der oropharyngealen Schleimhaut denkt und sogar auf diese Weise die Widerstandsfähigkeit der im Wasser verschlossenen Frösche erklärt haben will. — Doch bei näherer Beachtung hat es sich erwiesen, dass es sich nur um geringe Oszillationen des gewöhnlich stark eingezogenen Mundbodens handelte, wobei vielleicht

1) M. D. Hill, Respiration in frogs. Nature vol. 69 p. 489. 1904.

überhaupt keine nennenswerte Volumänderung der spaltförmigen Mundrachenhöhle zustande kam. (Es kann ausserdem auch eine Erscheinung unter Wasser beobachtet werden, die wir auch hier und da in der Luft gesehen haben: Es wird ein gewisses Luftquantum aus den Lungen in die Mundhöhle gepresst und von da wieder zurück in die Lungen befördert; dabei zeigt ein zartes, vor den durchwegs verschlossenen Nasenlöchern gehaltenes Federchen bei den kräftigen Kehl- und Flankenbewegungen keine Luftströmung. Auf diese Weise wird also auch unter Wasser der Gaswechsel an der Lungenfläche günstig beeinflusst, da die Luft durchgemischt wird.)

Bei den Tritonen aber konnten wir wiederholt (mit Hilfe von suspendierten Körperchen) feststellen, dass die kräftigen Kehloszillationen unter Wasser mit starkem Wasseraustausch in der Mundhöhle (durch die Nasengänge hindurch) verbunden waren. Am auffälligsten ist dieses Verhalten bei den grossen Exemplaren von *Triton torosus*; nachher haben wir dasselbe auch bei an Wasserleben gewöhnten *Triton pyrrhogaster*, *Diemictylus viridescens* sowie auch *Triton cristatus* sichergestellt.

Bei *Triton torosus*, dessen kräftige Exemplare wir jahrelang dauernd im Wasser gehalten haben ohne Möglichkeit, auf Land zu gehen, was diese Tritonart sehr leicht verträgt, wird durch die Herabsenkung des Mundbodens Wasser in die Mundhöhle eingesaugt, und zwar durch die geöffneten Nasenlöcher; nachher wird der Wasserinhalt der Mundhöhle durch rasches Emporheben des Mundbodens, und zwar grösstenteils durch den etwas geöffneten Mund herausgepresst (diese Entleerungsbewegung fängt in der Kehlgegend an und verbreitet sich proximalwärts). Diese Wasserventilation der Mundhöhle wird zeitweise mit Luftaufnahme kombiniert, indem das Tier den Mund über die Wasseroberfläche emporhebt, eröffnet (wobei vielleicht die Expiration aus den Lungen zustande kommt) und mit Luft füllt; die aufgenommene Luftblase wird dabei nicht oder nicht immer (oder nicht ganz?) in die Lungen heruntergeschluckt, sondern einige Sekunden im Munde gehalten, was an der sackartigen Auftreibung des Mundbodens merklich ist, und nachher wird (vielleicht das, was bei der Lungenfüllung übriggeblieben ist?) entleert, indem gewöhnlich zwei Luftblasen (die erste grösser) dem Munde entweichen. Die genaue Verfolgung und Analyse des ganzen Geschehens ist sehr schwierig, denn man muss das Tier in womög-

lich normalen Bedingungen beobachten (bei künstlichen Anordnungen verhält sich das Tier völlig anders, indem es in der Luft nur Kehl- und Lungenatmungen, im Wasser untergetaucht nur Wasserventilation der Mundhöhle aufweist, wobei wiederum der Rhythmus der Atembewegungen sich unterscheidet von den Verhältnissen beim frei im Wasser oder in der Luft sich bewegenden Tiere). Aber abgesehen von den Lungenventilationen müssen wir auch der Aufnahme der Luft in die Mundhöhle allein eine unzweifelhafte respiratorische Bedeutung zulegen, um so mehr, wenn wir sehen, wie oft nach längerem Untergetauchtsein noch Luftblasen aus dem Munde hier und da hervorgehen, wonach erst oft der Boden der Mundhöhle ausgehöhlt erscheint (d. h. die letztere leer ist). Man wird da auf das „Luftschnappen“ der Fische [s. Babák¹⁾] die sogenannte „Notatmung“ derselben [Winterstein²⁾] erinnert, wo ebenfalls die Luftblasen in der Mundhöhle zur Bereicherung des Atemwassers mit Sauerstoff verwendet werden.

Was nun diese Wasserventilation der Mundhöhle betrifft, so geschieht dieselbe in weit langsamerem Tempo als die Kehlatmung der Luft; dies lässt sich am besten in seichtem Wasser beobachten, wo das frei sich bewegende Tier bald eine Weile untertaucht, bald mit dem Kopfe über dem Wasserniveau verbleibt: Im ersten Falle zählten wir z. B. bei gewöhnlicher Zimmertemperatur 19 bis 24, im zweiten 140 bis über 200 Kehlbewegungen in 1 Minute (im ersten Falle wird seltener Luft aufgenommen, nicht einmal in jeder Minute, im zweiten merklich öfters, und zwar kommen da etwa drei Lungenventilationen in 1 Minute vor). Dieses Verhalten ist eigentümlich und seine Erklärung sehr schwer. Der Aufenthalt unter Wasser ist ja mit gehindertem Gaswechsel verbunden, nicht nur gegenüber den Verhältnissen beim Aufenthalt am Lande, sondern auch bei den wasserlebenden Tritonen, wenn sie die Oberfläche verlassen und die oropharyngeale Luftventilation aufgeben; trotzdem aber wird da die Lungenventilation seltener ausgeführt, als wenn der Kopf in die Luft dauernd herausragt. Es ist allerdings möglich, dass die seltenen Luftaufnahmen des untergetauchten Tieres ausgiebiger

1) E. Babák, Vergleichende Untersuchungen über die Darmatmung der Cobitiden und Betrachtung über die Phylogense derselben. Biol. Zentralbl. Bd. 27 S. 697. 1907.

2) H. Winterstein, Beiträge zur Kenntnis der Fischatmung. Pflüger's Arch. Bd. 125 S. 73. 1908.

die Lungen ventilieren als die zahlreicheren Lungenatmungen bei dauernd ausserhalb des Wassers gehaltenem Kopfe; denn im ersten Falle handelt es sich um die Luftaufnahme durch mächtig geöffnete Mundspalte, im zweiten um den üblichen Mechanismus der bekannten Lungenfüllung vermittels der Kehlbewegung. Die Kehlatmung ist im Wasser ebenfalls weit seltener, obwohl zweckmässig erscheinen würde, dass sie sogar frequenter als in der Luft wäre; sichtlich wird da ein hemmender reflektorischer Mechanismus im Spiele sein. — Weiter können wir aber die wahrscheinliche Verknüpfung der Wasserventilation der Mundhöhle mit der dabei entstehenden Verschiebung der darin gewöhnlich enthaltenen Luftblase (s. oben) im Auge behalten, wodurch die sonst gewiss wenig ausgiebige Wasseratmung der oropharyngealen Schleimhaut etwas gefördert werden könnte.

Erst nachträglich habe ich gefunden, dass schon Camerano¹⁾ Wasserventilation der Mundrachenhöhle, und zwar bei der lungenlosen Salamandrina perspicillata, welche künstlich unter Wasser gehalten wurde, gesehen zu haben angegeben hatte, und Bruner²⁾ hat dasselbe auch gesehen, wenn das Tier die Oberfläche nicht erreichen konnte; bei untergetauchtem Triton alpestris wird sie nur bei erzwungenem Aufenthalt unter Wasser gesehen (im ganzen ist allerdings Bruner geneigt, dafür zu halten, dass bei Salamandra maculosa, Triton alpestris, Salamandrina perspicillata, Spelerpes fuscus und anderen die Nasenlöcher im Wasser und auch beim Regen geschlossen werden, welchem Umstand er zuschreibt, dass hier die Muskeleinrichtungen an den Nasenlöchern erhalten sind). Wir haben uns bei dem lungenlosen Spelerpes fuscus überzeugt, dass die Berührung des Kopfes mit Wasser den Kehlatemrhythmus einstellt (auch schon, wenn der Kopf über die Oberfläche hinausragt, wird eine deutliche Störung des normal mächtigen Atemrhythmus wahrgenommen, zugleich mit Unruhe); bei längerem erzwungenem Aufenthalte unter Wasser wird nur hie und da eine vereinzelte (oder auch eine kleine Gruppe) leichte Oszillation der Kehlgegend beobachtet, aber kein regelmässiger Atemrhythmus; später wird die Mundspalte etwas geöffnet, und bei

1) L. Camerano, Recherches anatomophysiologiques sur les salamandres normalement privés de poumons. Arch. ital. biol. t. 21 p. 387. 1894.

2) H. L. Bruner, Ein neuer Muskelapparat zum Schliessen und Öffnen der Nasenlöcher bei den Salamandriden. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsmech. 1896 S. 395.

schwachen Hebungen des Mundbodens kann wiederholt eine Luftblase entweichen, worauf der Mundboden zu dem Gaumen stark eingepresst gehalten wird und höchstens nur zitterndes Maulöffnen, wohl schon als Folge des abnehmenden Tonus der Mundschliesser, mit nachfolgender Schliessung vorkommt. Vielleicht hat dies Camerano gesehen und als Wasserventilation gedeutet. Wahrscheinlich kommt aber die letztere nur bei wasserlebenden Urodelen vor, während die lungenlosen Urodelen gerade die typischsten Landbewohner sind.

Neuerdings berichtet Axenfeld¹⁾, dass Frösche und Kröten nicht, aber Tritonen wohl unter Wasser „atmen“, und zwar sowohl durch die Nase als auch den Mund; er hat eingehender die Bedeutung der Nasenschleimhaut für den Respirationsakt der Amphibien untersucht und durch verschiedene Versuchsanordnungen die nervöse Hemmung von der Nasenschleimhaut aus dargelegt.

F. Wie ersichtlich, liegen bei den physiologischen Atemeinrichtungen deutliche Beziehungen zu den ökologischen Verhältnissen vor. Es scheint überhaupt, dass die „Kehlatembewegungen“ der wasserlebenden Amphibien — der Perennibranchiaten und auch der neotenischen Urodelenformen, gewiss auch der Urodelenlarven — und die Kehloszillationen der landlebenden Urodelen und der Anuren völlig verschiedene Funktionen sind. Es ist schon der Mechanismus der beiderlei Bewegungen wesentlich verschieden, da bei den ersteren der Wassertransport von vorne (hauptsächlich wohl durch die Mundöffnung hinein) nach hinten (durch die Kiemenspalten heraus) bewirkt wird, während bei den anderen die Luft durch die Nasengänge aspiriert und wieder durch dieselben expiriert wird. Wir können dafürhalten, dass die Kehloszillationen der landlebenden Amphibien eine phylogenetisch neue Erwerbung ist, welche zwar einerseits wichtige funktionelle Beziehung zu den Lungenatembewegungen besitzt, andererseits aber sich durch gewisse Selbständigkeit auszeichnet, wie dies im vorigen Abschnitte dieser Abhandlung nachgewiesen wurde; insbesondere müssen wir darauf das Gewicht legen, dass nach dem Verlust der Lungen (lungenlose Salamandriden) das Kehlatembzentrum allein übrig geblieben ist und sich

1) D. Axenfeld, Die Bedeutung der Nasenschleimhaut für den Respirationsakt der Amphibien. Zentralbl. f. Physiol. Bd. 25 S. 329. 1911.

weitgehend durch ebensolche physiologische Eigenschaften ausgezeichnet, wie wir sie auch bei den Kehloszillationen der lungenatmenden Amphibien erkannt haben.

Es scheint weiter, dass man die „Kehlatembewegungen“ der wasserlebenden Amphibien (der perennibranchiaten und neotenischen Urodelenformen sowie der Urodelenlarven, siehe Abschnitt VI) weit eher mit den typischen Lungenatmungen der landlebenden Urodelen und der Anuren in Beziehung bringen könnte, indem es sich im wesentlichen in beiden Fällen um den Transport des Atemmediums distalwärts handelt; im ersten Falle wird das Wassermedium gleichsam „auf die Kiemengegend hin verschluckt“, im zweiten die Atemluft in die Lungen hinein. Allerdings bestehen dann verschiedene Unterschiede, besonders indem sich die Luftfüllung der Lungen zu einem weit komplizierteren Atemakt heranzubildet; es entwickelt sich die Koordination der Schluckbewegung des Mundbodens mit dem Verschlussmechanismus der (äusseren und inneren) Nasenöffnungen und die vielleicht noch mehr zusammengesetzte Koordination mit den Larynxbewegungen.

Die Wasserdurchspülung bleibt demgegenüber bis auf den wohl ganz einfachen klappenartigen Mechanismus der Kiemenpalten auf primitivem Zustande stehen. Es wird in gewissen Fällen das Atemwasser auch durch die Mundspalte eingesaugt; aber dies kommt auch bei der Atemluft vor, welche eben in manchen Fällen durch die Mundöffnung aufgenommen wird, bei den wasserlebenden Formen, sogar bei den Tritonen, welche doch sonst typische Lungenatemakte vollführen; vielleicht sogar in Ausnahmefällen bei Anuren, wo in der Not der Mund weit aufgerissen und die grosse aufgenommene Luftmenge in die Lungen befördert wird.

Das Hinzutreten des Expirationsaktes braucht in dem ganzen Mechanismus des Lungenatemaktes keine weitere grosse Komplikation zu bedeuten, denn die Expiration erfolgt grösstenteils passiv, indem die aufgeblähten Lungen bei der Eröffnung der Glottis kollabieren (in dieser Hinsicht weist also der Lungenatemakt der landlebenden Urodelen und der Anuren keine grössere funktionelle Differenzierung auf gegenüber dem primitiven Lungenatemakte der wasserlebenden und larvalen Urodelen).

Im ganzen könnte man also dafürhalten, dass der Lungenatemakt der landlebenden Urodelen und der Anuren

eine höhere funktionelle Entwicklungsstufe der Mundboden-Kiemenatembewegungen und der primitiven Lungenventilationen der kiementragenden und larvalen Urodelen vorstellt, während die typischen sogenannten Kehloszillationen der landlebenden Urodelen und der Anuren als ökologische Neuerwerbungen gelten können. Die Wasserventilation der oropharyngealen Höhle, die insbesondere bei den wasserlebenden Tritonen vorkommt, scheint eine sekundäre Abänderung der Luftventilationsakte zu sein.

Die „Kehlbewegung“ muss, sofern sie durch Senkung des Mundbodens das Atemmedium von aussen aspiriert und durch Hebung distalwärts befördert — nach Art einer Schluckbewegung —, als das Grundphänomen der Atembewegungen der Amphibien bezeichnet werden. Bei den Proteiden und Sireniden kommt diesen Kehlbewegungen allerdings noch eine untergeordnete Rolle zu, insbesondere für die Wasseratmung; sie betätigen sich da in der Norm eigentlich nur bei der zeitweiligen Luftverschluckung in die Lungen, aber als ein Atemrhythmus, der regelmässig die oropharyngeale Schleimhaut und die Oberfläche der äusseren Kiemen mit einem Strome des Atemwassers bespülen würde, sind sie nicht vorhanden. Es scheint hier eher den Schwingungen der äusseren Kiemen, welche sich z. B. bei neotenischen *Amblystoma*-formen, insbesondere aber bei *Necturus* als ein spezieller Atemrhythmus entwickelt haben (ausserdem der Hautatmung und der in verschiedenem Grade ausgebildeten Lungenatmung) die Hauptbedeutung beizulegen zu sein.

Bei den larvalen Urodelenformen (s. noch im VI. Abschnitt) und neotenischen *Amblystomatinae* erreicht die Funktion der Kehlbewegung eine schon merklich grössere Bedeutung, indem sie einerseits koordinatorische Verknüpfungen mit den Kiemenschwingungen eingeht, andererseits eine gewisse Rhythmizität aufweist. Es kommt hier ausserdem auch schon eine deutliche Blutregulation dieses Kehlatemrhythmus vor nebst der reflektorischen. Bei den geschlechtsreifen metamorphosierten Urodelen und Anuren wird die Kehlbewegung einerseits zum wichtigsten Bestandteile der bedeutungsvollen, sehr komplizierten Lungenatemakte (wo ihr pressorischer Charakter den ganzen Akt der Lungenfüllung beherrscht, gegenüber dem Einsaugemechanismus der Reptilien und Homoiothermen); anderer-

seits entwickelt sich aus ihr ein sekundärer Atemrhythmus der „Kehloszillationen“, der nur die oropharyngeale Höhle vermittle alternierender Einsaugung und Auspressung der Atemluft (bzw. auch in gewissen Fällen des Atemwassers) durch die Nasengänge ventiliert. Dass diese beiden Arten der respiratorischen Mundbodenbewegungen sich durch wesentlich verschiedene Regulation auszeichnen, wurde oben genügend dargetan. Durch sekundären Verlust des Lungenatemmechanismus kommt endlich der alleinige oropharyngeale Atemrhythmus der lungenlosen Salamandriden zustande.

Dies wäre also ungefähr das Bild der Umänderungen der Atemmechanismen bei den Amphibien. Leider habe ich bisher keine Gelegenheit gehabt, dieses Bild durch das Verhalten der Amphiumidae und Coeciliidae zu vervollständigen. [Über die Coeciliidae gibt Gadow¹⁾ an, dass bei den Embryonen von Ichthyophis die mächtigen Kiemen in der Eierflüssigkeit lebhaft hin und her schwingen, dass die jungen kiemenlosen Larven oft zur Oberfläche steigen, um zu „atmen“. Unter den Amphiumidae besitzt der erwachsene *Cryptobranchus japonicus* keine Kiemenspalten und inspiriert (Luft) verhältnismässig oft; *Amphiuma* verliert bald die Kiemen.]

Es ist bemerkenswert, dass unter den Fischen insbesondere *Ceratodus* (*Dipneustén*) sehr lebhaft an das Atemgeschäft von *Necturus* erinnert [Dean Bashford²⁾]; er zeigt zwar regelmässiger „Kehlatembewegungen“ als der letztere (Dean Bashford gibt an, dass er etwa 20 mal in 1 Minute die Kiemenhöhle füllt und entleert, während wir bei *Necturus* unregelmässige und in der Norm seltene Kehlbewegungen gesehen haben), aber sonst zeichnet er sich als ein typischer „nostrilbreather“ aus, indem die Mundöffnung sich bei ihm nur unbedeutend öffnet; es werden die Nasenlöcher bei ihm weit dilatiert, und gelegentlich wurde „twitching observed, which was by no means fish-like“. Die Lungenventilation erfolgt etwa in 40—60 Minuten einmal, bei gereiztem Tiere sogar in 8 Minuten. Man könnte noch eine Fülle von interessanten Über-

1) H. Gadow, *Amphibian and Reptiles*. Cambr. Nat. Hist. vol. 8. 1901.

2) Dean Bashford, Note on the living specimen of the Australian lungfish *Ceratodus forsteri* in the Zool. Society's Collection. Proc. of the gener. Meet. for sc. Business of the Zool. Soc. of London 1906 p. 168. (Neap. Jhb.)

einstimmungen in dem Verhalten der „amphibienartigen“ Fische hervorheben, aber wir weisen den Leser auf unsere Abhandlung in Winterstein's Handbuch der vergleichenden Physiologie „Die Mechanik und Innervation der Atmung“ I. 2. Abschnitt „Fische“. Die weitgehend gleichartige Lebensweise hat da nicht nur zur Konvergenz der morphologischen Charaktere, sondern auch der physiologischen Funktionen geführt. Es ist übrigens lehrreich, auch die übrigen mit verschiedener Art von akzessorischer Luftatmung ausgestatteten Fische zum Vergleich mit den Amphibien heranzuziehen. (Ob das Atemwasser durch den Mund oder die Nasengänge aufgenommen wird, scheint vielleicht keine grundlegende Bedeutung zu haben; wir sehen einerseits, dass *Ceratodus* ein „nasenatmender“ Fisch, *Amblystoma* larve ein „mundatmendes“ Amphibium ist usw.)

Wir wollen an dieser Stelle keine phylogenetischen Spekulationen über den Zusammenhang der Fisch- und Amphibienatmung anstellen, obwohl, glauben wir, es kaum irgendeine Funktion gibt, wo man dies mehr berechtigt tun könnte, da es einerseits streng wasserlebende Amphibien, andererseits wieder in den verschiedensten Fischfamilien nicht nur luftatmende, sondern in einigen davon sogar amphibisch, ja (z. B. unter Gobiiden) landlebende Fische gibt. Die Luftatmung oder wenigstens „Rückstände“ von anscheinend einst als Luftatmungsorgane fungierenden Einrichtungen sind bei den Fischen so verbreitet, dass z. B. Rauther¹⁾ in seiner streng wissenschaftlich gehaltenen Abhandlung die Ansicht auszusprechen wagt, ob vielleicht die heutigen Fische sekundär zum Wasserleben resp. zur Wasseratmung nicht übergegangen seien, während ihre Stammformen terrestrisch oder eher amphibisch gelebt hatten; insbesondere scheinen ihm die aus dorsalen Gruppen von Kiemenblättchen zusammengesetzten Luftatmungsorgane der Knochenfische und die freien dorsalen Kiemen der niederen Wirbeltiere nicht gelegentlich und selbständig aufgetauchte, durchaus atypische Morphen zu sein, sondern nur verschiedene Aus- und Umbildungsformen eines und desselben, durch seine Bestandteile wie durch seine Lage wohlcharakterisierten Organisationsbestandteils.

Nur eine einzige funktionelle Übereinstimmung der

1) M. Rauther, Die akzessorischen Atmungsorgane der Knochenfische. *Ergebn. u. Fortschr. d. Zool.* Bd. 2 S. 517. 1910.

Atemmechanismen der Fische und Amphibien wollen wir in der phylogenetischen Gedankenrichtung kurz bewerten. Sowohl bei dem Kiemenatemgeschäft der Fische als auch bei den Kehlatembewegungen der Amphibien — sofern wir da von den als sekundär gedeuteten Modifikationen derselben absehen — wird das Atemwasser proximal durch die Erweiterung der Mundpharynxhöhle eingesaugt und durch Verengung der letzteren durch die Kiemenspalten nach aussen herausgepresst, wodurch eine gründliche Erneuerung des Atemmediums an den Atemflächen bewirkt wird. Dieser Druckmechanismus der distalwärts gerichteten Strömung des Atemwassers ist in dem Amphibienorganismus so stark eingewurzelt, dass er sogar zu einem Bestandteil der typischen amphibischen Lungeninspiration, einer neuen Art der Atemmechanismen, wird.

Wenn wir nun den Saugmechanismus der Lungenventilation bei den Reptilien und Homoiothermen zum Vergleich heranziehen, so liesse sich, bei dem wesentlichen Unterschiede des Mechanismus der Lungenfüllung, doch nur eine funktionelle Beziehung hervorheben: Das Lungenatemzentrum der Amphibien, welches sich gewissermaassen auf Grund des Kiemenatemzentrums der Fische entwickelt hat, ist durch Blutregulation seiner Tätigkeit charakterisiert; obwohl sich der Mechanismus der Lungenfüllung bei den höheren Wirbeltieren anders gestaltet hat, besteht doch nur in dem zentralen Nervenmechanismus der Reptilien und Homoiothermen, was seine Regulation durch das innere Medium betrifft, eine wesentliche Übereinstimmung mit dem Lungenatemzentrum der Amphibien und vermittels des letzteren eine funktionelle Anknüpfung an das Kiemenatemzentrum der Fische. Es läge hier eine weitere Illustration vor des in vielen Fällen bekannten Verhaltens, dass das Nervensystem, auch wenn weitgehende Umwälzungen der sonstigen morphologischen und physiologischen peripheren Einrichtungen durch „Funktionswechsel“ stattgefunden haben, die wesentlichen Charaktere der primären Zustände behält.

VI. Zur ontogenetischen Entwicklung der Atemmechanismen und der Atemzentren bei den Amphibien.

In diesem Abschnitte wollen wir nur einige bemerkenswerte Verhältnisse der respiratorischen physiologischen Einrichtungen bei

den Amphibien vom ontogenetischen Standpunkte aus schildern, hauptsächlich auf Grund unserer Untersuchungen. In der Zukunft wollen wir das Bild durch weitere Beobachtungen vervollständigen.

Das erste Beispiel betrifft die Entwicklung der Atembewegungen bei den neotenischen Amblystomaformen.

Bei den Amblystomalarven haben wir (Babák und Kühnová, l. c.) nachgewiesen, dass sie zuerst überhaupt keine Atembewegungen aufweisen; erst bei dem fortschreitenden Wachstum erscheint wohl das Bedürfnis dieser den Wasserwechsel an den Atemflächen fördernden Hilfseinrichtungen; davon sieht man zuerst die mit Lokomotion, später auch selbständig vorkommende Schwingungen der äusseren Kiemen, welche dann zusammen mit den Mundboden- oder „Kehlatembewegungen“ zu einer höheren physiologischen Einheit sich entwickeln; daneben bildet sich die Lungenventilation (durch Verschlucken) heran. Es ist bemerkenswert, dass diese „Kehlatembewegungen“ schon verhältnismässig bald eine hohe Ausbildung zeigen. Ihre Funktion lässt sich im Grunde mit den Kiemenatembewegungen der Fische in Beziehung bringen, da dabei die ganze proximalwärts aufgenommene Menge des Atemmediums distalwärts über die Kiemenflächen hingeworfen und auf diese Weise ein sehr ausgiebiger Wechsel des Atemmediums vollführt wird. Auch in bezug auf den Mechanismus dieser Atembewegungen kann man grosse Übereinstimmung mit dem Atemmechanismus der Fische konstatieren: Es wird da das Wasser durch die Mundöffnung aufgenommen und durch eine Mundbodenbewegung rasch nach hinten entleert; durch die auf das Ende der Kehlatmung sich anschliessende Schwingung der äusseren Kiemen wird der Wasserwechsel an den Atemflächen weitergefördert.

Nicht nur die allmähliche Entwicklung der koordinierten Mundboden-Kiemenatembewegung lässt sich da Schritt für Schritt verfolgen, sondern auch die Entstehung des Rhythmus und seiner zentralen Regulation. Die isolierten, unregelmässig auftretenden Atmungen werden immer zahlreicher und gruppieren sich zu einem periodischen Atemtypus, der unter Umständen und besonders bei grösseren Tieren auch ununterbrochen wird. Während weiter die junge Larve im Sauerstoffmangel ebenfalls noch keine Atembewegungen aufweist, sondern nur etwas unruhig wird, werden später die erscheinenden Lungenventila-

tionen durch den Sauerstoffmangel vermehrt, aber die zugleich schon vorhandenen Kiemen- und Kehlbewegungen kaum merklich beeinflusst, um erst bei noch älteren Tieren deutlich dyspnoisch zu werden.

Es lässt sich da also eine fortschreitende Ausbildung sowohl der respiratorischen Mechanismen als auch der zugehörigen Zentrentätigkeiten verfolgen. Leider haben wir keine Gelegenheit gehabt, das Atemgeschäft des imaginären *Amblystoma* durchzuforschen; doch es lässt sich mit der grössten Wahrscheinlichkeit erwarten, dass hier im wesentlichen eine Übereinstimmung mit den von uns studierten landlebenden und lungenatmenden Urodelen (s. Abschnitt V) bestehen wird. Und da auf der anderen Seite die Larvenformen der letzteren (z. B. Salamandra, Triton) wiederum an *Amblystomal*arven erinnern, eröffnet sich uns ein einheitliches Bild der ontogenetischen Entwicklung der Atembewegungen der Urodelen.

Es bleibt übrig, noch die Anuren zu berücksichtigen.

Den Mechanismus der Mund-Kiemenatmung der Anurenlarven hat Schulze eingehend beschrieben; der Leser findet darüber einen zusammenfassenden Bericht in meiner Abhandlung im Handb. d. vergleich. Physiologie (I. c.). Das Atemwasser wird durch die mächtige Kieferbewegung (der die Lippen passiv folgen) und Senkung des Zungenbeins und des Bodens der Mundrachenhöhle sowie Erhebung des hinteren lateralen Teiles des Kiemenkorbes durch den Mund aspiriert und distalwärts in die „Kiemenhöhle“ befördert, um durch das Spiraculum nach aussen entleert zu werden. — Es handelt sich also um einen Mechanismus nach Art der Atembewegungen der Fische; man könnte eine Reihe von Detailumständen anführen, welche ebenfalls für diese Analogie sprechen. Auch der fast gleichzeitige Verlauf der Bewegungen in den einzelnen Abschnitten des Respirationsapparates, welche die Inspiration bewirken, sowie die Frequenz des Atemrhythmus und sein in der Norm fast ununterbrochenes Vorkommen erinnert an die Verhältnisse bei den Fischen; und die bemerkenswerte Regulierbarkeit des Atemrhythmus durch Blutreize resp. den Sauerstoffgehalt des Blutes, welche bei den Mundboden- oder „Kehlatembewegungen“ der Wasserformen der Urodelen überhaupt nicht oder nur wenig, bei den Larvenstadien derselben bisweilen höher ausgebildet ist, erträgt nur die Vergleichung mit den Atem-

zentren der Fische; ja man darf behaupten, dass die letztere physiologische Eigenschaft bei den Kaulquappen noch deutlicher hervortritt als bei den meisten Fischen.

Diese Sonderstellung der Atembewegungen der Anurenlarven lässt sich mit einer Anzahl Konvergenzerscheinungen, welche in morphologischer Hinsicht klar zutage treten, in Beziehung bringen und erlaubt uns, die beiderlei Charaktere als ökologische Anpassungen aufzufassen. Es scheint also, dass man nicht berechtigt wäre, die Atembewegungen der Anurenlarven ohne weiteres mit den „Kehlbewegungen“ der larvalen und wasserlebenden Urodelformen zu identifizieren. Mit der äusserst regen Lebensweise der Kaulquappen ist der fischartige Atemmechanismus in bester Übereinstimmung. Nehmen wir, wie wir es im Abschnitt V getan haben, die „Kehlbewegung“, sofern dadurch das Atemwasser proximalwärts von aussen aspiriert und distalwärts über die Kiemenflächen hinweg nach aussen zurück ausgepresst wird, als das Grundphänomen der Atembewegung an, so erfolgt in der Ontogenie der Amphibien eine fortschreitende Ausbildung dieser respiratorischen Funktion, welcher wir die in vieler Hinsicht ähnliche Stufenfolge derselben bei Vergleichung der verschiedenen Repräsentanten der Amphibienfamilien gleichsam als phylogenetisches Pendant zur Seite stellen könnten. Während aber, was die Ausbildung der Rhythmizität und Regulation derselben durch Blutreizung betrifft, in der Ontogenie der Urodelen ebenfalls eine fortschreitende Entwicklung beobachtet wird, sehen wir, dass bei den Anuren — wenigstens in dieser Hinsicht — die (etwas erwachsenen) Larvenstadien höher stehen als die imaginalen (metamorphosierten) Formen. Die umgewandelten Frösche weisen unter den normalen Verhältnissen keinen ununterbrochenen Lungenatemrhythmus mehr auf, den allein man (wie im Abschnitt V für Urodelen dargelegt wurde) mit dem larvalen Mundboden- oder Kehlatemrhythmus verknüpfen kann (auf Grund dessen er sich wohl, was den Mechanismus der Atemakte betrifft, herangebildet hat), und die Beeinflussbarkeit des Lungenatemzentrums durch Blutreize ist geringer als diejenige des larvalen Atemzentrums.

In betreff der Kehloszillationen der (landlebenden Urodelen und) Anuren haben ältere Autoren die Ansicht ausgesprochen, dass es sich um Rückstand der Larvenatmung handelt: so z. B. Martin

Saint-Ange, später Heinemann¹⁾); der letztere hält sie „für Reste der sich rückbildenden Kiemenrespiration, wobei die Änderung der Kiemenorgane von Änderungen der Atembewegungen gefolgt war“, „für rudimentäre Funktion“ (ähnlich wie es rudimentäre Organe gibt). Siefert²⁾ erkennt diese Auffassung zwar als sehr ansprechend an, aber bemerkt, dass die „kleinen Oszillationen“ auf andere Weise zustande kommen als die „ventilierenden Schluckatmungen“, durch die Luft in die Lungen gepresst wird.

Jene Ansicht scheint wirklich an der Hand zu liegen. Siefert's Einwand liesse sich durch den Hinweis beseitigen, dass doch nur im Grunde der Mechanismus der Kehloszillationen mit demjenigen der Mundboden-Kiemenatembewegungen übereinstimmt, nur dass beim Geschlossensein der Mundpharynxhöhle nach hinten zu das Atemmedium wieder proximalwärts entleert werden muss. Aber unsere Übersicht der Atembewegungen und ihrer Regulation, welche wir vom vergleichenden Standpunkte aus im Abschnitt V und vom ontogenetischen in dem vorliegenden dargereicht haben, zwingt zu dem Schlusse, dass die Kehloszillationen für ein physiologisches Novum anzusehen sind. Wir finden nämlich, dass der Rhythmus der Kehloszillationen bei den landlebenden Urodelen und den Anuren grösstenteils ununterbrochen die oft langen Intervalle zwischen den (in der Norm) seltenen Lungenatmungen ausfüllt, dass er keine Blutregulation aufweist und in dieser Eigenschaft als alleiniger Atemrhythmus bei den lungenlosen Salamandriden vorkommt. Bei den larvalen (und überhaupt wasserlebenden) Urodelenformen findet man keinen ähnlichen Atemrhythmus vor, sondern nur verhältnismässig seltene, mehr oder minder unregelmässige, im Sauerstoffmangel dyspnoëartig werdende Mundboden-Kiemenatembewegungen, von denen sich durch progressive Entwicklung des Koordinationsmechanismus die komplizierten Lungenatembewegungen der metamorphosierten Tiere ableiten lassen. Was den Kiemenatemrhythmus der Anurenlarven betrifft, finden wir zwar in seinem ununterbrochenen, sehr regelmässigen Vorkommen eine

1) C. Heinemann, Über nicht der Lungenrespiration dienende sogenannte oszillatorische Kehlbewegungen bei Amphibien, Reptilien und Vögeln. Pflüger's Arch. Bd. 34 S. 275. 1884.

2) E. Siefert, Über die Atmung der Reptilien und Vögel. Pflüger's Arch. Bd. 64 S. 321. 1896.

Analogie zu den Kehloszillationen des metamorphosierten Tieres, doch (der Mechanismus der Atemzüge und besonders) die Regulation derselben weicht wesentlich von den Verhältnissen der larvalen Atembewegungen ab.

Demgemäss sind wir der Ansicht, dass der charakteristische Kehloszillationsrhythmus der landlebenden Urodelen und der metamorphosierten Anuren eine neue im Dienste des Gaswechsels stehende Einrichtung vorstellt, deren phylogenetische Entstehung dunkel ist, und deren Ontogenie erst eingehend zu erforschen wäre; die physiologische Bedeutung dieser Funktion wurde schon oben besprochen (s. Abschnitt III). Wahrscheinlich dürfen wir darin eine ökologische Anpassung des Landlebens erblicken, wofür der Umstand zeugt, dass die typischen Landamphibien, die lungenlosen Salamandriden, diesen Atemrhythmus am besten entwickelt aufweisen.

(Aus dem pharmakologischen Institut der Universität Greifswald.)

Über den Einfluss des santonsauren Natrons auf die Fähigkeit, Hell und Dunkel bei der- selben Farbe zu unterscheiden.

II. Mitteilung.

Digitalis.

Von

Hugo Schulz.

(Mit 3 Textfiguren.)

Im weiteren Verfolge der Studien über den Einfluss des Santonins und anderer Arzneistoffe auf die farbenempfindenden Elemente des Auges habe ich Gelegenheit genommen, auch die Digitalis nach dieser Richtung hin zu prüfen. Dass der Digitalis überhaupt die Fähigkeit zukommt, Störungen im normalen Farbenempfinden hervorrufen zu können, ist wenig bekannt. Der erste, der meines Wissens dieser Frage seine Aufmerksamkeit zugewandt hat, war B. Bähr, der in seiner Monographie aus dem Jahre 1859: „Digitalis purpurea in ihren physiologischen und therapeutischen Wirkungen“, eine Anzahl von dahin gehörenden, älteren Beobachtungen aufführt. In dem grossen Sammelwerk von Lewin und Guillery: „Die Wirkungen von Arzneimitteln und Giften auf das Auge“, werden die störenden Einflüsse der Digitalis auf die Farbenempfindung kurz und zusammenfassend berichtet.

Ich wollte zunächst die Wirkung studieren, die die Digitalis speziell gegenüber der Fähigkeit, Grün sehen zu können, möglicherweise besitzen konnte. Im Falle eines positiven Ergebnisses nach dieser Richtung hin sollten die übrigen Farben durchgeprüft werden, so, wie dies in der ersten Mitteilung geschehen ist. Verschiedene, vorher nicht zu erwartende Momente haben mich verhindert, diesen zweiten Teil der Aufgabe zu erledigen. Die Resultate, die das

Studium der Wirkung der Digitalis gegenüber dem Grünschen ergeben hat, erscheinen mir indessen doch bedeutsam genug, sie jetzt schon zur Veröffentlichung zu bringen.

Um ein möglichst gleichmässiges Digitalispräparat für alle Versuche in der Hand zu haben, besorgte ich mir aus der Apotheke ein Quantum der officinellen Tinctura Digitalis. Sie wurde während der Dauer der Versuche vor Licht geschützt aufgehoben, und es sind sämtliche Beobachtungen mit einem und demselben Präparat durchgeführt worden.

Beteiligt waren an den Versuchen der praktische Arzt Herr de Leeuw, die Klinizisten Herren Ketzell, Neese, Schumann und Wiener sowie ich selbst. Es ist mir eine angenehme Pflicht, den Herren, die mir bei den Versuchen geholfen haben, an dieser Stelle meinen besten Dank auszusprechen.

Ich will noch auf einen Punkt besonders aufmerksam machen. Da mit Digitalis operiert wurde, war es immerhin denkbar, dass bei dem einen oder anderen der Beteiligten psychische Momente mit in Frage kommen konnten, die leicht erklärlicher-, wenn auch unbegründeterweise ihren Ursprung in einer allzu grossen Hochachtung vor der Leistungsfähigkeit der Digitalis hatten. So haben denn, mit Ausnahme des Kollegen de Leeuw und mir, die anderen Herren nicht früher erfahren, was sie bekamen, bis die ganze Versuchsreihe abgeschlossen war.

Was den Modus der gesamten Versuche anlangt, so entspricht derselbe genau dem Verfahren, wie ich es bei den Untersuchungen mit santonsaurem Natron beobachtet habe. Ich kann deshalb einfach auf die Angaben in der ersten Mitteilung verweisen¹⁾.

Auch hier lag für mich das Wesentliche der Arbeit darin, zu erfahren, ob für die Digitaliswirkung auf die Farbenempfindlichkeit, falls sie wirklich existierte, das Rudolf Arndt'sche Gesetz ebenso seine Gültigkeit haben würde, wie dies bei den Santoninversuchen in so einwandfreier Weise sich ergeben hatte. Es ergab sich bald bei unseren Versuchen, dass grosse und kleine Digitalisdosen getrennt geprüft werden mussten. Wohl kam in einzelnen Fällen auch bei Anwendung der grösseren Dosen in deren Anfangswirkung das Arndt'sche Gesetz zum Ausdruck. Um aber ganz sichere Resultate zu erhalten, mussten besondere Versuche mit niedrig bemessener

1) Pflüger's Arch. Bd. 152 S. 478. 1913, und für Grün speziell S. 503.

Dosierung angestellt werden. Der Grund dafür liegt wohl darin, dass die Resorption der Digitalistinktur, die stets mit Wasser verdünnt genommen wurde, erheblich schneller vonstatten geht wie die des santonsauren Natrons, bei dem wir in allen Fällen mit einer einzigen Dosierung ausgekommen sind. In hohem Grade auffallend ist, um dies schon hier zu betonen, die Erscheinung, dass die Digitaliswirkung in so verhältnismässig sehr kurzer Zeit nach der Aufnahme der Tinktur sich einstellte. Allerdings war sie nach Ablauf der Dauer jedes einzelnen Versuches — 2 Stunden — auch wieder verschwunden. Da sich herausgestellt hatte, dass die einzelnen Beobachtungen am Apparat bequem und ohne Ermüdung des Beobachtenden alle 5 Minuten gemacht werden konnten, haben wir für jeden einzelnen Versuch 24 Zahlenwerte erhalten und für die graphische Darstellung der Versuchsergebnisse benutzen können. Als Einleitung zu den eigentlichen Versuchen wurde von jedem der Beteiligten eine ebenfalls alle 5 Minuten wiederholte und auf 2 Stunden ausgedehnte Serie von Beobachtungen am Apparat ohne gleichzeitige Digitaliswirkung ausgeführt.

Ich lasse nun die einzelnen Versuche folgen:

I.

Herr cand. med. Ketzler, 22 Jahre alt, machte am 7. Juli 1913 zunächst eine Beobachtungsreihe durch ohne Digitalis.

| | | |
|---------------|-------|---------------|
| 9 Uhr 20 Min. | 25—50 | Differenz: 25 |
| 9 „ 25 „ | 35—45 | „ 10 |
| 9 „ 30 „ | 27—38 | „ 11 |
| 9 „ 35 „ | 40—49 | „ 9 |
| 9 „ 40 „ | 38—45 | „ 7 |
| 9 „ 45 „ | 41—46 | „ 5 |
| 9 „ 50 „ | 40—47 | „ 7 |
| 9 „ 55 „ | 42—47 | „ 5 |
| 10 „ 00 „ | 43—48 | „ 5 |
| 10 „ 5 „ | 41—50 | „ 9 |
| 10 „ 10 „ | 40—45 | „ 5 |
| 10 „ 15 „ | 41—47 | „ 6 |
| 10 „ 20 „ | 40—48 | „ 8 |
| 10 „ 25 „ | 38—46 | „ 8 |
| 10 „ 30 „ | 40—48 | „ 8 |
| 10 „ 35 „ | 38—46 | „ 8 |
| 10 „ 40 „ | 37—45 | „ 8 |
| 10 „ 45 „ | 37—44 | „ 7 |

| | | | |
|----------------|-------|------------|---|
| 10 Uhr 50 Min. | 36—44 | Differenz: | 8 |
| 10 " 55 " | 36—45 | " | 9 |
| 11 " 00 " | 36—45 | " | 9 |
| 11 " 5 " | 37—46 | " | 9 |
| 11 " 10 " | 37—45 | " | 8 |
| 11 " 15 " | 36—44 | " | 8 |

Die hohen Werte für die Differenzen zu Beginn der Beobachtung erklären sich dadurch, dass Herr K. sich erst in den Apparat „einsehen“ musste. Ich verzichte hier, wie bei allen folgenden Versuchen, darauf, jedes einzelne Ergebnis graphisch wiederzugeben, und werde zum Schluss der Arbeit wieder, wie dies auch bei den Santoninversuchen geschehen ist, das Mittel aus dem Resultate aller einzelnen Versuchsreihen bringen.

II.

15. Juli 1913. Digitalisversuch.

| | | | |
|---------------|-------|------------|---|
| 11 Uhr 5 Min. | 39—45 | Differenz: | 6 |
| 11 " 10 " | 40—44 | " | 4 |
| 11 " 15 " | 39—43 | " | 4 |
| 11 " 20 " | 39—43 | " | 4 |
| 11 " 25 " | 37—42 | " | 5 |
| 11 " 30 " | 38—42 | " | 4 |
| 11 " 35 " | 37—41 | " | 4 |
| 11 " 40 " | 37—40 | " | 3 |

10 Tropfen Tinct. Digitalis auf 50 ccm Wasser.

| | | | |
|----------------|-------|------------|----|
| 11 Uhr 45 Min. | 39—41 | Differenz: | 2 |
| 11 " 50 " | 32—43 | " | 11 |
| 11 " 55 " | 34—44 | " | 10 |
| 12 " 00 " | 33—43 | " | 10 |
| 12 " 5 " | 35—43 | " | 8 |
| 12 " 10 " | 33—43 | " | 10 |
| 12 " 15 " | 36—47 | " | 11 |
| 12 " 20 " | 34—43 | " | 9 |
| 12 " 25 " | 36—43 | " | 7 |
| 12 " 30 " | 35—41 | " | 6 |
| 12 " 35 " | 35—42 | " | 7 |
| 12 " 40 " | 36—41 | " | 5 |
| 12 " 45 " | 36—40 | " | 4 |
| 12 " 50 " | 36—41 | " | 5 |
| 12 " 55 " | 37—41 | " | 4 |
| 1 " 00 " | 38—42 | " | 4 |

III.

29. Juli 1913. Digitalisversuch.

| | | | |
|---------------|-------|------------|---|
| 10 Uhr 5 Min. | 50—57 | Differenz: | 7 |
| 10 " 10 " | 49—55 | " | 6 |
| 10 " 15 " | 51—57 | " | 6 |
| 10 " 20 " | 47—54 | " | 7 |
| 10 " 25 " | 49—56 | " | 7 |
| 10 " 30 " | 47—55 | " | 8 |
| 10 " 35 " | 48—54 | " | 6 |
| 10 " 40 " | 48—53 | " | 5 |

2 Tropfen Tinct. Digitalis auf 25 ccm Wasser.

| | | | |
|----------------|-------|------------|---|
| 10 Uhr 45 Min. | 48—53 | Differenz: | 5 |
| 10 " 50 " | 48—51 | " | 3 |
| 10 " 55 " | 50—52 | " | 2 |
| 11 " 00 " | 49—51 | " | 2 |
| 11 " 5 " | 49—51 | " | 2 |
| 11 " 10 " | 47—52 | " | 5 |
| 11 " 15 " | 48—52 | " | 4 |
| 11 " 20 " | 48—53 | " | 5 |
| 11 " 25 " | 47—54 | " | 7 |
| 11 " 30 " | 48—53 | " | 5 |
| 11 " 35 " | 49—52 | " | 3 |
| 11 " 40 " | 49—55 | " | 6 |
| 11 " 45 " | 49—54 | " | 5 |
| 11 " 50 " | 47—53 | " | 6 |
| 11 " 55 " | 50—53 | " | 3 |
| 12 " 00 " | 47—55 | " | 8 |

Aus den Zahlenreihen folgt für den Vorversuch, der ohne Digitalis ausgeführt wurde, dass, nachdem Herr K. sich an die Beobachtung gewöhnt hatte, an diesem Tage die Differenz in der Empfindungsfähigkeit für helleres und dunkleres Grün zwischen 5 und 9 mm schwankt und im Mittel 7—8 mm beträgt. Wesentlich anders gestaltet sich das Resultat, wenn man die Zahlen aus dem zweiten Versuch vor und nach der Aufnahme der Digitalistinktur ins Auge fasst. Vor der Aufnahme wurde als niedrigster Wert 3 mm notiert, als höchster 6 mm. Nach Aufnahme der Digitalis erscheint zunächst der sehr niedrige Wert von 2 mm. Dann, $7\frac{1}{2}$ Min. nach Aufnahme der Digitalis, gehen die Werte beträchtlich in die Höhe, bis auf 11 mm. Die Unterscheidungsfähigkeit für Hell und Dunkel hat also beträchtlich abgenommen. Dieser Abnahme in der Unterscheidung entsprach die Wahrnehmung des Beobachters, dass das

Grün ganz blass bis nahezu weiss erscheine. Die Störung hielt ungefähr 40 Min. an, dann gingen die beobachteten Werte beziehentlich die aus ihnen sich ergebenden Differenzen allmählich wieder auf die Anfangszahlen, die dem digitalisfreien Teil des Versuches entsprechen, zurück. Genau umgekehrt ist das Verhalten im dritten Versuch. Unter normalen Verhältnissen schwankt die Unterscheidungsbreite zwischen 5 und 8 mm. Nach Aufnahme der fünfmal kleineren Digitalisdosis tritt nach 12 $\frac{1}{2}$ Min. zunächst der niedrige Wert von 3 mm auf; dann folgt hintereinander dreimal der Wert 2, und darauf erreichen die angegebenen Werte wieder die Höhe aus der normalen Periode dieses Versuches. Die Unterscheidungsfähigkeit für Hell und Dunkel bei Grün hat also nach Aufnahme der kleinen Digitalisdosis für längere Zeit wesentlich zugenommen. Interessant ist die Erscheinung, dass in der zweiten Hälfte des Versuches noch zweimal wieder der niedrige Wert 3 auftritt. Herr K. hatte während der Periode gesteigerter Unterscheidungsfähigkeit wiederholt angegeben, dass das Grün dunkler, intensiver erscheine. Dasselbe wiederholte sich in den beiden Fällen, wo zwischen den der Norm entsprechenden Werten unversehens wieder der Wert 3 festgestellt wurde.

IV.

Herr cand. med. Neese, 22 Jahre alt. Am 2. Juli 1913
Vorversuch ohne Digitalis.

| | | |
|---------------|-------|---------------|
| 9 Uhr 55 Min. | 45—56 | Differenz: 11 |
| 10 " 00 " | 45—57 | " 12 |
| 10 " 5 " | 42—55 | " 13 |
| 10 " 10 " | 42—53 | " 11 |
| 10 " 15 " | 40—53 | " 13 |
| 10 " 20 " | 40—52 | " 12 |
| 10 " 25 " | 37—51 | " 14 |
| 10 " 30 " | 41—53 | " 12 |
| 10 " 35 " | 40—52 | " 12 |
| 10 " 40 " | 42—50 | " 8 |
| 10 " 45 " | 39—50 | " 11 |
| 10 " 50 " | 41—50 | " 9 |
| 10 " 55 " | 42—51 | " 9 |
| 11 " 00 " | 42—49 | " 7 |
| 11 " 5 " | 42—50 | " 8 |
| 11 " 10 " | 42—49 | " 7 |
| 11 " 15 " | 42—49 | " 7 |
| 11 " 20 " | 42—50 | " 8 |

| | | | |
|----------------|-------|------------|---|
| 11 Uhr 25 Min. | 41—48 | Differenz: | 7 |
| 11 " 30 " | 41—48 | " | 7 |
| 11 " 35 " | 42—49 | " | 7 |
| 11 " 40 " | 43—50 | " | 7 |
| 11 " 45 " | 43—50 | " | 7 |
| 11 " 50 " | 44—51 | " | 7 |

V.

3. Juli 1913. Digitalisversuch.

| | | | |
|---------------|-------|------------|---|
| 9 Uhr 45 Min. | 41—49 | Differenz: | 8 |
| 9 " 50 " | 40—48 | " | 8 |
| 9 " 55 " | 41—47 | " | 6 |
| 10 " 00 " | 41—45 | " | 4 |
| 10 " 5 " | 40—46 | " | 6 |
| 10 " 10 " | 41—47 | " | 6 |
| 10 " 15 " | 39—45 | " | 6 |
| 10 " 20 " | 40—46 | " | 6 |

10 Tropfen Tinct. Digitalis auf 50 ccm Wasser.

| | | | |
|----------------|-------|------------|----|
| 10 Uhr 25 Min. | 36—50 | Differenz: | 14 |
| 10 " 30 " | 16—48 | " | 32 |
| 10 " 35 " | 18—50 | " | 32 |
| 10 " 40 " | 15—46 | " | 31 |
| 10 " 45 " | 17—48 | " | 31 |
| 10 " 50 " | 20—49 | " | 29 |
| 10 " 55 " | 19—47 | " | 28 |
| 11 " 00 " | 21—44 | " | 23 |
| 11 " 5 " | 27—45 | " | 18 |
| 11 " 10 " | 30—44 | " | 14 |
| 11 " 15 " | 33—46 | " | 13 |
| 11 " 20 " | 36—47 | " | 11 |
| 11 " 25 " | 36—47 | " | 11 |
| 11 " 30 " | 36—46 | " | 10 |
| 11 " 35 " | 39—48 | " | 9 |
| 11 " 40 " | 40—48 | " | 8 |

VI.

14. Juli 1913. Digitalisversuch.

| | | | |
|---------------|-------|------------|----|
| 11 Uhr 0 Min. | 40—50 | Differenz: | 10 |
| 11 " 5 " | 39—49 | " | 10 |
| 11 " 10 " | 39—48 | " | 9 |
| 11 " 15 " | 41—49 | " | 8 |
| 11 " 20 " | 41—49 | " | 8 |
| 11 " 25 " | 42—48 | " | 6 |
| 11 " 30 " | 41—47 | " | 6 |

| | | | |
|---|-------|------------|----|
| 11 Uhr 35 Min. | 41—48 | Differenz: | 7 |
| 2 Tropfen Tinct. Digitalis auf 25 ccm Wasser. | | | |
| 11 Uhr 40 Min. | 40—47 | Differenz: | 7 |
| 11 „ 45 „ | 39—46 | „ | 7 |
| 11 „ 50 „ | 40—47 | „ | 7 |
| 11 „ 55 „ | 44—46 | „ | 2 |
| 12 „ 00 „ | 43—46 | „ | 3 |
| 12 „ 5 „ | 36—49 | „ | 13 |
| 12 „ 10 „ | 30—50 | „ | 20 |
| 12 „ 15 „ | 29—59 | „ | 30 |
| 12 „ 20 „ | 30—55 | „ | 25 |
| 12 „ 25 „ | 32—52 | „ | 20 |
| 12 „ 30 „ | 40—50 | „ | 10 |
| 12 „ 35 „ | 41—49 | „ | 8 |
| 12 „ 40 „ | 43—48 | „ | 5 |
| 12 „ 45 „ | 40—47 | „ | 7 |
| 12 „ 50 „ | 43—50 | „ | 7 |
| 12 „ 55 „ | 42—49 | „ | 7 |

VII.

31. Juli 1913. Digitalisversuch.

| | | | |
|---|-------|------------|----|
| 9 Uhr 45 Min. | 42—53 | Differenz: | 11 |
| 9 „ 50 „ | 41—52 | „ | 11 |
| 9 „ 55 „ | 43—53 | „ | 10 |
| 10 „ 00 „ | 41—54 | „ | 13 |
| 10 „ 5 „ | 43—53 | „ | 10 |
| 10 „ 10 „ | 43—52 | „ | 9 |
| 10 „ 15 „ | 44—51 | „ | 7 |
| 10 „ 20 „ | 44—53 | „ | 9 |
| $\frac{1}{2}$ Tropfen Tinct. Digitalis auf 12,5 ccm Wasser. | | | |
| 10 Uhr 25 Min. | 46—51 | Differenz: | 5 |
| 10 „ 30 „ | 49—53 | „ | 4 |
| 10 „ 35 „ | 49—52 | „ | 3 |
| 10 „ 40 „ | 49—51 | „ | 2 |
| 10 „ 45 „ | 50—53 | „ | 3 |
| 10 „ 50 „ | 50—52 | „ | 2 |
| 10 „ 55 „ | 48—52 | „ | 4 |
| 11 „ 00 „ | 48—54 | „ | 6 |
| 11 „ 5 „ | 49—55 | „ | 6 |
| 11 „ 10 „ | 46—56 | „ | 10 |
| 11 „ 15 „ | 45—56 | „ | 11 |
| 11 „ 20 „ | 45—54 | „ | 9 |
| 11 „ 25 „ | 45—54 | „ | 9 |
| 11 „ 30 „ | 47—57 | „ | 10 |
| 11 „ 35 „ | 45—57 | „ | 12 |
| 11 „ 40 „ | 46—57 | „ | 11 |

In seinen „biologischen Studien“ macht Rudolf Arndt darauf aufmerksam, dass es durchaus individuell ist, was sich im konkreten Falle als schwacher, mittelstarker, starker oder stärkster Reiz ausweist. Vergleicht man das Resultat der von Herrn Ketzler gemachten Beobachtungen mit denen des Herrn Neese, so ergibt sich für die Richtigkeit und Bedeutung der von Arndt gemachten Einschränkung eine schöne Illustration. Ganz abgesehen von den enorm hohen Differenzen, die im Versuch V nach Aufnahme von zehn Tropfen Digitalistinktur auftreten, zeigt der Versuch VI, dass auch die Dosis von zwei Tropfen noch reichlich hoch gewesen ist. Nur ganz vorübergehend treten zweimal hintereinander sehr niedrige Werte von 2 und 3 mm auf. Dann wandelt sich das Bild wieder vollkommen, und der Versuch verläuft weiter wie derjenige, wo zehn Tropfen Digitalistinktur hatten wirken können. Die Dosierung musste auf einen halben Tropfen herabgesetzt werden, um den gewünschten Effekt zu erzielen. Dann aber lässt das Versuchsergebnis auch nichts an Deutlichkeit zu wünschen übrig: unter dem Einfluss genügend hoher Digitalisdosierung weitgehende Abnahme des Unterscheidungsvermögens für Hell- und Dunkelgrün und das gerade Gegenteil dazu, wenn die Digitaliswirkung durch richtige Gabenwahl genügend herabgesetzt worden war!

Von besonderen Wahrnehmungen ist aus den Versuchen IV—VII noch folgendes zu bemerken:

Im Versuch V (zehn Tropfen Digitalistinktur) ist der hemmende Einfluss auf die Grünempfindlichkeit des Auges schon nach $2\frac{1}{2}$ Min. deutlich. Im weiteren Verlauf des Versuches gab Herr N. an, er sehe im Apparat alles weiss. Gegen Ende des Versuches erschien das dicke Ende des mit der grünen Farbstofflösung gefüllten Keiles deutlich grün, wie denn überhaupt ausserhalb des Apparates keinerlei Beschränkung der Farbenempfindlichkeit wahrzunehmen war. Als eine halbe Stunde nach Beendigung des Versuches V Herr N. nochmals am Apparat beobachtete, sah er wieder deutlich grün, und die Unterscheidungsbreite betrug wieder 6 mm wie zu Anfang des Versuches, ehe die Digitalis hatten wirken können.

Der Versuch VI erinnert an unsere Befunde bei den Arbeiten mit santonsaurem Natron insofern, als hier dem Stadium der Beschränkung der Unterscheidungsfähigkeit ein solches erhöhter Leistung vorangeht. Um 11 Uhr 55 Min. und bei der folgenden Beobachtung bemerkte Herr N., dass das Grün im Apparat intensiver gefärbt

erscheine. Dann nahm die Färbung mehr und mehr ab und erschien erst von 12 Uhr 35 Min. ab wieder dunkler und kräftiger. Wie ein Blick auf die Zahlenreihe lehrt, entspricht dies genau den niedrigen Differenzwerten, die dem gesteigerten Unterscheidungsvermögen entsprechen. Dasselbe ergab sich, wie zu erwarten, im Versuch VII, solange die niedrigen Werte notiert wurden.

VIII.

Herr cand. med. Schumann, 23 Jahre alt. Am 8. Juli 1913
Vorversuch ohne Digitalis.

| | | |
|----------------|-------|---------------|
| 10 Uhr 55 Min. | 20—55 | Differenz: 35 |
| 11 „ 00 „ | 27—45 | „ 18 |
| 11 „ 5 „ | 27—45 | „ 18 |
| 11 „ 10 „ | 29—43 | „ 14 |
| 11 „ 15 „ | 32—40 | „ 8 |
| 11 „ 20 „ | 33—39 | „ 6 |
| 11 „ 25 „ | 33—40 | „ 7 |
| 11 „ 30 „ | 34—40 | „ 6 |
| 11 „ 35 „ | 35—42 | „ 7 |
| 11 „ 40 „ | 34—41 | „ 7 |
| 11 „ 45 „ | 33—40 | „ 7 |
| 11 „ 50 „ | 34—41 | „ 7 |
| 11 „ 55 „ | 33—40 | „ 7 |
| 12 „ 00 „ | 34—42 | „ 8 |
| 12 „ 5 „ | 34—41 | „ 7 |
| 12 „ 10 „ | 34—40 | „ 6 |
| 12 „ 15 „ | 34—42 | „ 8 |
| 12 „ 20 „ | 33—39 | „ 6 |
| 12 „ 25 „ | 35—41 | „ 6 |
| 12 „ 30 „ | 35—42 | „ 7 |
| 12 „ 35 „ | 35—41 | „ 6 |
| 12 „ 40 „ | 35—41 | „ 6 |
| 12 „ 45 „ | 35—40 | „ 5 |
| 12 „ 50 „ | 35—41 | „ 6 |

IX.

19. Juli 1913. Digitalisversuch.

| | | |
|----------------|-------|--------------|
| 11 Uhr 20 Min. | 36—42 | Differenz: 6 |
| 11 „ 25 „ | 35—42 | „ 7 |
| 11 „ 30 „ | 35—43 | „ 8 |
| 11 „ 35 „ | 36—44 | „ 8 |
| 11 „ 40 „ | 36—42 | „ 6 |
| 11 „ 45 „ | 33—42 | „ 9 |

| | | | | |
|--|----------------|-------|------------|----|
| | 11 Uhr 50 Min. | 36—42 | Differenz: | 6 |
| | 11 „ 55 „ | 35—41 | „ | 6 |
| 10 Tropfen Tinct. Digitalis auf 50 ccm Wasser. | | | | |
| | 12 Uhr 00 Min. | 36—44 | Differenz: | 8 |
| | 12 „ 5 „ | 38—43 | „ | 5 |
| | 12 „ 10 „ | 37—43 | „ | 6 |
| | 12 „ 15 „ | 36—44 | „ | 8 |
| | 12 „ 20 „ | 38—41 | „ | 3 |
| | 12 „ 25 „ | 35—44 | „ | 9 |
| | 12 „ 30 „ | 36—43 | „ | 7 |
| | 12 „ 35 „ | 33—45 | „ | 12 |
| | 12 „ 40 „ | 35—50 | „ | 15 |
| | 12 „ 45 „ | 28—44 | „ | 16 |
| | 12 „ 50 „ | 33—45 | „ | 12 |
| | 12 „ 55 „ | 30—44 | „ | 14 |
| | 1 „ 00 „ | 37—42 | „ | 5 |
| | 1 „ 5 „ | 39—41 | „ | 2 |
| | 1 „ 10 „ | 33—42 | „ | 9 |
| | 1 „ 15 „ | 35—45 | „ | 10 |

X.

28. Juli 1913. Digitalisversuch.

| | | | | |
|---|----------------|-------|------------|---|
| | 9 Uhr 35 Min. | 49—57 | Differenz: | 8 |
| | 9 „ 40 „ | 49—56 | „ | 7 |
| | 9 „ 45 „ | 50—56 | „ | 6 |
| | 9 „ 50 „ | 48—55 | „ | 7 |
| | 9 „ 55 „ | 48—55 | „ | 7 |
| | 10 „ 00 „ | 48—56 | „ | 8 |
| | 10 „ 5 „ | 50—57 | „ | 7 |
| | 10 „ 10 „ | 50—56 | „ | 6 |
| 2 Tropfen Tinct. Digitalis auf 25 ccm Wasser. | | | | |
| | 10 Uhr 15 Min. | 48—56 | Differenz: | 8 |
| | 10 „ 20 „ | 50—55 | „ | 5 |
| | 10 „ 25 „ | 50—55 | „ | 5 |
| | 10 „ 30 „ | 53—55 | „ | 2 |
| | 10 „ 35 „ | 53—55 | „ | 2 |
| | 10 „ 40 „ | 51—54 | „ | 3 |
| | 10 „ 45 „ | 51—53 | „ | 2 |
| | 10 „ 50 „ | 51—53 | „ | 2 |
| | 10 „ 55 „ | 51—53 | „ | 2 |
| | 11 „ 00 „ | 51—53 | „ | 2 |
| | 11 „ 5 „ | 49—54 | „ | 5 |
| | 11 „ 10 „ | 51—56 | „ | 5 |
| | 11 „ 15 „ | 50—55 | „ | 5 |
| | 11 „ 20 „ | 50—55 | „ | 5 |

| | | |
|----------------|-------|--------------|
| 11 Uhr 25 Min. | 50—55 | Differenz: 5 |
| 11 „ 30 „ | 48—55 | „ „ 7 |

Nachdem im Vorversuch erst nach einiger Zeit Herr Sch. sich mit der Beobachtung hatte vertraut machen können, werden die den einzelnen Beobachtungen entsprechenden Differenzen gleichmässig und schwanken zwischen 5 und 8 mm. Im ersten Digitalisversuch, wo zehn Tropfen Digitalistinktur genommen worden waren, erscheint nach 17¹/₂ Min. einmal der niedrige Wert: 3. Dann nehmen die Differenzwerte gleichmässig zu und erreichen um 12 Uhr 45 Min. den höchsten Wert: 16. Um 1 Uhr 5 Min. tritt plötzlich noch einmal der niedrige Wert: 2 auf. Derselbe erklärt sich vielleicht dadurch, dass der grösste Teil der Digitalis schon ausgeschieden oder sonstwie unwirksam geworden war und ein noch verbliebener geringer Rest noch einmal als schwacher Reiz hatte wirken können. Der Versuch X zeigt dann wieder sehr schön und gleichmässig den Effekt des schwachen Reizes auf die grünempfindenden Elemente des Sehorganes.

Im Versuch IX gab Herr Sch. 7¹/₂ Min. nach dem Einnehmen der Tinktur an, dass die grüne Farbe im Apparat zunehmend blasser würde bis zu grau hin. Dies blieb so bis um 1 Uhr, wo, entsprechend dem Differenzwerte 5, das Grün wieder deutlich gesehen wurde. 5 Min. später, als der Wert 2 zur Beobachtung kam, wurde die Farbe als lebhaft grün bezeichnet. Danach erschien die Färbung dann wieder weniger intensiv.

Einer eigenartigen Erscheinung soll hier Erwähnung getan werden, die auch von den anderen Herren wiederholt festgestellt wurde. Sobald bei den hohen Digitalisdosen die Blende am Apparat geöffnet wurde und der erste Licht- beziehentlich Farbeneindruck das Auge traf, erschien die Farbe öfter für einen kurzen Moment noch grün, um dann rasch blass oder gar weiss zu werden. Herr Sch. machte dann, als mit der niedrigen Digitalisgabe gearbeitet wurde, noch eine weitere Wahrnehmung, die hier und da auch von den anderen Herren bemerkt wurde: Wenn die Differenzzahlen ihre niedrigsten Werte erreicht hatten, sah es zuweilen so aus, wie wenn das Grün einen bräunlichen Ton angenommen hätte. Eine Erklärung für diese Wahrnehmung habe ich nicht. Ferner will ich gleich an dieser Stelle eine Beobachtung mit anführen, die Herr Kollege de Leeuw und ich selbst gemacht haben. Wir versuchten einmal so zu arbeiten, dass wir nur den Keil mit Farbstofflösung gefüllt

hatten, während der Trog nur destilliertes Wasser enthielt. Sehr bald, nachdem wir jeder zehn Tropfen Digitalistinktur genommen hatten, erschien das dem Trog entsprechende Feld, das von Anfang an rein weiss ausgesehen hatte, zunehmend deutlicher rot gefärbt, erst mehr rosa und dann zunehmend kräftiger. Unter dem Einfluss der Digitalis war also die Empfindung für die dem Grün entsprechende Kontrastfarbe zunehmend gesteigert worden.

XI.

Herr cand. med. Wiener, 22 Jahre alt, macht am 4. Juli 1913 einen Vorversuch ohne Digitalis.

| | | | |
|---------------|-------|------------|---|
| 9 Uhr 45 Min. | 41—49 | Differenz: | 8 |
| 9 " 50 " | 41—46 | " | 5 |
| 9 " 55 " | 43—47 | " | 4 |
| 10 " 00 " | 43—47 | " | 4 |
| 10 " 5 " | 41—47 | " | 6 |
| 10 " 10 " | 41—47 | " | 6 |
| 10 " 15 " | 42—47 | " | 5 |
| 10 " 20 " | 42—48 | " | 6 |
| 10 " 25 " | 42—48 | " | 6 |
| 10 " 30 " | 42—49 | " | 7 |
| 10 " 35 " | 41—48 | " | 7 |
| 10 " 40 " | 41—48 | " | 7 |
| 10 " 45 " | 41—48 | " | 7 |
| 10 " 50 " | 41—48 | " | 7 |
| 10 " 55 " | 41—48 | " | 7 |
| 11 " 00 " | 41—48 | " | 7 |
| 11 " 5 " | 41—48 | " | 7 |
| 11 " 10 " | 41—48 | " | 7 |
| 11 " 15 " | 42—49 | " | 7 |
| 11 " 20 " | 42—49 | " | 7 |
| 11 " 25 " | 41—48 | " | 7 |
| 11 " 30 " | 41—48 | " | 7 |
| 11 " 35 " | 42—49 | " | 7 |
| 11 " 40 " | 42—49 | " | 7 |

XII.

11. Juli 1913. Digitalisversuch.

| | | | |
|----------------|-------|------------|---|
| 11 Uhr 10 Min. | 47—52 | Differenz: | 5 |
| 11 " 15 " | 48—53 | " | 5 |
| 11 " 20 " | 48—53 | " | 5 |
| 11 " 25 " | 48—53 | " | 5 |
| 11 " 30 " | 47—52 | " | 5 |

| | | | | |
|--|----------------|-------|------------|----|
| | 11 Uhr 35 Min. | 48—53 | Differenz: | 5 |
| | 11 " 40 " | 48—53 | " | 5 |
| | 11 " 45 " | 47—53 | " | 6 |
| 10 Tropfen Tinct. Digitalis auf 50 ccm Wasser. | | | | |
| | 11 Uhr 50 Min. | 48—61 | Differenz: | 13 |
| | 11 " 55 " | 47—62 | " | 15 |
| | 12 " 00 " | 43—67 | " | 24 |
| | 12 " 5 " | 42—59 | " | 17 |
| | 12 " 10 " | 44—66 | " | 22 |
| | 12 " 15 " | 41—55 | " | 14 |
| | 12 " 20 " | 41—57 | " | 16 |
| | 12 " 25 " | 41—64 | " | 23 |
| | 12 " 30 " | 40—58 | " | 18 |
| | 12 " 35 " | 45—56 | " | 11 |
| | 12 " 40 " | 43—54 | " | 11 |
| | 12 " 45 " | 39—50 | " | 11 |
| | 12 " 50 " | 45—53 | " | 8 |
| | 12 " 55 " | 46—54 | " | 8 |
| | 1 " 00 " | 45—52 | " | 7 |
| | 1 " 5 " | 47—54 | " | 7 |

XIII.

16. Juli 1913. Digitalisversuch.

| | | | | |
|---|----------------|-------|------------|----|
| | 10 Uhr 10 Min. | 34—39 | Differenz: | 5 |
| | 10 " 15 " | 32—40 | " | 8 |
| | 10 " 20 " | 38—43 | " | 5 |
| | 10 " 25 " | 38—43 | " | 5 |
| | 10 " 30 " | 36—43 | " | 7 |
| | 10 " 35 " | 36—42 | " | 6 |
| | 10 " 40 " | 37—43 | " | 6 |
| | 10 " 45 " | 36—43 | " | 7 |
| 2 Tropfen Tinct. Digitalis auf 25 ccm Wasser. | | | | |
| | 10 Uhr 50 Min. | 39—41 | Differenz: | 2 |
| | 10 " 55 " | 38—40 | " | 2 |
| | 11 " 00 " | 40—43 | " | 3 |
| | 11 " 5 " | 40—42 | " | 2 |
| | 11 " 10 " | 40—42 | " | 2 |
| | 11 " 15 " | 39—41 | " | 2 |
| | 11 " 20 " | 35—42 | " | 7 |
| | 11 " 25 " | 36—42 | " | 6 |
| | 11 " 30 " | 23—44 | " | 21 |
| | 11 " 35 " | 25—41 | " | 16 |
| | 11 " 40 " | 25—43 | " | 18 |
| | 11 " 45 " | 37—46 | " | 9 |
| | 11 " 50 " | 39—44 | " | 5 |

| | | | |
|----------------|-------|------------|---|
| 11 Uhr 55 Min. | 37—42 | Differenz: | 5 |
| 12 „ 00 „ | 37—43 | „ | 6 |
| 12 „ 5 „ | 37—44 | „ | 7 |

Die Bedeutung des individuellen Momentes bei allen Versuchen, deren Substrat der gesunde Mensch ist, zeigt sich in den Differenzwerten dieser letzten drei Beobachtungsreihen sehr deutlich ausgeprägt. Von allen Herren, die mit meinem Einschluss sich bisher an den Studien über die Santoninwirkung wie über das Verhalten der Digitalis beteiligt haben, hat keiner eine solche fast ideal zu nennende Unterscheidungsfähigkeit für Hell und Dunkel einer bestimmten Farbe gegenüber aufgewiesen wie Herr W. Es kommt dabei noch besonders in Betracht, dass der Versuch XI der erste war, bei dem Herr W. überhaupt am Apparate beobachtet hat, mithin von irgendwelcher Übung gar keine Rede sein konnte. Der Versuch XII ergibt dann wieder das schon zu erwartende Resultat, mit der bemerkenswerten Erscheinung, dass schon $2\frac{1}{2}$ Minute nach dem Einnehmen der Digitalistinktur die Unterscheidungsfähigkeit für Hell und Dunkel ganz beträchtlich herabgesetzt erscheint. Genau der Voraussetzung entsprechend stellt sich dann weiter das Verhältnis in Versuch XIII. Schon nach $2\frac{1}{2}$ Min. deutliche und fast $\frac{1}{2}$ Stunde lang anhaltende Steigerung des Unterscheidungsvermögens. Dann aber tritt auffallenderweise für $\frac{1}{4}$ Stunde lang plötzlich eine starke Zunahme der Differenzen ein, der dann erst der Abfall zu den normalen Werten folgt. Es macht den Eindruck, als wenn auch hier, ähnlich wie bei dem Versuch VI, die Digitalisdosis doch noch zu hoch gewählt gewesen wäre. Zweifellos auch spielen bei diesen Abweichungen vom regulären Verlauf Resorptionsverhältnisse mit, über deren Wesen wir uns allerdings nicht unterrichten und höchstens Vermutungen hegen können.

XIV.

Herr de Leeuw, praktischer Arzt, 30 Jahre alt. Am 27. Juni 1913 Vorversuch ohne Digitalis.

| | | | |
|----------------|-------|------------|----|
| 10 Uhr 45 Min. | 35—52 | Differenz: | 17 |
| 10 „ 50 „ | 40—54 | „ | 14 |
| 10 „ 55 „ | 39—50 | „ | 11 |
| 11 „ 00 „ | 40—52 | „ | 12 |
| 11 „ 5 „ | 41—52 | „ | 11 |
| 11 „ 10 „ | 40—52 | „ | 12 |
| 11 „ 15 „ | 40—49 | „ | 9 |

| | | | |
|----------------|-------|------------|----|
| 11 Uhr 20 Min. | 43—51 | Differenz: | 8 |
| 11 „ 25 „ | 41—50 | „ | 9 |
| 11 „ 30 „ | 42—50 | „ | 8 |
| 11 „ 35 „ | 41—50 | „ | 9 |
| 11 „ 40 „ | 40—48 | „ | 8 |
| 11 „ 45 „ | 41—49 | „ | 8 |
| 11 „ 50 „ | 40—48 | „ | 8 |
| 11 „ 55 „ | 41—49 | „ | 8 |
| 12 „ 00 „ | 39—49 | „ | 10 |
| 12 „ 5 „ | 41—50 | „ | 9 |
| 12 „ 10 „ | 41—49 | „ | 8 |
| 12 „ 15 „ | 42—50 | „ | 8 |
| 12 „ 20 „ | 42—50 | „ | 8 |
| 12 „ 25 „ | 42—49 | „ | 7 |
| 12 „ 30 „ | 40—48 | „ | 8 |
| 12 „ 35 „ | 42—50 | „ | 8 |
| 12 „ 40 „ | 41—49 | „ | 8 |

XV.

30. Juni. Digitalisversuch.

| | | | |
|---------------|-------|------------|---|
| 9 Uhr 40 Min. | 45—54 | Differenz: | 9 |
| 9 „ 45 „ | 44—53 | „ | 9 |
| 9 „ 50 „ | 45—54 | „ | 9 |
| 9 „ 55 „ | 45—54 | „ | 9 |
| 10 „ 00 „ | 48—56 | „ | 8 |
| 10 „ 5 „ | 46—54 | „ | 8 |
| 10 „ 10 „ | 45—53 | „ | 8 |
| 10 „ 15 „ | 47—54 | „ | 7 |

10 Tropfen Tinct. Digitalis auf 50 ccm Wasser.

| | | | |
|----------------|-------|------------|----|
| 10 Uhr 20 Min. | 47—54 | Differenz: | 7 |
| 10 „ 25 „ | 48—54 | „ | 6 |
| 10 „ 30 „ | 45—52 | „ | 7 |
| 10 „ 35 „ | 36—59 | „ | 23 |
| 10 „ 40 „ | 34—60 | „ | 26 |
| 10 „ 45 „ | 36—62 | „ | 26 |
| 10 „ 50 „ | 37—63 | „ | 26 |
| 10 „ 55 „ | 42—66 | „ | 24 |
| 11 „ 00 „ | 41—57 | „ | 16 |
| 11 „ 5 „ | 44—59 | „ | 15 |
| 11 „ 10 „ | 42—63 | „ | 21 |
| 11 „ 15 „ | 41—61 | „ | 20 |
| 11 „ 20 „ | 40—59 | „ | 19 |
| 11 „ 25 „ | 46—60 | „ | 14 |
| 11 „ 30 „ | 46—60 | „ | 14 |
| 11 „ 35 „ | 46—60 | „ | 14 |

XVI.

7. Juli 1913. Digitalisversuch.

| | | |
|---|-------|---------------|
| 11 Uhr 20 Min. | 30—40 | Differenz: 10 |
| 11 „ 25 „ | 31—40 | „ 9 |
| 11 „ 30 „ | 32—41 | „ 9 |
| 11 „ 35 „ | 32—41 | „ 9 |
| 11 „ 40 „ | 32—43 | „ 11 |
| 11 „ 45 „ | 31—41 | „ 10 |
| 11 „ 50 „ | 32—42 | „ 10 |
| 11 „ 55 „ | 32—42 | „ 10 |
| 2 Tropfen Tinct. Digitalis auf 25 ccm Wasser. | | |
| 12 Uhr 00 Min. | 32—44 | Differenz: 12 |
| 12 „ 5 „ | 33—42 | „ 9 |
| 12 „ 10 „ | 33—41 | „ 8 |
| 12 „ 15 „ | 33—39 | „ 6 |
| 12 „ 20 „ | 33—38 | „ 5 |
| 12 „ 25 „ | 34—38 | „ 4 |
| 12 „ 30 „ | 33—38 | „ 5 |
| 12 „ 35 „ | 35—39 | „ 4 |
| 12 „ 40 „ | 35—38 | „ 3 |
| 12 „ 45 „ | 32—37 | „ 5 |
| 12 „ 50 „ | 31—39 | „ 8 |
| 12 „ 55 „ | 30—40 | „ 10 |
| 1 „ 00 „ | 34—41 | „ 7 |
| 1 „ 5 „ | 34—43 | „ 9 |
| 1 „ 10 „ | 32—42 | „ 10 |
| 1 „ 15 „ | 35—42 | „ 7 |

Diese drei letzten Versuche verlaufen ganz regulär und den Voraussetzungen entsprechend. Ich will nur bemerken, dass wir nach Schluss des Versuches XV noch zwei Beobachtungen aufgezeichnet haben, um zu sehen, wie lange die Digitaliswirkung in diesem Falle anhielt. Der letzte Differenzwert um 11 Uhr 35 Min. war 14. Nach einer $\frac{1}{2}$ Stunde war er auf 10 zurückgegangen, nach einer weiteren $\frac{1}{2}$ Stunde auf 9 und hatte damit den Mittelwert aus der digitalisfreien Versuchsperiode mit 8—9 wieder erreicht.

XVII.

Am 28. Juni 1913 machte ich selbst einen Vorversuch ohne Digitalis.

| | | |
|----------------|-------|---------------|
| 10 Uhr 35 Min. | 37—51 | Differenz: 14 |
| 10 „ 40 „ | 35—51 | „ 16 |
| 10 „ 45 „ | 35—51 | „ 16 |
| 10 „ 50 „ | 36—52 | „ 16 |

| | | | |
|----------------|-------|------------|----|
| 10 Uhr 55 Min. | 38—47 | Differenz: | 9 |
| 11 „ 00 „ | 37—49 | „ | 12 |
| 11 „ 5 „ | 38—51 | „ | 13 |
| 11 „ 10 „ | 37—50 | „ | 13 |
| 11 „ 15 „ | 36—50 | „ | 14 |
| 11 „ 20 „ | 36—50 | „ | 14 |
| 11 „ 25 „ | 35—49 | „ | 14 |
| 11 „ 30 „ | 35—49 | „ | 14 |
| 11 „ 35 „ | 35—49 | „ | 14 |
| 11 „ 40 „ | 36—50 | „ | 14 |
| 11 „ 45 „ | 35—49 | „ | 14 |
| 11 „ 50 „ | 36—49 | „ | 13 |
| 11 „ 55 „ | 36—49 | „ | 13 |
| 12 „ 00 „ | 35—49 | „ | 14 |
| 12 „ 5 „ | 35—49 | „ | 14 |
| 12 „ 10 „ | 35—49 | „ | 14 |
| 12 „ 15 „ | 35—49 | „ | 14 |
| 12 „ 20 „ | 35—49 | „ | 14 |
| 12 „ 25 „ | 36—49 | „ | 13 |
| 12 „ 30 „ | 36—49 | „ | 13 |

XVIII.

1. Juli 1913. Digitalisversuch.

| | | | |
|---------------|-------|------------|----|
| 9 Uhr 55 Min. | 42—53 | Differenz: | 11 |
| 10 „ 00 „ | 42—53 | „ | 11 |
| 10 „ 5 „ | 42—53 | „ | 11 |
| 10 „ 10 „ | 41—53 | „ | 12 |
| 10 „ 15 „ | 43—54 | „ | 11 |
| 10 „ 20 „ | 43—53 | „ | 10 |
| 10 „ 25 „ | 42—52 | „ | 10 |
| 10 „ 30 „ | 42—52 | „ | 10 |

10 Tropfen Tinct. Digitalis auf 50 ccm Wasser.

| | | | |
|----------------|-------|------------|----|
| 10 Uhr 35 Min. | 43—50 | Differenz: | 7 |
| 10 „ 40 „ | 44—47 | „ | 3 |
| 10 „ 45 „ | 37—53 | „ | 16 |
| 10 „ 50 „ | 39—61 | „ | 22 |
| 10 „ 55 „ | 38—57 | „ | 19 |
| 11 „ 00 „ | 38—61 | „ | 23 |
| 11 „ 5 „ | 39—61 | „ | 22 |
| 11 „ 10 „ | 43—61 | „ | 18 |
| 11 „ 15 „ | 39—59 | „ | 20 |
| 11 „ 20 „ | 40—56 | „ | 16 |
| 11 „ 25 „ | 41—52 | „ | 11 |
| 11 „ 30 „ | 39—49 | „ | 10 |
| 11 „ 35 „ | 42—51 | „ | 9 |

| | | |
|----------------|-------|---------------|
| 11 Uhr 40 Min. | 37—54 | Differenz: 17 |
| 11 „ 45 „ | 36—54 | „ 18 |
| 11 „ 50 „ | 42—54 | „ 12 |

XIX.**5. Juli 1913. Digitalisversuch.**

| | | |
|----------------|-------|---------------|
| 10 Uhr 45 Min. | 40—52 | Differenz: 12 |
| 10 „ 50 „ | 40—52 | „ 12 |
| 10 „ 55 „ | 40—53 | „ 13 |
| 11 „ 00 „ | 40—52 | „ 12 |
| 11 „ 5 „ | 41—51 | „ 10 |
| 11 „ 10 „ | 41—50 | „ 9 |
| 11 „ 15 „ | 42—52 | „ 10 |
| 11 „ 20 „ | 41—52 | „ 11 |

2 Tropfen Tinct. Digitalis auf 25 ccm Wasser.

| | | |
|----------------|-------|--------------|
| 11 Uhr 25 Min. | 44—52 | Differenz: 8 |
| 11 „ 30 „ | 44—50 | „ 6 |
| 11 „ 35 „ | 45—50 | „ 5 |
| 11 „ 40 „ | 46—51 | „ 5 |
| 11 „ 45 „ | 44—47 | „ 3 |
| 11 „ 50 „ | 45—49 | „ 4 |
| 11 „ 55 „ | 43—50 | „ 7 |
| 12 „ 00 „ | 46—51 | „ 5 |
| 12 „ 5 „ | 42—52 | „ 10 |
| 12 „ 10 „ | 42—53 | „ 11 |
| 12 „ 15 „ | 43—53 | „ 10 |
| 12 „ 20 „ | 41—51 | „ 10 |
| 12 „ 25 „ | 40—51 | „ 11 |
| 12 „ 30 „ | 40—50 | „ 10 |
| 12 „ 35 „ | 40—51 | „ 11 |
| 12 „ 40 „ | 40—51 | „ 11 |

In dieser Versuchsreihe ist wieder bemerkenswert, dass im Versuch XVIII nach Aufnahme der Digitalis zunächst eine, wenn auch nicht lange anhaltende Abnahme der Differenzwerte eintritt, entsprechend der Beobachtung, die wir bei den Santoninversuchen regelmässig machen konnten.

Um das Endresultat aller unserer Einzelbeobachtungen möglichst freizumachen von den individuellen Momenten, die bei den einzelnen Versuchen mitgespielt haben, bin ich auch diesmal wieder so vorgegangen, dass ich sämtliche einander entsprechenden Differenzwerte der einzelnen Reihen addiert und aus den Summen die Mittelwerte berechnet habe. Diese Mittelwerte wurden dann benutzt zur graphischen Darstellung der Digitaliswirkung.

Kurve 1 ist, wie auch die folgenden, mit Hilfe der gleich anzuführenden Werte so gezeichnet, dass die mit den Minutenwerten versehene Abszisse in der Mitte liegt. Nach oben und nach unten sind dann die Differenzwerte als Ordinaten eingetragen. Um das Bild übersichtlicher zu machen, sind die Ordinaten so genommen, dass je 2 mm in der Kurve 1 mm der jedesmal in Betracht kommenden Differenzzahl entspricht. Bei der Berechnung der Mittelwerte für die erste Kurve habe ich den ersten Wert aus Versuch VIII, 35 mm, nicht mit in Rechnung gezogen, da er für den Verlauf der Kurve doch irrelevant ist.

Die Mittelwerte aus sämtlichen Vorversuchen sind diese:

12 — 12 — 12 — 11 — 9 — 9 — 9 — 8 — 9 — 9 — 9 — 8 — 9 — 9
— 9 — 8 — 9 — 8 — 8 — 8 — 8 — 8 — 8 — 8.

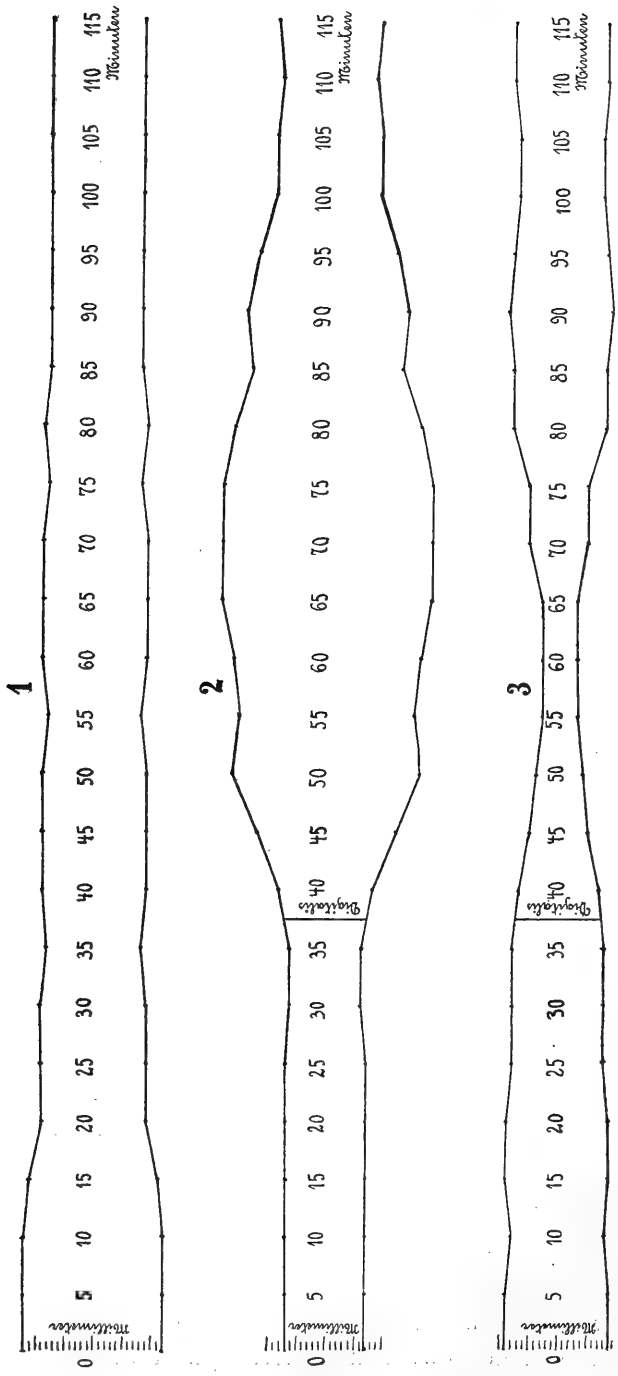
Die Kurve zeigt, wie nach Erlangung der nötigen Übung und den dieser Zeit entsprechenden höheren Differenzwerten diese deutlich abnehmen und zunächst noch mit jeweiliger Schwankung in der Breite von 1 mm zu Ende der Versuche gleich bleiben, so dass hier die obere und untere Kurvenlinie völlig parallel verlaufen.

Kurve 2 entspricht den Mittelwerten aus den Versuchen, bei denen jedesmal nach Feststellung von acht Normalwerten zehn Tropfen Digitalistinktur genommen wurden. Hier wie in Kurve 3 deutet die senkrechte Linie nach der achten Normalbeobachtung den Zeitpunkt an, wo die Tinktur eingenommen wurde. Nicht berücksichtigt bei der Berechnung der Mittelwerte ist der Versuch VI, in welchem, wie man sich erinnern wird, nur zwei Tropfen Digitalistinktur genommen wurden und gleichwohl das Resultat so ausfiel, wie wenn mit höherer Dosis gearbeitet worden wäre.

Die Mittelwerte aus sämtlichen Versuchen mit zehu Tropfen Digitalistinktur sind folgende:

7 — 7 — 7 — 7 — 7 — 7 — 6 — 6 — 8 — 12 — 16 — 15 — 16 — 18
— 18 — 18 — 16 — 13 — 14 — 12 — 9 — 9 — 8 — 9.

Nachdem während der Normalperiode die Differenz in der Wahrnehmungsbreite nach längerem, absolut gleichmässigem Verlauf um 1 mm herabgegangen ist, steigt sie gleich nach Aufnahme der Digitalis deutlich an. Sie erreicht nach 25 Min. das Maximum mit 18 mm und behält diesen Wert 10 Min. lang bei. Dann verengert sich das Kurvenbild wieder und erreicht zum Schluss wieder bis



auf 2 mm die der digitalisfreien Periode des Versuches entsprechenden Werte.

Kurve 3. Trotzdem der Versuch XIII mit den plötzlich eintretenden hohen Differenzwerten das Gesamtergebnis aller mit niedriger Digitalisdosis angestellten Versuche hinsichtlich der Berechnung der Mittelwerte ungünstig beeinflussen musste, habe ich denselben doch in die Berechnung mit eingezogen. An Stelle des Versuches VI ist dann zur Darstellung dieser Kurve der Versuch VII berücksichtigt worden, bei dem nur ein halber Tropfen Digitalistinktur genommen worden war, weil die sonst durchweg genommene Dosis von zwei Tropfen noch zu hoch lag.

Man kann den Einwand machen, dass, trotz meiner vorher geäußerten Absicht, das Individuelle bei der Betrachtung des Endergebnisses möglichst auszuschalten, ich hier nicht ganz konsequent verfahren sei. Da es mir aber lediglich darauf ankommt, festzustellen, dass bei einem und demselben Mittel, hier also der Digitalis, je nach der Dosierungsgrösse bei gesunden Menschen einander völlig entgegengesetzte Wirkungsbilder auftreten müssen und bei der Bestimmung der Gabengrösse im einzelnen Falle auf das Individuum mit seiner Eigenart Rücksicht genommen werden muss, will man überhaupt zu einem Resultat gelangen, so denke ich, dass der vorher genannte Einwand damit wohl seine Erledigung findet. Dass die von uns gewählte Dosis von zehn, beziehentlich zwei Tropfen bis auf einen Fall sich als glücklich gewählt erwies, war ein Zufall. Und ich würde nicht gezögert haben, bei den einzelnen Beobachtern die Dosierung so lange zu wechseln und auszuprobieren, bis ich, vorausgesetzt, dass keine Schädigung der Gesundheit zu befürchten war, das Richtige getroffen hatte.

Die Mittelwerte, die zur Konstruktion der dritten Kurve benutzt wurden, sind diese:

9 — 9 — 8 — 9 — 9 — 8 — 8 — 8 — 7 — 5 — 4 — 3 — 3 — 3 — 5
— 5 — 8 — 8 — 9 — 8 — 7 — 7 — 8 — 8.

Wie bei der vorigen Kurve sieht man auch hier, dass die Digitaliswirkung gleich nach der Aufnahme des Mittels einsetzt. Dann verläuft die Kurve, abgesehen von der zeitlichen Verschiebung, genau umgekehrt wie die vorige. Auch hier dauert das Maximum der Wirkung 10 Min. lang an. Ob die gegen Ende des Versuches noch einmal eintretende Abnahme der Differenzwerte eine besondere Bedeutung hat oder aber nur zufällig ist und gegebenenfalls an

der Hand eines grösseren Versuchsmateriales wegfallen würde, lässt sich nicht entscheiden.

Das Endergebnis unserer Versuche gestaltet sich so:

Die Digitalis besitzt die Fähigkeit, bei gesunden Menschen das Unterscheidungsvermögen für Hell und Dunkel bei Grün zu modifizieren.

Die Art dieser Modifikation entspricht dem Arndt'schen biologischen Grundgesetz.

Je nach der Höhe der gewählten Dosierung nimmt das Unterscheidungsvermögen entweder zu, so dass die Unterscheidungsfähigkeit bei unserer Arbeitsmethode bis auf 1 mm oberhalb und unterhalb des Nullpunktes gesteigert wird, oder aber es nimmt, unter Anwendung grösserer Dosierung, ganz erheblich ab. Das in dieser Hinsicht bei unseren Versuchen beobachtete Maximum betrug 16 mm oberhalb und unterhalb des Nullpunktes.

Im Stadium der Zunahme der Unterscheidungsfähigkeit erscheint das Grün dunkler und intensiver wie vor- und nachher; im Stadium der Abnahme erscheint es innerhalb einer gewissen Breite weiss oder grau; es tritt mithin für die Dauer dieses Stadiums innerhalb der genannten Breite Grünblindheit ein.

Bemerkenswert ist die kurze Zeit, welche notwendig ist, um den Anfang der Digitaliswirkung kenntlich werden zu lassen.

(Aus dem pharmakologischen Institut der Reichsuniversität Utrecht.)

Die Abhängigkeit der Körperstellung vom Kopf- stande beim normalen Kaninchen.

Von

R. Magnus und **A. de Kleijn.**

[Mit 5 Textfiguren¹⁾.]

Im vorigen Jahre haben wir in diesem Archiv über Versuche berichtet, welche die Abhängigkeit des Tonus der Extremitätenmuskeln von der Kopfstellung zum Gegenstande hatten²⁾. Es hatte sich dabei ergeben, dass die sehr verwickelten Beziehungen sich restlos zurückführen lassen auf die Superposition von zwei Gruppen von tonischen Reflexen, nämlich erstens Labyrinthreflexen, welche durch Änderung der Stellung des Kopfes im Raume, und zweitens Halsreflexen, welche durch Änderung der Stellung des Kopfes zum Rumpfe ausgelöst werden. Weiland³⁾ hat im Anschluss daran im hiesigen Institut diese selben Beziehungen beim Kaninchen untersucht und konnte feststellen, dass hier, von geringen Verschiedenheiten abgesehen, dieselben Gesetze gelten. Um diese Reflexe völlig isoliert und ungestört durch Spontanbewegungen und durch unkontrollierbare optische oder olfaktorische Einflüsse untersuchen zu können, wurden alle diese früheren Versuche an dezerebrierten Tieren angestellt. Nur so war es möglich, die anfangs schwer ver-

1) Die stereoskopischen Abbildungen sind an den unteren Rand der Textseiten gerückt, so dass sie mit einem gewöhnlichen Stereoskop direkt betrachtet werden können.

2) R. Magnus und A. de Kleijn, Die Abhängigkeit des Tonus der Extremitätenmuskeln von der Kopfstellung. Pflüger's Arch. Bd. 145 S. 455. 1912.

3) W. Weiland, Hals- und Labyrinthreflexe beim Kaninchen; ihr Einfluss auf den Muskeltonus und die Stellung der Extremitäten. Pflüger's Arch. Bd. 147 S. 1. 1912.

ständlichen Erscheinungen zu entwirren. Die Versuche am dezerebrierten Tier boten ferner den Vorteil, dass die dabei auftretende Enthirnungsstarre die Glieder von vornherein in einen Zustand von Tonus versetzt, in welchem alle Änderungen des Tonus besonders deutlich zu erkennen sind. Darauf hat Rothfeld¹⁾ die gleichen Versuche an Kaninchen angestellt, bei denen die Grosshirnfunktion durch Chloroformnarkose ausgeschaltet war, und ist zu identischen Ergebnissen gelangt. (Auf einen nicht sehr wichtigen Differenzpunkt wird weiter unten einzugehen sein.)

Auch bei Vögeln sind ähnliche Reflexe vorhanden, wie sich aus den interessanten Mitteilungen von Huxley²⁾ und Noël Paton³⁾ über reflektorische Apnöe bei Enten ergibt, bei denen Extension oder Dorsalflexion des Halses bei bestimmten Stellungen des Kopfes im Raum Atemstillstand bewirkt.

Nun ist schon in den früheren Mitteilungen (Magnus und De Kleijn, a. a. O. S. 502 und 526; Weiland, a. a. O. S. 25) darauf hingewiesen worden, dass bei verschiedenen Stellungen und Bewegungen normaler, nicht dezerebrierter Tiere die gleichen Reflexe mitzuspielen scheinen. Das kann man an Katzen, Hunden und Kaninchen deutlich erkennen, und beim Besuche eines zoologischen Gartens sieht man leicht, dass es sich offenbar um in der Tierreihe sehr verbreitete Einrichtungen handelt. Danach scheint es sicher, dass die Hals- und Labyrinthreflexe, welche den Tonus und die Stellung des Körpers beherrschen, nicht nur nach der Ausschaltung des Grosshirnes vorhanden sind, sondern auch bei intaktem Zentralnervensystem in Wirksamkeit treten.

Die vorliegende Abhandlung beschäftigt sich daher mit der Frage, ob es gelingt, beim intakten Tier eine Reihe der früher für

1) J. Rothfeld, Beitrag zur Kenntnis der Abhängigkeit des Tonus der Extremitätenmuskeln von der Kopfstellung. Versuche mit Narkose. Pflüger's Arch. Bd. 148 S. 564. 1912.

2) F. M. Huxley, Reflex postural apnoea in the duck. (Preliminary communication.) Journ. of physiol. vol. 44 p. XXIV. 1912. (Phys. soc.) — F. M. Huxley, On the reflex nature of apnoea in the duck in diving. II. Reflex postural apnoea. Quart. Journ. of exper. Physiol. vol. 6 p. 159. 1913.

3) D. N. Paton, On the neck element in the production of postural apnoea in ducks. (Preliminary communication.) Journ. of physiol. vol. 45 p. XLII. 1913. (Phys. soc.) — D. N. Paton, The relative influence of the labyrinthine and cervical elements in the production of postural apnoea in the duck. Quart. Journ. of exper. Physiol. vol. 6 p. 197. 1913.

dezerebrierte Tiere beschriebenen Reaktionen auf Änderung der Kopfstellung willkürlich hervorzurufen. Dabei sollen nur einige besonders deutlich zu erkennenden Stellungsänderungen beschrieben werden. Wir beschränken uns dabei auf Beobachtungen an Kaninchen, weil diese Tiere sich besonders leicht hantieren lassen, und weil wir auf diese Kaninchenversuche in der nachfolgenden Abhandlung über die Folgezustände der einseitigen Labyrinthexstirpation werden zurückkommen müssen. Denn es wird dort gezeigt werden, dass einseitiger Labyrinthverlust eine Reihe von Erscheinungen auslöst, welche nicht direkte Folgen dieser Operation sind, sondern von der abnormen Kopfstellung abhängen, die bekanntlich durch die Entfernung eines Labyrinthes veranlasst wird.

Zu den Versuchen eignen sich am besten kleine Kaninchen von 700—1200 g. Grössere Tiere sind häufig schwierig festzuhalten und machen vielfach störende Abwehrbewegungen. Nur aus diesem Grunde sind sie nicht so gut zu verwenden. Denn die nachstehend beschriebenen Reaktionen zeigen auch Kaninchen von 4 kg mit grosser Deutlichkeit.

1. Heben und Senken des Kopfes in Fussstellung des Tieres.

Fig. 1 und 2 geben zwei kurz nacheinander aufgenommene stereoskopische Momentaufnahmen desselben Kaninchens wieder. Fig. 1 zeigt das Tier in der gewöhnlichen Hockstellung mit gesenktem Kopfe. Die Vorderbeine sind gebeugt, und infolgedessen fällt der Rücken nach vorne zu in einem Winkel von etwa 30° ab. Wird nunmehr der Kopf des Tieres vorsichtig mit zwei Fingern gehoben, d. i. im Atlanto-Occipitalgelenk und den nächstfolgenden Halsgelenken um die Bitemporalachse so gedreht, dass die Mundspalte um 45° oder mehr über die Horizontalebene gehoben wird, so ändert sich dadurch alsbald die Stellung des ganzen Tieres. Die Vorderbeine werden nämlich kräftig tonisch gestreckt, die ganze vordere Hälfte des Tierkörpers hebt sich und der Rücken steigt nunmehr nach vorne zu in einem Winkel von etwa 30° an (Fig. 2). Auch die Hinterbeine scheinen sich manchmal an dieser Reaktion durch eine Streckung zu beteiligen, doch ist sie stets schwächer als die der Vorderbeine und häufig nicht mit Sicherheit zu erkennen. Senkt man nunmehr den Kopf wieder, oder bringt das Tier nach Loslassen des Kopfes denselben in die alte, gesenkte Stellung zurück, so werden alsbald

auch die Vorderbeine wieder gebeugt, und das Tier hat wieder die auf Fig. 1 abgebildete Stellung.

Man kann diesen Versuch, der sich sehr gut zur Demonstration in der Vorlesung oder im Praktikum eignet, dadurch noch anschaulicher machen, dass man den Beobachter seine eine Hand auf den Rücken des Tieres am medialen Rande der beiden Schulterblätter legen lässt. Bei gehobenem Kopfe und gestreckten Vorderbeinen kann man dann kräftig auf den Rücken des Tieres drücken und fühlt einen beträchtlichen Widerstand der Vorderbeine. Sobald aber der Kopf gesenkt wird, fühlt man wie dieser Widerstand plötzlich dahinschwindet und der Vorderkörper nach unten sinkt.

Diese Reaktion kommt nach unseren und Weiland's früheren Feststellungen durch eine Kombination von Labyrinth- und Halsreflexen in der Weise zustande, dass bei gesenktem Kopfe die Minimumstellung der Labyrinth für den Strecktonus der Glieder gegeben ist, und bei Heben sich der Kopf gegen die Maximumstellung zu bewegt (ohne sie jedoch zu erreichen); zugleich wird vom Halse aus durch Kopfheben Streckung, und durch Kopfsenken Beugung der Extremitäten bewirkt. (Für die näheren Details sei auf unsere früheren Mitteilungen verwiesen.)

2. Heben und Senken des Kopfes in Rückenlage des Tieres.

In Rückenlage des Tieres superponieren sich die Labyrinth- und Halsreflexe in anderer Weise als in Fussstellung. Liegt das Tier auf dem Rücken und ist die Mundspalte horizontal oder etwas (bis 45°) über die Horizontalebene gehoben (Kopf ventralwärts gebeugt), so befindet sich der Kopf in der Maximumstellung für die Labyrinthreflexe, und die Beine sind von den Labyrinth aus in stärkster Streckstellung. Wird der Kopf stärker in ventraler Richtung

Fig. 1. Normales Kaninchen, freisitzend mit gesenktem Kopfe und gebeugten Vorderbeinen.



gebeugt, oder wird er dorsalwärts gebeugt und die Mundspalte dabei unter die Horizontale gesenkt, so nimmt der Strecktonus der Glieder von den Labyrinthen aus ab. Vom Halse aus dagegen bewirkt jede Ventralbeugung Abnahme, jede Dorsalbeugung Zunahme der Streckung der Beine. Je nachdem also bei einem Tiere die Labyrinth- oder Halsreflexe überwiegen, wird das Endresultat ein verschiedenes sein müssen.

Das ist nun tatsächlich der Fall, und zwar überwiegen bei Kaninchen mit intaktem Grosshirn in den meisten Fällen die Halsreflexe. Legt man ein Kaninchen auf den Rücken und fixiert es in dieser Lage mit einer Hand, die den Thorax des Tieres umgreift, so treten gewöhnlich auf Heben und Senken des Kopfes sehr deutliche Tonusveränderungen der Vorderbeine auf. Bei Tieren mit überwiegenden Labyrinthreflexen werden die Vorderbeine gebeugt, wenn der Kopf maximal ventralwärts und maximal dorsalwärts gebeugt ist, um in Mittelstellung gestreckt zu werden. In der Mehrzahl der Fälle jedoch erfolgt Beugung der Vorderbeine, wenn der Kopf ventralwärts gebeugt ist, und starke Streckung der Vorderbeine bei Dorsalbeugung des Kopfes. Dieses letztere Verhalten findet sich auch bei Tieren nach doppelter Labyrinthextirpation.

Eine gesonderte Besprechung verlangt das Verhalten der Hinterbeine. Diese reagieren beim intakten Tier im allgemeinen schwächer auf Heben und Senken des Kopfes als die Vorderbeine (während bei dezerebrierten Kaninchen die Hinterbeine gewöhnlich nach den Erfahrungen Weiland's sehr lebhaft reagieren). Auch in den Versuchen von Rothfeld (a. a. O.) an chloroformierten Kaninchen war

Fig. 2. Dasselbe Kaninchen mit gehobenem Kopfe. Die Vorderbeine sind gestreckt, die vordere Körperhälfte aktiv gehoben, der Rücken steigt von vorne nach hinten an. Der Daumen des Experimentators liegt gegen den Unterkieferwinkel an, um den Kopf in seiner Lage zu halten, die Körperlast ruht aber allein auf den Extremitäten des Tieres.



die Reaktion der Hinterbeine meistens eine schwache. Rothfeld gibt nun an, dass bei den Halsreflexen auf Heben und Senken des Kopfes die Hinterbeine immer in entgegengesetztem Sinne reagieren wie die Vorderbeine. Ein solches Verhalten haben wir früher für Katzen und Hunde beschrieben, während Weiland an Kaninchen fand, dass bei diesen Tieren auch vom Halse aus alle vier Extremitäten ihren Tonus stets gleichsinnig ändern. In den Versuchen von Weiland war dieses Verhalten sehr deutlich zu erkennen, weil dabei die Hinterbeine besonders lebhaftere Reaktionen zeigten. Aber auch wir haben bei den Versuchen an intakten Tieren zu wiederholten Malen uns von der Richtigkeit der Weiland'schen Angabe überzeugen können. Dorsalbeugung des Kopfes in Rückenlage führt nämlich von den Labyrinthen aus zur Abnahme des Strecktonus der Hinterbeine. Wenn also auf Dorsalbeugung des Kopfes sich die Hinterbeine strecken, so muss dieses ein Halsreflex sein. Tatsächlich haben wir zu wiederholten Malen ein derartiges Verhalten wahrnehmen können, in einigen Fällen handelte es sich um besonders deutliche Reaktionen, so dass ein Irrtum ausgeschlossen erscheint. Wir müssen daher auch aus diesem Grunde die Angabe Weiland's, dass auf Heben und Senken des Kopfes beim Kaninchen durch Halsreflexe eine gleichsinnige Reaktion aller vier Gliedmaassen ausgelöst wird, aufrechterhalten. Es ist dieses übrigens, wie erwähnt, der einzige Differenzpunkt zwischen den Angaben von Weiland und Rothfeld, welche in allen übrigen Punkten eine erfreuliche Übereinstimmung zeigen.

3. Kopfdrehen in Rückenlage des Tieres.

Beim Drehen des Kopfes um die Achse Schnauze-Hinterhauptsloch reagieren durch Halsreflexe die Extremitäten der beiden Körperseiten in entgegengesetztem Sinne. Die Beine, nach deren Seite der Unterkiefer gedreht wird (Kieferbeine), werden gestreckt, die Beine, nach deren Seite der Scheitel gedreht wird (Schädelbeine), werden gebeugt bzw. weniger gestreckt. Hierauf können sich Labyrinthreflexe in der früher von uns und von Weiland geschilderten Weise superponieren, stets aber ist, solange überhaupt die Halsreflexe irgendwie mitspielen, der Tonusunterschied der Extremitäten auf den beiden Körperseiten deutlich ausgesprochen. Auch bei normalen Kaninchen lässt sich dieser Einfluss des Kopfdrehens nachweisen und ist in vielen Fällen so deutlich, dass er sich zur Demonstration eignet.

Fig. 3 zeigt ein Tier, das auf dem Rücken liegt, und bei dem der Kopf nach rechts gedreht ist (d. h. das rechte Ohr ist nach der ventralen Körperseite zu gedreht). Der Tonusunterschied der Vorderbeine ist deutlich zu erkennen: das linke Bein ist Kieferbein und wird stärker gestreckt gehalten als das rechte Schädelbein.

Fig. 4 zeigt den Erfolg der unmittelbar darauf bei demselben Tiere vorgenommenen Linksdrehung des Kopfes. Nunmehr ist das rechte Vorderbein gestreckt und das linke gebeugt. Fig. 5 zeigt dasselbe Tier ebenfalls mit linksgedrehtem Kopf: hier ist der Tonusunterschied der Vorderbeine noch stärker ausgesprochen, das rechte (Kiefer-) Bein ist maximal gestreckt, das linke (Schädel-) Bein stark gebeugt. Auf dieser Abbildung sieht man auch, dass die Hinterbeine in demselben Sinne reagiert haben; das rechte Hinterbein ist mehr gestreckt (bzw. weniger gebeugt) als das linke.

Der Tonusunterschied der Vorderbeine nach Drehen des Kopfes war bei allen von uns untersuchten normalen Kaninchen nachweisbar. In einigen Fällen reagierten die Hinterbeine schwächer als die Vorderbeine, meist aber ist auch der Tonusunterschied der Hinterbeine sehr stark ausgesprochen. Nach doppelter Labyrinthexstirpation lässt sich die Reaktion der Vorder- wie der Hinterbeine noch gut nachweisen.

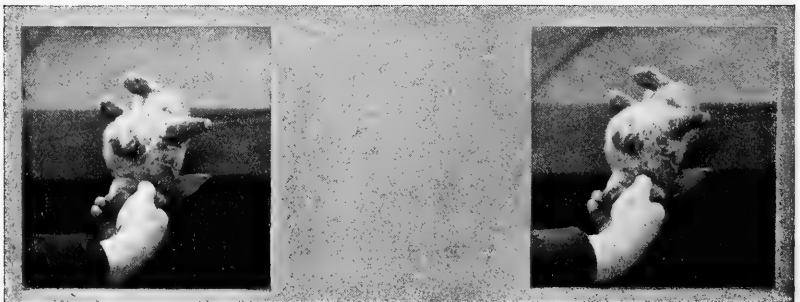
Fig. 3. Dasselbe Kaninchen, wie Fig. 1 und 2, wurde auf den Rücken gelegt, so dass Kopf, Thorax und Becken mit der Dorsalseite genau nach unten gerichtet sind. Darauf wird der Kopf nach rechts gedreht, d. h. das rechte Ohr wird ventralwärts bewegt, das rechte Auge sieht nach oben. Der Thorax bleibt in seiner früheren Lage liegen. Das linke Vorderbein ist Kieferbein und wird gestreckt, das rechte Vorderbein ist Schädelbein und wird gebeugt. Das Becken dreht sich in umgekehrter Richtung wie der Kopf, so dass die rechte Hinterbacke unten liegt, das linke Hinterbein sich oben befindet. Der Körper des Tieres ist infolgedessen schraubenförmig gedreht. Der Tonusunterschied der Hinterbeine ist auf dieser Aufnahme nicht zu erkennen.



Die bisher geschilderten Änderungen des Gliedertonus auf Kopfdrehen entsprechen durchaus den Reaktionen, welche von uns und von Weiland an dezerebrierten Tieren festgestellt werden konnten. Man kann nun aber ausserdem beim Kopfdrehen in Rückenlage eine Reaktionsbewegung wahrnehmen, welche wir bisher noch nicht beschrieben haben. Dieselbe betrifft den Rumpf. Auf Drehen des Kopfes erfolgen typische Stellungsänderungen des Beckens, welche durch Tonusänderungen der Stammesmuskulatur, insbesondere an der Lendenwirbelsäule, zustande kommen. Diese Reaktionen müssen deshalb etwas eingehender beschrieben werden, weil sie auch nach einseitiger Labyrinthexstirpation deutlich werden und daher zum Verständnis der in der nachfolgenden Arbeit mitgeteilten Beobachtungen notwendig sind. Speziell wird bei der Analyse der Rollbewegungen des einseitig labyrinthlosen Kaninchens auf diese Reflexe zurückzukommen sein.

Fig. 3 (Kaninchen in Rückenlage mit rechtsgedrehtem Kopfe) zeigt, dass, wenn bei Drehen des Kopfes der Thorax in unveränderter Lage bleibt, so dass die dorsoventrale Thoraxachse senkrecht stehen bleibt, das Becken mit den Hinterbeinen eine Drehung in entgegengesetztem Sinne ausführt. Während das rechte Auge nach oben sieht, befindet sich die rechte Hinterbacke unten und liegt dem Tische

Fig. 4. Dasselbe Kaninchen wurde auf den Rücken gelegt, so dass Kopf, Thorax und Becken mit der Dorsalseite genau nach unten gerichtet sind. Darauf wird der Kopf nach links gedreht, d. h. das linke Ohr wird ventralwärts bewegt, das linke Auge sieht nach oben. (Der Kopf ist hier durch die Hand des Experimentators verdeckt.) Der Thorax bleibt in seiner früheren Lage liegen. Das rechte Vorderbein ist Kieferbein und wird gestreckt, das linke Vorderbein ist Schädelbein und wird gebeugt. Das Becken dreht sich in umgekehrter Richtung wie der Kopf, so dass die linke Hinterbacke unten liegt, und das rechte Hinterbein mehr nach oben kommt. Der Körper des Tieres ist infolgedessen schraubenförmig gedreht. Der Tonusunterschied der Hinterbeine ist auf dieser Aufnahme nicht zu erkennen. Die ganze Körperstellung ist das spiegelbildliche Gegenstück zu der Stellung auf Fig. 3.

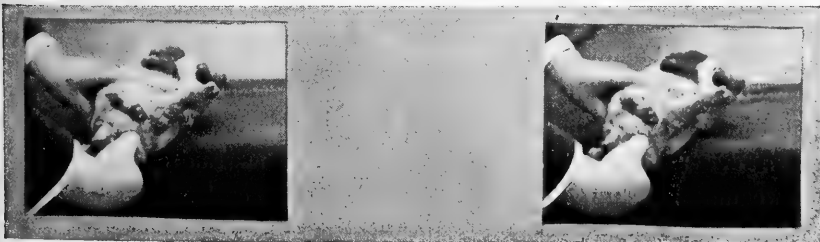


auf, während das linke Hinterbein sich oben befindet. Der Körper des Tieres bekommt dadurch eine schraubenförmige Drehung, an welcher sich die ganze Wirbelsäule beteiligt. — Fig. 4 zeigt die spiegelbildlich entgegengesetzte Drehung des Körpers nach Linksdrehung des Kopfes. Der Grad der Drehung ist bei verschiedenen Tieren und zu verschiedenen Zeiten verschieden, wie ein Vergleich von Fig. 3 und 4 lehrt. Auf Fig. 3 ist der Grad der Drehung des Beckens grösser.

Es handelt sich hier um einen typischen Halsreflex, der auch nach Exstirpation der beiden Labyrinth noch deutlich nachweisbar ist. Weitere Beweise, dass es sich wirklich um einen Halsreflex handelt, werden sich aus den in der nachfolgenden Arbeit mitgeteilten Beobachtungen an einseitig labyrinthlosen Tieren ergeben. Dort wird sich weiter zeigen, dass auch die Labyrinth Beziehungen zur Stammesmuskulatur und zwar überwiegend einseitige Beziehungen besitzen.

Diese soeben geschilderte und auf Fig. 3 und 4 abgebildete Reaktion der Lendenwirbelsäule auf Kopfdrehen in Rückenlage ist nun aber nicht die einzige, welche sich beobachten lässt. In manchen Fällen tritt zu unserer anfänglichen Überraschung und Verwirrung eine andere Bewegung ein. Auf Drehen des Kopfes wird dann nämlich

Fig. 5. Dasselbe Kaninchen in Rückenlage mit nach links gedrehtem Kopf (linkes Auge oben). Die Lage des Tieres unterscheidet sich von der auf Fig. 4 abgebildeten nur dadurch, dass das Tier als Ganzes etwas nach rechts herüber gedreht worden ist, so dass die dorso-ventrale Thoraxachse jetzt nicht mehr senkrecht steht, wie auf Fig. 4, sondern schräg; das rechte Schulterblatt liegt daher auf dem Tische, das linke ist etwas mehr nach oben gerichtet. Infolge dieser Lageänderung hat sich der Stand des Beckens geändert. Dasselbe ist nach der anderen Seite hinüber geschwungen, die rechte Hinterbacke liegt jetzt eher etwas tiefer, und die Lendenwirbelsäule ist nach rechts (der Kieferseite) konkav. Der Körper des Tieres ist infolgedessen nicht mehr schraubenförmig gedreht, sondern bildet einen nach der Kieferseite offenen Bogen. Die Tonusunterschiede der Extremitäten sind die gleichen wie auf Fig. 4. Das rechte Vorderbein (Kieferbein) ist maximal gestreckt, das linke (Schädelbein) ist stark gebeugt. Auf dieser Abbildung ist auch der Tonusunterschied der Hinterbeine gut sichtbar. Das rechte Hinterbein ist stark gestreckt, das linke gebeugt.



nicht das Becken in entgegengesetztem Sinne gedreht, sondern es erfolgt eine Krümmung der Lendenwirbelsäule, so dass diese nach der Kieferseite konkav wird. Fig. 5 veranschaulicht das Resultat einer derartigen Bewegung. Sieht man oben auf ein derartiges Tier, so ist der ganze Körper bogenförmig gekrümmt.

Fortgesetzte Beobachtungen lehrten nun, dass es ganz nach Willkür gelingt, entweder die eine oder die andere Reaktion hervorzurufen, je nach der Lage, die man dem Vorderkörper des Tieres gibt. Ein Vergleich von Fig. 4 und 5 macht das deutlich. Auf Fig. 4 steht die dorsoventrale Thoraxachse senkrecht, auf Fig. 5 ist sie etwas nach rechts gedreht, so dass das rechte Schulterblatt dem Tische aufliegt und das linke Vorderbein sich mehr oben befindet. Im ersteren Falle erfolgt die Drehung des Beckens im umgekehrten Sinne wie die Kopfdrehung, im letzteren Falle die Krümmung der Lendenwirbelsäule mit der Konkavität nach der Kieferseite.

Es scheint, dass es sich in beiden Fällen um ein und dieselbe Reaktion der Stammesmuskulatur des Tieres handelt, welche nur je nach der verschiedenen Lagerung und den dadurch gesetzten verschiedenen mechanischen Bedingungen des Tierkörpers zu einem anderen Endresultat auf die Stellung des Hinterkörpers führt. Das kann man sich beispielsweise durch folgenden Versuch anschaulich machen: Man nehme ein normales Kaninchen und drehe ihm den Kopf nach links (also in der Richtung, wie auf Fig. 4 und 5). Dann lege man das Tier auf seine linke Seite. Dann befindet sich der Scheitel des Kopfes unten und der Unterkiefer oben. Nunmehr lasse man das Tier, ohne die gedrehte Stellung des Kopfes zum Rumpfe zu ändern, über seinen Rücken nach rechts hinüberrollen. Das Tier kommt dann allmählich in die auf Fig. 4 abgebildete Lage. Bis zu diesem Zeitpunkt erfolgt die Reaktion des Hinterkörpers in der Weise, dass das Becken in umgekehrtem Sinne gedreht ist wie der Kopf (vgl. Fig. 4). Lässt man nun aber das Tier weiter über seinen Rücken rollen, so dass die dorsoventrale Thoraxachse die vertikale passiert und sich nach rechts hinüberneigt, wie das auf Fig. 5 zu sehen ist, so kommt ein Moment, in dem das Becken nicht mehr in seiner gedrehten Stellung liegen bleiben kann und nunmehr mit einer mehr oder weniger schnellen Bewegung, manchmal selbst mit einem Ruck nach der anderen Seite hinüberschwingt. Das Endresultat dieser Bewegung zeigt Fig. 5. Wird die Drehung des Tierkörpers noch weiter fortgesetzt, so liegt schliesslich das Tier auf seiner rechten

Seite. Das Herumschwingen des Beckens erfolgt in der gleichen Weise, ob nun die Hinterbeine des Tieres gestreckt oder gebeugt sind. Auch nach Exstirpation beider Labyrinth tritt genau dieselbe Bewegung ein. Es wird in der nachfolgenden Arbeit gezeigt werden, dass bei den Rollbewegungen einseitig labyrinthloser Tiere das Rollen über den Rücken auf die gleiche Weise erfolgt. Daher geben auch die dort abgedruckten kinematographischen Aufnahmen ein gutes Bild dieses Vorganges (vgl. folgende Abhandlung S. 237—247 Fig. 9—14).

Bestimmt man die Stellung der dorsoventralen Thoraxachse, bei welcher dieser Übergang von der einen in die andere Beckenstellung erfolgt, so ergibt sich, dass, solange bei linksgedrehtem Kopfe und bei Rollen über den Rücken sich das linke Schulterblatt unten befindet, das Becken in entgegengesetztem Sinne gedreht ist wie der Kopf. Der Übergang findet bei einigen Tieren statt, wenn die dorsoventrale Thoraxachse die Vertikale passiert, bei anderen dagegen etwas später, wenn die dorsoventrale Thoraxachse bereits einen Winkel von $30\text{--}45^\circ$ mit der Vertikalen bildet.

Das Herumschwingen des Beckens bei diesem Übergang ist eine ausserordentlich deutliche Reaktion. In manchen Fällen kann das Becken dabei eine Drehung von beinahe 180° ausführen. Vergleicht man Fig. 4 und 5, so sieht man, dass der Beckenstand etwa um 90° verschieden ist.

Aus dem Vorstehenden ergibt sich, dass durch die Stellung des Kopfes zum Rumpfe nicht nur ein reflektorischer Einfluss auf den Tonus der Extremitäten, sondern auch auf die Rumpfmuskulatur ausgeübt wird. Man sieht, in wie entscheidender Weise der Hals die Stellung des ganzen Körpers beherrscht.

4. Kopfdrehen in Fussstellung des Tieres.

Kopfdrehen in Fussstellung des Tieres führt zu Tonuszunahme, zu Streckung und Abduktion des vorderen Kieferbeines, wobei sich Hals- und Labyrinthreflexe superponieren. Das vordere Schädelbein kann sich verschieden verhalten, je nachdem die Hals- oder Labyrinthreflexe überwiegen (vgl. Magnus-De Kleijn a. a. O. S. 505 und Weiland S. 23). Bei intakten Kaninchen mit lebhaften Halsreflexen lässt sich meistens eine Tonusabnahme im vorderen Schädelbein konstatieren. Die dadurch zustande kommende Körperstellung stimmt genau mit der in der nachfolgenden Arbeit (Fig. 8c und 8d S. 221) wiedergegebenen überein, so dass auf diese Abbildung verwiesen werden

kann. Die Reaktion erfolgt in gleicher Weise, ob man die Kopfdrehung bei offenen oder geschlossenen Augen vornimmt.

Die Reaktion des Beckens auf Kopfdrehen ist ebenfalls bei Fusststellung des Tieres deutlich. Und zwar erfolgt stets die Drehung des Beckens in umgekehrter Richtung wie die des Kopfes, nicht dagegen die Konkavität der Wirbelsäule nach der Kieferseite.

Dagegen sieht man in den meisten Fällen nicht die erwartete Tonusänderung der Hinterbeine auftreten. Es erfolgt keine Streckung des Kieferbeines und Beugung des Schädelbeines. Im Gegenteil, man sieht manchmal scheinbar den umgekehrten Effekt. Die Ursache hierfür ist leicht zu erkennen. Infolge der Beckendrehung nämlich wird die Hinterbacke auf der Kieferseite mehr dem Boden genähert, auf der Schädelseite mehr vom Boden entfernt. Dabei steht die dorsoventrale Beckenachse schräg, und das Schädelbein ist mit seinem Hüftansatz weiter vom Boden entfernt als das Kieferbein. Da nun das Tier mit beiden Pfoten auf dem Boden aufsitzt, so folgt, dass das Schädelbein mehr gestreckt sein muss als das Kieferbein. In diesem Falle wird also der Tonusunterschied der Hinterbeine durch die Beckendrehung verdeckt und kann nicht zur Geltung kommen.

5. Kopfwenden in Rückenlage des Tieres.

Kopfwenden um die Achse Scheitel-Schädelbasis wirkt schwächer als Kopfdrehen (Weiland a. a. O.). Das lässt sich auch am intakten Kaninchen feststellen. Doch tritt in Rückenlage in vielen Fällen eine deutliche Reaktion der Extremitäten auf Kopfwenden ein, indem die Kieferbeine (nach denen die Schnauze zugewendet wird) gestreckt und die Schädelbeine (nach denen der Hinterkopf zugewendet wird) gebeugt werden. Die Hinterbeine reagieren manchmal ebenso stark wie die Vorderbeine, manchmal schwächer. In einigen Fällen reagierten auch nur die Vorderbeine allein.

Ebenfalls schwächer ist die Reaktion der Lendenwirbelsäule auf Wenden des Kopfes. In vier unter 14 Versuchen wurde das Becken nach der Seite gewendet, nach welcher die Schnauze des Tieres sah, d. h. die Lendenwirbelsäule wurde nach der Kieferseite konkav. Bei Rechtswendung nahm also der Rumpf eine Stellung an, wie sie auf Fig. 5 abgebildet ist. In den übrigen Versuchen liess sich diese Reaktion nicht nachweisen.

6. Kopfbewegungen in Seitenlage des Tieres.

Der Einfluss der Kopfbewegungen auf den Gliedertonus lässt sich in Seitenlage häufig nicht gut untersuchen, weil diese Lage für Kaninchen offenbar recht unbequem ist und die Tiere daher häufig Abwehrbewegungen machen. Besonders das Kopfdrehen mit dem Kiefer nach unten ist häufig ein Signal, sich aus dieser Lage zu befreien und sich in die normale Hochstellung zurückzugeben. Trotzdem haben wir eine Reihe von sicheren Beobachtungen sammeln können.

Beim Heben und Senken des Kopfes (Dorsal- und Ventralbeugen) ändert sich die Lage des Kopfes zur Horizontalebene nicht, es können daher keine Labyrinthreflexe, sondern nur Halsreflexe zustande kommen. Diese führen bei Dorsalbeugung des Kopfes zur Streckung, bei Ventralbeugung zur Beugung der Beine. An den Vorderbeinen liess sich diese Reaktion in allen von uns untersuchten Fällen nachweisen, an den Hinterbeinen nur dreimal unter zwölf Fällen, während achtmal die Hinterbeine nicht und einmal unsicher reagierten. In den drei positiven Fällen erfolgte die Bewegung der Hinterbeine, entsprechend den Angaben von Weiland, stets in demselben Sinne wie die der Vorderbeine.

Kopfdrehen in Seitenlage kann dazu benutzt werden, um zu entscheiden, ob bei einem Tiere die Hals- oder die Labyrinthreflexe überwiegen (vgl. Magnus-De Kleijn a. a. O. S. 507 und 515, Weiland S. 21). Reagieren die beiderseitigen Extremitäten gleichsinnig, so überwiegen die Labyrinthreflexe, reagieren sie gegensinnig, so überwiegen die Halsreflexe, reagieren nur die Extremitäten der obenliegenden Körperseite, so halten sich beide Reflexe ungefähr die Wage. Bei intakten Kaninchen überwiegen nun in den meisten Fällen die Halsreflexe. In neun von elf Fällen erfolgte auf Kopfdrehen in Seitenlage Streckung des Kieferbeines und Beugung des Schädelbeines. In den zwei anderen Fällen, in denen die Labyrinthreflexe überwogen, wurden die beiden Vorderbeine gestreckt, wenn der Kopf mit dem Scheitel nach unten gedreht wurde, gebeugt bei der umgekehrten Kopfdrehung. Die Hinterbeine reagierten in zehu von den elf Fällen in derselben Weise wie die Vorderbeine, in einem Falle blieben sie unbeeinflusst.

Heben und Senken des Kopfes in Seitenlage scheint in einigen Fällen auch einen Einfluss auf die Lendenwirbelsäule bzw. ihre Muskulatur auszuüben, indem Kopfheben eine Dorsalbeugung, Kopfsenken

eine Ventralbeugung der Lumbalwirbelsäule zur Folge hat. Wir haben diese Reaktion bisher nur in wenigen Fällen beobachten können und verzeichnen sie daher nur als gelegentlichen Einzelbefund. Es sind weitere Versuche erforderlich, um festzustellen, ob es sich um einen gesetzmässigen Reflex handelt.

Schluss.

Die im vorstehenden beschriebenen Versuche zeigen, dass der Einfluss der Kopfstellung auf den Tonus der Gliedmassen und auf die Haltung des ganzen Körpers sich nicht nur bei dezerebrierten Tieren, sondern auch bei intaktem Zentralnervensystem nachweisen lässt. Es handelt sich nicht um Reflexe, die erst nach Ausschaltung der Rinde in die Erscheinung treten, sondern um Beziehungen, welche die Tiere während ihres Lebens bei den verschiedenen Körperstellungen und Bewegungen tatsächlich benutzen. Für Hund und Katze haben wir früher schon eine Reihe von Beobachtungen mitgeteilt, welche dieses wahrscheinlich machten. Jetzt liess sich für das Kaninchen dieser Nachweis bis in alle Einzelheiten führen.

Hierbei wurde es deutlich, dass die beiden früher an dezerebrierten Tieren ermittelten Reflexgruppen, die Labyrinthreflexe, welche auf Änderung der Lage des Kopfes im Raume eintreten, und die Halsreflexe, welche durch Änderung der Stellung des Kopfes zum Rumpfe bedingt sind, beide am intakten Tiere sich demonstrieren lassen.

Labyrinthreflexe auf die Extremitäten liessen sich in den oben beschriebenen Versuchen beim Heben und Senken des Kopfes in Rückenlage und beim Kopfdrehen in Seitenlage nachweisen. Dass die Labyrinth ihren Einfluss auf den Tonus der Halsmuskeln bei verschiedenen Lagen des Kopfes im Raume reflektorisch auch bei intaktem Zentralnervensystem ausüben, haben wir für Kaninchen, Katze und Hund bereits in einer früheren Mitteilung¹⁾ zeigen können.

Die Wirksamkeit der Halsreflexe ist in den oben mitgeteilten Versuchen besonders deutlich geworden. Denn diese sind bei intakten Kaninchen stets mit Leichtigkeit nachzuweisen und scheinen hier auch meist lebhafter zu sein als die Labyrinthreflexe. Auf Änderung der Stellung des Kopfes zum Rumpfe erfolgen alle die Änderungen des Muskeltonus an den Extremitätenmuskeln, welche

1) R. Magnus und A. de Kleijn, Die Abhängigkeit des Tonus der Nackenmuskeln von der Kopfstellung. Pflüger's Arch. Bd. 147 S. 414. 1912.

Weiland und wir in früheren Arbeiten festgestellt haben. Dabei konnte zugleich ein neuer Befund erhoben werden. Änderung der Stellung des Kopfes zum Rumpfe beeinflusst nicht nur die Extremitäten, sondern auch die Muskulatur des Rumpfes. Besonders reagieren die Muskeln der Lendenwirbelsäule deutlich auf veränderte Haltung des Halses. Hierdurch kommen Stellungen und Bewegungen des Gesamtkörpers zustande, welche für die Deutung der Rollbewegungen labyrinthloser Kaninchen von Bedeutung sind (vgl. die folgende Mitteilug).

Auch bei intaktem Grosshirn haben die Reflexe, welche durch Änderung der Kopfstellung ausgelöst werden, den Charakter von Dauerreaktionen, welche so lange andauern, als der Kopf in der betreffenden Lage gehalten wird.

Einige der im vorstehenden beschriebenen Reaktionen intakter Kaninchen, z. B. auf Heben und Senken des Kopfes in Fussstellung oder auf Kopfdrehen in Rückenlage, sind so deutlich und erfolgen so regelmässig, dass sie sich dazu eignen, um in der Vorlesung oder im Praktikum den Einfluss der Kopfstellung auf die Körperhaltung zu demonstrieren¹⁾.

Zusammenfassung.

1. Bei normalen intakten Kaninchen mit unverletztem Grosshirn kann man den Einfluss der Kopfstellung auf den Tonus der Körpermuskulatur nachweisen.

2. Dabei kann man sowohl den Einfluss der früher geschilderten Labyrinth- wie der Halsreflexe erkennen.

3. Durch Änderung der Stellung des Kopfes zum Rumpfe (Halsreflexe) lässt sich nicht nur der Tonus der Extremitätenmuskeln, sondern auch der Rumpfmuskeln (besonders an der Lendenwirbelsäule) beeinflussen.

4. Die Labyrinth können also die Körperstellung entweder direkt beeinflussen oder indirekt, indem sie auf die Stellung des Halses einwirken.

1) In letzter Zeit haben wir auch an zwei kleinen Kätzchen von 3 Monaten die Reflexe auf Heben und Senken des Kopfes an den Vorderbeinen, ferner die Streckung der Kieferbeine und die Beugung der Schädelbeine nach Kopfdrehen in Rückenlage, sowie die Konkavität der Wirbelsäule nach der Kieferseite beim Kopfdrehen nachweisen können. Auch bei intakten Meerschweinchen lassen sich alle diese Reflexe untersuchen.

(Aus dem pharmakologischen Institut der Reichsuniversität Utrecht.)

Analyse der Folgezustände einseitiger Labyrinthexstirpation mit besonderer Berücksichtigung der Rolle der tonischen Halsreflexe.

Von

R. Magnus und **A. de Kleijn.**

(Mit 14 Textfiguren.)

Inhaltsverzeichnis.

| | Seite |
|--|-------|
| I. Einleitung | 179 |
| II. Versuche an Kaninchen | 183 |
| 1. Methodik | 183 |
| 2. Allgemeines Verhalten der Kaninchen nach einseitiger Labyrinth-ausschaltung. | 184 |
| 3. Die Augensymptome | 187 |
| a) Sympathicuslähmung am Auge der operierten Seite. | 187 |
| b) Augenablenkung und Nystagmus | 188 |
| c) Ist die abnorme Kopfstellung nach einseitiger Labyrinth-exstirpation abhängig von der Augendeviation? | 192 |
| 4. Die Drehung von Kopf, Hals und Rumpf | 194 |
| 5. Der Tonus der Extremitäten | 206 |
| 6. Die Körperhaltung beim Sitzen | 214 |
| 7. Die Rollbewegungen | 223 |
| 8. Zusammenfassung | 240 |
| III. Versuche an Meerschweinchen | 244 |
| 1. Methodik | 244 |
| 2. Allgemeines Verhalten der Meerschweinchen nach einseitiger Labyrinth-ausschaltung | 246 |
| 3. Die Augensymptome | 248 |
| 4. Die Drehung von Kopf, Hals und Rumpf | 250 |
| 5. Der Tonus der Extremitäten | 252 |
| 6. Die Körperhaltung beim Sitzen | 253 |
| 7. Die Rollbewegungen | 256 |
| 8. Zusammenfassung | 257 |

| | Seite |
|---|-------|
| IV. Versuche an Katzen | 259 |
| 1. Allgemeines Verhalten der Katzen nach einseitiger Labyrinth- exstirpation | 260 |
| 2. Die Augensymptome | 263 |
| a) Sympathicuslähmung. | 263 |
| b) Augenablenkung und Nystagmus | 263 |
| 3. Die Haltung von Kopf, Hals und Rumpf | 264 |
| 4. Der Tonus der Extremitäten | 267 |
| 5. Körperhaltung und Bewegungen | 270 |
| 6. Folgen des einseitigen Labyrinthverlustes bei Katzen ohne Hals- reflexe (nach gemeinsam mit W. Storm van Leeuwen an- gestellten Versuchen) | 275 |
| 7. Kompensationsvorgänge | 278 |
| 8. Zusammenfassung | 282 |
| V. Versuche an Hunden | 284 |
| 1. Allgemeines Verhalten der Hunde nach einseitiger Labyrinth- exstirpation | 285 |
| 2. Die Augensymptome | 287 |
| 3. Die Haltung von Kopf, Hals und Rumpf | 287 |
| 4. Der Tonus der Extremitäten | 290 |
| 5. Kompensationsvorgänge | 291 |
| 6. Körperhaltung und Bewegungen | 292 |
| 7. Zusammenfassung | 293 |
| VI. Schluss | 294 |

I. Einleitung.

Die ausserordentlich merkwürdigen und für die Lehre von der Physiologie des Labyrinthes so bedeutungsvollen Folgezustände der einseitigen Labyrinthexstirpation sind der Gegenstand vielfältiger Untersuchungen gewesen. Was die Ausfallserscheinungen von seiten des uns hier allein interessierenden Vestibularapparates betrifft, so sei für die sehr ausgedehnte Literatur auf die zusammenfassenden Darstellungen von v. Stein¹⁾, Stern²⁾, Kreidl³⁾, Nagel⁴⁾, Bárány

1) S. v. Stein, Die Lehre von den Funktionen der einzelnen Teile des Ohrlabirynths. Fischer, Jena 1894.

2) L. W. Stern, Die Literatur über die nicht akustische Funktion des inneren Ohres. Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 39 S. 248. 1895.

3) A. Kreidl, Die Funktion des Vestibularapparates. Ergebn. d. Physiol. Bd. 5 S. 572. 1906.

4) W. Nagel, Die Lage-, Bewegungs- und Widerstandsempfindungen. Nagel's Handb. d. Physiol. Bd. 3 S. 735. 1905.

und Wittmaack¹⁾ verwiesen. Es handelt sich um ein sehr verwickeltes Bild, das sich zusammensetzt aus Reizerscheinungen, deren Bedeutung von den einzelnen Autoren sehr verschieden bewertet wird, aus Anomalien der Stellung von Kopf, Augen, Rumpf und Gliedmaassen, aus Tonusunterschieden zwischen der Muskulatur der beiden Körperseiten und aus abnormen Bewegungen, von denen es noch vielfach strittig ist, ob sie als Reiz- oder Ausfallerscheinungen aufzufassen sind. Ein Teil der Symptome ist vorübergehend, andere dagegen sind Dauerfolgen der Operation.

Wenn man die Anomalien der Stellung, des Tonus und der Bewegungen, wie sie nach einseitiger Labyrinthexstirpation auftreten, einer näheren Analyse unterziehen will, so drängt sich als das wichtigste Problem zunächst die Ewald'sche Lehre vom Tonuslabyrinth auf. Nach den grundlegenden Untersuchungen von Ewald²⁾ sollen die Labyrinth in gesetzmässiger Weise mit den verschiedenen Muskelgruppen des Körpers verknüpft sein und deren Tonus beherrschen.

Nach Ewald³⁾ stellt sich dieser Zusammenhang folgendermaassen dar:

„Mit welchen Muskeln hängt nun das einzelne Labyrinth zusammen? Nicht ausschliesslich mit einzelnen Muskeln oder mit denen der einen oder der anderen Körperseite, sondern jedes Labyrinth steht mit jedem Muskel in Verbindung. Aber die Wirkung auf die einzelnen Muskelgruppen ist sehr verschieden stark. Wenigstens bei den Tauben. Was sich bis jetzt in dieser Beziehung hat feststellen lassen, ist etwa folgendes. Jedes Labyrinth hängt vorzugsweise mit den Muskeln der gekreuzten Körperseite zusammen, welche die Wirbelsäule und den Kopf bewegen (Nackmuskulatur, Halsmuskulatur und namentlich die Wirbelmuskeln, welche vom Körper des unteren Wirbels zu den Querfortsätzen der oberen gehen). Bei den Muskeln der Extremitäten ist eine Teilung zwischen den Streckern und Abduktoren einerseits und den Beugern und Abduktoren andererseits vorhanden. Jedes Labyrinth ist mit den ersteren der gleichen Körperseite und mit den letzteren auf der gekreuzten Seite enger verbunden. Alle Augenmuskeln, mit Ausnahme des M. rectus externus, scheinen hauptsächlich von dem benachbarten Labyrinth abzuhängen.

Infolge dieser Verteilung der zu jedem Labyrinth gehörenden Muskeln finden wir nach Fortnahme eines Labyrinths die ganze Wirbel-

1) R. Bárány und K. Wittmaack, Funktionelle Prüfung des Vestibularapparates. Verhandl. deutsch. otol. Gesellsch. Bd. 20 S. 1. 1911.

2) J. R. Ewald, Physiol. Untersuchungen über das Endorgan des N. octavus. Bergmann, Wiesbaden 1892.

3) J. R. Ewald, l. c. S. 296.

säule spiralig nach der operierten Seite hin gedreht, den Kopf und den Hals nach dieser Seite hin geneigt, die Extremitäten derselben Seite flektiert und adduziert, die der gekreuzten Seite gestreckt und abduziert, die Augen, und zwar besonders das benachbarte, nach der operierten Seite hin abgelenkt.“

Für uns selber gewann die Frage nach der Abhängigkeit des Tonus der Körpermuskulatur von den Labyrinthen und nach der Erklärung der Folgezustände einseitigen Labyrinthverlustes ein besonderes Interesse, nachdem wir in einer Reihe von Untersuchungen¹⁾ den Einfluss der Kopfstellung auf die Körperhaltung und den Tonus der Körpermuskulatur erforscht hatten. Dabei hatte es sich herausgestellt, dass es sich hier um ein sehr verwickeltes System tonischer Reflexe handelt, welche teilweise von den Labyrinthen, teilweise vom Halse ihren Ursprung nehmen. Die Labyrinthreflexe werden ausgelöst durch Änderung der Lage des Kopfes im Raume. Das Labyrinth einer Körperseite beherrscht den Tonus der Extremitätenmuskulatur beider Körperhälften, hat jedoch auf die Halsmuskulatur einen einseitigen Einfluss. Durch die Halsreflexe werden die Extremitätenmuskeln der rechten und der linken Seite entweder gleichsinnig oder gegensinnig beeinflusst, je nachdem der Kopf bei Bewegungen gegen den Rumpf seine symmetrische Stellung gegen diesen letzteren beibehält oder nicht. Bei Drehen oder Wenden des Kopfes nimmt der Strecktonus der Glieder auf der einen Körperseite zu, auf der anderen ab.

Bei allen bisher untersuchten Wirbeltieren führt nun die einseitige Labyrinthexstirpation zu einer Asymmetrie der Kopfstellung, der meistens gedreht, manchmal auch gewendet wird. Diese Kopf-

1) R. Magnus, Experimentelles und Klinisches über tonische Reflexe. Handelingen 13. Nederl. Natuur-en geneesk. Congres 20.—22. April 1911 S. 317. — R. Magnus, Über die Beziehungen des Kopfes zu den Gliedern. Münchn. med. Wochenschr. 1912 Nr. 13 S. 681. — R. Magnus und A. de Kleijn, Die Abhängigkeit des Tonus der Extremitätenmuskeln von der Kopfstellung. Pflüger's Arch. Bd. 145 S. 455. 1912. — W. Weiland, Hals- und Labyrinthreflexe beim Kaninchen; ihr Einfluss auf den Muskeltonus und die Stellung der Extremitäten. Pflüger's Arch. Bd. 147 S. 1. 1912. — R. Magnus und A. de Kleijn, Die Abhängigkeit des Tonus der Nackenmuskeln von der Kopfstellung. Pflüger's Arch. Bd. 147 S. 403. 1912. — R. Magnus und C. G. L. Wolf, Weitere Mitteilungen über den Einfluss der Kopfstellung auf den Gliedertonus. Pflüger's Arch. Bd. 149 S. 447. 1913. — R. Magnus und A. de Kleijn, Die Abhängigkeit der Körperstellung vom Kopfstande beim normalen Kaninchen. Pflüger's Arch. Bd. 154 S. 163. 1913.

abweichung muss nach unseren Feststellungen zu einer Änderung des Extremitätentonus führen. In welcher Weise dieses geschieht, wird am besten durch ein Beispiel verdeutlicht.

Nach Exstirpation des linken Labyrinthes kommt es bei Kaninchen, Katzen, Hunden und anderen Tieren zur Linksdrehung des Kopfes, d. h. das linke Ohr wird ventralwärts, das rechte dorsalwärts gedreht. Diese Kopfdrehung veranlasst nach unseren Versuchen eine Abnahme des Strecktonus in den beiden linken Beinen (Schädelbeinen) und eine Zunahme der Streckung in den beiden rechten Beinen (Kieferbeinen). Einen derartigen Tonusunterschied findet man nun bekanntlich tatsächlich nach linksseitigem Labyrinthverlust. Derselbe ist bisher immer als eine direkte Folge des einseitigen Labyrinthausfalles aufgefasst worden. Nach der Auffindung der genannten Halsreflexe musste sich aber für uns alsbald die Frage ergeben, ob der Tonusunterschied der Gliedmaassen überhaupt direkt von den Labyrinthmen abhängt sei oder nicht einfach sekundär durch die veränderte Stellung des Kopfes zum Rumpfe durch einen tonischen Halsreflex ausgelöst werde.

Dadurch wurde die ganze Frage des Ewald'schen Labyrinthonus für uns aufs neue zur Diskussion gestellt. Es musste untersucht werden, welche Rolle die Halsreflexe im Symptomenbild nach einseitigem Labyrinthverlust spielen, ob sie allein das Auftreten von Tonusunterschieden der beiderseitigen Gliedmaassen bedingen, oder ob ausserdem noch direkte Labyrinthinflüsse dabei mitspielen und in welcher Weise sich im letzteren Falle diese beiden Einflüsse superponieren. Um allgemeinere Schlüsse machen zu können, musste diese Untersuchung auf mehrere Tierarten ausgedehnt werden.

Es hat sich nun in der Tat herausgestellt, dass man bei allen von uns untersuchten Tierarten einen Teil der Folgezustände der Fortnahme eines Labyrinthes dadurch sofort beseitigen kann, dass man die abnorme Stellung des Kopfes gegen den Rumpf korrigiert. Ein anderer Teil dieser Folgezustände bleibt aber auch bei geradegesetztem Kopfe erhalten. Hierdurch wurde es möglich, in einfacher Weise die Halsreflexe von den direkten Labyrinthverlustfolgen zu sondern.

Die im nachstehenden zu schildernden Beobachtungen sind an Kaninchen, Meerschweinchen, Katzen und Hunden angestellt worden. Es hat sich dabei ergeben, dass bei jeder dieser Tierarten sich die beiden Gruppen von Erscheinungen (Halsreflexe und direkte Labyrinth-

verlustfolgen) in verschiedener Weise kombinieren und daher die Halsreflexe und Labyrinthinflüsse bei ihnen von verschiedener Bedeutung für die Körperstellung sind. Daher ist es nötig, die Beobachtungen zunächst für jede Tierart gesondert darzustellen und erst zum Schluss die allgemeineren Ergebnisse zusammenzufassen.

Da wir die einseitig labyrinthlosen Tiere zum Teil monatelang beobachtet haben, so können wir über die Folgezustände der Wegnahme eines Labyrinthes bei den verschiedenen Tierarten einen ziemlich vollständigen Überblick geben; es muss für die nachfolgende Analyse das Symptomenbild jedesmal genauer beschrieben werden, trotzdem schon eine Reihe von sorgfältigen und zuverlässigen Untersuchungen vorliegt, die wir nur in einzelnen Punkten zu ergänzen haben werden.

Das Ergebnis der im Nachstehenden zu schildernden Beobachtungen ist, dass der Ewald'sche Labyrinthtonus zweifellos existiert, dass er aber bei den verschiedenen Tierarten verschieden stark entwickelt ist und sich über mehr oder weniger ausgedehnte Muskelgruppen erstreckt; dass aber ausserdem die Halsreflexe einen grossen und bei manchen Arten einen überwiegenden Anteil am Symptomenbild einseitigen Labyrinthausfalles haben.

II. Versuche an Kaninchen.

1. Methodik.

Die Technik der Labyrinthexstirpation beim Kaninchen ist von Winkler¹⁾ in eingehender Weise unter Beigabe von Abbildungen geschildert worden. Winkler macht einen grossen Hautschnitt, der, am lateralen Augenrande beginnend, die Ohrmuschel umkreist und an der ventralen Halsseite endet. Der Ansatz des M. biventer wird durchtrennt, die Bulla ossea geöffnet und das Labyrinth ausgeräumt, wobei es in vielen Fällen gelingt, den Facialis zu schonen. Die Winkler'sche Methode verschafft einen vortrefflichen Überblick über die einzelnen Teile des inneren Ohres und ist allen denen, die nicht sehr zahlreiche derartige Operationen ausführen wollen, sehr zu empfehlen.

Wir haben uns der von de Kleijn²⁾ eingehend für Katzen beschriebenen Methode bedient, bei welcher nur ein kleiner ca. 2—2¹/₂ cm

1) C. Winkler, The central course of the nerves octavus and its influence on motility. Verh. kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam II. 14 no. 1. 1907.

2) A. de Kleijn, Zur Technik der Labyrinthexstirpation und Labyrinth-ausschaltung bei Katzen. Pflüger's Arch. Bd. 145 S. 549. 1913.

langer Hautschnitt an der Ventralseite des Halses etwas medial vom Unterkiefer parallel der Wirbelsäule über die Bulla ossea gemacht wird, die man von aussen leicht tasten kann. Von diesem Schnitte aus dringt man stumpf in die Tiefe, schiebt Blutgefässe und Muskeln zur Seite und erreicht so die Bulla. Diese wird eröffnet und die Operation dann genau so durchgeführt, wie es von de Kleijn für die Katze geschildert worden ist. Dieses Verfahren erfordert grössere Übung als das von Winkler beschriebene, weil man hierbei mehr in der Tiefe arbeiten muss, es hat aber den Vorteil, dass eine kleinere Wunde gesetzt wird und die Heilungsbedingungen daher bessere werden. Ausserdem bleiben alle Muskeln unverletzt, was für unsere Zwecke von Wichtigkeit war. Dagegen gelingt es bei diesem Vorgehen nicht, den Facialis zu schonen. Bei der Ausräumung des Vestibulums wird er regelmässig verletzt, wenn man die Einmündungsstellen der Bogengänge und den Stumpf des N. octavus ganz freilegen will, was zur Kontrolle einer vollständigen Wegnahme des Labyrinthes notwendig ist. Es wurden in allen Fällen die Cochlea, das Vestibulum und die Ampullen der Bogengänge fortgenommen und der Stamm des Octavus freigelegt.

Beim Kaninchen fehlt die bei der Katze vorhandene knöcherne Scheidewand in der Bulla. Abgesehen davon ist die Topographie und das Operationsverfahren gleich dem bei der Katze. Das Trommelfell bleibt unverletzt, die Heilung verläuft aseptisch. Für alle Details kann auf die frühere Schilderung von de Kleijn verwiesen werden.

2. Allgemeines Verhalten der Kaninchen nach einseitiger Labyrinthausschaltung.

Wir haben im ganzen bei 45 Kaninchen die einseitige Labyrinthextirpation durchgeführt. Ein Teil von diesen Tieren dienten zu den von Weiland¹⁾ und von uns²⁾ früher beschriebenen Versuchen. Seitdem haben wir noch 18 Tiere operiert und verschieden lange Zeit, bis zu einem halben Jahre beobachtet.

Das Verhalten einseitig labyrinthloser Kaninchen ist am eingehendsten von Winkler³⁾ studiert und beschrieben worden. Auf dessen Darstellung sei daher hier verwiesen. Als ein typisches Beispiel sei hier das abgekürzte Protokoll eines unserer Tiere gegeben:

30. November 1912. Kaninchen XV. In Äthernarkose linksseitige Labyrinthextirpation, Cochlea und Vestibulum ausgeräumt, Öffnungen der Bogengänge und Porus acusticus internus freigelegt.

1) W. Weiland, a. a. O.

2) R. Magnus und A. de Kleijn, Die Abhängigkeit des Tonus der Nackenmuskeln von der Kopfstellung. Pflüger's Arch. Bd. 147 S. 403. 1912.

3) C. Winkler, a. a. O.

Beim Erwachen aus der Narkose ist das linke Auge ventralwärts, das rechte Auge dorsalwärts abgelenkt, es besteht starker Nystagmus, wobei die schnelle Komponente am rechten Auge ventralwärts, am linken Auge dorsalwärts gerichtet ist. Lässt man das Tier mit dem Kopfe nach unten hängen, so ist der Kopf nach links gewendet und gedreht, der Thorax ist ebenfalls gegen das Becken um ca. 30° gedreht. Etwas später ist bei derselben Körperlage die untere Thoraxapertur gegen das Becken um 45° , die obere Thoraxapertur 70° , der Kopf 90° nach links gedreht, der Kopf ausserdem $45-70^{\circ}$ nach links gewendet. Die beiden rechten Beine, besonders das rechte Vorderbein, sind stark gestreckt und abduziert, die beiden linken Beine haben viel geringeren Strecktonus. Das Tier rollt in typischer Weise nach links durch das ganze Zimmer.

2. Dezember. Das Tier sitzt aufrecht in seinem Käfig, der Kopf ist 45° nach links gedreht (linkes Ohr ventralwärts bewegt), das rechte Vorderbein ist gestreckt und abduziert, das linke schlaff und gebeugt. Im Käfig rollt das Tier nicht, wird es aber aus dem Käfig genommen und dabei gereizt; so rollt es, nachdem es auf den Grund gesetzt ist, durch das Zimmer. Danach sitzt es auf, macht einige Schritte, die ihm gut gelingen, fällt aber dazwischen mehrmals auf die linke Seite, ohne danach wieder zu rollen. Beim Hängen mit dem Kopfe nach unten ist die untere Thoraxapertur 45° , die obere Thoraxapertur 90° , der Kopf 120° gegen das Becken nach links gedreht, der Kopf 30° nach links gewendet. Die Abweichung der Augen ist unverändert, die Nystagmus ist noch vorhanden.

4. Dezember. Das Tier rollt nicht mehr. Im Käfig sitzt es mit um 45° gedrehtem Kopfe. Bei dieser Kopfstellung ist die Augen-deviation nur noch wenig an dem oben befindlichen rechten Auge zu sehen. Der Nystagmus fehlt. Die rechten Beine, besonders das rechte Vorderbein, sind gestreckt und abduziert. Der Kopf kann nach beiden Seiten gewendet werden (wobei er stets nach links gedreht bleibt). Das Tier kann nach rechts und links laufen, läuft aber doch meist nach links und beschreibt dabei manchmal Uhrzeigerbewegungen.

7. Dezember. Beim Sitzen ist der Kopf 70° gedreht, nicht mehr gewendet. Die Augenabweichung ist bei dieser Kopfstellung nicht mehr sichtbar oder gering, kein Nystagmus.

14. Dezember. Beim Sitzen ist der Kopf 90° gedreht und befindet sich daher links neben dem Tier. Bei dieser Kopfstellung keine Augenabweichung, kein Nystagmus. Die rechte Vorderpfote ist deutlich gestreckt und abduziert, die linke gebeugt. Der Thorax hängt beim Sitzen etwas nach links über. Der ganze Körper ist auf dem Tische leichter nach links als nach rechts zu verschieben. Wirft man dabei das Tier auf die linke Seite, so rollt es manchmal danach noch einmal über seinen Rücken, um dann wieder aufrecht zu sitzen; doch kann es sich auch direkt aus der linken Seitenlage aufsetzen. Beim Hängen mit dem Kopfe nach unten ist die untere Thoraxapertur 45° , die obere Thoraxapertur 90° , der Kopf 160° gegen das Becken nach links gedreht, der Kopf 30° nach links gewendet, die rechte Vorderpfote stark gestreckt.

14. Januar 1913. Beim Sitzen ist der Kopf über 90° gedreht. Die Augende- viation ist dabei gering oder fehlt; kein Nystagmus. Die

beiden rechten Beine sind gestreckt und abduziert. Manchmal nimmt die Kopfdrehung noch weiter zu; erreicht sie 135° , so fällt das Tier durch das Übergewicht des Kopfes auf seine linke Seite und rollt dann einmal über seinen Rücken. Doch kann sich das Tier auch aus der linken Seitenlage direkt wieder aufsetzen. Beim Hängen mit dem Kopfe nach unten ist die untere Thoraxapertur 45° , die obere Thoraxapertur 90° , der Kopf 170° gegen das Becken nach links gedreht, 45° gewendet, das rechte Vorderbein gestreckt. Das Tier kann gut durch das ganze Zimmer laufen.

18. Februar. Der Zustand ist im wesentlichen unverändert, nur sitzt das Tier jetzt meistens mit symmetrischen Vorderpfoten, so dass die Streckung und Abduktion der rechten Beine jetzt gewöhnlich nicht mehr zu sehen ist. Dagegen ist beim Hängen mit dem Kopfe nach unten die Streckung der rechten Vorderpfote sehr deutlich. Der Thorax hängt jedoch beim Sitzen etwa 20° nach links über.

12. März. Beim Hängen mit dem Kopfe nach unten ist die untere Thoraxapertur 30° , die obere Thoraxapertur 60° , der Kopf 110 — 135° nach links gegen das Becken gedreht, der Kopf 45° gewendet, das rechte Vorderbein stark gestreckt. Beim Sitzen werden dagegen die Beine gut symmetrisch gehalten. Der Thorax hängt etwas nach links über.

Danach ändert sich der Zustand nicht weiter, das Tier läuft im Mai im Freien umher, sucht sich sein Futter selber, die Drehung des Kopfes und des Thorax gegen das Becken bleibt bestehen, die Streckung des rechten Vorderbeines ist beim Hängen mit dem Kopfe nach unten sehr deutlich, wird aber beim Sitzen gut kompensiert. Rollenbewegungen kommen nicht mehr vor, das Tier läuft richtig geradeaus.

Überblickt man den Ablauf der Erscheinungen nach einseitiger Exstirpation des Labyrinthes beim Kaninchen, so kann man mit Winkler zwei Gruppen von Symptomen auseinanderhalten, die direkten Folgen der Operation und die Dauerfolgen.

Als direkte Folgen, welche nur kurze Zeit nach der Operation nachweisbar sind, müssen ausser dem Shock nach dem offenbar recht schweren Eingriff der Nystagmus und die Rollbewegungen betrachtet werden. Wir haben den Eindruck bekommen, dass je besser und vorsichtiger die Operation ausgeführt wird, um so kürzere Zeit diese beiden Symptome andauern. In den meisten Fällen waren sie nur 1—2 Tage lang zu beobachten, nach einigen besonders glatt verlaufenen Operationen waren sie nur wenige Stunden lang festzustellen; ja die spontanen Rollbewegungen können ganz fehlen. Einigemale dagegen war starkes Rollen 3 Tage lang, der Nystagmus sogar 4—8 Tage zu sehen. Wie auch Winkler angibt, hören beide Phänomene nicht plötzlich auf, sondern sind, wenn sie auch

spontan nicht mehr auftreten, noch einige Zeit lang durch Erregung des Tieres, z. B. wenn man es in eine abnorme Lage bringt, hervorzurufen. Besonders gilt dieses für die Rollbewegungen.

Als Dauerfolgen sind zu betrachten erstens die spiralige Drehung des ganzen Körpers, vor allem des Kopfes gegen den Thorax, dann aber auch des Thorax gegen das Becken. Diese Drehung lässt sich am reinsten beobachten, wenn man das Tier mit dem Kopfe nach unten hängen lässt. In den ersten Tagen oder Wochen nach der Operation nimmt diese Drehung deutlich zu und bleibt dauernd als hochgradigste Erscheinung bestehen. Ferner gehört zu den Dauerfolgen der Tonusunterschied der rechten und linken Extremitäten. Die Beine auf der Seite, auf welcher das Labyrinth fehlt, sind dauernd schlaffer, die Beine der anderen Seite dagegen deutlich gestreckt. Dieser Tonusunterschied ist stets nachweisbar, wenn man das Tier bei nach unten hängendem Kopfe oder in Rückenlage untersucht. Beim Sitzen lernt das Tier jedoch nach einigen Monaten diese abnorme Haltung auszugleichen, so dass sie nur bei bestimmten Maassnahmen wieder hervortritt. Wir werden das Zustandekommen dieser Kompensation (denn um eine solche handelt es sich) später zu erörtern haben. Auch die Augendeviation gehört zu den Dauerfolgen der Operation. Aus dem oben angeführten Versuchsprotokoll ergibt sich, dass die Deviation beim frei mit gedrehtem Kopfe sitzenden Tiere nach einiger Zeit zurückgeht und nur noch inkonstant und schwach zu sehen ist. Jedoch lässt sie sich jederzeit bei veränderter Kopfstellung wieder hervorrufen und demonstrieren.

Es erhebt sich nunmehr die Frage nach dem inneren Zusammenhang der Symptome und nach ihrer gegenseitigen Abhängigkeit. Welche Erscheinungen sind direkte Folgen des Labyrinthverlustes, welche werden sekundär, vor allen durch die Drehung des Halses, hervorgebracht, was ist als Kompensationsreaktion des Tieres gegen die abnorme Körperhaltung, die ihm aufgezwungen ist, aufzufassen? — Mit der Beantwortung dieser Fragen sollen sich die folgenden Abschnitte befassen.

3. Die Augensymptome.

a) Sympathicuslähmung am Auge der operierten Seite.

Am Auge der operierten Seite beobachtet man die Symptome einer Sympathicuslähmung: Verengerung der Lidspalte, vorgezogene Nickhaut und Verengerung der Pupille. Die Pupillenverengerung ist bereits von

Camis, die Verengung der Lidspalte von Winkler beschrieben, die vorgezogene Nickhaut von Winkler (a. a. O. S. 19 Fig. 6) abgebildet worden. Diese selbe Folge der Labyrinthexstirpation tritt auch bei Katzen auf (Camis). Bei diesen letzteren Tieren hat de Kleijn¹⁾ nachgewiesen, dass die Sympathicuslähmung nichts mit der Labyrinthexstirpation selber zu tun hat, sondern auf einer Verletzung der postganglionären Sympathicusbahn beruht, welche durch das Mittelohr verläuft und daher bei der Operation mehr oder weniger stark verletzt wird. Man wird daher nicht fehl gehen, wenn man denselben Zusammenhang auch beim Kaninchen annimmt, und die Sympathicuslähmung am Auge, wozu sich noch eine Gefässerweiterung am Ohre der operierten Seite gesellt, nicht zu den eigentlichen Labyrinthexstirpationsfolgen rechnet.

b) Augenablenkung und Nystagmus.

Sobald nach der einseitigen Labyrinthexstirpation die tiefe Narkose zurückgeht, wird die von allen Autoren festgestellte Augenabweichung deutlich. Das Auge der operierten Seite wird ventralwärts (nach unten) und etwas nach vorne abgelenkt, das Auge der anderen Seite dorsalwärts (nach oben) und manchmal etwas nach hinten. Gleichzeitig beginnt ein heftiger Nystagmus, indem die Augen, wenn sie das Maximum der Ablenkung erreicht haben, durch einen schnellen Ruck zurück gegen die Mittelstellung zu bewegt werden. Danach geht das Auge wieder mit einer langsameren Bewegung in die abgelenkte Stellung über, um alsbald durch eine neue Nystagmusbewegung zurückgeworfen zu werden. Die Augenablenkung erfolgt also beiderseits nach der Seite der Labyrinthexstirpation, die schnelle Nystagmusbewegung nach der nicht operierten Seite. Diese Schilderung gilt für Kaninchen, wenn sie nach der Operation auf der Seite liegen, oder wenn sie sich, aus der Narkose erwacht, aufgesetzt haben. Dann halten sie den Kopf nach der Seite der Operation gedreht und gewendet, d. h. die Schnauze ist nach der operierten Seite gekehrt, und das Ohr der operierten Seite ist durch Drehung des Kopfes ventralwärts bewegt worden. Beim sitzenden Tier befindet sich dann das Auge der operierten Seite unten, das Auge der normalen Seite oben.

Es hat sich nun herausgestellt, dass man sowohl die Grösse der Augenablenkung wie den Nystagmus beherrschen kann, je nach der Stellung, die man dem Kopfe im Raume gibt.

1) A. de Kleijn, Zur Kenntnis des Verlaufes der postganglionären Sympathicusbahnen für Pupillenerweiterung, Lidspaltenöffnung und Retraktion der Nickhaut bei der Katze. Zentralbl. f. Physiol. Bd. 26 S. 4. 1912.

Sobald man nämlich den Kopf oder das ganze Tier so dreht, dass sich das Auge der operierten Seite oben, das Auge der normalen Seite dagegen unten befindet, so nimmt die Augenabweichung ausserordentlich zu und der Nystagmus verschwindet ganz oder fast ganz. Bei genauerer Untersuchung stellt sich heraus, dass es nach einseitiger Labyrinthexstirpation eine und nur eine Stellung des Kopfes im Raume gibt, bei welcher die Ablenkung der Augen am geringsten und der Nystagmus am stärksten ist, wenn die sagittale Achse (Schnauze-Hinterhauptslot) horizontal ist, die Ebene der Mundspalte vertikal steht und das Auge der operierten Seite nach unten sieht. Umgekehrt gibt es nur eine Stellung, bei welcher die Ablenkung der Augen maximal ist, und der Nystagmus am geringsten, wenn die sagittale Achse des Kopfes horizontal ist, die Ebene der Mundspalte vertikal steht und das Auge der operierten Seite nach oben sieht. Bei allen anderen Stellungen des Kopfes im Raume sind Augenabweichung und Nystagmus von intermediärer Grösse. Setzt man z. B. bei sitzendem Tiere den Kopf gegen den Körper gerade, so dass sich der Scheitel oben befindet und die beiden Augen seitwärts gerichtet sind, so nimmt in jedem Falle der Nystagmus ab, in einzelnen Fällen kann er sogar ganz verschwinden. Dreht man den Kopf weiter, bis sich das Auge der operierten Seite oben befindet, so ist in einer Reihe der Fälle der Nystagmus ganz aufgehoben, in anderen Fällen ist er noch ganz schwach angedeutet vorhanden.

Diese Abhängigkeit des Verhaltens der Augen vom Kopfstande ist schon verschiedenen früheren Untersuchern aufgefallen. Ewald (a. a. O. S. 158, Versuch 45) gibt an, dass bei einem Hunde nach rechtsseitiger Labyrinthexstirpation, bei welchem der Nystagmus fast ganz verschwunden war, dieser durch Drehen des Kopfes nach rechts verstärkt, durch Linksdrehen dagegen zum Verschwinden gebracht werden konnte. Winkler (a. a. O. S. 32) sah beim Kaninchen beim Geradesetzen des Kopfes die Augendeviation zunehmen. Leidler¹⁾ hat dieses kürzlich bestätigt.

Bekanntlich schwindet der Nystagmus nach verschieden langer Zeit. Manchmal ist er bereits nach 24 Stunden, in der Mehrzahl der Fälle nach 48 Stunden nicht mehr vorhanden. In einem Falle war er am dritten, in einem anderen sogar am vierten Tage noch zu sehen.

1) Leidler, Monatsschr. f. Ohrenheilk. Bd. 46 S. 1578. 1912. (Diskussionsbemerkung.)

Er lässt sich dann meistens noch etwa eine Woche lang wieder vorübergehend hervorrufen, wenn man das Tier reizt, ihm verschiedene Lagen gibt usw. Schliesslich lässt sich dann aber bei einem solchen Tiere überhaupt kein Nystagmus mehr hervorrufen.

Gleichzeitig geht die Augendeviation etwas zurück. Wenn einige Zeit nach der Operation das Tier frei im Käfig sitzt und seinen Kopf $70-90^\circ$ nach der operierten Seite gedreht hält, so steht das nach oben gerichtete Auge der nicht operierten Seite entweder ganz normal, oder es ist noch etwas nach oben (dorsalwärts) abgelenkt. Das nach unten gerichtete Auge der operierten Seite ist dagegen meistens auch in diesem Stadium noch deutlich, wenn auch nicht sehr stark ventralwärts abgelenkt. Überhaupt ist, wie schon verschiedene Untersucher sahen, die Ablenkung des Auges der operierten Seite gewöhnlich stärker als das der anderen Seite.

Auch in diesem Stadium lässt sich der Einfluss des Kopfstandes auf die Augendeviation feststellen. Sowie man nämlich den Kopf in die umgekehrte Lage im Raume bringt (Sagittalachse horizontal, Auge der operierten Seite nach oben gerichtet), so wird die Augenabweichung maximal und kann soweit gehen, dass nur noch die weisse Sklera in der Lidspalte sichtbar bleibt. Das Auge auf der operierten Seite ist dann ventralwärts und nach vorne abgelenkt, das andere Auge dorsalwärts (manchmal etwas nach vorn, manchmal etwas nach hinten.) Auch hier wieder gibt es nur eine Stellung des Kopfes im Raume, in der die Augendeviation minimal, und nur eine, in der sie maximal ist. In allen anderen Lagen des Kopfes hält sich die Augenablenkung auf mittleren Werten. Die Deviation wird so lange beibehalten, als sich der Kopf in der betreffenden Stellung befindet. Es handelt sich also um einen typischen tonischen Reflex, der von dem übrigbleibenden Labyrinth ausgeht.

Es ist nun von Interesse, diesen tonischen Reflex vom Labyrinth auf die Augen, der ausgelöst wird durch verschiedene Lage des Kopfes im Raume, zu vergleichen mit den früher von uns untersuchten tonischen Reflexen von den Labyrinth auf die Gliedermuskeln und Halsmuskeln. Die Wirkung eines Labyrinthes erstreckt sich auf die Extremitätenmuskeln der beiden Körperseiten, und zwar werden beide Seiten von einem Labyrinth mit gleicher Intensität beeinflusst. Dagegen ist die Wirkung eines Labyrinthes auf die Halsmuskeln eine einseitige. Der Einfluss eines Labyrinthes auf die Augen ist doppelseitig, aber es wird das Auge der gekreuzten

Körperseite stärker beeinflusst. In dieser Hinsicht stehen also die tonischen Reflexe vom Labyrinth auf die Augen in der Mitte zwischen denen auf die Extremitäten und den Hals. — Auch bei der Untersuchung der Reflexe auf Glieder und Hals hatte sich ergeben, dass es nur eine Stellung des Kopfes im Raume gibt, in der der Tonus der Gliederstrecker und Nackenheber maximal, und nur eine, in der er minimal ist. Die Maximumstellung ist, wenn sich der Scheitel unten befindet und die Mundspalte etwas über die Horizontale gehoben ist, die Minimumstellung, wenn sich der Scheitel oben befindet und die Mundspalte etwas unter die Horizontale gesenkt ist. Da hierbei die Bitemporalachse des Kopfes horizontal steht, so folgt, dass in der Maximum- und Minimumstellung der Labyrinth für die tonischen Reflexe auf Glieder- und Halsmuskeln beide Labyrinth die gleiche Lage gegen die Horizontalebene haben. — Für die tonischen Reflexe vom Labyrinth auf die Augen ergeben sich dagegen andere Verhältnisse. Um den Kopf aus der Maximumstellung für die Hals- und Gliederreflexe in die Maximumstellung für die tonischen Augenreflexe zu bringen, muss man ihn um etwa 90° um seine sagittale Achse drehen, so dass die bitemporale Achse vertikal steht. Bei diesem Kopfstande befindet sich dann das eine Labyrinth (das unten befindliche) in der Maximumstellung, das andere (oben befindliche) Labyrinth dagegen in der Minimumstellung für die Augenabweichung¹⁾. Bei der Mittelstellung des Kopfes dagegen mit horizontaler Bitemporalachse müssen sich beide Labyrinth in bezug auf die Augenablenkung gerade das Gleichgewicht halten.

Auf diese interessanten Beziehungen zwischen den Maximum- und Minimumstellungen für die Glieder-, Hals- und Augenreflexe der Labyrinth soll an dieser Stelle nur kurz hingewiesen werden. Wir behalten eine eingehende Diskussion einer späteren Mitteilung vor, wenn wir die Beziehungen der verschiedenen von uns festgestellten Kopfstellungen bei diesen Reflexen zu der anatomischen Anordnung der einzelnen Teile des Labyrinthes, und speziell der Otolithen, erörtern. Es wird dem Leser nicht entgangen sein, dass sich durch die obigen Feststellungen wichtige Anhaltspunkte für die Abhängigkeit dieser Reflexe von den Otolithen ergeben.

1) Eine genaue Feststellung der „Maximum-“ und „Minimum“-Stellung für die Augenabweichung liegt ausserhalb des Rahmens dieser Arbeit. Hierüber sind zurzeit im hiesigen Institut Versuche im Gange.

c) Ist die abnorme Kopfstellung nach einseitiger Labyrinthexstirpation abhängig von der Augendeviation?

Wenn man einem einseitig labyrinthlosen Kaninchen, welches ruhig dasitzt, seine abnorme Kopfstellung korrigiert, so wird dadurch, nach dem soeben auseinandergesetzten, eine deutliche Augenabweichung hervorgerufen. Lässt man nunmehr den Kopf los, so dass dieser in seinen gedrehten Stand zurückkehren kann, so wird die Deviation geringer oder schwindet ganz. Z. B. ist nach linksseitiger Labyrinthexstirpation das linke Auge ventralwärts abgelenkt. Dreht sich nun der Kopf, wie dieses nach linksseitiger Operation der Fall ist, nach links (linkes Ohr ventralwärts), so folgt der Kopf bei seiner Drehung den Augen, und infolge dieser Kopfdrehung wird die Augendeviation teilweise oder ganz ausgeglichen. Infolgedessen hat Winkler¹⁾ die Frage aufgeworfen, ob nicht die Drehung von Hals und Kopf von dem Tiere ausgeführt würde, um die Augendeviation zu kompensieren. Nach dieser Ansicht wäre also nur die Augendeviation eine primäre Folge des Labyrinthverlustes, die Kopfdrehung aber sekundär durch den abnormen Stand der Augen hervorgerufen. Winkler selber hat auch versucht, diese Frage experimentell zu entscheiden, indem er bei Kaninchen durch Durchschneidung von verschiedenen Augenmuskeln die entsprechenden Deviationen der Bulbi hervorzurufen suchte, um zu sehen, ob dann auch die zugehörige Kopfdrehung erfolgen würde. Jedoch führten diese Experimente nicht zu dem beabsichtigten Ziel, weil sich auf diese Weise die gewünschten Augendeviationen nicht hervorrufen liessen.

Aus unseren Beobachtungen ergibt sich, dass die Kopfdrehung und die übrigen abnormen Haltungen und Bewegungen des Körpers unabhängig sind von der Augendeviation, und daher nicht von dieser letzteren abgeleitet werden können. Das erhellt aus folgendem:

Zunächst kann es nicht die Verschiebung der optischen Bilder sein, welche eine eventuelle kompensatorische Kopfdrehung verursacht. Denn man kann einem einseitig labyrinthlosen Kaninchen beide Augen zuhalten, ohne dass sich die Kopfdrehung ändert.

Ferner haben wir früher schon angegeben²⁾, dass auch bei dezerebrierten Kaninchen nach einseitiger Labyrinthexstirpation die

1) C. Winkler, a. a. O. S. 32.

2) Pflüger's Arch. Bd. 147 S. 411. 1912.

typische Drehung und Wendung des Kopfes auftritt. Beim Dezerebrieren wird aber der Hirnstamm vor dem Tentorium Cerebelli durchtrennt und dadurch die Verbindung der optischen Bahnen mit Brücke, Kleinhirn, Medulla oblongata und Rückenmark aufgehoben. Trotzdem tritt aber nach Labyrinthexstirpation die typische Kopfabweichung auf.

Bei dezerebrierten Tieren kommt es gelegentlich zu „spontanen“ Bewegungen, welche den Charakter von Laufbewegungen haben. Nun hat Weiland bei seinen im hiesigen Institut ausgeführten Versuchen¹⁾ mehrmals solche Bewegungen bei einseitig labyrinthlosen dezerebrierten Kaninchen beobachten können. Dieselben trugen dann den Charakter der typischen Rollbewegungen einseitig labyrinthloser Kaninchen. Es kann demnach auch diese abnorme Zwangsbewegung nach Ausschluss der optischen Verbindungen zustande kommen.

Ausserdem haben wir bei einem Kaninchen in tiefer Narkose nach linksseitiger Labyrinthexstirpation beide Bulbi enukleiert. Nach dem Erwachen aus der Narkose war der Kopf um 90° nach links gedreht und nach links gewendet, das rechte Vorderbein hatte starken Strecktonus, das linke Vorderbein deutlichen Beugetonus. Beim Hängen mit dem Kopf nach unten zeigte sich auch, dass der Thorax $45\text{--}90^\circ$ gegen das Becken gedreht war. Das Tier zeigte ausserdem sehr lebhaft Rollbewegungen, welche kinematographisch aufgenommen wurden. Die Kinoaufnahme zeigte, dass die Rollbewegungen genau in derselben Weise erfolgen, wie bei labyrinthlosen Tieren mit normalem Sehvermögen und intakten Bulbis (s. S. 227 ff.). In diesem Versuche liessen sich also alle Haltungs- und Bewegungsanomalien, speziell auch die Kopfdrehung, genau so feststellen, wie das oben für sehende Tiere geschildert wurde.

Aus diesen Beobachtungen ergibt sich, dass die Kopfdrehung und die anderen Haltungs- und Bewegungsanomalien von Kopf, Hals, Rumpf und Gliedmaassen nicht sekundär durch die Augendeviation hervorgerufen werden, dass sie demnach keine kompensatorische Reaktionen gegen die Augenabweichung sind, und dass wir daher bei der nachfolgenden Analyse dieser Haltungs- und Bewegungsanomalien nicht ferner auf den abnormen Augenstand werden zurückgreifen müssen. Dadurch wird das Verständnis derselben wesentlich erleichtert.

1) A. a. O.

Wir werden im Gegenteil im weiteren Verlaufe dieser Darstellung darauf hinzuweisen haben, dass die Augen nicht diese abnormale Haltung veranlassen, sondern dass sie im Gegenteil dazu benutzt werden, um letztere zu korrigieren.

Bei der Besprechung der Augensymptome hat sich demnach ergeben: dass die auf der Seite der Labyrinthexstirpation auftretende Pupillenverengerung, Lidspaltenverengerung und Vorziehung der Nickhaut nichts mit der Labyrinthausschaltung zu tun haben, sondern nach Analogie mit der Katze auf eine Verletzung postganglionärer Sympathicusbahnen bei der Operation bezogen werden müssen; dass die Augnablenkung und der Nystagmus von der Stellung des Kopfes im Raume abhängig sind; dass der Nystagmus am stärksten ist bei geringster Augendeviation und bei stärkster Augendeviation verschwindet; dass die Augendeviation durch einen tonischen Reflex von dem intakten Labyrinth aus bedingt wird, dessen Stärke je nach der Stellung dieses Labyrinthes im Raume wechselt; dass die Kopfstellung, bei welcher dieser Labyrinth-Augenreflex sein Maximum erreicht, um etwa 90° von der Kopfstellung verschieden ist, bei welcher die tonischen Reflexe von den Labyrinth auf die Hals- und Gliedermuskeln ihr Maximum besitzen; dass, wenn das eine Labyrinth in der Maximumstellung für die Augenabweichung sich befindet, das andere in der Minimumstellung ist; dass die nach einseitiger Labyrinthexstirpation auftretende abnorme Stellung von Kopf, Hals, Rumpf und Gliedmaassen, sowie die Bewegungsstörungen und Zwangsbewegungen des Körpers unabhängig von den Augen auftreten und nicht zur Kompensation der Augendeviation ausgeführt werden.

4. Die Drehung von Kopf, Hals und Rumpf.

Wenn ein Kaninchen direkt nach der Exstirpation eines Labyrinthes aus der Narkose erwacht, so ist sein Kopf nach der Seite des exstirpierten Labyrinthes gedreht und gewendet.

Als Drehung bezeichnen wir eine Rotation des Kopfes um die Achse: Schnauze—Hinterhauptsloch; beim Linksdrehen wird das linke Ohr ventralwärts bewegt. Als Wendung bezeichnen wir eine Rotation des Kopfes um die Achse: Scheitel—Schädelbasis; beim Linkswenden wird die Schnauze nach der linken Seite bewegt. Nach Exstirpation des linken Labyrinthes ist also das linke Ohr ventralwärts und die Schnauze nach der linken Körperseite gerichtet.

Ist das Tier imstande, sich gleich nach der Operation aufzusetzen, so sieht man meistens eine Drehung des Kopfes um ca. 45° , doch haben wir auch Drehungen von 20° und solche von 90° gesehen. Die Kopfwendung zeigt wechselnde Grade, manchmal kann sie ganz fehlen, manchmal kann sie 110° und mehr betragen. Drehung und Wendung bleiben erhalten, wenn man das Tier nachher dezerebriert; sie treten ebenfalls auf, wenn man die einseitige Labyrinthexstirpation am vorher dezerebrierten Tiere ausführt.

Beim sitzenden Tier nimmt die Kopfwendung bald ab. Man sieht gewöhnlich schon am Tage nach der Operation, dass das Tier bei intendierten Bewegungen den Kopf nach der anderen Seite wenden kann, und nach 1—3 Tagen, manchmal auch erst nach 1—4 Wochen ist die Kopfwendung beim Sitzen nicht mehr deutlich, und es bleibt nur die Drehung übrig.

Die Kopfdrehung beim Sitzen nimmt nach unseren Erfahrungen in den ersten Wochen bzw. Monaten nach der Operation an Stärke zu. Während in den ersten Tagen, solange das Tier ruhig sitzt (und nicht rollt), die Drehung meist ca. 45° beträgt, steigt sie im Laufe von 1—4 Wochen auf 90° — 135° an. Dabei liegt der gedrehte Kopf entweder zwischen den Pfoten oder seitwärts neben dem Tiere (auf der Seite des fehlenden Labyrinthes). Vergleiche die Abbildungen bei Winkler a. a. O. S. 28 und Fig. 6 a, 6 b und 7 a S. 217 und 218 dieser Abhandlung. Allmählich lernt dann das Tier wieder, den Kopf dauernd gehoben zu tragen, es kann dann schnell und sicher umherhüpfen, immer aber bleibt die Kopfdrehung bestehen. Nach Verlauf von etwa 3—4 Monaten ist beim Sitzen die Kopfdrehung meistens wieder etwas geringer geworden, beträgt niemals über 90° , häufig auch nur 45° . Das Tier hat dann gelernt, die Drehung seines Kopfes aktiv zu vermindern oder zu steigern, und man kann oft beobachten, dass z. B. beim Fressen der Kopf weniger gedreht gehalten wird als in den Fresspausen.

Wie im vorigen Abschnitt gezeigt wurde, ist die Kopfdrehung unabhängig von den Augen, sie ändert sich nicht beim Verschluss der Augen und erfolgt auch nach dem Dezerebrieren und nach Exstirpation der Bulbi. Ebenso wenig ist sie von anderen Teilen des Körpers ausser den Labyrinthen abhängig. Wir haben es also hier mit einer primären dauernden Ausfallserscheinung nach Verlust des einen Labyrinthes zu tun. Der Grad der Kopfdrehung, bzw. des Tonus der Halsmuskeln, welche den Kopf in seinem gedrehten Stande

halten, ist von der Lage des Kopfes, oder genauer gesagt des übrigbleibenden Labyrinthes im Raume abhängig, wie wir in einer früheren Mitteilung gezeigt haben.

Damals hatte sich aus Versuchen an Kaninchen (sowie an Katzen und Hunden) ergeben, dass, wenn nach einseitiger Labyrinthexstirpation eine Drehung (und Wendung) des Kopfes aufgetreten ist, und man versucht, den gedrehten Kopf gegen den Widerstand der einseitig tonisch kontrahierten Halsmuskeln gerade zu setzen, dass man dann einen verschieden grossen Widerstand zu überwinden hat, je nach der Lage des Kopfes im Raume. Befindet sich der Scheitel unten, der Unterkiefer oben und ist die Ebene der Mundspalte etwas über die Horizontale gehoben, so ist dieser Widerstand viel grösser, als wenn sich der Scheitel oben, der Unterkiefer unten befindet und die Ebene der Mundspalte etwas unter die Horizontale gesenkt ist. Bei allen anderen Stellungen des Kopfes im Raume liegt der Widerstand gegen das Geradesetzen des Kopfes zwischen diesen beiden Extremen. Hierbei hatte sich nun die interessante Tatsache herausgestellt, dass es sich hier um einen einseitigen Einfluss der Labyrinththe handelt. Wenn nach rechtsseitiger Labyrinthexstirpation der Kopf z. B. nach rechts gedreht ist, so stösst Linksdrehen des Kopfes auf einen beträchtlichen Widerstand, dessen Grösse in der oben angegebenen Weise von der Lage des Kopfes im Raume abhängt. Dagegen ist der Widerstand gegen Rechtsdrehen des Kopfes gering und ändert sich bei den verschiedenen Lagen des Kopfes im Raume nicht.

Unsere damaligen Versuche wurden alle entweder unmittelbar oder 1—2 Tage nach der Labyrinthexstirpation angestellt. Wir haben uns daher die Frage vorgelegt, ob nicht längere Zeit nach der Operation sich auch ein Einfluss der Kopfstellung auf die Halsmuskeln der anderen Seite nachweisen liesse, und haben daher die früheren Versuche zu verschiedenen Zeiten nach der einseitigen Labyrinthexstirpation bei Kaninchen wiederholt. Das Ergebnis war, dass auch nach 6 Monaten sich die Verhältnisse nicht ändern. Immer stösst z. B. nach rechtsseitiger Labyrinthexstirpation Linksdrehen des Kopfes bei Rückenlage des Tieres auf sehr viel grösseren Widerstand als bei Bauchlage, während der Widerstand gegen Rechtsdrehen bei allen Lagen des Kopfes im Raume gleich und gering ist. Auch nach längerer Zeit also bleibt der Einfluss eines Labyrinthes auf die Halsmuskeln ein einseitiger, und es tritt im Laufe der Zeit keine Kompensation dadurch ein, dass das eine Labyrinth die Funktion des exstirpierten übernimmt.

Ausser der Drehung des Kopfes kann man nach einseitiger Labyrinthexstirpation beim sitzenden Kaninchen häufig (nicht immer) eine Drehung des Rumpfes nachweisen, indem bei aufrecht sitzendem Becken der Thorax des Tieres nach der operierten Seite

1) A. a. O. Pflüger's Arch. Bd. 147 S. 403. 1913.

überhängt oder sogar das Schulterblatt der operierten Seite dem Boden aufliegt (vgl. z. B. 6 a und 7 a S. 217 und 218). Beim sitzenden Tiere ist es jedoch schwer zu beurteilen, ob diese abnorme Haltung auf einer Drehung des Rumpfes oder auf einem Tonusverlust des Vorderbeines der operierten Seite beruht. Die Drehung des Rumpfes wird daher besser auf andere Weise untersucht.

Zu diesem Zwecke packt man das Tier an der Lendenwirbelsäule in der Höhe der Schenkelbeugen und lässt es mit dem Kopfe nach unten hängen (Fig. 1—3). Dann kann man die nach Labyrinthverlust eingetretenen Haltungsänderungen des Rumpfes, Halses und Kopfes rein studieren und wird nicht durch den Einfluss des Extremitätentonus auf die Stellung gestört. Die Schwerkraft wirkt auf Bauchteil, Brust, Hals und Kopf im gleichen Sinne und hat daher keinen störenden Einfluss, wie er eintreten muss, wenn man das Tier etwa am Thorax packen und bei „Hängelage mit Kopf oben“ untersuchen wollte¹⁾.

Wie ein Blick auf Fig. 1—3 zeigt, sieht man bei Hängelage mit Kopf unten die spiralförmige Drehung des ganzen Körpers mit der grössten Deutlichkeit. Auf Fig. 3 sieht z. B. die Dorsalseite des Beckens nach rechts, die Dorsalseite des Kopfes nach links. Auf allen drei Abbildungen erkennt man, dass die Drehung bereits in der Lendenwirbelsäule beginnt und sich bis zum Kopfe fortsetzt. Der Thorax nimmt daher ungefähr eine mittlere gedrehte Lage zwischen Becken und Kopf ein.

Um eine genauere Schilderung dieser Stellungsanomalie zu geben, ist es zweckmässig, die Drehung zu messen, welche die Dorsoventralachse des Körpers im Brust-, Hals- und Kopfteil gegen die dorsoventrale Beckenachse erleidet. Die dorsoventrale Beckenachse kann man bei dem in der Luft gehaltenen Tier direkt nach dem Stande der Schwanzwurzel, des Afters und der Hinterbeine erkennen. Danach tastet man an der Ventralseite den Schwertfortsatz, an der Dorsalseite den Dornfortsatz des letzten Brustwirbels; ihre Verbindungslinie gibt die Dorsoventralachse der unteren Thoraxapertur. Dieselbe Achse kann man an der oberen Thoraxapertur feststellen, wenn man das Manubrium Sterni und den ersten Brustwirbeldorn tastet. Die dorsoventrale Kopfachse ist ebenfalls leicht direkt festzustellen. Bestimmt man dann ausserdem noch den Grad der Wendung des Kopfes, d. h. den Winkel, den die sagittale Kopfachse (Schnauze—Hinterhauptsloch)

1) Die bei dieser letzteren Stellung des Tieres erfolgenden Haltungsanomalien von Kopf und Hals sind von Winkler (a. a. O. S. 22 ff.) eingehend beschrieben worden.

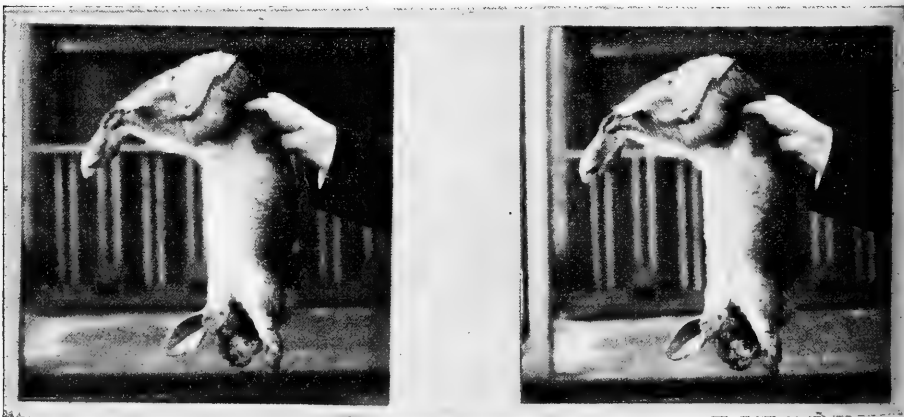
mit der Vertikalen bildet, so kann man eine hinreichend genaue Beschreibung von der abnormen Körperhaltung jedes Tieres in dieser Körperlage geben, und die Befunde an verschiedenen Tieren und zu verschiedenen Zeiten miteinander vergleichen.

Wir haben an 18 Tieren fortlaufende Bestimmungen bis zu einem halben Jahre nach der Operation ausgeführt. Dabei hat sich folgendes ergeben.

Was zunächst die Wendung des Kopfes anlangt, so ist diese, wie erwähnt, beim sitzenden Tier nur in den ersten Tagen nach der Operation nachzuweisen. Beim hängenden Kaninchen dagegen ist sie stets, auch nach $\frac{1}{2}$ Jahr, deutlich. Sie beträgt gewöhnlich $30-45^\circ$, seltener mehr. Es ist deshalb wahrscheinlich, dass beim Sitzen die Wendung des Kopfes durch das Tier korrigiert wird.

Für die Drehung des Körpers haben sich folgende Werte ergeben: Direkt nach der Operation ist die untere Thoraxapertur meistens $30-45^\circ$ gegen das Becken gedreht, die obere Thoraxapertur $45-70^\circ$, der Kopf $80-135^\circ$ gegen das Becken gedreht. Diese Drehung nimmt im Laufe der nächsten Tage und Wochen zu und erreicht allmählich ein Maximum. Bei einzelnen Tieren tritt

Fig. 1. Kaninchen III. Linksseitige Labyrinthexstirpation am 23. Oktober 1912. Photographiert am 2. November, d. h. 10 Tage nach der Operation. Das Tier wird in Hängelage mit dem Kopf nach unten gehalten, die Hand hat die Lendenwirbelsäule in der Höhe der Schenkelbeugen gepackt. Man erkennt bei stereoskopischer Betrachtung die spiralförmige Drehung des ganzen Körpers. Das Becken sieht mit seiner Dorsalseite nach rechts, die Hinterbeine nach links. Der Thorax dagegen ist mit der Ventralseite nach vorne und etwas nach links gerichtet, das rechte Vorderbein ist gestreckt, das linke gebeugt. Der Kopf sieht mit seiner Ventralseite (Unterkieferseite) nach rechts und vorne, so dass die linke Baake mehr nach dem Beschauer zu gedreht ist. Ausserdem ist der Kopf deutlich nach links gewendet. Das linke Ohr hängt nach unten (Facialislähmung).



dieses schon nach wenigen Tagen ein, bei anderen kann es bis zu 4 Wochen dauern. Wenn dieses Maximum erreicht ist, beträgt die Drehung der unteren Thoraxapertur zwischen 45 und 90° , die der oberen Thoraxapertur zwischen 60 und 135° , die des Kopfes zwischen 110 und 180° . Diese Werte schwanken innerhalb der oben gezogenen Grenzen von Tier zu Tier und von Tag zu Tag. Die länger fortgesetzte Beobachtung zeigt, dass diese hochgradige Drehung des ganzen Körpers eine Dauerfolge der Operation darstellt, welche nicht wieder zurückgeht, und bei der Untersuchung in Hängelage sich auch nicht graduell wieder zurückbildet. Vielmehr wird das erreichte Maximum innerhalb der erwähnten Schwankungen unverändert beibehalten. Wenn also das sitzende Tier im Laufe der Monate allmählich die Drehung des Kopfes verringert, so handelt es sich hierbei nicht um eine Verminderung des Labyrinthinflusses, denn die Untersuchung in Hängelage ergibt, dass dieser unverändert besteht, sondern das Tier lernt wieder sich beim Sitzen seiner Kopfbewegungen zu bedienen und dadurch den Labyrinthausfall teilweise zu kompensieren.

Fig. 2. Dasselbe Kaninchen wie Fig. 1 von der anderen Seite aufgenommen. Linksseitige Labyrinthexstirpation am 23. Oktober 1912. Photographiert am 2. November, d. h. 10 Tage nach der Operation, unmittelbar nach der Aufnahme von Fig. 1. Das Tier wird in Hängelage mit dem Kopf nach unten gehalten. Das Becken sieht mit seiner Dorsalseite nach links, die Hinterbeine nach rechts. Der Thorax ist mit seiner Dorsalseite nach vorne gerichtet, man sieht das (gestreckte) rechte Vorderbein. Der Kopf ist noch mehr gedreht, so dass die rechte Backe gegen den Beschauer zu gerichtet ist. Ausserdem ist der Kopf gewendet, so dass die linke Backe des Tieres der linken Schulter genähert ist, die rechte Backe nach unten sieht. Das linke Ohr (Facialislähmung) hängt nach abwärts. Die Deviation des rechten Auges dorsalwärts ist deutlich zu erkennen, der untere weisse Skleralrand ist sichtbar.



In der vorhergehenden Abhandlung (s. S. 170) ist gezeigt worden, dass man bei normalen Kaninchen reflektorisch durch Drehen des Halses eine spiralförmige Drehung des Rumpfes hervorrufen kann, welche auch nach Exstirpation beider Labyrinth auftritt und daher auf einen Halsreflex bezogen werden muss. Die Richtung der Rumpfdrehung stimmt überein mit der Drehung, wie sie bei Kaninchen nach einseitiger Labyrinthexstirpation eintritt. Es ist daher schon von vornherein sehr wahrscheinlich, dass dieser Halsreflex auch bei der Stellungsanomalie nach Labyrinthverlust mitspielt. Ja, es erhebt sich die Frage, ob die Rumpfdrehung nach Verlust eines Labyrinthes beim Kaninchen überhaupt etwas mit den Labyrinth zu tun hat und nicht vielmehr sekundär durch die Drehung des Halses hervorgerufen ist. Wenn die Rumpfdrehung allein vom Halse ausgelöst wird, so muss sie rückgängig gemacht werden können, indem man den Hals geradesetzt. Wir werden später zu zeigen haben, dass beim Meer-schweinchen und beim Hunde die Rumpfdrehung tatsächlich

Fig. 3. Kaninchen II. Linksseitige Labyrinthexstirpation am 19. Oktober 1912. Photographiert am 20. Januar 1913, d. h. 3 Monate nach der Operation. Hängelage mit dem Kopfe nach unten. Das Becken sieht mit seiner Dorsalseite nach rechts und etwas nach hinten, die Hinterbeine nach links und etwas nach vorne. Das Epigastrium ist nach vorne gerichtet, die Ventralseite des Thorax sieht nach vorne und rechts. Die stärkere Streckung der rechten Vorderpfote ist auf dieser Aufnahme nicht zu erkennen. Der Kopf ist noch stärker gedreht, so dass die Ventralseite (Unterkieferseite) nach rechts, der Scheitel nach links gerichtet ist. Ausserdem ist der Kopf gewendet, so dass die Schnauze sich dem Beschauer genähert hat, und die linke Backe nach oben gerichtet ist. Das linke Auge ist ventralwärts deviiert, so dass fast ausschliesslich der obere Skleralrand in der Lidspalte sichtbar ist, die Nickhaut ist vorgezogen. Das linke Ohr (Facialislähmung) hängt nach unten.



verschwindet, wenn man den Kopf gegen den Thorax geradesetzt. Beim Kaninchen ist dieses jedoch nicht vollständig der Fall. Vielmehr addiert sich hier die Wirkung des Labyrinthverlustes zu dem genannten Halsreflex.

Wenn man ein Kaninchen nach einseitiger Labyrinthexstirpation mit dem Kopf nach unten hängen lässt und die Drehung der unteren und oberen Thoraxapertur und des Kopfes gegen das Becken bestimmt hat, so sieht man, sobald man die Drehung des Kopfes gegen den Thorax korrigiert hat, die Drehung des Rumpfes abnehmen, aber nur in der Minderzahl der Fälle ganz verschwinden. Meist bleibt der Thorax gegen das Becken um 20—45° gedreht.

Die einzelnen Kaninchen verhalten sich bei diesem Versuche verschieden. Manche Tiere zeigen nach Korrektur der Kopfstellung nur noch eine geringe oder auch gar keine Rumpfdrehung mehr. Andere dagegen bleiben mit ihrem Thorax gegen das Becken um 45° gedreht, nachdem der Kopf gegen den Thorax geradesetzt worden ist. Bei den einen Tieren ist der Einfluss der Halsreflexe, bei den anderen der der Labyrinthreflexe deutlicher ausgesprochen. Dieses letztere stimmt mit unseren früheren Erfahrungen und denen von Weiland an dezerebrierten Tieren gut überein und auch Noel Paton hat bei Enten ähnliche Unterschiede angetroffen. — Häufig findet sich, dass in den ersten Tagen bzw. Wochen nach der Operation bei geradesetztem Kopf die Rumpfdrehung ganz oder nahezu verschwindet, während nach Wochen und Monaten sich durch Geradesetzen des Kopfes die Drehung des Rumpfes nicht mehr vollständig aufheben lässt. Das stimmt überein mit der oben erwähnten Beobachtung, dass überhaupt die Drehung des Körpers nach der Operation an Intensität zunimmt, um allmählich ein Maximum zu erreichen.

Wenn man bei einem einseitig labyrinthlosen nach unten hängenden Kaninchen den Kopf gegen den Thorax geradesetzt hat und danach noch eine Drehung des Thorax gegen das Becken bestehen bleibt, so kann man den Kopf noch weiter drehen und dadurch den Kopf in den entgegengesetzten Drehstand gegen den Thorax bringen. Hierdurch erregt man einen Halsreflex auf die Rumpfmuskeln in umgekehrtem Sinne, der imstande ist, die übrigbleibende Rumpfdrehung zu kompensieren, so dass der Thorax nunmehr gegen das Becken geradesetzt ist. In den meisten Fällen war hierzu eine Drehung des Kopfes um 30—45° im umgekehrten

Sinne nötig. Man kann auf diese Weise den Grad der Halsdrehung, der nötig ist, um den Thorax gerade zu setzen, benutzen, um die Grösse des Labyrinthinflusses, der dadurch überkompensiert wird, zu messen. — Dreht man dann den Kopf noch weiter, so erfolgt eine Drehung des Rumpfes in umgekehrter Richtung. Man kann demnach bei jedem einseitig labyrinthlosen Kaninchen durch mehr oder weniger ausgiebiges Drehen des Kopfes in dem der spontanen Drehrichtung entgegengesetzten Sinne sowohl die Rumpfdrehung aufheben, wie die umgekehrte Rumpfdrehung hervorrufen. Wenn also auch der Hals nicht ausschliesslich für die Rumpfdrehung verantwortlich gemacht werden kann, so ist er doch in entscheidender Weise daran beteiligt. Dieser Einfluss dauert Wochen und Monate an. Es handelt sich also um eminent tonische Reflexe.

Andererseits ergibt sich, dass der direkte Labyrinthinfluss beim Kaninchen nicht allein auf die Halsmuskulatur beschränkt ist, sondern dass sich eine gleichartige Wirkung des einseitigen Labyrinthausfalles, wie auf die Muskeln des Halses auch (bei diesen Tieren wenigstens) auf die Muskeln des Rumpfes nachweisen lässt. Auch hier handelt es sich um Dauerfolgen, um tonische Innervationen.

Die im vorhergehenden geschilderten Beobachtungen an hängenden Kaninchen werden bestätigt und erweitert durch ähnliche Experimente bei Rückenlage der Tiere.

Legt man ein einseitig labyrinthloses Kaninchen auf den Rücken, und zwar so, dass die dorsoventrale Thoraxachse vertikal steht und man den Thorax in dieser Lage mit der Hand festhält, so wird die Drehung sowohl des Kopfes wie des Beckens gegen den Thorax deutlich. Nach linksseitiger Labyrinthexstirpation sieht dann das linke Auge nach oben, der Scheitel nach links. Dagegen liegt die linke Hinterbacke dem Tische auf, die rechte ist nach oben gerichtet. Das Tier hat also eine ähnliche Haltung, wie sie in der vorigen Abhandlung auf Fig. 4 (S. 170) abgebildet worden ist. Diese letztere Figur stellt ein normales Kaninchen dar, dem in Rückenlage der Kopf nach links gedreht worden ist. Hierdurch wurde ein Halsreflex ausgelöst, der die Beckendrehung veranlasste. Schon hierdurch wird deutlich, dass auch beim einseitig labyrinthlosen Kaninchen die Halsdrehung eine solche Beckendrehung veranlassen muss. Setzt man nun bei einem solchen Tiere den Kopf gegen den mit der Hand fixierten Thorax gerade, so sieht man, dass die Drehung des Beckens gegen den Thorax zurückgeht, aber

in der Mehrzahl der Fälle nicht ganz verschwindet. Meist bleibt eine Beckendrehung von 20—45° bestehen. Um diese vollständig auszugleichen, muss der Kopf 20—45° in umgekehrter Richtung (bei linksseitiger Labyrinthexstirpation nach rechts) gedreht werden. Dreht man den Kopf noch weiter, so tritt eine Drehung des Beckens in umgekehrter Richtung auf. Auf diese Weise kann man es erreichen, dass z. B. nach linksseitiger Labyrinthexstirpation bei Rückenlage des Thorax durch Rechtsdrehen des Kopfes die rechte Hinterbacke nach unten zu liegen kommt. (Diese Lage ist auf Fig. 3 der vorigen Abhandlung zu sehen.) — Auch diese Versuche führen also zu dem Schlusse, dass die Rumpfdrehung beim Kaninchen nach einseitigem Labyrinthverlust die Resultante zweier Einflüsse ist, die sich zueinander addieren, nämlich der in der vorigen Abhandlung geschilderten Halsreflexe und einer direkten einseitigen Einwirkung des übrigbleibenden Labyrinthes auf die Rumpfmuskulatur. Bei beiden Einflüssen handelt es sich um Dauerwirkungen, die monatelang in Tätigkeit bleiben.

Die Versuche in Rückenlage sind deshalb besonders anschaulich, weil man bei ihnen den Thorax so bequem in seiner Lage fixieren und daher die Drehung sowohl des Kopfes wie des Beckens gegen den feststehenden Thorax messen kann.

Auch bei der Untersuchung in Rückenlage ergibt sich, dass bei einigen Kaninchen die Labyrinth, bei anderen die Halsreflexe einen grösseren Einfluss auf die Rumpfdrehung besitzen.

In der vorhergehenden Abhandlung (s. S. 172) wurde geschildert und durch Abbildungen belegt, dass, wenn man ein normales Kaninchen mit gedrehtem Kopf über seinen Rücken rollen lässt, das Becken eine ganz gesetzmässige Bewegung ausführt, durch die es der Drehung des Vorderkörpers folgt. Wenn man z. B. ein Tier mit linksgedrehtem Kopf (linkes Ohr ventralwärts) zunächst in linke Seitenlage bringt und dann den Vorderkörper des Tieres über den Rücken rollen lässt, so bleibt zunächst das Becken gegen den Thorax so gedreht, dass die linke Hinterbacke unten bleibt. Sobald aber die dorsoventrale Thoraxachse die Vertikale passiert hat, schwingt das Becken mit einem mehr oder weniger schnellen Ruck herum, bis die rechte Hinterbacke nach unten zu liegen kommt und die Wirbelsäule nach rechts konkav wird. Fig. 4 und 5 der vorigen Abhandlung (s. S. 170 und 171) veranschaulichen den Vorgang. Genau dieselbe Beobachtung kann man auch machen, wenn man ein einseitig

labyrinthloses Kaninchen auf den Rücken legt und nach der Seite des normalen Labyrinthes über den Rücken herüberrollen lässt. Nur hat man hier nicht mehr nötig, den Kopf in die gedrehte Stellung gegen den Thorax zu bringen, da dieses schon infolge der Operation von selber eingetreten ist. Bei dieser Bewegung bleibt zunächst die soeben geschilderte spiralförmige Drehung des Rumpfes bestehen, nach linksseitigem Labyrinthausfall ist also der Kopf nach links gedreht, das linke Ohr ventralwärts, die linke Hinterbacke liegt auf dem Tische. Sobald aber der Thorax mit seiner dorsoventralen Achse die Vertikale passiert hat, bei vielen Tieren erst, wenn sie $30-45^\circ$ die Vertikale überschritten hat, schwingt das Becken herum, die rechte Hinterbacke kommt nach unten, und die Wirbelsäule wird nach rechts konkav. Die Bewegung ist genau die gleiche, wie sie bei normalen Kaninchen mit erzwungenem Drehstande des Kopfes beobachtet wird. Hier wie dort scheint es, dass diese Reaktion rein mechanisch bedingt ist, indem das Becken von einem bestimmten Stande des Vorderkörpers an seine spiralförmige Drehung gegen den Thorax nicht mehr beibehalten kann und dann der Schwerkraft und dem Zuge der einseitig tonisch gespannten Stammesmuskeln folgend herumklappt, um dann die nach der Kieferseite konkave Krümmung anzunehmen.

Wenn man bei einem linksseitig labyrinthlosen Tiere den Kopf stark nach rechts dreht, so kann man dadurch, wie oben erwähnt, auch die umgekehrte Drehung des Beckens gegen den Thorax hervorrufen. In diesem Falle gelingt es, genau das Spiegelbild der soeben geschilderten Reaktion des Beckens hervorzurufen, wenn man das Tier von rechts nach links über seinen Rücken rollen lässt. Dann ist zunächst der Rumpf spiralförmig gedreht, so dass die rechte Hinterbacke unten liegt, um dann der Drehung des Thorax folgend nach links hinüberzuklappen, worauf die Lendenwirbelsäule nach links konkav wird.

Der hier geschilderten Bewegung des Beckens werden wir bei der Besprechung der Rollbewegungen wieder begegnen. Vgl. die kinematographischen Aufnahmen Fig. 14 S. 247.

Die in diesem Abschnitte mitgeteilten Beobachtungen führen zu nachstehenden Schlussfolgerungen:

Einseitiger Labyrinthausfall beim Kaninchen führt primär zu einer einseitigen Beeinflussung der Muskulatur des Stammes, die

eine Dauerwirkung darstellt und nach der Operation an Intensität zunimmt.

Hierdurch kommt zustande:

1. eine sehr hochgradige Drehung des Halses,
2. eine (schwächere) Wendung des Halses,
3. eine nicht sehr hochgradige Drehung des Rumpfes bis zum Becken, wodurch der ganze Körper des Tieres spiralig gedreht wird.

Die Drehung des Halses veranlasst ihrerseits wieder sekundär eine starke Drehung des Rumpfes in demselben Sinne, wie die von den Labyrinth abhängige Rumpfdrehung, wodurch diese letztere beträchtlich verstärkt wird. Je nach der passiven Lage des Körpers kann, statt der Drehung, auch eine Seitwärtskrümmung (Wendung) des Rumpfes deutlich werden. Der Übergang von der einen in die andere Stellung erfolgt bei ganz bestimmten Lagen des Vorderkörpers.

Die Drehung des Rumpfes kann durch Geradesetzen des Kopfes gegen den Rumpf in den meisten Fällen nur teilweise rückgängig gemacht werden. Zur vollständigen Aufhebung derselben muss der Kopf noch weiter nach der anderen (d. h. der spontanen Drehung entgegengesetzten) Seite gedreht werden. Eine noch stärkere Drehung des Kopfes nach der anderen Seite veranlasst eine Drehung des Rumpfes im umgekehrten Sinne.

Das sitzende Tier ist nach längerer Zeit imstande, einen kleinen Teil dieser abnormen Körperstellungen zu kompensieren.

Das übriggebliebene Labyrinth beherrscht, wie früher gezeigt wurde, je nach seiner Stellung im Raume reflektorisch den Spannungszustand der Halsmuskulatur einer¹⁾ Seite. Ob ein derartiger Einfluss auch auf die Rumpfmuskulatur besteht, hat sich bisher wegen mechanischer Schwierigkeiten nicht entscheiden lassen.

Die Halsmuskulatur der anderen¹⁾ Seite gelangt auch lange Zeit nach der Operation nicht unter die Herrschaft des übriggebliebenen Labyrinthes.

1) Unter Halsmuskulatur der einen und der anderen Seite wird hier der Teil der Halsmuskeln verstanden, welcher nach einseitiger Labyrinthexstirpation in tonische Spannung gerät bzw. erschlafft.

5. Der Tonus der Extremitäten.

Allen Untersuchern, welche sich bisher mit den Folgen der einseitigen Labyrinthexstirpation beim Kaninchen beschäftigt haben, ist der beträchtliche Unterschied im Tonus und in der Stellung zwischen den Extremitäten der beiden Körperseiten aufgefallen. Nach linksseitigem Labyrinthverlust sind beispielsweise beim sitzenden Tier die beiden linken Beine schlaff und gebeugt, die beiden rechten Beine tonisch gestreckt, und besonders das rechte Vorderbein nimmt eine charakteristische gestreckt-abduzierte Stellung ein, die auf Fig. 6 a—c und 7 a S. 217 und 218 zu sehen ist.

Wie schon oben auseinandergesetzt wurde, erhebt sich die Frage, ob diese Tonusunterschiede der Gliedmaassen direkt durch den Ausfall eines Labyrinthes verursacht werden, oder ob sie sekundär durch die Drehung des Halses bedingt sind. Denn wie früher gezeigt wurde, muss die nach der Labyrinthexstirpation auftretende Kopfdrehung gerade einen solchen Tonusunterschied der Beine veranlassen, wie er tatsächlich zu beobachten ist. Wir werden im nachfolgenden zu zeigen haben, dass beim Kaninchen sich die beiden Einflüsse, die des Labyrinthverlustes und die der Halsdrehung, miteinander kombinieren, und dass ihre Beteiligung an dem Endresultat zu verschiedenen Zeiten nach der Operation eine verschiedene ist.

Wenn man das Verhalten des Extremitätentonus rein und ungestört untersuchen will, so tut man gut, nicht von Beobachtungen am sitzenden Tier auszugehen, da bei diesem der Extremitätenstand nicht allein vom Tonus der Gliedermuskeln, sondern auch noch von der Stellung des Rumpfes, der Lage des Schulterblattes und anderem mehr beeinflusst wird. Es ist besser, das Tier zu diesem Zwecke in Rückenlage zu bringen. Dann kann man den Tonus der Streckmuskeln an Vorder- und Hinterbeinen direkt sehen, und kann den Strecktonus an dem Widerstand gegen passive Beugung, den Beuge-tonus an dem Widerstand gegen passive Streckung für das ganze Glied oder für ein einzelnes Gelenk ohne Schwierigkeit messen.

Zur Vereinfachung der Darstellung soll das Verhalten der Tiere im nachstehenden geschildert werden, wie es sich nach Exstirpation des linken Labyrinthes ausbildet. Nach rechtsseitigem Labyrinthverlust finden sich spiegelbildlich die umgekehrten Veränderungen.

Legt man ein derartiges Kaninchen auf den Rücken, so ist sein Kopf nach links gedreht, d. h. sein linkes Auge sieht nach oben,

der Unterkiefer nach rechts (Fig. 4 auf S. 208). Die Haltung des Rumpfes ist im vorigen Abschnitte beschrieben worden. Das rechte Vorderbein und das rechte Hinterbein sind gestreckt, die beiden linken Beine sind weniger gestreckt und werden manchmal sogar aktiv gebeugt gehalten. In manchen Fällen ist der Tonusunterschied zwischen rechts und links an den Vorderbeinen stärker ausgesprochen, in manchen Fällen an den Hinterbeinen. Derselbe Unterschied bleibt bestehen, wenn man das Tier, ohne die Stellung des Kopfes gegen den Rumpf zu ändern, auf die rechte oder linke Seite hinüberdreht, ist also von der Lage des Kopfes im Raume unabhängig. Der geschilderte Tonusunterschied ist schon direkt nach der Operation deutlich, er ist auch nach Monaten noch sehr stark nachweisbar.

Wenn man nunmehr den Rumpf des Tieres in seiner Rückenlage festhält und den Kopf gegen den Thorax gerade setzt, so dass der Scheitel nach unten, der Unterkiefer nach oben sieht, wobei man einen ziemlich starken Widerstand der Nackenmuskeln zu überwinden hat, so wird der Tonusunterschied zwischen den rechten und den linken Extremitäten in jedem Falle geringer. Unmittelbar nach der Operation bleiben auch bei geradegesetztem Kopfe gewöhnlich die linken Beine noch viel weniger gestreckt als die rechten. Aber schon nach einem oder wenigen Tagen kann man durch Geradesetzen des Kopfes den Tonusunterschied sehr beträchtlich vermindern, ohne dass jedoch dieser Unterschied ganz schwände. Daraus folgt, dass in diesem Stadium die Streckung der rechten Beine, die Beugung bzw. geringere Streckung der linken Beine nur zum Teile durch einen Halsreflex bedingt wird, da nach Aufhebung der Halsdrehung noch ein wenn auch verminderter Tonusunterschied zwischen rechts und links bestehen bleibt. Daneben handelt es sich um eine direkte Folge des Labyrinthausfalles. Dieser wirkt in dem Sinne, dass die Beine auf der Seite des Labyrinthverlustes einen geringeren Strecktonus haben, als auf der Seite mit intakten Labyrinthen. Auf diesen Einfluss superponiert sich nun der Effekt der Halsdrehung, welche nach der früher von uns und von Weiland angegebenen Regel wirkt, dass die Kieferbeine (rechts) vermehrten, die Schädelbeine (links) verminderten Strecktonus bekommen.

Wenn man diesen Versuch (Geradesetzen des Kopfes in Rückenlage) anfangs täglich, später wöchentlich bei demselben Tiere wiederholt, so beobachtet man, dass nach Aufhebung der Kopfdrehung der Tonus-

unterschied zwischen rechts und links allmählich immer geringer wird. Bei manchen Tieren wird er zuerst an den Hinterbeinen, bei anderen an den Vorderbeinen unmerklich, und nach verschieden langer Zeit, die im Durchschnitt etwa 8 Wochen beträgt, verschwindet er ganz. In einem Falle dauerte es 10 Wochen, bis dieser Zustand erreicht war, in einem anderen dagegen nur $5\frac{1}{2}$ Wochen. Nach dieser Zeit ist in Rückenlage bei geradegesetztem Kopfe kein Tonusunterschied zwischen den rechten und linken Extremitäten mehr nachzuweisen. Nunmehr beruht die stärkere Streckung der rechten Extremitäten, wie sie als Dauerfolge der Operation stets nachweisbar bleibt, wenn man das Tier auf den Rücken legt und seine Kopfdrehung nicht korrigiert, ausschliesslich auf dem erwähnten Halsreflex.

Hieraus ergibt sich, dass beim Kaninchen nach einseitigem Labyrinthverlust die Drehung des Halses einen tonischen Reflex auf die Extremitäten zur Folge hat, welche nach der früher ermittelten Regel einen verminderten Strecktonus der Extremitäten auf der Seite der Operation und einen vermehrten Strecktonus der Glieder auf der entgegengesetzten Körperseite veranlasst. Dieser Einfluss bleibt dauernd (bis über 7 Monate beobachtet!) bestehen. Es handelt sich also um einen wirklichen Dauerreflex. Hierauf superponiert

Fig. 4. Kaninchen XV. (Abgekürztes Versuchsprotokoll s. S. 184 ff.) Linksseitige Labyrinthexstirpation am 30. November 1912. Photographische Aufnahme am 20. Januar 1913, also $7\frac{1}{2}$ Wochen nach der Operation. Das Tier liegt in Rückenlage, der Kopf ist infolge der Labyrinthexstirpation nach links gedreht, so dass das linke Auge nach oben sieht, der Scheitel nach links, der Unterkiefer nach rechts gerichtet ist. Die rechten Beine sind also „Kieferbeine“, die linken „Schädelbeine“. Man erkennt deutlich, dass sowohl vorne als hinten die linken Beine viel weniger gestreckt sind als die rechten.



sich ein direkter Einfluss des einseitigen Labyrinthverlustes (bzw. des übriggebliebenen Labyrinthes), der in demselben Sinne wirkt, aber allmählich an Intensität abnimmt, um nach durchschnittlich 2 Monaten ganz zu schwinden. Während also der direkte Einfluss des Labyrinthausfalles auf die Hals- und Rumpfmuskeln ein dauernder ist, ist der auf die Gliedermuskeln von beschränkter Dauer, und wir werden später für andere Tierarten zu zeigen haben, dass bei diesen der direkte Einfluss des Labyrinthausfalles auf die Gliedmaassen noch viel kürzer andauert.

Diese Schlussfolgerungen werden bestätigt durch die Resultate, die man erhält, wenn man bei Rückenlage des Tieres dem Kopf die umgekehrte Drehung gegen den Thorax gibt.

Fig. 5 zeigt das Ergebnis eines derartigen Versuches 7 $\frac{1}{2}$ Wochen nach der Labyrinthexstirpation an demselben Kaninchen, von dem unmittelbar vorher Fig. 4 aufgenommen wurde. Die Hand des Experimentators hat dem Kopf die umgekehrte Drehung gegen den Rumpf gegeben, das rechte Auge sieht nach oben, der Unterkiefer nach links, der Scheitel nach rechts. Man sieht, dass infolge der veränderten Stellung des Kopfes sich die Tonusunterschiede zwischen den rechten und linken Extremitäten gerade umgekehrt haben. Die beiden linken Beine sind gestreckt, die rechten gebeugt. Das Tier, dem das linke

Fig. 5. Dasselbe Kaninchen unmittelbar danach (Aufnahme etwas mehr von links). Das Tier liegt in Rückenlage, der Kopf ist aber nun nach der anderen Seite gedreht, was gegen einen deutlichen Widerstand der Halsmuskeln erfolgte. Nunmehr sieht der Unterkiefer nach links, der Scheitel nach rechts, die linken Beine sind „Kieferbeine“ geworden, die rechten „Schädelbeine“. Infolgedessen sind jetzt das linke Vorder- und Hinterbein stark gestreckt, die beiden rechten Beine dagegen, welche auf Fig. 4 gestreckt waren, stark gebeugt. — (Bei geradegesetztem Kopfe [Scheitel unten, Unterkiefer oben] war kein Unterschied in der Streckstellung und im Tonus zwischen den rechten und den linken Extremitäten mehr nachzuweisen.)



Labyrinth fehlt, verhält sich also jetzt mit seinen Gliedmaassen genau so, wie ein Tier, dem das rechte Labyrinth entfernt worden ist. Durch Vergleich der beiden Aufnahmen Fig. 4 und 5 erkennt man, dass die umgekehrte Drehung des Kopfes (Fig. 5) eine mindestens so starke Streckung der linken Gliedmaassen bedingt hat, als auf Fig. 4 mit linksgedrehtem Kopfe die rechten Extremitäten gestreckt sind. Man sieht also, dass in diesem Stadium der Tonusunterschied der Beine auf der rechten und linken Körperseite allein durch die Halsreflexe beherrscht wird.

Anders ist es unmittelbar nach der Operation, wenn der direkte Einfluss des einseitigen Labyrinthverlustes noch stark ausgeprägt ist. Legt man unmittelbar nach der Operation, beim Erwachen aus der Narkose, ein Kaninchen auf den Rücken, so sind nach linksseitiger Operation die linken Extremitäten schlaff. Auf Geradesetzen des Kopfes ändert sich hieran, wie oben gezeigt wurde, noch nicht sehr viel. Dreht man den Kopf nach rechts, so gelingt es in einer Reihe von Fällen, durch die Halsdrehung den direkten Labyrintheinfluss überzukompensieren, so dass sich die linken Extremitäten stärker strecken als die rechten. In anderen Fällen wird nach dem Rechtsdrehen des Kopfes der Tonus der beiderseitigen Glieder ungefähr gleich, manchmal bleibt auch bei maximaler Rechtsdrehung des Kopfes der Gliedertonus auf der linken Seite geringer als auf der rechten. Direkt nach der Operation ist also der direkte Einfluss des Labyrinthverlustes noch so gross, dass er dem entgegengesetzt wirkenden Halsreflex auf Rechtsdrehen des Kopfes die Wage halten kann, oder ihn sogar an Stärke übertrifft. Das ändert sich aber sehr schnell; häufig schon am folgenden Tage, spätestens nach 6 Tagen ist der direkte Labyrintheinfluss soweit abgeschwächt, dass auf Rechtsdrehen des Kopfes die linken Extremitäten stärker gestreckt werden als die rechten, dass also die Halsreflexe die Oberhand gewinnen und sie von da an dauernd behalten.

In einigen Versuchen liess sich dieser Vorgang in seinem allmählichen Verlaufe besonders gut beobachten. Bei maximaler Rechtsdrehung des Kopfes waren unmittelbar nach der Operation die linken Beine schlaffer, am zweiten Tage hatten die Gliedmaassen auf beiden Seiten gleichen Tonus, am dritten Tage war der Tonus der Hinterbeine noch gleich, während vorne bereits eine stärkere Streckung links festzustellen war und am fünften Tage war die Überkompensation vollständig und die linken Extremitäten wurden sowohl vorne wie hinten bei rechtsgedrehtem Kopfe stärker gestreckt als die rechten. — In einer Reihe von Versuchen ist aber, wie erwähnt, diese Überkompensation bereits unmittelbar nach der Operation nachzuweisen.

Hieraus ergibt sich, dass bereits wenige Tage nach der Operation die Halsreflexe bei weitem das Übergewicht gewinnen über den direkten Einfluss des Labyrinthverlustes auf den Gliedertonus. Dieser Labyrintheinfluss nimmt in den ersten Tagen besonders stark ab, um, wie sich aus den Beobachtungen bei geradegesetztem Kopfe ergibt, nach ca. 8 Wochen ganz zu schwinden. Die entscheidende Herrschaft auf die Spannung der Extremitäten gewinnt aber schon sehr bald nach der Operation der Hals, von dessen Drehung sie im wesentlichen bestimmt wird. Von diesem Verhalten haben wir keine Ausnahme beobachtet.

Wie von Weiland und in unserer vorhergehenden Abhandlung (s. o. S. 174) gezeigt worden ist, wirkt Wenden des Kopfes (um die Achse Scheitel-Schädelbasis) in der Weise, dass die Kieferbeine, nach denen die Schnauze zugewendet wird, gestreckt, die „Schädelbeine“ (der anderen Körperseite) dagegen gebeugt werden. Der Einfluss des Wendens ist aber sehr viel geringer als der des Kopfdrehens. Das kann man auch an Tieren nach einseitiger Labyrinthexstirpation erkennen. Legt man ein Kaninchen einige Monate nach der linksseitigen Labyrinthexstirpation auf den Rücken, setzt ihm zunächst seinen Kopf gegen den Thorax gerade und bewirkt dadurch, dass seine Glieder auf der rechten und linken Körperseite gleichen Strecktonus haben, so kann man durch Wenden des Kopfes (nach rechts oder links) die Beine der „Kieferseite“ zur Streckung, die der „Schädelseite“ zur Beugung bringen. Die Reaktionen sind aber stets schwächer als die durch Drehung des Kopfes zu erzielenden. — Wenn man denselben Versuch kürzere Zeit nach der Operation ausführt, wenn bei geradegesetztem Kopfe die linken Beine noch etwas schlaffer sind als die rechten, so gelingt es manchmal, diesen Unterschied durch Linkswenden des Kopfes verschwinden zu lassen oder sogar überzukompensieren. Dieses gelingt aber nicht stets, weil die Reaktionen auf Kopfwenden eben ziemlich schwach ausgebildet zu sein pflegen. — Im vorigen Abschnitte wurde angegeben, dass unmittelbar nach der Operation beim Kaninchen häufig eine kräftige Kopfwendung nach der operierten Seite auftritt, welche aber schnell zurückgeht, beim sitzenden Tiere nach wenigen Tagen verschwindet und nur bei Hängelage mit dem Kopfe nach unten dauernd nachweisbar bleibt. Da diese Wendung also an sich schon der Drehung gegenüber zurücktritt und ausserdem auch eine kräftige Wendung

des Kopfes nur einen geringen Einfluss auf den Gliedertonus auszuüben vermag, so ergibt sich, dass der Einfluss der Kopfwendung auf den Gliedertonus nach einseitigem Labyrinthverlust praktisch vernachlässigt werden kann.

Höchstens kann unmittelbar nach der Operation, wenn die Drehung des Kopfes noch nicht so stark ist, die hochgradige Wendung nach der Seite des Labyrinthverlustes der Erschlaffung der Glieder auf dieser Seite etwas entgegenwirken. Doch handelt es sich auch hierbei immer nur um sehr geringe Einflüsse, wie sich ergibt, wenn man die Wendung des Kopfes korrigiert.

In den vorhergehenden Abschnitten ist gezeigt worden, dass ein Teil der Folgezustände nach einseitiger Labyrinthexstirpation rückgängig gemacht werden kann, wenn man den Kopf gegen den Thorax geradesetzt. Wir haben daraus die Schlussfolgerung gezogen, dass dieser Teil der Folgezustände durch Halsreflexe bedingt sei. Wenn z. B. 8 Wochen nach der (linksseitigen) Operation in Rückenlage bei linksgedrehtem Kopf die linken Beine schlaffer sind als die rechten, während bei geradesetztem Kopfe der Extremitätentonus beiderseits gleich ist, so haben wir es als bewiesen angenommen, dass in diesem Stadium der Unterschied des Gliedertonus auf den beiden Seiten ausschliesslich durch einen Halsreflex verursacht wird.

Hiergegen wäre folgender Einwand möglich: Nach der linksseitigen Labyrinthexstirpation wird der Kopf dauernd kräftig nach links gedreht gehalten. Wenn man den Kopf gegen den Thorax geradesetzen will, so ist dieses nur gegen einen starken Widerstand möglich, während Linksdrehen des Kopfes nur auf geringen Widerstand stösst. Es wäre daher möglich, dass Linksdrehen des Kopfes einen schwachen, Rechtsdrehen einen starken Halsreflex auslöste, und dass bereits beim Geradesetzen des Kopfes beim Überwinden des starken muskulösen Widerstandes ein Halsreflex ausgelöst würde, der übereinkäme mit dem Effekte des Rechtsdrehens bei einem normalen Tiere. Wenn danach trotzdem der Tonus der rechten und linken Beine gleich würde, so könnte das dadurch zustande kommen, dass ein Labyrinthreflex im umgekehrten Sinne wirksam wäre, der durch den (hypothetischen) Halsreflex gerade kompensiert würde. Wenn diese Annahme richtig wäre, so würde also noch nach 8 Wochen ein direkter Labyrinth-einfluss vorhanden sein, während wir oben den Schluss gezogen haben, dass er in diesem Stadium fehle.

Abgesehen davon, dass es sehr merkwürdig wäre, wenn die beiden Reflexe sich nach 8 Wochen immer gerade so genau das Gleichgewicht hielten, dass der Gliedertonus bei geradesetztem Kopfe genau gleich wird, lässt sich auch direkt nachweisen, dass dieser Einwand nicht

berechtigt ist. Wenn nämlich bei geradegesetztem Kopfe noch ein Halsreflex auf die Extremitäten vorhanden wäre, der durch Überwindung des Widerstandes der einseitig gespannten Halsmuskeln ausgelöst würde, so müsste seine Intensität sich ändern, wenn die einseitige Spannung der Halsmuskeln verändert würde. Nun hat sich aus unseren früheren Versuchen¹⁾ ergeben, dass diese Spannung der Halsmuskeln nach Verlust eines Labyrinthes abhängig ist von der Stellung des Kopfes im Raume. Es müsste sich also die Intensität des hypothetischen Halsreflexes durch Änderung der Lage des Kopfes im Raume beeinflussen lassen. Dagegen bleibt nach unseren und Weiland's früheren Erfahrungen der Tonusunterschied der Gliedmaassen nach einseitigem Labyrinthverlust bei verschiedenen Lagen des Kopfes im Raume ungeändert. Hieraus ergibt sich die Möglichkeit, die Berechtigung des genannten Einwandes experimentell zu prüfen. Wenn nämlich z. B. bei Rückenlage des Tieres die beiden Reflexe sich gerade die Wage hielten, so dürfte dieses z. B. bei Fussstellung nicht der Fall sein. Wir haben diesen Versuch zu wiederholten Malen ausgeführt. Das Kaninchen wurde, nachdem 8 Wochen nach der Operation vergangen waren, in Rückenlage gebracht und sein Kopf gegen den Thorax geradegesetzt; dann war der Tonus der rechten und linken Gliedmaassen genau gleich. Wurde nunmehr das ganze Tier, ohne die Stellung des Kopfes gegen den Thorax zu ändern, aus der Rückenlage in die Fussstellung gedreht (Rücken oben, Wirbelsäule horizontal), so änderte sich daran nichts, und der Gliedertonus blieb auf beiden Körperseiten genau gleich. Hieraus folgt mit Sicherheit, dass der oben besprochene Einwand nicht zu Recht besteht, und dass wirklich in diesem Stadium der Unterschied des Extremitäten-tonus allein durch Halsreflexe bedingt ist. — Hierdurch wird überhaupt die Berechtigung unseres Vorgehens erwiesen, diejenigen Labyrinthverlustfolgen, welche durch Geradesetzen des Halses rückgängig gemacht werden können, als Folgen der Drehung (resp. Wendung) des Kopfes aufzufassen.

Über das Verhalten des Extremitätentonus bei einseitig labyrinthlosen Kaninchen lässt sich zusammenfassend folgendes aussagen:

Das Vorder- und das Hinterbein auf der Seite des Labyrinthverlustes haben dauernd einen geringeren Strecktonus als die Extremitäten der anderen Seite. Dieser Tonusunterschied ist von zwei verschiedenen Faktoren abhängig, deren Wirkungen sich zueinander addieren:

erstens einem Halsreflex, der durch die Drehung des Kopfes gegen den Rumpf ausgelöst wird und durch Geradesetzen des Kopfes rückgängig gemacht werden kann. Da die Kopfdrehung eine Dauerfolge der Operation darstellt, so ist auch dieser Halsreflex ein dauernder.

1) Pflüger's Arch. Bd. 147 S. 403. 1912.

zweitens einer direkten Folge des Labyrinthausfalles, wodurch die Glieder auf der operierten Seite einen geringeren Strecktonus bekommen. Dieser Einfluss ist kurz nach der Operation sehr stark, wird bald geringer und ist nach durchschnittlich 8 Wochen verschwunden.

Daher kommt es, dass beim Geradesetzen des Kopfes gegen den Thorax anfangs ein Tonusunterschied der Gliedmassen beider Körperseiten nachweisbar ist, während nach längerer Zeit sich der Tonusunterschied der Glieder durch Geradesetzen des Kopfes vollständig aufheben lässt.

Durch Drehen des Kopfes in der umgekehrten Richtung kann man den Extremitäten auf der Seite des Labyrinthverlustes einen höheren Tonus verleihen und also die Tonusunterschiede der Glieder auf den beiden Körperseiten gerade umdrehen.

Schon sehr bald nach der Operation ist also der Einfluss der Halsreflexe auf den Gliedertonus bei weitem der überwiegende.

Während Drehung des Halses einen so starken Einfluss auf den Gliedertonus ausübt, ist der Einfluss des Wendens sehr viel geringer und kommt praktisch bei den Folgen einseitiger Labyrinthexstirpation nur wenig in Betracht.

6. Die Körperhaltung beim Sitzen.

Die in den vorigen Abschnitten mitgeteilten Tatsachen geben uns die Möglichkeit, die Körperhaltung beim sitzenden Tiere einer Analyse zu unterziehen.

Unmittelbar nach der Operation beim Erwachen aus der Narkose liegt das Tier, wenn es nicht gerade Rollbewegungen ausführt, auf der Seite des Labyrinthverlustes. Häufig schon nach $\frac{1}{2}$ Stunde, spätestens am folgenden Tage sitzt es aber bereits aufrecht in seinem Käfig, falls es nicht durch das Rollen oder durch die Untersuchung vorübergehend erschöpft ist.

Die beim Sitzen eingenommene Stellung ist bereits mehrfach beschrieben worden (Winkler a. a. O. S. 29). Fig. 6a—c und Fig. 7, welche 8 bzw. 9 Tage nach der (linksseitigen) Operation aufgenommen sind, geben eine gute Vorstellung. Der Kopf ist nach der Seite der Operation gedreht, in den ersten Tagen der Operation auch gewendet. Nach Exstirpation des linken Labyrinthes (auf welche sich die Schilderung im nachfolgenden beziehen soll) sieht das rechte Auge nach oben; der Kopf liegt entweder zwischen den Pfoten oder links neben dem Tiere. Das rechte Vorderbein ist

maximal gestreckt, hat starken Strecktonus, besonders im Schulter- und Ellbogengelenk, und wird in abduzierter Stellung gehalten. Das rechte Hinterbein ist gewöhnlich auch etwas abduziert und gestreckt. Das linke Vorderbein ist schlaff, wird manchmal sogar aktiv gebeugt gehalten und liegt meist unter dem Tiere. Manchmal liegt das Vorderteil geradezu auf dem linken Schulterblatt.

Kurze Zeit nach der Operation, häufig schon am folgenden Tage, kann der Kopf wieder aktiv gehoben werden. Beide Vorderbeine gewinnen dann, genau so, wie das in der vorigen Abhandlung (s. S. 165) für normale Tiere geschildert ist, eine Zunahme des Strecktonus: es bleibt aber der Tonusunterschied zwischen dem rechten und linken Vorderbein bestehen; das rechte ist gestreckt und abduziert, das linke wird stärker gebeugt gehalten.

Diese abnorme Haltung des Vorderkörpers kommt durch folgende Faktoren zustande:

1. durch die spiralige Drehung des Rumpfes (s. S. 197 ff.). Dieselbe nimmt, wie erwähnt, in der ersten Zeit nach der Operation an Stärke zu, um nachher ziemlich konstant zu bleiben. Der Effekt dieser Drehung kann sich besonders dann stark äussern, wenn, wie auf Fig. 6 a, bereits das Becken infolge der stärkeren Streckung des rechten Hinterbeines deutlich nach links überhängt. Dann kann der Thorax eine Drehung bis 45° und mehr erfahren. Dadurch wird der Ansatz des rechten Vorderbeines nach rechts oben verlegt und schon dadurch die Abduktionsstellung desselben zustande gebracht. Die linke Schulter gelangt dadurch nach unten.

Die spiralige Rumpfdrehung ist, wie erwähnt, teilweise eine direkte und dauernde Folge des Labyrinthausfalles, teilweise eine Folge der Halsdrehung. Beim Geradesetzen des Kopfes gegen den Thorax wird demnach die Rumpfdrehung vermindert, bleibt aber meistens noch deutlich bestehen. Der Grad der Rumpfdrehung beim sitzenden Tier ist, da er ja auch vom Stande der Extremitäten mitbedingt ist, Schwankungen unterworfen. Die hintere Thoraxapertur ist meistens $10-30^{\circ}$, die vordere Thoraxapertur $20-45^{\circ}$ nach links gedreht;

2. durch die direkte Wirkung des Labyrinthverlustes auf den Extremitätentonus, indem der Strecktonus der linken Beine geringer ist als der der rechten. Dieser Einfluss ist unmittelbar nach der Operation am stärksten, nimmt in den ersten Tagen beträchtlich ab, um nach etwa 2 Monaten zu verschwinden.

Man kann diesen Einfluss beim sitzenden Tiere dadurch feststellen, dass man den Kopf gegen den Thorax geradesetzt und den

Widerstand gegen passive Beugung im Ellbogengelenk auf der rechten und linken Seite miteinander vergleicht. Kurz nach der Operation ist er links viel geringer als rechts; nach wenigen Tagen wird der Unterschied bereits weniger ausgesprochen; nach längerer Zeit verschwindet er völlig.

3. durch die tonischen Halsreflexe, welche durch die Drehung und Wendung des Halses ausgelöst werden. Die Linkswendung, durch welche die linken Extremitäten zu „Kieferbeinen“ werden, verleiht diesen letzteren stärkeren Strecktonus und wirkt daher der oben geschilderten Körper- und Gliederstellung entgegen. Doch ist, wie erwähnt, der Einfluss der Wendung des Kopfes auf den Glieder-tonus zu gering, um das Endresultat wesentlich beeinflussen zu können. Ausserdem wird bereits wenige Tage nach der Operation der Kopf beim Sitzen nicht mehr gewendet gehalten.

Ein dauernder und kräftiger Einfluss wird dagegen durch die Drehung des Kopfes ausgeübt. Hierdurch bekommen die linken Extremitäten eine Verminderung, die rechten eine Vermehrung ihres Strecktonus. Dieser Einfluss ist ein dauernder. Er lässt sich in seiner Bedeutung untersuchen, indem man den Kopf gegen den Rumpf geradesetzt und sieht, welche Stellungsanomalien man dadurch rückgängig machen kann.

Hierbei ergibt sich, dass der Einfluss dieser durch die Kopfdrehung ausgelösten tonischen Halsreflexe bei weitem den grössten Anteil an der Haltungsanomalie sitzender einseitig labyrinthloser Kaninchen besitzt. Es ist ein überraschender Anblick, wenn man sieht, wie ein Kaninchen, welches eben noch in der auf Fig. 6 a—c und Fig. 7 a veranschaulichten Weise dasitzt, auf Geradesetzen des Kopfes sofort eine nahezu normale Körperhaltung annimmt (Fig. 6 d und 7 b).

Das Tier zieht dann die abduzierten rechten Beine an; besonders schwindert der abnorme Stand des rechten Vorderbeines, die Schultern stehen symmetrisch, kurz, das Tier sitzt ganz wie ein normales und es bedarf genauerer Untersuchung, um überhaupt festzustellen, dass noch Stellungsanomalien vorhanden sind. Sobald man dann aber den Kopf wieder freigibt, wird auch das rechte Vorderbein wieder kräftig aktiv gestreckt und abduziert, und alle die übrigen Haltungsanomalien werden sofort wieder deutlich.

Dieser einfache, stets gelingende Versuch ist besonders geeignet, um den überwiegenden Einfluss zu demonstrieren, welchen die Hals-

reflexe am Zustandekommen der Haltungsanomalie nach einseitiger Labyrinthexstirpation besitzen.

Hat man einem derartigen Kaninchen den Kopf geradegesetzt, so sind noch die folgenden Abweichungen an ihm nachweisbar. Zunächst hängt häufig der Thorax noch etwas nach der linken Seite



Fig. 6 a.

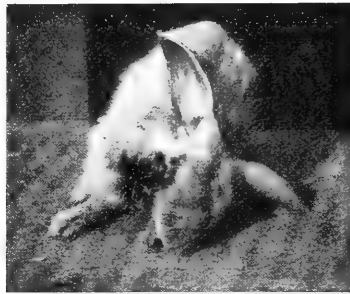


Fig. 6 b.

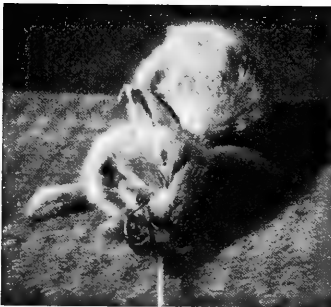


Fig. 6 c.



Fig. 6 d.

Fig. 6 a—d. Kaninchen I. Linksseitige Labyrinthexstirpation am 10. Oktober 1912. Photographische Aufnahmen am 18. Oktober, d. h. 8 Tage nach der Operation.

Fig. 6 a. Das Tier sitzt frei. Linksdrehung des Kopfes, der zwischen den Pfoten liegt. Das Becken hängt infolge der Streckung des rechten Hinterbeines nach links; die Drehung des Rumpfes bewirkt, dass die linke Schulter nach unten, die rechte nach oben kommt. Streckung und starke Abduktion des rechten Vorderbeines; linkes Vorderbein liegt unter dem linken Ohr.

Fig. 6 b. Ähnliche Stellung wie auf Fig. 6 a. Kopf liegt links neben dem Tier. Hinter dem gestreckten und abduzierten rechten Vorderbein ist die gestreckte rechte Hinterpfote sichtbar.

Fig. 6 c. Dem Tier ist der Czermak'sche Kopfhalter angelegt worden. Drehung des Kopfes und Streckung und Abduktion des rechten Vorderbeines sind deutlich.

Fig. 6 d. Mit Hilfe des Czermak'schen Kopfhalters ist die Kopfdrehung korrigiert worden. Der Kopf steht nunmehr gegen den Rumpf gerade. Infolgedessen ist die abnorme Haltung des Körpers und der Gliedmassen verschwunden; das Tier sitzt wie ein normales.

herüber (s. S. 215). Sodann ist besonders in den ersten Tagen nach der Operation der Strecktonus der Glieder auf der linken Seite

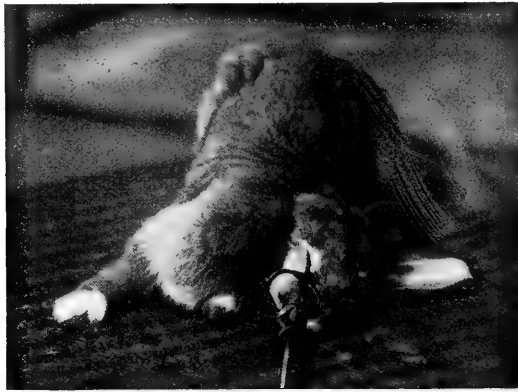


Fig. 7 a.

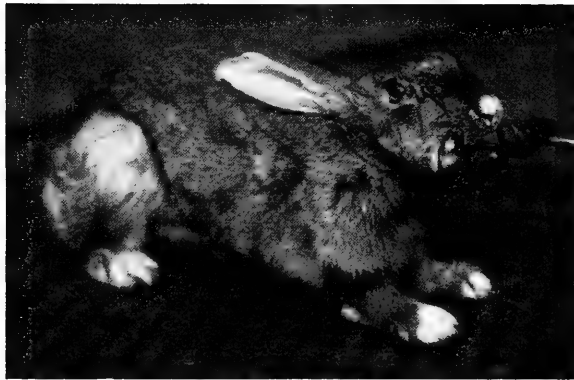


Fig. 7 b.

Fig. 7 a—b. Kaninchen III. (Dasselbe Tier wie auf Fig. 1 und 2.) Linksseitige Labyrinthexstirpation am 23. Oktober 1912. Photographische Aufnahmen am 1. November, d. h. 9 Tage nach der Operation.

Fig. 7 a. Tier frei sitzend mit angelegtem Czermak'schen Kopfhalter. Das Becken hängt infolge der stärkeren Streckung des rechten Hinterbeines etwas nach links über. Der Vorderkörper des Tieres liegt auf der linken Schulter, die rechte Schulter sieht nach oben. Das rechte Vorderbein ist gestreckt und abduziert, das linke gebeugt. Die spiralförmige Drehung des ganzen Rumpfes ist gut sichtbar. Der Kopf ist mehr als 90° nach links gedreht und links neben dem Tiere; das rechte Auge sieht nach oben.

Fig. 7 b. Ohne an dem Tiere sonst irgend etwas zu ändern, ist nur mit Hilfe des Kopfhalters der Kopf geradegesetzt worden. Darauf hat das Tier sofort eine normale Körperhaltung angenommen, die Streckung und Abduktion der rechten Vorderpfote ist verschwunden, der Körper sitzt aufrecht und gerade, die beiden Schultern stehen symmetrisch. Die Aufnahme ist mehr von der rechten Seite gemacht, um das Verhalten der beiden rechten Beine besser zu zeigen.

etwas geringer als auf der rechten. Das rechte Vorderbein oder Hinterbein kann noch etwas gestreckt und abduziert bleiben, und bei der direkten Prüfung des Strecktonus im Ellbogengelenk findet man etwas mehr Tonus auf der rechten Seite. Wie oben (s. S. 215) erwähnt, wird dieser Unterschied immer geringer und schwindet nach einiger Zeit ganz. Beim sitzenden Tier mit geradegesetztem Kopfe lassen sich also die direkten Folgen des Labyrinthverlustes auf Rumpf und Glieder ebenfalls nachweisen. Auf den Rumpf handelt es sich um Dauerfolgen, auf die Glieder um vorübergehende Erscheinungen. Man sieht aber, dass dieselben gegenüber dem übermächtigen Einfluss der Halsreflexe beim sitzenden Tiere ganz in den Hintergrund treten.

Auch wenn ein Tier direkt oder in den ersten Tagen nach der Operation auf der linken Seite liegt, kann man es durch Geradesetzen des Kopfes sofort zum Aufsitzen bringen.

Eine gute Methode, um sich beim freisitzenden Tier ein ungefähres Urteil über den Strecktonus und das Widerstandsvermögen der Extremitäten zu verschaffen, besteht darin, dass man das Tier auf eine raue Unterlage, z. B. eine Strohmatten, setzt und nun versucht, seinen Körper mit den Händen nach rechts oder nach links zu verschieben. Beim freisitzenden Tiere findet man dann stets, dass die Verschieblichkeit nach links deutlich grösser ist als nach rechts, weil die rechten Beine durch ihre Streckung und Abduktion der Seitwärtsbewegung des Rumpfes kräftig entgegenarbeiten. Macht man diesen Versuch bei geradegesetztem Kopfe, so findet man, dass in den ersten Tagen nach der Operation auch bei geradegesetztem Kopfe sich das Tier leichter nach links als nach rechts verschieben lässt. Nach einiger Zeit aber wird, wie es nach dem Vorhergehenden zu erwarten ist, dieser Unterschied bei geradegesetztem Kopfe geringer, um schliesslich ganz zu schwinden, weil nunmehr der direkte Einfluss des Labyrinthverlustes auf die Glieder vorübergegangen ist.

Die überwiegende Rolle, welche die Halsreflexe bei der Haltung einseitig labyrinthloser Kaninchen spielen, erhellt auch daraus, dass es gelingt, durch die umgekehrte Kopfdrehung genau die entgegengesetzte Körperstellung hervorzurufen. Fig. 8c und d veranschaulicht diesen Versuch. Auf Fig. 8c hat das Tier, dem vor 5 Monaten das linke Labyrinth entfernt worden war (bei geschlossenen Augen), die charakteristische Stellung mit Linksdrehung des Kopfes und Streckung und Abduktion des rechten Vorderbeines. Auf Fig. 8d ist der Kopf gegen starken Widerstand der Halsmuskeln nach rechts gedreht worden und hat also die Stellung erhalten, wie sie bei einem Tiere nach rechtsseitiger Labyrinthexstirpation sein müsste. Man sieht,

dass infolgedessen auch die Vorderbeine den entsprechenden Stand angenommen haben, dass jetzt das linke Vorderbein gestreckt und abduziert und das rechte Bein gebeugt gehalten wird.

In den vorhergehenden Abschnitten ist bereits verschiedentlich darauf hingewiesen worden, dass die Kaninchen im Laufe der Zeit lernen, einen Teil der Störungen nach einseitigem Labyrinthverlust beim Sitzen zu kompensieren. So halten die Tiere beim Sitzen nach einigen Tagen den Kopf nicht mehr gewendet (S. 195), während die Kopfwendung bei Hängelage mit dem Kopfe nach unten dauernd nachweisbar bleibt. Nach 3—4 Monaten nimmt auch die Kopfdrehung beim Sitzen etwas ab (S. 195), während sie in der Hängelage unverändert stark vorhanden ist. Eine Erklärung bzw. eine Analyse dieses Kompensationsvorganges konnte nicht gegeben werden, weil die Kompensation am Kopfe selber erfolgte. Anders ist das bei einem Kompensationsvorgang, der an den Extremitäten zu beobachten ist.

Während, wie oben geschildert wurde, in den ersten Monaten nach der Operation das Tier beim freien Sitzen seinen Kopf gedreht hat und das Vorderbein auf der Seite des intakten Labyrinthes gestreckt und abduziert hält, kann man im Verlaufe der Zeit beobachten, dass, trotzdem die Drehung des Halses sehr hochgradig ist und häufig 90° beträgt, die Vorderbeine nicht mehr so abnorm gehalten werden wie früher. Manchmal kann man beobachten, dass das Tier beim Sitzen das abduzierte (rechte) Vorderbein anzieht und eine Zeitlang in dieser Stellung sitzt. Schliesslich wird diese Stellung die Regel, und man kann dann ein solches Tier mit gedrehtem Hals und symmetrischen Vorderbeinen sitzen und umherhüpfen sehen. Bei einem der von uns beobachteten Tiere trat dieser Zustand nach 75, in einem anderen nach 102 Tagen ein und blieb danach dauernd unverändert. Bei einem dritten Tiere war nach 2 Monaten die Kompensation nahezu ausgebildet.

Die genauere Prüfung ergab, dass es sich hier um einen Kompensationsvorgang handelt, zu welchem das Tier seine Augen benutzt. Es genügt nämlich, dem Tiere die Augen zu schliessen, um sofort den alten Stand der Extremitäten wieder hervorzurufen. Fig. 8 veranschaulicht diesen Vorgang.

Die Aufnahme ist 5 Monate nach der Operation gemacht und veranschaulicht einen Versuch, der zu dieser Zeit und später täglich

mit vollständig konstantem Resultat wiederholt werden konnte. Auf Fig. 8 a und b sitzt das Tier mit stark, etwa 90° nach links gedrehtem Kopfe, hält aber seine Vorderbeine ganz gut symmetrisch; jedenfalls fehlt jede Streckung und Abduktion des rechten Vorderbeines. Fig. 8 b zeigt, dass man auch den Kopf des Tieres angreifen kann, ohne daran etwas zu ändern. Auch starkes Anpacken hat



Fig. 8 a.



Fig. 8 b.



Fig. 8 c.



Fig. 8 d.

Fig. 8 a—d. Kaninchen XV. (Dasselbe Tier, wie auf Fig. 4 und 5.) Linksseitige Labyrinthextirpation am 30. November 1912. Aufnahmen am 29. April 1913, also ca. 5 Monate nach der Operation.

Fig. 8 a. Tier freisitzend, keine Streckung und Abduktion der rechten Vorderpfote trotz starker Linksdrehung des Kopfes.

Fig. 8 b. Der Kopf des Tieres wird mit dem Finger etwas gehoben, um den Stand der Vorderbeine zu zeigen. Man sieht, dass die rechte Vorderpfote nicht gestreckt und abduziert ist. Das Tier, welches täglich im Garten frei umherhüpfte, ist imstande, seinen Kopf auch ohne Unterstützung in dieser Stellung zu halten.

Fig. 8 c. Dem Tiere werden mit der Hand die Augen geschlossen. Sofort kehrt die für den einseitigen Labyrinthverlust charakteristische Streckung und Abduktion der rechten Vorderpfote zurück.

Fig. 8 d. Der Kopf wird nunmehr mit geschlossenen Augen nach rechts gedreht, was gegen einen starken Widerstand der Halsmuskeln erfolgt. Darauf wird das linke Vorderbein gestreckt und abduziert, das rechte gebeugt, und das Tier nimmt eine Haltung an, als ob ihm das rechte Labyrinth extirpiert worden wäre.

keinen anderen Einfluss. Sobald man aber die Augen des Tieres verschliesst, so tritt alsbald die charakteristische Stellung wieder ein. Auf Fig. 8c ist die Streckung und Abduktion des rechten Vorderbeines bei geschlossenen Augen deutlich zu sehen. Dass Rechtsdrehen des Kopfes genau die spiegelbildliche Haltung des Vorderbeine hervorruft, wurde bereits oben erwähnt (Fig. 8d).

Wenn man durch Schliessen der Augen die typische Stellung der Vorderbeine hervorgerufen hat (Fig. 8c), so genügt es, die Hände von den Augen zu entfernen, um sofort wieder das Tier seine rechte Vorderpfote anziehen zu sehen, worauf es die Stellung von Fig. 8a oder b annimmt.

Dass das Tier bei geradegesetztem Kopfe und geschlossenen Augen seine Extremitäten ebenfalls ganz symmetrisch hält, haben wir in jedem Falle noch ausdrücklich festgestellt.

Bringt man nun ein solches Tier, welches beim Sitzen mit offenen Augen seine Vorderbeine ganz symmetrisch hält, in Hängelage mit dem Kopfe nach unten, also in eine dem Tiere ungewohnte Stellung, so wird, wie früher schon erwähnt wurde, die rechte Vorderpfote wieder kräftig gestreckt, auch wenn die Augen offen bleiben.

Hieraus ergibt sich, dass das Tier beim Sitzen lernt, mit Hilfe seiner Augen die abnorme Körperhaltung, die ihm durch den Labyrinthverlust aufgezwungen ist, zu kompensieren. Bei den Extremitäten gelingt ihm dieses nach längerer Zeit recht gut. Es ist dieses ein gutes Beispiel für die bekannte Tatsache, dass die optischen Eindrücke ebenfalls von Einfluss auf die Körperstellung sein können.

In einem einzigen Falle konnten wir eine solche Kompensation mit Hilfe der Augen bereits in den ersten Tagen nach der Operation nachweisen; es handelte sich um ein besonders vorsichtig operiertes Tier, das am folgenden Tage bereits keinen Nystagmus mehr zeigte, nur geringe Kopfdrehung beim Sitzen, dagegen starke bei Hängelage hatte und beim Sitzen mit offenen Augen auf nicht zu glattem Fussboden mit symmetrischen Vorderbeinen dasass, während auf glattem Fussboden oder mit geschlossenen Augen die typische Stellung der Vorderbeine deutlich wurde. Die später vorgenommene Sektion bestätigte die Vollständigkeit der Operation. Es handelt sich hier um einen Ausnahmefall; bei allen anderen Tieren trat die geschilderte Kompensation erst nach mehreren Monaten ein.

Die in diesem Abschnitte mitgeteilten Beobachtungen zeigen, dass die in der Einleitung gestellte Aufgabe, die Folgezustände

einseitiger Labyrinthexstirpation zu scheiden in direkte Folgen des Labyrinthverlustes und in solche, welche erst sekundär durch die Drehung des Halses ausgelöst werden, für das Kaninchen gelöst werden konnte.

Die Haltung, welche einseitig labyrinthlose Kaninchen beim Sitzen einnehmen, lässt sich zurückführen auf die in den vorigen Abschnitten ausführlich geschilderten Tonusveränderungen der Rumpf- und Gliedermuskeln.

Den Haupteinfluss auf die Körperstellung übt die Halsdrehung aus. Wird diese letztere rückgängig gemacht, so sitzt das Tier nahezu normal. Durch umgekehrte Halsdrehung lässt sich dem Tiere eine Körperhaltung geben, als ob ihm das andere Labyrinth entfernt worden wäre.

Einen geringeren Einfluss auf die Haltung beim Sitzen hat

- 1. die direkt durch den Labyrinthverlust hervorgerufene dauernde Drehung des Rumpfes,*
- 2. der direkt durch den Labyrinthverlust bedingte vorübergehende Tonusunterschied der beiderseitigen Extremitäten,*
- 3. der tonische Halsreflex, welcher durch Wendung des Kopfes in den ersten Tagen nach der Operation hervorgerufen wird.*

Längere Zeit nach der Operation vermag das Kaninchen beim Sitzen die abnorme Körperhaltung zum Teil zu kompensieren. Für die Stellung der Vorderbeine liess sich zeigen, dass hierfür optische Eindrücke benutzt werden, und dass nach Verschluss der Augen sofort wieder die abnorme Gliederstellung auftritt.

7. Die Rollbewegungen.

Allen Untersuchern, welche die einseitige Labyrinthexstirpation beim Kaninchen ausgeführt haben, sind die heftigen Rollbewegungen, welche das Tier nach der operierten Seite hin ausführt, ein Hauptgegenstand des Interesses gewesen. An Versuchen zu einer genaueren Analyse hat es auch nicht gefehlt. Als die wichtigsten seien hier die Ausführungen von Ewald und von Winkler wörtlich angeführt.

Ewald (a. a. O. S. 195) geht nur kurz auf seine Erfahrungen beim Kaninchen ein:

„Im ganzen eignen sich diese Tiere nicht sehr gut zur Untersuchung der Labyrinthstörungen. Ich erwähne sie hier nur, weil sie ein Symptom allerdings so ausgesprochen zeigen, wie man es weder beim Hund noch bei der Katze sehen kann. Es sind dies die Rollungen kurze Zeit nach der Fortnahme eines Labyrinthes.

Legt man ein solches Tier auf den Boden, so rollt es durch das ganze Zimmer hindurch, und man kann bei ihm mit grösster Schärfe den Grund für dieses Rollen feststellen. Wie bei allen einseitig labyrinthlosen Tieren werden die gekreuzten Extremitäten gestreckt und abduziert gehalten, sind aber dabei beweglich. Die gleichseitigen Extremitäten sind flektiert und adduziert, d. h. sie werden an den Körper angelegt. Zu gleicher Zeit sind sie unbeweglich. Setzt man daher das Kaninchen auf den Boden, so neigt der Körper, infolge der Streckung der Beine der gekreuzten Seite, zur operierten Seite hinüber und fällt, da er hier an den angezogenen Beinen keine Stütze findet, nach dieser Seite um. Auf dem Rücken liegend, benutzt das Kaninchen allein die Beine der gekreuzten Seite, um sich wieder umzuwenden, wobei es dieselben unter dem Körper durchzieht und daher die rollende Bewegung in derselben Richtung fortsetzt. Diese selben Beine werden aber sofort wieder gestreckt, wenn die Bauchlage erreicht ist, und damit wiederholt sich das Spiel immer von neuem. Wenn man aufmerksam zusieht, bemerkt man leicht, dass die gleichseitigen Beine bei den Rollbewegungen überhaupt nicht bewegt werden, sondern stets ruhig am Körper angezogen bleiben. Es sind also allein die gekreuzten Beine, welche diese Bewegungen ausführen.“

Sehr viel eingehender hat sich Winkler mit dem Studium der Rollbewegungen befasst. Er gelangte dabei zu Ergebnissen, welche wir in einigen der wichtigeren Punkte bestätigen können (a. a. O. S. 21):

„As soon as the animal (that hitherto was bound, and was therefore constrained to keep its head straight) has been loosened and set on its legs, or laid down on the operated side, a new tempest of involuntary movements does follow. The head is turned with extreme vigour towards the operated side, in such a manner, that the cheek on that side is put down to the ground. Sometimes even the turning of the head is so excessive, that, the dorsal part of the head—turning towards the operated side—touches the ground. Simultaneously with the movements of the head, the upper limb opposite to the operated side is extended and abducted as far as possible from the body. With this limb the animal is scratching the ground, as if trying to support itself by its leg in order to prevent further rolling. Generally however it does not succeed in this.

The animal is beating the air desperately with the foreleg opposite to the amoved labyrinth. This fore-leg, still abducted and extended as far as possible, rises and rises, until at last it has got into a vertical stand. The dorsal part of the head touches the ground, at this moment, for the turning upward and the lifting of the opposite shoulder, subsequent to the turning of the head, is the cause of the motion of the foreleg. As soon as the foreleg has crossed the vertical level, another movement appears. The animal cannot maintain the hind part of the body in the habitual attitude, now that the fore-part of the body is so far turned. It has done so, until the fore-leg had reached the vertical level (or until the dorsal part of the head had

touched the ground), but the turning of the head still continues. Now at once the animal subverts the hind-part of the body and also turns it to the operated side.

Doing so — the animal has then rolled round its longitudinal axis in the direction of the operated side, and it is not rare to see this movement repeated several times.

Every revolution is accomplished in two tempos, or rather it may be decomposed into two semi-revolutions. By the first of these, head, and neck are turned towards the operated side, the opposite shoulder is turned upward, subsequently the crossed fore-leg is extended and abducted and turned upward also. The turning of head and neck goes on until a position is attained, that does not allow of maintaining the hind-part of the body in its original position towards the distorted fore-part. This first part of the revolution apparently does not depend on the will of the animal, but seems rather to be involuntary, as an inevitable automatisme. Head and neck (and subsequently the opposite foreleg is rised) are forced in their position to the side of the operation. But the second part of the revolution movement has another origine. It is impossible for the animal with its fore-part so turned, to maintain the original position of the hind-part, and it seems, that this movement depends from the animal's willing. Voluntarily the hind-part is thrown towards the operated side . . .

. . . For the extremities on the operated side remain inactive during the revolution round the longitudinal axis. They are lax . . .

. . . We will therefore commence with the rolling of the body around its longitudinal axis in the direction of the operated side.

I have demonstrated already, that neck and head, shortly after the operation, have been turned round in such a manner that for a normal animal it becomes impossible to remain seated on the ground with its lower extremities, its fore-part having assumed a forced attitude, exceeding a certain degree. All the more so, because of the fact that this position does not retain permanently the same intensity, but is at intervalls suddenly intensified.

If the rabbit, like the pigeon, did possess a long and easily movable neck, that could be laid down on the ground and find a support there, whilst the head was being turned upward, then the turning might perhaps, at it is in pigeons, still be checked, and the turning of the head only might occur until 270° or even 360° .

Now this is impossible in rabbits. Therefore the animals roll. This rolling of the body round its longitudinal axis is therefore always accomplished in two tempos. The first automatic tempo of the rolling is the same as it is observed in pigeons. The head is thrown vigorously towards the operated side, turned so far, that its dorsal cranial plane touches the ground. The head then turns 180° . As is described already, at this moment the upper extremity of the opposite side, drawn by the movement of head and neck, is extended and abducted as far as possible from the body, and by scratching the ground tries to prevent a further turning of the head. But if once the head has been turned further, if its dorsal plane touches the ground, if the turning surpasses 180° , the aid of the upper extremity becomes

useless. The extremity is itself turned upward, and the moment, when it does arrive in the vertical plane (the turning of the head then reaches 270°), the second tempo of the rolling sets in with a vigorous jerk, and the hind part of the body is thrown round by the animal by an energetic voluntary movement. The fact, that the rolling of the body round its longitudinal axis is always preceded by a very intense turning of head and neck, supports the probability that the mechanism of the revolution may be a consequence of the automatic initial turning of neck and head . . .

. . . The fact, that the revolutions cease, when the deviation of the anterior part of the body is corrected so far that sitting is made possible again, offers a strong argument for the presumption, that the revolution is quite dependent on the intensity of the turning of neck and head.

Still there is another, very important argument for this opinion. The animal, though rolling with the outmost violence, can be released immediadely from these revolutions, if the other "labyrinth" is also removed. By this second operation the turned position of head and neck has likewise ceased as by enchantment, and also has the deviation of the eyes disappeared in consequence of it."

Wie man sieht, leitet Ewald die Rollbewegungen hauptsächlich ab von der Stellung und den Bewegungen der tonisch gestreckten gekreuzten Extremitäten. Diese Vorstellung ist zweifellos viel zu einfach. Winkler dagegen zerlegt die Rollbewegung in zwei Phasen: in der ersten dreht das Tier seinen Kopf und Hals bis um ca. 180° und nimmt dabei das gestreckte Vorderbein der gekreuzten Seite mit. Diese Bewegung wird so lange fortgesetzt, bis das Tier sein Gleichgewicht nicht mehr halten kann. Dann wirft es sich mit einer willkürlichen Bewegung, der zweiten Phase, herum und bringt dadurch seine hinteren Extremitäten nach der anderen Seite hinüber. Auch diese Schilderung ist noch viel zu einfach, aber sie enthält bereits zwei wichtige Elemente, die für die Erklärung des Rollens in Betracht kommen, nämlich die ursächliche Bedeutung der Drehung von Kopf und Hals, und die Erkenntnis, dass das Rollen über den Rücken als eine besondere Reaktionsbewegung aufzufassen ist.

Wir haben uns davon überzeugen müssen, dass es ganz unmöglich ist, den Bewegungen eines rollenden Kaninchens mit blossem Auge zu folgen. Mit zunehmender Übung gelingt es wohl, einzelne charakteristische Bewegungsphasen jedesmal wiederzuerkennen, aber einzelne Teile der Bewegung verlaufen so schnell, dass man nicht erkennen kann, was eigentlich vorgeht. Wir haben daher eine grosse Reihe von kinematographischen Aufnahmen rollender Kaninchen mit dem kleinen „Ernemann-Kino“ gemacht, und zwar von allen

Seiten, von vorne, hinten und von beiden Seiten. Diese Serienaufnahmen gestatten, den Vorgang in allen Einzelheiten zu studieren.

Die Bildgrösse unserer Aufnahmen beträgt 10:15 mm. Da die photographische Vergrösserung von vielen hundert Einzelaufnahmen sehr beträchtliche Kosten veranlasst hätte, wurde in der Weise vorgegangen, dass von jedem Negativ ein Positiv angefertigt wurde und dann das Negativ und das zugehörige Positiv nebeneinander mit dem Projektionsapparat auf einen grossen Bogen Zeichenpapier projiziert wurde. Darauf wurde das Negativ sorgfältig nachgezeichnet und dabei das daneben projizierte Positiv als stete Kontrolle benutzt. Nach einiger Übung erhielten wir so sehr zuverlässige Bilder. Diese wurden dann durch Herrn G. A. Evers auf der hiesigen Universitätsbibliothek photographisch reproduziert. Danach sind die beigegebenen Abbildungen angefertigt worden. Dem Bibliothekar Herrn J. F. van Someren und Herrn G. A. Evers sagen wir für die erwiesene Hilfe unseren besten Dank.

Jeder Erklärungsversuch der Rollbewegungen muss von der Tatsache ausgehen, dass ein einseitig labyrinthloses Kaninchen nach der Operation nicht ununterbrochen rollt, sondern dass diese Bewegungen anfallsweise auftreten. In den Zwischenpausen liegt das Tier entweder (in den ersten Stunden nach der Operation) auf der labyrinthlosen Seite, oder es kann (am ersten bzw. zweiten Tage nach der Operation) ruhig aufrecht sitzen und kann sich sogar, wenn es auf die Seite gefallen ist, wieder aufrichten und in der oben geschilderten Haltung dasitzen. Entweder „spontan“ oder auf irgendeinen Reiz, der häufig durch die Untersuchung des Tieres gegeben ist, wird dann ein Anfall von Rollbewegungen ausgelöst, der das Tier durch das ganze Zimmer treiben kann und gewöhnlich erst zu Ende kommt, wenn die eine Zimmerwand dem weiteren Rollen ein festes Hindernis entgegensetzt. Das Tier kann also ganz normal sitzen, und trotzdem rollt es zwischendurch. Es muss also ausser dem Tonusunterschied der Gliedmaassen und ausser der abnormen Drehung von Kopf, Hals und Rumpf noch etwas dazu kommen, das die Rollbewegungen auslöst.

Bei aufmerksamer Betrachtung kann man schon mit blossem Auge erkennen, worum es sich handelt. Sieht man von oben auf ein am Boden rollendes Tier, so sieht man, dass dabei die Beine abwechselnd gebeugt und gestreckt werden, und zwar wird dieses mit grösster Kraft ausgeführt. Mit anderen Worten: das Tier läuft. Dabei wird gleichzeitig auch die Wirbelsäule abwechselnd gebeugt und gestreckt, und der Körper des Tieres bekommt dabei,

von oben gesehen, abwechselnd eine Konvexität nach rechts und nach links.

Tatsächlich hat sich nun beim Studium der Kinematogramme ergeben, dass hierin die eigentliche Erklärung der Rollbewegungen liegt. Es handelt sich um sehr starke Laufbewegungen eines Tieres, dessen Körper spiralförmig gedreht ist, und das infolgedessen nicht vorwärts kommt, sondern sich beim Laufen durch den Raum schraubt.

Wie dieses im einzelnen vor sich geht, wird am besten an der Hand der Abbildungen deutlich gemacht.

Auf Fig. 9 (S. 237) sieht man ein linksseitig operiertes Kaninchen, welches auf den Beschauer zurollt. Bild *a 1* zeigt das Tier mit dem Vorderkörper in sitzender Stellung, während der Hinterkörper auf der rechten Seite liegt. Eine vollständige Rollung ist in 20 Bildern aufgenommen (bis Bild *c 4*). Wenn man zunächst das Verhalten der Hinterbeine betrachtet, so sieht man, dass dieselben dabei zweimal vollständig gestreckt und gebeugt werden. Die erste Streckung beginnt auf *a 3* und erreicht ihr Maximum auf *a 5*. Darauf werden die Hinterbeine wieder gebeugt (*a 8* und *b 1*). Die zweite Streckung beginnt auf *b 2* und erreicht ihr Maximum auf *b 4* und *b 5*. Von *b 7* an werden die Hinterbeine wieder gebeugt, bis *c 3*. Von *c 4* ab beginnt die Streckung für die nächste Rollung (Maximum auf *c 8*). Die Vorderbeine verhalten sich ganz ähnlich. Die erste Beugung ist auf *a 1*, die erste Streckung auf *a 4* und *a 5*, die zweite Beugung auf *a 8* und *b 1*, die zweite Streckung auf *b 5* zu sehen; auf *c 1* und *c 2* sind die Vorderbeine wieder gebeugt, danach beginnt die nächste Rollung. Sieht man sich dabei das Verhalten der Wirbelsäule an, so ist diese im Anfang (*a 1*) gebeugt, das Tier ist in Hockstellung. Gleichzeitig mit der Streckung der Beine erfolgt auch eine maximale Streckung (Dorsalflexion) der Wirbelsäule, welche ihr Maximum auf *a 4* und *a 5* erreicht. Auf *a 8* und *b 1* ist die Wirbelsäule wieder ventralwärts gebeugt, auf *b 4* und *b 5* gestreckt, auf *c 3* gebeugt usw. — Mit anderen Worten: das Tier hat, um einmal um seine Längsachse zu rollen, zwei vollständige Sprünge ausgeführt. Der eine Sprung hat es aus der rechten Seitenlage über den Bauch in die linke Seitenlage, der zweite Sprung aus dieser über den Rücken wieder zurück in die rechte Seitenlage gebracht.

Wenn ein normales Kaninchen derartige Sprünge ausführt, so kommt es dabei vorwärts. Das einseitig labyrinthlose Tier kommt dagegen nur wenig vorwärts und rollt statt dessen um seine Längs-

achse. Wie dieses zustande kommt, erkennt man am besten auf den Serienaufnahmen, auf denen das Tier von vorne photographiert ist (Fig. 10, s. S. 239). Man sieht dann, dass das Tier die Zwischenpausen zwischen den einzelnen Sprüngen, also die Zeit, während welcher es in einer der beiden Seitenlagen sich befindet, dazu benutzt, um die spiralförmige Drehung eines Körpers wieder herzustellen, welche beim Sprunge ganz oder teilweise aufgehoben gewesen war. Erst wenn diese spiralförmige Drehung sich wieder ausgebildet hat, erfolgt der nächste Sprung.

Auf Bild *a 5* der Fig. 10 hat das Tier die rechte Seitenlage erreicht, nachdem es auf *a 1* bis *a 4* über seinen Rücken gerollt war. Es liegt nun auf seiner rechten Schulter und der rechten Hinterbacke, die Hinterbeine liegen links vom Tiere. In dieser Lage bleiben sie bis zu Bild *c 3* und *c 4*. Während dieser Zeit hat sich aber der Kopf so weit gedreht, dass nicht mehr das linke, sondern das rechte Auge nach oben sieht, und ebenso hat sich der Thorax gedreht. Auf Bild *a 8* bis *b 4* kommt der Kopf aus der Seitenlage in die aufrechte Stellung, indem der Vorderkörper sich über die links liegenden Vorderbeine hinüberschiebt und dabei der Kopf auch nach links gewendet wird, so dass der ganze Körper eine nach links konkave Haltung bekommt. Die Drehung des Vorderkörpers schreitet aber ruhig weiter fort, das linke Auge gelangt nach unten, und infolge der Drehung des Halses wird der dazu gehörige Halsreflex auf das rechte Vorderbein (Kieferbein) ausgelöst, welches dadurch tonisch gestreckt wird (*b 7* bis *c 5*), während das linke Vorderbein weniger Tonus besitzt (*c 2* und *c 3*). In diesem Stadium liegt also das Tier vorne mit der linken Schulter, hinten mit der rechten Hinterbacke auf. Auf Fig. 11 Bild *c 5* bis *c 7* kann man diese charakteristische Verdrehung ebenfalls sehr gut erkennen.

Erst wenn dieses Stadium erreicht ist, erfolgt der nächste Sprung, indem der Kopf gehoben, die Wirbelsäule dorsalflektiert und alle vier Beine gestreckt werden. Dieser Sprung wirft das Tier auf die andere Seite hinüber.

Die Serienaufnahmen der Fig. 10 lassen die Details dieser Bewegung sehr gut erkennen. Auf den Bildern der Reihe *b* ist der Körper des Tieres, während der Kopf und der Thorax die oben geschilderte Drehung ausführen, nach links konkav, die Wirbelsäule ventralflektiert. Während nun das Tier diese Lage zunächst ruhig beibehält, dreht sich der Kopf mit dem linken Auge nach unten. Das Resultat hiervon für die Halswirbelsäule erkennt man, wenn

man Bild *b 3* mit Bild *c 3* vergleicht. Der Kopf ist während der ganzen Zeit auf der linken Seite des Tieres geblieben, dadurch, dass er sich aber gedreht hat, ist notwendigerweise die Halswirbelsäule aus der Ventral- in die Dorsalflexion übergegangen. Es ist also die Streckung der Halswirbelsäule mit dieser Drehung ursächlich verbunden. Genau dasselbe spielt sich nun auch an dem Thorax ab. Dieser bleibt nach links konkav. Dadurch, dass er sich aber dreht, geht er aus der Ventral- in die Dorsalflexion über (*b 6* bis *c 5*). Es sind also die Drehung der vorderen Körperhälfte und die Streckung der Wirbelsäule miteinander verknüpft, solange die Linkskonkavität des Tieres erhalten bleibt. Die Drehung des Halses ist, wie oben gezeigt wurde, eine direkte Folge des Labyrinthausfalles. Dasselbe gilt für die Drehung des Rumpfes. Aber wenn einmal die Halsdrehung angefangen hat, muss sie, wie oben gezeigt wurde, die Drehung des Rumpfes verstärken. Springt nun das Tier und streckt dabei seine Wirbelsäule, so ist hierdurch ein weiteres Moment gegeben, das in demselben Sinne wirkt, und so arbeitet in diesem Augenblick alles zusammen, um den Gesamteffekt zu verstärken. Bild *c 4* bis *d 2* zeigen nun den eigentlichen Sprung. Die Streckung der Wirbelsäule wird allmählich maximal und erstreckt sich auch auf die hintere Körperhälfte. Da die Linkskonkavität des Körpers beibehalten ist, dreht sich dabei das Tier auf die andere Körperseite. Zunächst liegen aber die Hinterbeine noch nach links (*c 4*). Diese kommen erst nach der anderen Seite hinüber, wenn der eigentliche Sprung mit der Streckung der Beine erfolgt. Diese Streckung der Hinterbeine ist auf *c 4* bis *c 8* zu sehen. Auf *c 8* bildet das ganze Tier einen dorsalkonkaven Bogen; es liegt nur noch mit der Oberbauchgegend auf der Unterlage auf und muss durch das Gewicht des Kopfes auf seine linke Seite hinüberfallen¹⁾. Die Hinterbeine gelangen also von der einen Seite auf die andere, indem sie stark nach hinten gestreckt werden und bei der darauffolgenden Beugung (*d 1* und *d 2*) das Becken bereits nach der anderen Seite hinübergefallen ist. Gleichzeitig ist auch die Sprungbewegung der Vorderbeine erfolgt (*c 4* bis *d 2*). Man sieht, dass zuerst das rechte Vorderbein (Kieferbein) tonisch gestreckt ist (*c 4*), dass darauf das linke Vorderbein den ersten „Schritt“ tut (*c 5* und *c 6*), und dass danach das rechte Vorderbein ebenfalls nach vorne geht (*c 7* und *c 8*). Diese

1) Dasselbe auf Fig. 14 Bild *b 6* bis *b 8* von hinten aufgenommen.

Reihenfolge entspricht den früher von uns an dezerebrierten Tieren gemachten Erfahrungen, wonach, wenn bei gedrehtem Kopfe Laufbewegungen auftreten, dabei immer das „Schädelbein“, das den geringeren Strecktonus hat, antritt. Auf Bild *c 8* ist der Sprung voll ausgebildet. Auf *d 1* liegt das Tier bereits auf der anderen Seite. Nunmehr wird die Wirbelsäule wieder ventralwärts gebeugt, die Vorder- und Hinterbeine kommen wieder auf den Boden und sind auf Bild *d 4* gebeugt, und die nächste Phase der Rollbewegung besteht nun darin, dass die Drehung des Vorder- gegen den Hinterkörper sich wieder von neuem ausbildet.

Fig. 11 (S. 241) zeigt diesen selben Vorgang in deutlicher Weise. Besonders ist das Hinüberdrehen des Kopfes nach der anderen Seite, die von vorne nach hinten fortschreitende Streckung der Wirbelsäule, der Sprung mit Streckung der Hinterbeine, die tonische Streckung des rechten Vorderbeines, das „Antreten“ mit dem linken Vorderbein und das Herumfallen des ganzen Körpers nach links auf den Bildern *c 3* bis *d 3* vortrefflich zu erkennen. — Fig. 12 (S. 243) zeigt auf den Bildern *b 5* bis *c 2* ungefähr das gleiche, nur schliesst sich hieran die Ventralbeugung der gestreckten Wirbelsäule mit solcher Vehemenz an, dass dabei der Kopf und der ganze Vorderkörper in die Luft gehoben werden und dadurch auch diese Phase (*c 3* bis *d 1*) einen sprungartigen Charakter bekommen. — Fig. 13 (S. 245) zeigt die gleiche Phase einmal mehr von vorne (*a 1* bis *a 8*), einmal mehr von der linken Seite (*c 1* bis *e 4*).

Betrachtet man auf Fig. 10 die Bilder *c 3* bis *d 2*, auf Fig. 11 die Bilder *d 1*—*3*, auf Fig. 13 die Bilder *e 2*—*4*, so wird sofort deutlich, dass das linke Vorderbein nicht, wie die früheren Beobachter meinten, beim Rollen ganz ruhig und unbewegt bleibt, sondern eine sehr kräftige Bewegung ausführt. Dasselbe gilt für das linke Hinterbein; denn sonst würde es überhaupt gar nicht nach der anderen Seite hinüberkommen. Der Grund, weshalb die Bewegung bei der einfachen Betrachtung dem Beschauer entgeht, liegt in der ausserordentlichen Geschwindigkeit dieser Phase. In Fig. 13 z. B. liegt das Tier bereits auf *b 8* in linker Seitenlage und bleibt darin (mit dem Hinterkörper) bis *d 7*, das sind 16 Bilder, während der eigentliche „Sprung“ von *d 8* bis *e 3*, also auf vier Bildern vollendet ist. Wenn man die Bilder kinematographisch projiziert, sieht man, dass diese Bewegung mit einem äusserst schnellen Ruck erfolgt, und dass es ganz unmöglich ist, dabei irgendwelche Details zu erkennen.

Wir hatten auf Fig. 10 die Rollbewegung so weit verfolgt, bis auf Bild *d 4* das Tier nach dem Sprunge auf seiner linken Seite lag und der Körper aus der Dorsalflexion in die Ventralflexion mit Beugung der Beine übergang. Durch diese Ventralflexion wird der Kopf (vom Beschauer aus gesehen) von rechts nach links herüber geschwungen (*d 2* bis *d 6*). Gleichzeitig erfolgt aber die Wiederherstellung der Drehung von Kopf, Hals und Thorax gegen den Hinterkörper. Auf Bild *d 2* liegt das linke Auge nach unten, auf *d 5* dagegen der Scheitel. Die gleiche Bewegung spielt sich auf Fig. 9 Bild *a 5* bis *b 2* ab. Auf *a 5* ist das linke Auge, von *a 7* ab dagegen das rechte Auge gegen den Beschauer gerichtet, und während das Tier hinten in der linken Seitenlage liegen bleibt (*a 6* bis *b 2*), rollt der Vorderkörper auf den Rücken. Auf Fig. 12 sieht man von *a 4* bis *a 8* diese Drehung des Vorderkörpers noch deutlicher.

Nun wiederholt sich derselbe Vorgang, den wir oben bei der umgekehrten Seitenlage sich abspielen sahen. Auf Fig. 12 Bild *a 4* und *a 5* gelangt das Tier in die linke Seitenlage mit ventralflektiertem Körper und bildet daher, vom Beschauer gesehen, einen nach links konkaven Bogen. Diese Bogenstellung behält es nun zunächst bei. Wenn es daher seinen Vorderkörper dreht, so muss dadurch die Beugung der Wirbelsäule im Vorderkörper sich in eine Streckung verwandeln (*a 7*, *a 8* und *b 1*). Damit ist der Anfang zu der nächsten Sprungbewegung gegeben, welche über den Rücken erfolgt. Die Streckung der Wirbelsäule schreitet weiter nach hinten fort, die Hinterbeine werden nach hinten, die Vorderbeine nach vorne gestreckt (Fig. 9 Bild *b 3* bis *b 5*), und nunmehr erfolgt, sobald die Drehung des Vorderkörpers einen gewissen Grad überschritten hat, ein Herüberklappen des ganzen Tieres nach der anderen Seite. Dieses tritt genau in der gleichen Weise ein, wie es in der vorhergehenden Abhandlung (s. oben S. 172) für normale Tiere geschildert wurde.

Dort wurde gezeigt, dass, wenn man ein normales Kaninchen auf den Rücken legt und ihm seinen Kopf z. B. nach links dreht, dass dann eine Drehung des Beckens im umgekehrten Sinne eintritt, so dass die linke Hinterbacke nach unten kommt. Dreht man nun aber das Tier über seinen Rücken in der durch den Kopf angefangenen Richtung, so klappt das Becken, wenn die dorsoventrale Thoraxachse die Vertikale um einen gewissen Betrag passiert hat, nach der anderen Seite um, so dass die rechte Hinterbacke nach unten kommt und die Wirbelsäule nach rechts konkav wird. Fig. 4 und 5 der vorigen Abhandlung veranschaulichen diese Bewegung.

Auf S. 204 der vorliegenden Abhandlung wurde dann gezeigt, dass genau dieselbe Bewegung auch bei einseitig labyrinthlosen Kaninchen eintritt, welche ihren Kopf schon von selber in der gedrehten Stellung halten.

Diese Bewegung erfolgt nun beim Rollen über den Rücken. Sie ist am übersichtlichsten zu erkennen auf den Serienaufnahmen, auf welchen das Tier von hinten aufgenommen ist (Fig. 14 S. 247). Doch wird sie auch auf den Fig. 9—13 deutlich. Auf Fig. 14 ist das Tier bei *c1* durch den „Sprung“ über den Bauch in die linke Seitenlage gekommen. Bei *c2* beginnt bereits die Drehung des Vorderkörpers. Auf *c3* hat das rechte Vorderbein die Vertikale passiert, auf *c6* sind beide Vorderbeine sichtbar, und die dorso-ventrale Thoraxachse hat die Vertikale passiert. Auf *c6* liegt die linke Hinterbacke noch auf dem Tische, auf *c7* und *c8* erfolgt das Herumschwingen des Beckens, und auf *d2* liegt die rechte Hinterbacke unten, das Tier hat die rechte Seitenlage erreicht. Die Hinterbeine sind auf *c2* noch gebeugt. Auf *c3* wird das rechte Hinterbein („Kieferbein“) im Knie und Fussgelenk gestreckt, das andere Hinterbein folgt, auf *c5* beginnt die Streckung der Hüfte, auf *c6* die der Lendenwirbelsäule, und das Tier rollt dann (*c7* und *8*) in ganz gestrecktem Zustand über seinen Rücken. Diese Bewegung erfolgt wieder mit einem schnellen Ruck. Wir haben in der vorigen Arbeit wahrscheinlich gemacht, dass es sich bei dem Herumklappen der Lendenwirbelsäule um eine rein passive Bewegung des gedrehten Beckens handelt, das einfach der Schwerkraft folgt. Unterstützt wird diese Bewegung aber bei dem Rollen durch die kräftige Streckung der Beine und der Wirbelsäule. Auch Winkler hat bereits diese Phase der Rollbewegung als etwas Besonderes herausgehoben und fasst sie als eine Willkürreaktion des Tieres auf, wenn es durch das Rollen in eine unmögliche Körperstellung hineingebracht wird.

Wir stimmen im Prinzip mit Winkler überein, nur brauchen wir nach unseren Erfahrungen an normalen Tieren in dieser Bewegung keine Willkürreaktion zu sehen. Damit stimmt überein, dass auch dezerebrierte Tiere, wenn sie rollen, diese Phase gerade so gut zeigen wie einseitig labyrinthlose Kaninchen mit intaktem Grosshirn.

Auf Bild *d2* der Fig. 14 hat das Kaninchen die rechte Seitenlage erreicht, von welcher oben S. 228 die Schilderung der Roll-

bewegung ausgegangen war. Es beginnt nunmehr die folgende Rollung in genau dergleichen Weise, indem das Tier zunächst die Drehung seines Vorderkörpers wiederherstellt, darauf durch einen „Sprung“ über seinen Bauch in die andere Seitenlage kommt, danach wieder die Drehung des Vorderkörpers herstellt, und danach wieder durch einen „Sprung“ über seinen Rücken rollt; und so geht es weiter, bis irgendein äusseres Hindernis oder die Ermüdung dem Rollen ein Ziel setzt.

Da in den beiden Seitenlagen das Tier seine Wirbelsäule ventralwärts krümmt, so erhält man, wenn man auf ein am Boden rollendes Tier von oben herabsieht, einen sehr merkwürdigen Anblick, da der ganze Körper fortwährend hin und her schwingt, indem er bald nach rechts, bald nach links konkav wird. Der Übergang zwischen diesen beiden Stellungen erfolgt jedesmal durch eine der beiden „Sprungphasen“, welche beide mit sehr grosser Geschwindigkeit ausgeführt werden, so dass man mit blossem Auge nur die Krümmungen erkennen kann, nicht aber die Art, wie sie zustande kommen.

Nach der hier gegebenen, auf kinematographische Aufnahmen gestützten Darstellung sind also die Rollbewegungen einseitig labyrinthloser Kaninchen Lauf- und Springbewegungen von Tieren, deren Körper infolge dieses Eingriffes spiralg gedreht ist, und die infolgedessen sich dabei durch den Raum hindurchschrauben. Nach unseren Erfahrungen sind die Lauf- und Springbewegungen zum Zustandekommen des wirklichen Rollens unerlässlich. Vor allem kann das Rollen über den Bauch nur dann erfolgen, wenn dabei die Wirbelsäule und die Hinterbeine gestreckt werden. Denn sonst können die Hinterbeine nicht nach der anderen Seite hinübergebracht werden. Wohl kann es vorkommen, dass ein ruhig dasitzendes Tier aus irgendeinem Grunde einmal auf seine labyrinthlose Seite umfällt, danach seinen Vorderkörper dreht und infolgedessen einmal über seinen Rücken rollt. Wenn es aber auf die andere Seite kommt, so setzt es sich danach gewöhnlich wieder auf; in anderen Fällen dient diese abnorme Lage dann als Reiz für die Auslösung einer richtigen Springbewegung¹⁾.

1) So haben wir mehrmals gesehen, dass einseitig labyrinthlose Kaninchen 1—2 Monate nach der Operation, wenn die Periode der Rollbewegungen längst vorüber ist, aber die Kopfdrehung ihr Maximum erreicht hat, wieder anfangen, über ihren Rücken zu rollen. Setzt man ein solches Tier auf den Boden, so nimmt seine Kopfdrehung langsam zu, erreicht nach 1—2 Minuten 135°. Dabe

Durch diese Auffassung des Rollens wird auch die alte Streitfrage gegenstandslos, ob das Rollen als eine Reiz- oder Ausfallserscheinung aufzufassen sei. In Wahrheit ist sie beides. Die spiralige Drehung des Körpers ist eine Ausfallserscheinung, teilweise direkt verursacht durch den Labyrinthverlust, teilweise sekundär verursacht durch die Drehung des Halses, welche ihrerseits wieder eine direkte Ausfallserscheinung ist. Die Lauf- und Sprungbewegungen treten dagegen, wie bei jedem normalen Tiere, auf Reiz ein. Daher sind die Rollbewegungen auch um so heftiger und dauern um so länger an, je mehr bei der Labyrinthexstirpation der Oktavusstamm misshandelt worden ist, je mehr Blutung dabei aufgetreten ist usw. Mit zunehmender Übung bei der Operation wird das Rollen danach immer geringer; man kann Tiere operieren, welche nach der Operation nur wenige oder gar keine Rollbewegungen ausführen und schon nach wenigen Stunden ruhig dasitzen; zu diesem Zwecke muss man nach Fortnahme des Vestibulums den Stamm des Oktavus möglichst unberührt lassen. Bei den letzten Operationen war es gewöhnlich möglich, vorherzusagen, ob das Tier stark oder schwach rollen würde. Der Hauptreiz für die Auslösung der Lauf- und Sprungbewegungen liegt also in der Operationswunde. Doch kann dieser Reiz auf die verschiedenste Weise von anderen Körperstellen aus verstärkt werden. Jedes Anfassen oder Untersuchen der Tiere ist imstande, einen Anfall von Rollungen auszulösen. — Durch das Gesagte wird es verständlich, warum ein Tier manchmal ruhig dasitzen, dann aber kurz darauf mit der grössten Heftigkeit durch das ganze Zimmer rollen kann.

Dass beim Rollen eine wenn auch geringe Vorwärtsbewegung des ganzen Körpers zustande kommt, lehrt ein Vergleich von Bild *a 5* und *c 8* auf Fig. 9 und von Bild *a 1* und *d 7* auf Fig. 10.

Wenn wirklich, wie im vorhergehenden gezeigt wurde, die Rollbewegungen aufzufassen sind als Lauf- und Sprungbewegungen von Tieren, deren Körper spiralig gedreht ist, so muss man das Rollen

wird das vordere „Kieferbein“ stark gestreckt und abduziert. Hierdurch und durch das Übergewicht des Kopfes fällt das Tier dann auf die Seite des Labyrinthverlustes. Jetzt rollt es einmal über seinen Rücken auf die andere Seite und setzt sich dann ruhig auf. Nunmehr kann die Kopfdrehung wieder zunehmen und dasselbe Spiel sich mehrmals wiederholen. Stets aber wird nur je eine Rollung über den Rücken ausgeführt, und das Tier sitzt danach wieder (vgl. das Protokoll S. 186).

nicht nur dadurch verhindern bzw. einschränken können, dass man alle Reize fernhält und die Operation am Oktavus so schonend als möglich ausführt, sondern auch dadurch, dass man die spirale Drehung des Körpers aufhebt oder vermindert. Das ist nun auch tatsächlich der Fall. Man kann jeden, auch den heftigsten Anfall von Rollbewegungen dadurch kupieren, dass man den Kopf gegen den Thorax geradesetzt. Dann setzt sich das Tier in den meisten Fällen gerade auf und rollt nicht mehr. Oder es fährt in seinen Lauf- und Strampelbewegungen fort; dieselben führen aber nicht mehr zu Rollungen, sondern lassen das Tier symmetrisch nach vorn springen. Lässt man dann den Kopf wieder frei, so beginnen sofort wieder die stärksten Rollbewegungen.

Wie oben gezeigt worden ist, wird durch das Geradesetzen des Kopfes zugleich auch die Drehung des Thorax gegen das Becken vermindert und ausserdem der Tonusunterschied zwischen den Extremitäten der beiden Körperseiten verringert. Alles dieses wirkt in demselben Sinne wie die Aufhebung der Kopfdrehung selber, mit dem Resultat, dass nunmehr Lauf- und Sprungbewegungen kein Rollen mehr veranlassen können.

Sehr viel schwieriger ist es, nach einseitiger Labyrinthexstirpation durch Drehen des Kopfes nach der anderen Seite das Tier dazu zu bringen, nach der anderen Seite zu rollen. Es ist uns dieses nur in einer Minderzahl der Fälle gelungen. Der Grund hierfür ist leicht zu erkennen. Da in den ersten Tagen nach der Operation durch Geradesetzen des Kopfes die Rumpfdrehung und der Tonusunterschied der Extremitäten nur zu einem Teile rückgängig gemacht werden können, so ist erst ein gewisser Grad von Überdrehung des Kopfes nach der anderen Seite nötig, um die Stellungsanomalie vollständig zu kompensieren. Daher wird auch bei stärkerer Drehung des Kopfes nach der anderen Seite die umgekehrte Rumpf- und Thoraxdrehung immer nur in geringem Grade auftreten können, so dass dieses nicht genügend ist, um das Rollen nach der anderen Körperseite zustande kommen zu lassen.

Zum Schluss ist noch die Frage zu erörtern, ob es gelingt, ein normales Kaninchen, das sich im Besitze seiner beiden Labyrinthe befindet, durch Drehen seines Kopfes zu Rollbewegungen zu veranlassen. Wie in der vorigen Abhandlung (s. S. 172) gezeigt wurde, kann man jedes normale Kaninchen, dem man den Kopf gedreht hat, aus der Seitenlage über den Rücken in die andere

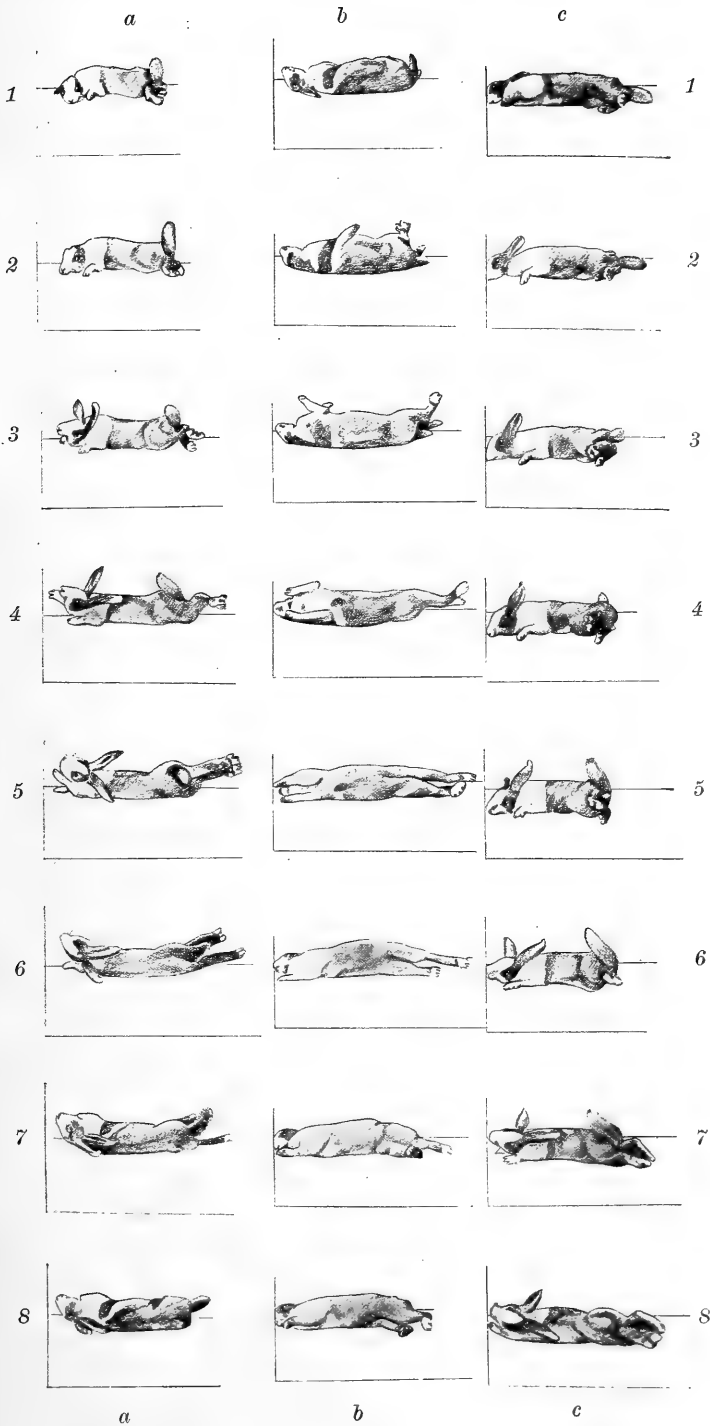


Fig. 9.

Fig. 9—14. Kaninchen, linksseitige Labyrinthexstirpation, 29. Juni 1912. Kinematographische Aufnahmen der Rollbewegungen kurze Zeit nach dem Erwachen aus der Äthernarkose.

Seitenlage rollen lassen, wobei das Tier genau die gleichen Bewegungen ausführt wie ein rollendes Labyrinthkaninchen. Wenn das normale Tier aber über den Rücken gerollt ist, setzt es sich gewöhnlich sofort wieder auf und befindet sich dann in normaler Hockstellung. Nur wenn man es zufällig so trifft, dass das Kaninchen gerade Sprung- oder Strampelbewegungen macht, so rollt es auch über seinen Bauch und kann dann mehrere vollständige Rollungen hintereinander ausführen. Es ist uns dieses verschiedene Male bei normalen Kaninchen in der deutlichsten Weise gelungen, doch kann man dieses Zusammentreffen nicht jedesmal nach Willkür hervorrufen, und dieser Versuch eignet sich daher nicht zu Demonstrationen.

In dem vorstehenden Abschnitte konnte auf Grund einer Reihe von Serienaufnahmen eine Analyse der Rollbewegungen einseitig labyrinthloser Kaninchen gegeben werden. Es handelt sich um Sprung- oder Laufbewegungen bei Tieren, deren Körper infolge der Operation eine spiralige Drehung bekommen hat, und die daher nicht vorwärts springen, sondern sich durch den Raum schrauben. Eine ganze Rollung um die Längsachse kommt durch zwei Sprünge zustande, von denen der eine das Tier über seinen Bauch, der andere über seinen Rücken dreht. Dabei werden jedesmal Extremitäten und Wirbelsäule gestreckt. Durch diese Sprünge kommt das Tier abwechselnd in die rechte und linke Seitenlage, wobei es seine Beine beugt und die Wirbelsäule ventralflektiert. Sobald die eine oder die andere Seitenlage erreicht ist, beginnt sich der Vorderkörper zu drehen, wodurch sich die während des Sprunges verlorengegangene Drehung des Rumpfes wiederherstellt.

Das Rollen erfolgt anfallsweise, zwischen den einzelnen Anfällen kann das Tier ruhig dasitzen.

Das Rollen über den Rücken kann man bei normalen Kaninchen dadurch nachahmen, dass man sie mit gedrehtem Kopfe aus der einen Seitenlage über den Rücken in die andere bewegt. Dabei erfolgt dann genau dasselbe Herumschwingen des Beckens und der Hinterbeine wie bei rollenden Labyrinthkaninchen.

Durch Geradesetzen des Kopfes kann man die Rollungen sofort unterbrechen.

Die zum Zustandekommen des Rollens erforderliche spiralige Drehung des Körpers ist nach den Ergebnissen der früheren Abschnitte als Ausfallserscheinung, die Anfälle von Laufbewegungen sind als Reizerscheinung aufzufassen.

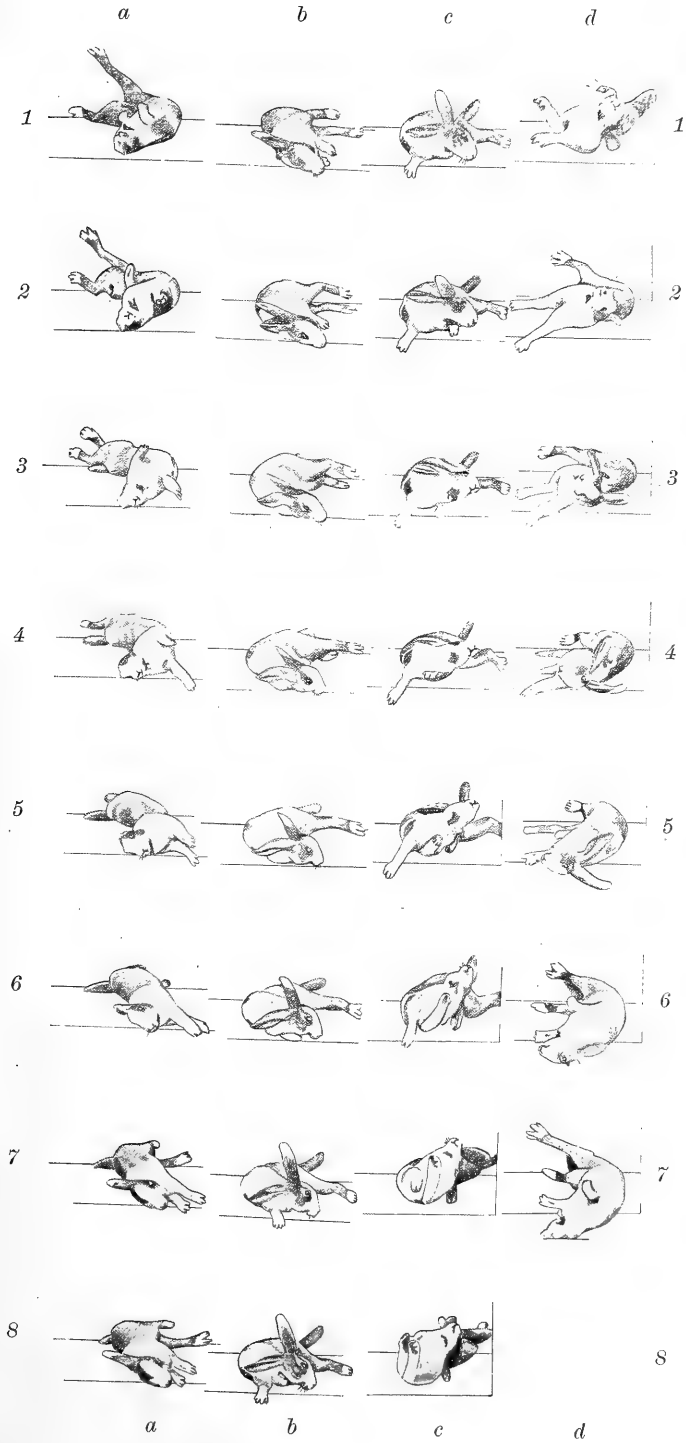


Fig. 10.

8. Zusammenfassung.

Aus dem verwickelten Symptomenkomplex, wie er nach einseitiger Labyrinthexstirpation beim Kaninchen auftritt, liessen sich in den vorstehenden Abschnitten diejenigen Folgezustände herauschälen, welche als direkte Wirkungen des Labyrinthausfalles betrachtet werden müssen. Dieses sind:

A. Dauerfolgen.

1. Die *Augendeviation*, welche auf der labyrinthlosen Seite stärker ausgesprochen ist und in sehr deutlicher Weise von der Stellung des Kopfes im Raume abhängt. Sie ist am stärksten, wenn das restierende Labyrinth nach unten gerichtet ist. Dagegen ist sie am schwächsten, wenn das restierende Labyrinth nach oben gerichtet ist, also bei derjenigen Kopfstellung, welche das Tier beim Sitzen annimmt.

2. Die *Halsdrehung* nach der Seite des Labyrinthverlustes. Sie ist von der Augendeviation unabhängig. Ihr Grad hängt ebenfalls von der Stellung des Kopfes im Raume ab; sie ist maximal, wenn der Scheitel nach unten, minimal, wenn er nach oben sieht, ist aber auch bei der letzteren Kopfstellung noch sehr deutlich ausgesprochen. Die Kopfstellung, bei welcher die Halsdrehung am stärksten ist, ist also nicht identisch mit derjenigen, bei welcher die Augendeviation maximal ist.

3. Die *Drehung* des ganzen Rumpfes bis zum Becken. Dieselbe erscheint als eine Fortsetzung der Halsdrehung. Durch beide zusammen bekommt der ganze Körper eine spiralige Drehung.

4. Die *Wendung* des Kopfes nach der Seite des Labyrinthverlustes. Sie ist schwächer ausgesprochen als die Drehung und ebenfalls von der Lage des Kopfes im Raume abhängig.

B. Vorübergehende Folgen.

Die *Abnahme* des Strecktonus der Gliedmaassen an der Seite des Labyrinthverlustes. Dieselbe ist kurz nach der Operation stark ausgesprochen, wird schon nach wenigen Tagen deutlich geringer und schwindet nach etwa 8 Wochen ganz.

Auf diese direkten Folgen des einseitigen Labyrinthverlustes superponiert sich der Einfluss der Halsdrehung, welcher sich auf den Rumpf und die Glieder erstreckt. Dieser Einfluss ist sehr intensiv. Hierdurch wird erstens die durch den Labyrinth-

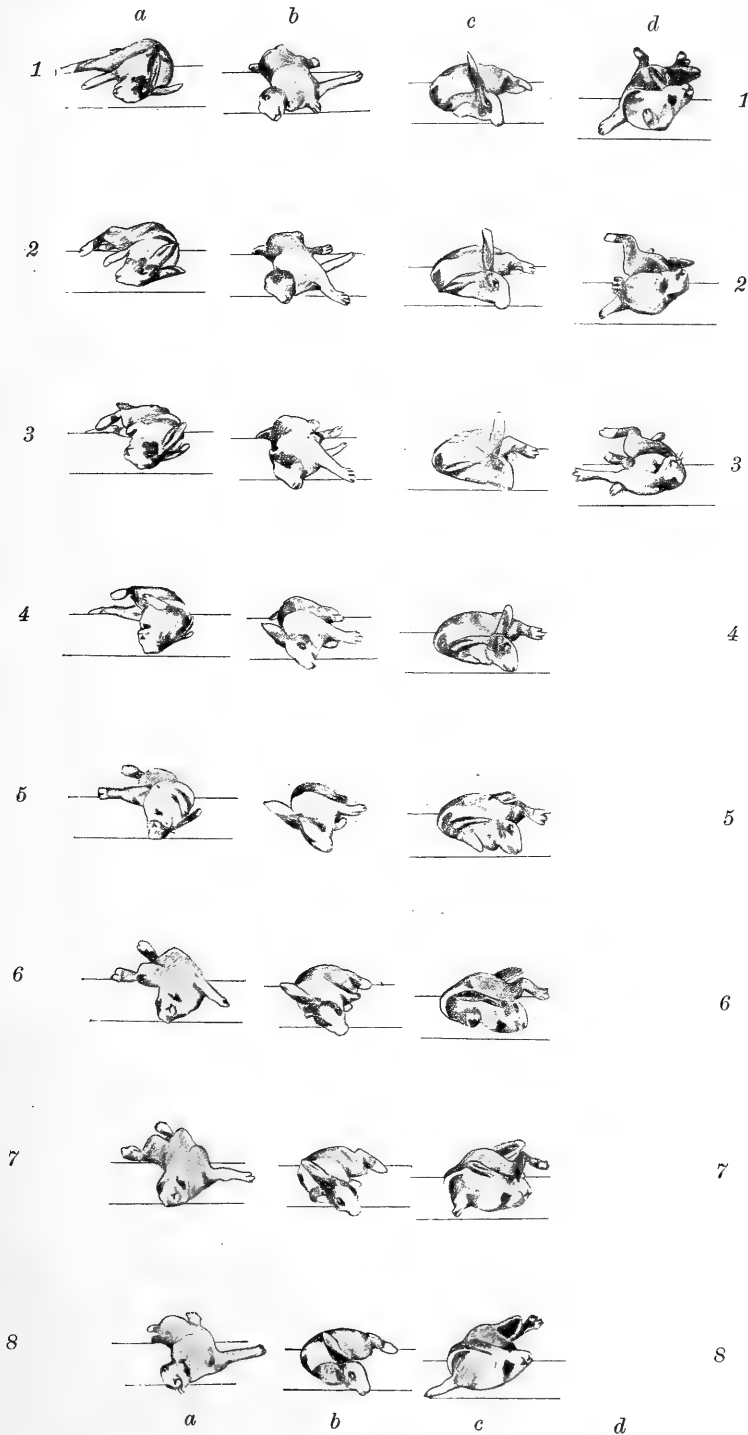


Fig. 11.

ausfall bewirkte Drehung des Rumpfes deutlich vermehrt, zweitens der Strecktonus der Glieder auf der Seite des intakten Labyrinthes sehr beträchtlich verstärkt, auf der anderen Seite ebenso stark vermindert. In den ersten 8 Wochen nach der Operation addiert sich dieser Effekt zu den vorübergehenden Folgen des Labyrinthausfalles, nach dieser Zeit beherrschen die Halsreflexe den Extremitätentonus ganz allein.

Die Kopfwendung hat nur einen geringeren Einfluss auf die Körperstellung.

Man kann die Wirkung der Halsreflexe jederzeit dadurch ausschalten, dass man den Kopf gegen den Thorax geradesetzt. Dann hat man es allein mit den direkten Labyrinthausfallsfolgen zu tun. Geradesetzen des Kopfes bei einem sitzenden Tier hat die folgenden Wirkungen:

1. Die Augendeviation wird verstärkt.
2. Die Rumpfdrehung wird vermindert, aber nicht vollkommen aufgehoben.
3. Der Strecktonus der Extremitäten wird (falls längere Zeit nach der Operation verstrichen ist) auf den beiden Körperseiten gleich. Kurze Zeit nach der Operation wird durch Geradesetzen des Kopfes der Tonusunterschied zwischen den beiderseitigen Gliedmaassen nur vermindert.
4. Die abnorme Körperhaltung beim Sitzen wird nahezu vollständig korrigiert; es bleibt nur eine geringe Rumpfdrehung und in der ersten Zeit nach der Operation ein geringer Tonusunterschied der Gliedmaassen auf den beiden Körperseiten übrig.
5. Die Rollbewegungen werden sofort unterbrochen.

Dreht man einem Kaninchen nach einseitigem Labyrinthverlust seinen Kopf nach der anderen Seite, so wird dadurch die Augendeviation maximal, etwa vorhandener Nystagmus schwindet, der Rumpf dreht sich nach der entgegengesetzten Seite (wenn auch weniger, als die ursprüngliche Rumpfdrehung betrug). Kurz nach der Operation wird der Tonusunterschied zwischen den beiderseitigen Extremitäten aufgehoben, dagegen wird später sogar der umgekehrte Tonusunterschied der Gliedmaassen hervorgerufen, und beim Sitzen tritt die spiegelbildlich umgekehrte abnorme Körperhaltung ein.

Längere Zeit nach der Operation wird von dem sitzenden Tier die abnorme Körperstellung zum Teil korrigiert. Die Kopf-

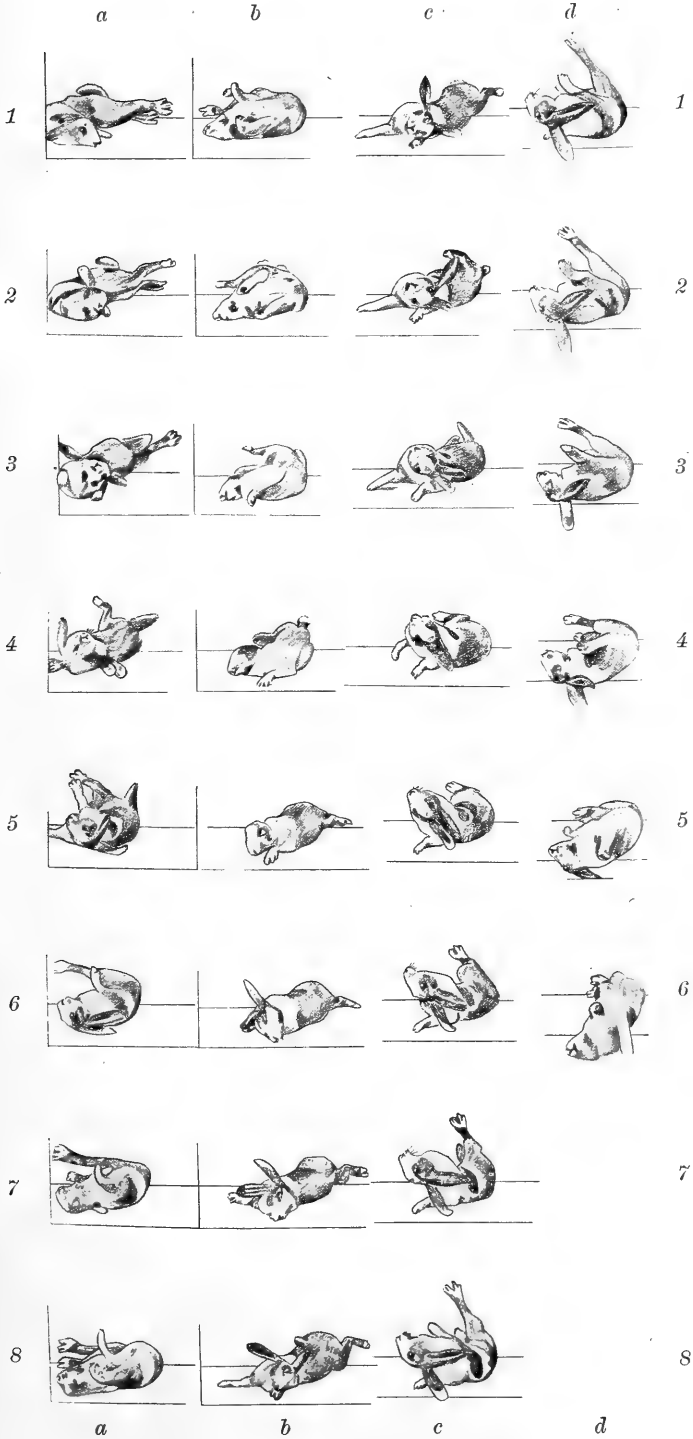


Fig. 12.

drehung wird geringer, die Kopfwendung schwindet ganz, die Pfoten werden wieder symmetrisch gehalten. Bringt man das Tier aber in eine abnorme Lage, z. B. mit dem Kopfe nach unten, so tritt die abnorme Körperhaltung sofort wieder hervor. Die Korrektur der abnormen Stellung der Extremitäten wird mit Hilfe der Augen zustande gebracht und lässt sich durch Verschluss der Augen rückgängig machen.

Die Erregungen, welche kurze Zeit nach der Operation von der Wunde, wahrscheinlich hauptsächlich vom Oktavusstamme ausgehen, veranlassen, verstärkt durch andere sensible Reize, Anfälle von sehr heftigen Lauf- und Sprungbewegungen. Da der Körper der Tiere spiralig gedreht ist, so erfolgt hierbei keine Progression, sondern das Tier schraubt sich durch den Raum. Dieses sind die Rollbewegungen. Einmaliges Rollen über den Rücken kann auch ohne Sprungbewegung zustande kommen.

Über die Entstehung des Nystagmus haben wir keine besonderen Untersuchungen angestellt. Doch stellte sich heraus, dass bei derjenigen Kopfstellung, bei welcher die Augendeviation maximal wurde, der Nystagmus verschwand, und bei derjenigen Kopfstellung, bei welcher die Augendeviation minimal war, der Nystagmus am stärksten auftrat.

Von allen von uns untersuchten Tierarten sind die direkten Labyrinthausfallsfolgen beim Kaninchen am stärksten ausgesprochen. Wir haben daher die Schilderung der Versuche an diesem Tiere vorangestellt und die Ergebnisse am eingehendsten diskutiert. Bei den anderen Tierarten liegen die Verhältnisse einfacher. Daher wird die Darstellung kürzer sein können.

III. Versuche an Meerschweinchen.

1. Methodik.

Labyrinthexstirpationen beim Meerschweinchen sind von Dreyfuss¹⁾ beschrieben worden. Dieser machte einen grossen Schnitt um die Ohrmuschel, eröffnete den Gehörgang, entfernte Trommelfell und Gehörknöchelchen und bahnte sich so den Weg zum Labyrinth. In anderen Fällen ging er im Dunkeln mit einem Exkavator durch das Trommel-

1) R. Dreyfuss, Experimenteller Beitrag zur Lehre von den nicht-akustischen Funktionen des Ohrlabyrinths. Pflüger's Arch. Bd. 81 S. 604. 1900.

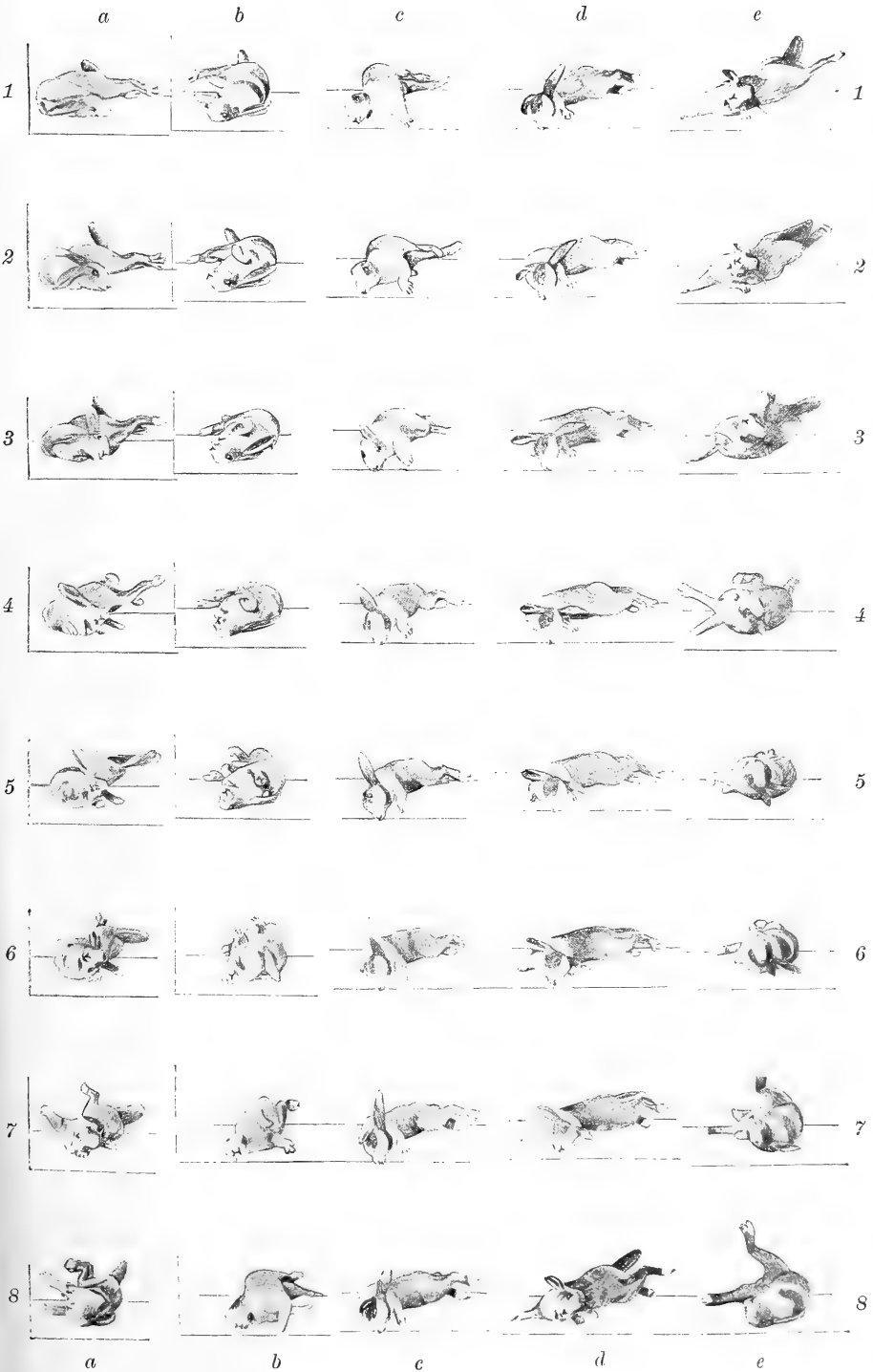


Fig. 13.

fell und zerstörte von da aus das Labyrinth. Van Rossem¹⁾ eröffnete die Bulla und brachte durch das Foramen rotundum eine Arsen-Lysolpaste in das Labyrinth, um dasselbe zu zerstören. Doch konnte er seine Tiere nicht länger als 9 Tage am Leben halten.

Wir sind in derselben Weise vorgegangen wie beim Kaninchen, legten in Äthernarkose von einem kleinen Hautschnitte am Halse medial vom Unterkieferwinkel unter Schonung von Gefässen und Muskeln die Bulla ossea frei, eröffneten diese mit dem Meissel, vergrösserten die Öffnung mit dem Papageienschnabel, schlugen darauf die Decke des Promontoriums mit dem Meissel fort und räumten das ganze Labyrinth aus, bis drei Bogengangsöffnungen und der Stamm des Oktavus freilagen. Die Öffnungen der Bogengänge wurden ausgeputzt, der Oktavusstamm mit der Spitze der Pinzette umgangen. Das Trommelfell bleibt dabei unverletzt, die Heilungschancen sind sehr gute. Doch haben wir einige Tiere an Pneumonie verloren. Die Beobachtung der Tiere erstreckt sich bis über 7 Monate.

2. Allgemeines Verhalten der Meerschweinchen nach einseitiger Labyrinthausschaltung.

Eine eingehende Schilderung der Folgen einer einseitigen Labyrinthexstirpation beim Meerschweinchen hat Dreyfuss aus dem Ewald'schen Laboratorium gegeben. Er sah direkt nach der Operation sehr heftige Symptome auftreten, die bereits am folgenden Tage zum grossen Teil geschwunden waren. Als Dauerfolge war vor allem eine Drehung des Kopfes nach der operierten Seite festzustellen. Van Rossem sah dagegen infolge der Ätzpaste, die er in das Labyrinth eingebracht hatte, die stürmischen Symptome bis zum Tode andauern. Unsere Erfahrungen decken sich in den wesentlichen Punkten mit denen von Dreyfuss.

Als Beispiel diene das abgekürzte Protokoll des von uns am längsten beobachteten Tieres:

3. Dezember 1912. Meerschweinchen IV. Exstirpation des linken Labyrinthes in Äthernarkose. Nach dem Erwachen aus der Narkose ist der Kopf 45° nach links gedreht, der Kopf und der ganze Rumpf sind stark nach links gewendet, so dass die Wirbelsäule nach links konkav ist und die Schnauze das linke Hinterbein berührt. Deutliche Deviation der Augen nach der operierten Seite, starker Nystagmus. Das Tier rollt nach links.

4. Dezember. Nystagmus noch vorhanden. Kopf beim Sitzen 30° nach links gedreht, in wechselndem Grade gewendet. Konkavität des Körpers viel geringer. Kein Rollen, dagegen Manebewegungen

1) A. van Rossem, Gewaarwordingen en reflexen, opgewekt van uit de halfeirkelvormige kanalen. Onderz. Physiol. Labor. Utrecht V t. 9 p. 151. 1908.

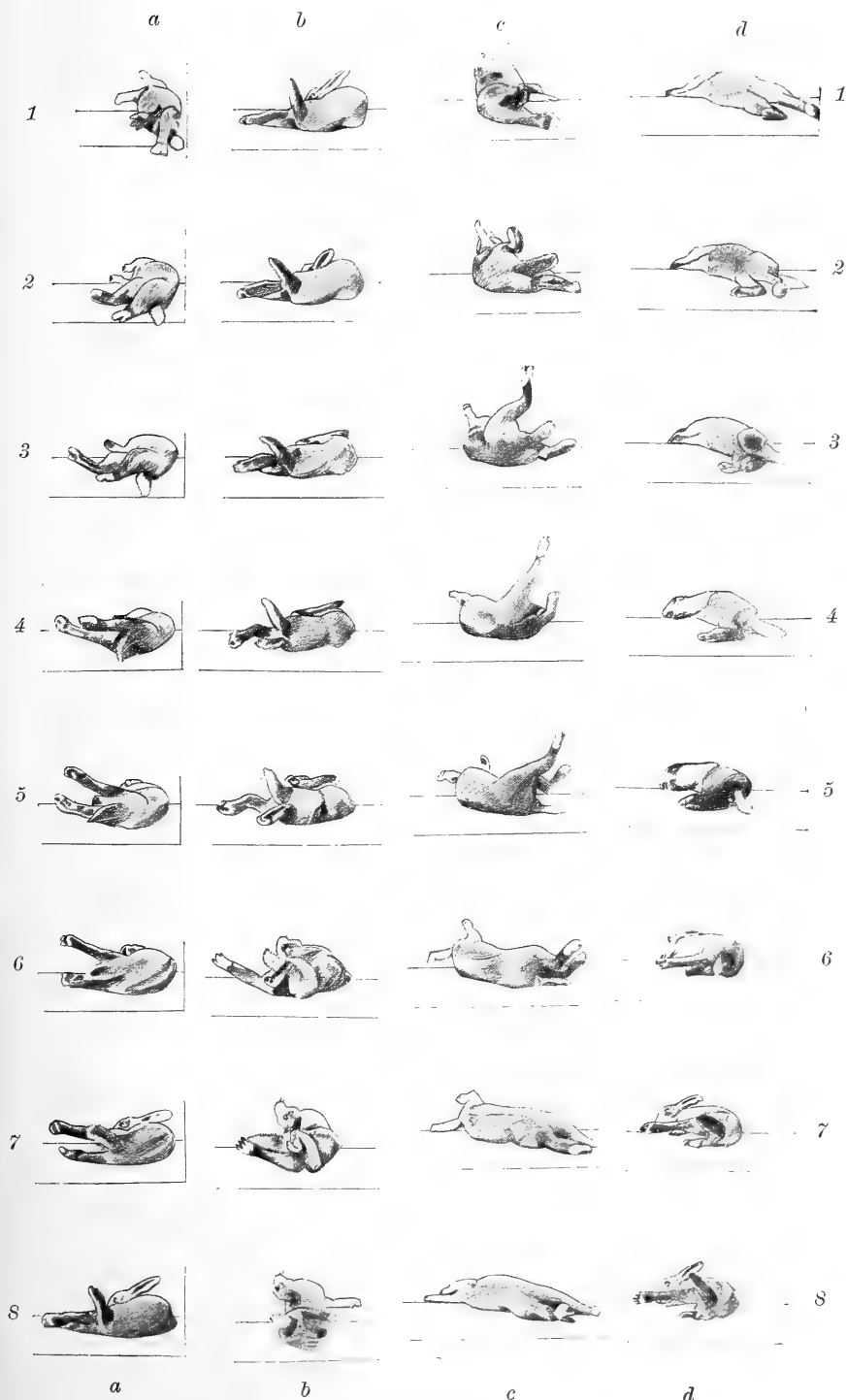


Fig. 14.

nach links. In Hängelage mit dem Kopfe nach unten Thorax 45° , Kopf über 90° gegen das Becken nach links gedreht, $20\text{--}30^{\circ}$ nach links gewendet. Rechte Vorderpfote gestreckt.

5. Dezember. Beim Sitzen Kopf 30° gedreht, nicht mehr gewendet, das Tier kann im runden Käfig nach beiden Seiten an der Wand entlang laufen, kein Nystagmus.

7. Dezember. Sitzt so gut als normal, nur ist der Kopf 20° nach links gedreht. Bei dieser Kopfstellung ist die Augendeviation sehr gering. Kein Nystagmus. Kein Rollen. Aus der Rückenlage kann das Tier sich rechts und links herum in die normale Hockstellung bringen. Beim Hängen mit dem Kopfe nach unten ist die untere Thoraxapertur 30° , die obere 45° , der Kopf 90° gegen das Becken gedreht, aber nicht mehr gewendet.

12. Dezember. Kopf beim Sitzen 60° gedreht, rechtes Vorderbein gestreckt und abduziert, Hinterpfoten normal gehalten. Sehr geringe Augendeviation. Tier kann im Käfig rechts- und linksherum laufen.

18. Februar. Beim Sitzen ist der Kopf 45° , der Thorax 20° nach links gedreht. Das rechte Auge ist etwas nach oben, das linke etwas nach unten abgelenkt. Die Vorderpfoten werden symmetrisch gehalten, werden aber die Augen geschlossen, so wird das rechte Vorderbein gestreckt abduziert. Verschieblichkeit des ganzen Tieres auf der Unterlage ist nach links leichter möglich als nach rechts. Läuft lebhaft nach allen Seiten umher, frisst gut, ist sehr stark gewachsen. Beim Hängen mit dem Kopfe nach unten ist die untere Thoraxapertur 30° , die obere 60° , der Kopf 90° gegen das Becken nach links gedreht, nicht gewendet. Rechtes Vorderbein gestreckt.

Von da an wird das Tier alle 14 Tage untersucht, ohne dass sich in seinem Verhalten bis zum 1. Juli 1913 etwas ändert.

Als unmittelbare Folgen der Operation sind der Nystagmus, das Rollen, die starke Wendung des ganzen Körpers nach der Seite des Labyrinthverlustes, Manegebewegungen, bei einigen Tieren auch Kopfnystagmus anzusehen.

Die Dauerfolgen sind am besten zu sehen, wenn das Tier mit dem Kopfe nach unten hängt. Als solche sind nachweisbar die Augendeviation, die Drehung des Kopfes und des ganzen Rumpfes nach der operierten Seite und die Streckung des rechten Vorderbeines.

Es erhebt sich nunmehr die Frage nach dem gegenseitigen Zusammenhang dieser Symptome. Wie für das Kaninchen werden wir auch hier zu erörtern haben, welche Folgezustände direkte Folgen des Labyrinthausfalles sind und welche sekundär durch die Drehung des Halses hervorgerufen werden.

3. Die Augensymptome.

Die Augensymptome beim Meerschweinchen sind den beim Kaninchen beschriebenen sehr ähnlich. Nach linksseitiger Operation

ist das linke Auge ventralwärts und nach vorne, das rechte dorsalwärts abgelenkt. Der Nystagmus schlägt in umgekehrter Richtung. Er ist unmittelbar nach der Operation am stärksten, geht aber bald an Intensität zurück, ist meist am folgenden Tage schon deutlich geringer und am zweiten bis neunten Tage endgültig verschwunden.

Ebenso wie beim Kaninchen ist sowohl die Augen-deviation als der Nystagmus sehr stark abhängig von der Stellung des Kopfes im Raume. Wenn z. B. nach linksseitiger Labyrinthexstirpation das sitzende Tier den Kopf nach links gedreht hält, so ist die Augendeviation minimal, der Nystagmus dagegen sehr stark ausgebildet. Dreht man dagegen den Kopf in umgekehrter Richtung, so dass sich das linke Auge oben befindet, so wird die Augendeviation maximal, und der Nystagmus nimmt deutlich an Stärke ab, verschwindet sogar in den meisten Fällen ganz. Steht der Kopf mit dem Scheitel nach oben und mit horizontaler Mundspalte, so erreichen Deviation und Nystagmus mittlere Werte. Wie beim Kaninchen ist also bei maximaler Deviation der Nystagmus am geringsten und umgekehrt.

Das Maximum für die Deviation der Augen ist dann vorhanden, wenn der Kopf aus der symmetrischen Stellung so gedreht ist, dass das intakte Labyrinth nach unten sieht und das Ohr der operierten Seite nach oben. Während der Nystagmus nur beschränkte Zeit nach der Operation nachzuweisen ist, erweist sich die Deviation mit der oben geschilderten Abhängigkeit von der Kopfstellung als eine konstante Dauerfolge.

Unmittelbar nach der Operation ist auch in der Minimumstellung für die Augendeviation (Ohr der operierten Seite nach unten) die Augenablenkung vorhanden. Nach einigen Tagen wird sie jedoch bei dieser Kopfstellung geringer. Später, nach Wochen und Monaten, findet man dann bei dieser Stellung des Kopfes das nach unten gerichtete Auge der operierten Seite meistens gar nicht mehr abgelenkt, während das nach oben gerichtete Auge der normalen Seite etwas dorsalwärts abgelenkt ist, so dass noch ein schmaler Rand der weissen Sclera am Rande des unteren Augenlides zum Vorschein kommt. Wenn man dagegen in diesem Stadium den Kopf in die Maximumstellung für die Deviation bringt (Ohr der operierten Seite nach oben), so ist das nach oben gerichtete Auge der operierten Seite maximal abgelenkt. Es ist ventralwärts und nach vorn (nasalwärts) deviiert, und zwar so stark, dass manchmal überhaupt nur das

Weisse in der Lidspalte zu sehen ist. Das nach unten gerichtete Auge der nicht operierten Seite ist ebenfalls abgelenkt, aber nicht ganz so hochgradig als das andere. Es steht dorsalwärts, manchmal dorsalwärts und etwas nach vorn.

Es ergibt sich also, dass beim Meerschweinchen ähnlich wie beim Kaninchen die Augenablenkung und der Nystagmus von der Stellung des Kopfes im Raume abhängig sind; dass der Nystagmus am stärksten ist bei geringster Augendeviation und bei stärkster Augendeviation verschwindet; dass die Augendeviation durch einen tonischen Reflex von dem intakten Labyrinth aus bedingt wird, dessen Stärke je nach der Stellung dieses Labyrinthes im Raume wechselt; dass, wenn bei intakten Tieren das eine Labyrinth sich in der Maximumstellung für die Augenabweichung befindet, das andere in der Minimumstellung ist.

4. Die Drehung von Kopf, Hals und Rumpf.

Packt man einige Tage, Wochen oder Monate nach der Operation ein einseitig labyrinthloses Meerschweinchen an der Lendenwirbelsäule und lässt es mit dem Kopfe nach unten hängen, so ist sein Körper in derselben Weise und in der gleichen Richtung spiralig gedreht, wie wir das oben für Kaninchen beschrieben haben. Die untere (kaudale) Thoraxapertur steht 20—45°, im Mittel 30° gegen das Becken gedreht, die obere (kraniale) Thoraxapertur 30—70°, im Mittel 45°, der Kopf ist meistens etwa 90° gegen das Becken gedreht. Dabei wird das Vorderbein der nicht operierten Seite gestreckt gehalten. Der Kopf hängt gewöhnlich mit der Schnauze gerade nach unten, eine Wendung ist nur in den ersten Tagen nach der Operation zu sehen, sie kann bis zu 30° betragen. Wenn man nun den Kopf gegen den Thorax gerade setzt, so wird diese spiralige Drehung des Rumpfes aufgehoben, und der Körper des Tieres hängt vollkommen symmetrisch nach unten. Um sich vor Täuschungen zu hüten, kann man bei dieser Lage des Tieres auch den Thorax mit der Hand umfassen, so dass das Becken frei in der Luft schwebt. Auch unter diesen Umständen wird bei Geradesetzen des Kopfes die Beckendrehung aufgehoben.

Es ergibt sich also ein wichtiger Unterschied gegenüber dem Kaninchen. Während bei letzterem nach Geradesetzen des Kopfes noch eine deutliche Beckendrehung erhalten bleibt, ist dieses beim Meerschweinchen nicht der Fall. Beim Meerschweinchen ist nur die

Drehung des Halses eine direkte Folge des Labyrinthausfalles. Die Drehung des übrigen Rumpfes ist keine direkte Wirkung des Labyrinthverlustes, sondern sekundär durch die Drehung des Halses zustande gebracht.

Dasselbe Resultat erhält man, wenn man das Tier in Rückenlage untersucht. Legt man ein einseitig labyrinthloses Meerschwein auf den Rücken, so dreht dasselbe seinen Kopf, so dass nach linksseitiger Operation das linke Auge nach oben (ventralwärts) sieht. Dann liegt seine linke Hinterbacke auf dem Tische auf. Setzt man nun den Kopf gegen den Thorax gerade, so stellt sich auch das Becken gerade.

Besonders anschaulich ist dieser Versuch, wenn man ein Tier benutzt, das so gezeichnet ist, dass die Grenze zwischen seinen verschiedenfarbigen Flecken gerade über die ventrale Mittellinie verläuft. Man kann auch das ganze Tier mit der Hand in der Luft halten und die Reaktion des Beckens ungestört durch den Einfluss der Unterlage untersuchen. Stets ist das Resultat das gleiche.

Nur bei zwei Tieren haben wir am ersten und zweiten Tage nach der Operation gesehen, dass beim Geradesetzen des Kopfes noch ein Rest von Rumpfdrehung erhalten blieb. Bei den übrigen Tieren war dieses auch am ersten Tage nach der Operation nicht der Fall.

In Rückenlage mit gedrehtem Kopfe ist je nach der Lagerung des Tieres, geradeso wie beim Kaninchen, das Becken entweder im umgekehrten Sinne gedreht, oder die Lendenwirbelsäule nach der „Kieferseite“ konkav. Es sei daher auf die ausführliche, für das Kaninchen gegebene Schilderung verwiesen.

Es ergibt sich aus den in diesem Abschnitte mitgetheilten Beobachtungen, dass beim Meerschweinchen durch einseitige Labyrinthexstirpation direkt (ausser einer vorübergehenden Wendung des Kopfes nach der operierten Seite) nur eine dauernde Drehung des Halses veranlasst wird. Die Drehung des übrigen Körpers, welche als Dauerfolge der Operation besonders bei Hängelage mit dem Kopfe nach unten sichtbar wird, ist eine sekundäre Folge, welche durch einen tonischen Halsreflex verursacht ist. Sie kann jederzeit durch Geradesetzen des Kopfes gegen den Hals rückgängig gemacht werden. Hierdurch ergibt sich ein wichtiger Unterschied gegenüber dem Kaninchen, bei welchem die Rumpfdrehung eine direkte Folge des Labyrinthverlustes ist und nur durch den genannten Halsreflex verstärkt wird.

5. Der Tonus der Extremitäten.

Legt man ein einseitig labyrinthloses Kaninchen auf den Rücken, ohne die Kopfdrehung zu korrigieren, so haben die Beine auf der Seite des Labyrinthverlustes geringeren Strecktonus als die Beine der anderen Körperseite. Der Tonusunterschied ist meistens an den Vorderbeinen grösser als an den Hinterbeinen, ist aber auch an den letzteren zu erkennen. Er ist noch 7 Monate nach der Operation nachzuweisen.

Korrigiert man die Kopfdrehung, indem man den Kopf gegen den Thorax geradesetzt, so ist der Effekt ein verschiedener, je nachdem man kurz nach der Operation oder einige Tage später untersucht. Kurz nach der Operation bleibt auch bei geradegesetztem Kopfe der Tonusunterschied zwischen den beiderseitigen Extremitäten bestehen, wenn er auch durch Geradesetzen des Kopfes verringert wird. Man muss dann, um den Strecktonus der Glieder auf beiden Seiten gleich zu machen, den Kopf mehr oder weniger stark nach der anderen Seite drehen, also die Kopfdrehung überkorrigieren. Schon nach wenigen Tagen ändert sich das. Frühestens am zweiten, spätestens am sechsten Tage ist bei geradegesetztem Kopfe der Gliedertonus beiderseits gleich. Dieses Verhalten bleibt danach monatelang bestehen. Dreht man dann den Kopf nach der anderen Seite, so kehrt sich der Tonusunterschied der Extremitäten um, und die Beine der operierten Seite bekommen grösseren Strecktonus. In diesem Stadium ist also der Tonusunterschied der Extremitäten des einseitig labyrinthlosen Meerschweinchens ausschliesslich durch die Kopfdrehung bedingt.

Hieraus folgt, dass beim Meerschweinchen eine direkte Wirkung des einseitigen Labyrinthverlustes auf den Tonus der Gliedmaassen nur wenige Tage nach der Operation nachzuweisen ist, indem die Extremitäten der operierten Seite schlaffer sind als die der anderen Seite. Während beim Kaninchen dieser Einfluss etwa zwei Monate lang deutlich war, handelt es sich beim Meerschweinchen nur um einen schnell vorübergehenden Effekt. Nach dieser Zeit ist der Tonusunterschied der Glieder auf den beiden Körperseiten ausschliesslich bedingt durch die Drehung des Halses und kann jederzeit durch Korrigieren der Kopfstellung rückgängig gemacht werden. Wird der Kopf nach der anderen Seite gedreht, so kehrt sich der Tonusunterschied der Glieder um. Dieser Einfluss der Kopfdrehung ist eine Dauerfolge der Operation.

6. Die Körperhaltung beim Sitzen.

Wenn wir die Frage erörtern, in welcher Weise sich die bisher geschilderten Einflüsse kombinieren, um die Haltung des sitzenden Tieres zustande zu bringen, so ist es zweckmässig, die verschiedenen Stadien nach der Operation getrennt zu besprechen.

Direkt nach der Operation und noch am folgenden Tage ist das Tier bereits imstande aufrechtzuzsitzen, der Kopf ist 45° oder mehr nach der operierten Seite gedreht; der Thorax hängt nach derselben Seite über. Ausserdem ist der Kopf und der ganze Rumpf nach der Seite der Operation gewendet, so dass die Schnauze das Hinterbein berührt. Das Vorderbein der gesunden Seite ist stark gestreckt und abduziert.

Bereits in diesem Stadium kann man durch Geradesetzen des Kopfes die Stellungsanomalie des Tieres aufheben. Sie kommt also überwiegend durch die Kopfabweichung zustande. Dass die Rumpfdrehung direkt nach der Operation ganz oder wenigstens überwiegend eine Folge der Halsdrehung ist, wurde oben gezeigt. Der Tonusunterschied der Vorderbeine ist in diesem Stadium nicht ausschliesslich von der Kopfdrehung beherrscht, die direkte Wirkung des Labyrinthverlustes spielt auch noch mit, ist aber, wie auch der Erfolg des Kopfgeradesetzens beweist, von untergeordneter Bedeutung.

Es ist schon Dreyfuss aufgefallen, dass direkt nach der Operation wohl das Vorderbein der gesunden Seite gestreckt und abduziert ist, nicht aber das Hinterbein der gesunden Seite. Dieses liegt manchmal geradezu unter dem Leibe, und es kann das Hinterbein der operierten Seite sogar, wie wir in einem Falle sahen, gestreckt und abduziert sein. Diese scheinbare Ausnahme erklärt sich in einfacher Weise. Sie ist nämlich durch die sehr starke Wendung des Tieres bedingt und verschwindet, wenn man die Wendung korrigiert. Durch die Wendung werden nämlich die Gliedmaassen der operierten Seite zu „Kieferbeinen“ und erhalten grösseren Strecktonus; dieser Effekt wirkt also der Halsdrehung und der direkten Wirkung des Labyrinthausfalls entgegen. An den Vorderbeinen sind diese letzteren Einflüsse so stark, dass sie nicht überkompensiert werden können; an den Hinterbeinen bekommt dagegen die Wendung manchmal die Überhand. Korrigiert man aber die Wendung, so wird auch das Hinterbein der gesunden Seite gestreckt und das der operierten Seite gebeugt.

Durch Drehung des Kopfes nach der anderen Seite kann man es meistens schon in diesem Stadium erreichen, dass das Vorderbein der operierten Seite gestreckt und abduziert, das der gesunden Seite gebeugt wird, und dass das Tier eine Haltung annimmt, als ob ihm das andere Labyrinth exstirpiert worden wäre.

Untersucht man ein Meerschweinchen einige Tage oder Wochen nach der Operation, so sitzt es mit seiner Längsachse in einer geraden Linie, die Wendung ist verschwunden (nach 2—5 Tagen). Dagegen bleibt die Drehung des Kopfes bestehen. Sie beträgt im Mittel 45° , kann auch an einzelnen Tagen bis zu 80° erreichen. Der Thorax hängt etwas nach der operierten Seite hinüber. Dieses kommt teilweise durch die Drehung des Rumpfes, teilweise durch den Tonusunterschied der Vorderbeine zustande. Die Neigung der vorderen Thoraxapertur beträgt gewöhnlich $20\text{--}30^\circ$, seltener bis zu 45° , auch die hintere Thoraxapertur kann etwas (bis zu 15°) nach der operierten Seite überhängen. Durch Geradesetzen des Kopfes wird dieses Überhängen des Thorax sofort beseitigt, indem dann sowohl die Rumpfdrehung als auch der Tonusunterschied der Glieder rückgängig gemacht wird. Dieser letztere ist beim freisitzenden Tiere in diesem Stadium noch sehr deutlich. Besonders sieht man die Streckung und Abduktion des Vorderbeines der gesunden Seite. An den Hinterbeinen ist der Unterschied geringer. Durch Geradesetzen des Kopfes verschwindet die Differenz, die beiden Vorderbeine werden völlig symmetrisch gehalten. Dreht man den Kopf nach der anderen Seite, so tritt die umgekehrte Stellung der Vorderbeine auf, das der operierten Seite wird gestreckt, das andere mehr gebeugt gehalten. Setzt man das Tier auf eine rauhe Unterlage, z. B. eine Strohmatte, so lässt es sich infolge der Streckung des Vorderbeines der normalen Seite schwerer nach dieser als nach der Seite des Labyrinthverlustes verschieben. Wird aber der Kopf gerade gesetzt, so ist auch die Verschieblichkeit nach beiden Seiten gleich. — In diesem Stadium sind also alle Haltungsanomalien des Rumpfes und der Glieder ausschliesslich veranlasst durch die Drehung des Halses.

Nach einiger Zeit lernt nun das Meerschweinchen, gerade so, wie wir es für das Kaninchen beschrieben haben, beim Sitzen die abnorme Haltung seiner Vorderbeine zu korrigieren. Untersucht man ein Tier einige Monate nach der Operation, so hält es beim Sitzen seinen Kopf noch (ca. 45°) gedreht, auch der Thorax hängt noch etwas nach der operierten Seite über infolge der durch die Halsdrehung veranlassten Rumpfdrehung, aber die Vorderbeine werden jetzt symmetrisch gehalten. An dieser Kompensation sind (wie beim Kaninchen) die Augen beteiligt. Schliesst man nämlich dem Tiere die Augen, so tritt die Streckung und Abduktion des Vorderbeines

der gesunden Seite wieder hervor. Lässt man die Augen dagegen wieder frei, so wird das abduzierte Vorderbein angezogen, und das Tier sitzt wieder wie ein normales. — Hat man durch Verschliessen der Augen die Haltungsdifferenz der Vorderbeine hervorgerufen, so lässt sie sich durch Geradesetzen des Kopfes aufheben, durch Drehen des Kopfes nach der anderen Seite in die spiegelbildlich umgekehrte verwandeln. — Da beim Sitzen mit offenen Augen in diesem Stadium die Vorderbeine symmetrisch gehalten werden, so ist auch die Verschieblichkeit des frei sitzenden Tieres nach rechts und links nicht mehr so stark voneinander verschieden wie in den früheren Stadien.

Dass überhaupt die Körperhaltung beim Meerschweinchen sehr stark durch die Stellung des Kopfes beeinflusst wird, ergibt sich auch daraus, dass die in der vorhergehenden Abhandlung beim sitzenden normalen Kaninchen beschriebenen Reflexe auf Heben und Senken des Kopfes sich auch sowohl beim normalen wie beim einseitig labyrinthlosen Meerschweinchen in jedem Stadium nach der Operation nachweisen lassen. Heben des Kopfes bewirkt tonische Streckung, Senken Erschlaffung der Vorderbeine. Es handelt sich überwiegend um einen Halsreflex, da derselbe Erfolg meistens auch eintritt, wenn die gleiche Kopfbewegung bei Rückenlage des Tieres ausgeführt wird. Ferner haben wir bei einem Meerschweinchen nach doppelter Labyrinthexstirpation folgende Halsreflexe nachweisen können: Streckung der Vorderbeine bei Heben, Beugung derselben bei Senken des Kopfes; Streckung der „Kieferbeine“ und Beugung der „Schädelbeine“ bei Drehen und Wenden des Kopfes; Konkavität der Wirbelsäule nach der „Kieferseite“ auf Drehen des Kopfes¹⁾.

Es hat sich demnach ergeben, dass die Haltung, welche der Körper des einseitig labyrinthlosen Meerschweinchens beim Sitzen einnimmt, so gut wie ausschliesslich bedingt ist durch den Einfluss, welchen die Kopfdrehung auf den Tonus der Rumpf- und Extremitätenmuskeln ausübt. Geradesetzen des Kopfes bewirkt daher eine normale Haltung des Tieres. Von geringerem und vorübergehendem Einfluss ist die Kopfwendung, welche in den ersten Tagen nach der Operation zu sehen ist. Dagegen ist die geringe Differenz im Gliedertonus, welche als direkte Folge des einseitigen Labyrinthverlustes unmittelbar nach der Operation auftritt und nach wenigen Tagen verschwindet,

1) Anmerkung bei der Korrektur: Graham Brown (Quart. Journ. of exp. Phys. vol. 4 p. 273. 1911) hat beim Meerschweinchen auf Ventralbeugung des Kopfes tonische Streckung, auf Dorsalbeugung des Kopfes tonische Beugung der Hinterbeine als inkonstante Reaktion auftreten sehen. Danach würden sich die Halsreflexe auf die Hinterbeine beim Meerschweinchen gerade so verhalten, wie bei Katze und Hund, und umgekehrt wie beim Kaninchen.

zu schwach, um einen nachweisbaren Einfluss auf die Haltung beim Sitzen ausüben. — Nach längerer Zeit lernt das Tier die abnorme Haltung seiner Gliedmaassen zu korrigieren. An dieser Kompensation sind die Augen beteiligt.

7. Die Rollbewegungen.

Die Schilderung der Rollbewegungen beim Meerschweinchen kann sehr kurz sein, da sich in allen wesentlichen Punkten eine Übereinstimmung mit den Befunden beim Kaninchen ergeben hat. Es sei daher auf die für diese Tiere oben gegebene ausführliche Schilderung verwiesen.

Die Intensität und Dauer des Rollens wechselt beim Meerschweinchen sehr stark. Manche Tiere rollen während zweier Tage, andere nur direkt nach der Operation; manche Tiere rollen spontan durch das ganze Zimmer, andere führen auf Reizung nur ein oder zwei Rollbewegungen aus. Wie beim Kaninchen tritt das Rollen anfallsweise auf, und zwischendurch kann ein Tier ganz ruhig in Hockstellung sitzen, um darauf, wenn es gereizt wird, in heftiges Rollen zu verfallen.

Wir haben von einem Meerschweinchen kinematographische Aufnahmen beim Rollen von vier verschiedenen Seiten aufgenommen. Das Studium der Films ergibt, dass es sich ebenfalls um Laufbewegungen des spiralig gedrehten Tieres handelt. Um eine ganze Rollung zu vollenden, muss das Tier zwei Sprünge ausführen, deren einer es über den Bauch, deren anderer es über den Rücken rollen lässt. Zwischendurch kommt es in eine der beiden Seitenlagen, in welcher es seine Wirbelsäule ventralwärts krümmt, die Pfoten beugt und die Drehung des Vorderkörpers gegen das Becken wiederherstellt. Bei jedem der beiden „Sprünge“ wird die Wirbelsäule gestreckt, die Vorderpfoten gehen nach vorne, die Hinterpfoten nach hinten, und das Tier wirft sich genau auf die gleiche Weise, wie es für das Kaninchen geschildert worden ist, nach der anderen Seite hinüber. Bei dieser Gleichheit der Bewegungen ist die Reproduktion der Kinogramme überflüssig.

Gegenüber dem Kaninchen ergeben sich beim Meerschweinchen folgende Unterschiede beim Rollen. Der Körper des Meerschweinchens ist kürzer und gedrungener, die Extremitäten kürzer. Aus dem letzteren Grunde ist es für das Tier nicht so schwierig als für das Kaninchen, beim Rollen über den Bauch seine Hinter-

beine von der einen Seite auf die andere zu bringen. Infolgedessen braucht die Streckung der Hinterbeine nach hinten auch nicht so exzessiv zu sein als beim Kaninchen. Doch ist sie stets vorhanden. Diejenige Phase der Bewegung, welche beim Meerschweinchen mit der grössten Kraft und Schnelligkeit erfolgt, ist nicht wie beim Kaninchen der Sprung über den Bauch, sondern der über den Rücken. Dieser erfolgt mit einem schnellen „Ruck“. Offenbar hängt dieses mit der gedrungenen Körperform zusammen, die diese Bewegung am schwierigsten zustaude kommen lässt.

Sieht man von oben auf ein rollendes Meerschweinchen, so sieht man geradeso wie beim Kaninchen, dass das Tier abwechselnd seinen Körper nach rechts und nach links krümmt; der Übergang zwischen den beiden gekrümmten Stellungen (Seitenlage) erfolgt jeweils durch eine schnelle Sprungbewegung.

Wenn das Tier in die Seitenlage gelangt ist und nunmehr die Drehung seines Vorderkörpers gegen das Becken wiederherstellt, so ist häufig besonders gut zu erkennen, dass dabei sich die „Kieferbeine“, besonders das vordere, deutlich strecken.

Es ergibt sich also, dass ebenso wie beim Kaninchen die Rollbewegungen des Meerschweinchens anfallsweise auftretende Sprungbewegungen eines spiralig gedrehten Tieres sind, das sich dabei durch den Raum schraubt. Da die spiralige Drehung des Körpers durch den Ausfall des einen Labyrinthes veranlasst ist, die Anfälle von Laufbewegungen durch Reiz ausgelöst werden, so handelt es sich auch hier um eine Kombination von Reiz- und Ausfallserscheinungen. Der wichtigste Reiz scheint hierbei von der Operationswunde selber, vermutlich vom Oktavusstamm auszugehen.

Das wird unter anderem dadurch wahrscheinlich gemacht, dass in den Versuchen van Rossem's, der das Labyrinth nicht chirurgisch, sondern mit Hilfe einer Ätzpaste entfernte, die Tiere bis zum Tode rollten.

8. Zusammenfassung.

Als direkte Folgezustände der einseitigen Labyrinthexstirpation sind beim Meerschweinchen anzusehen:

A. Dauerfolgen.

1. *Die Augendeviation, welche in der Weise von der Stellung des Kopfes im Raume abhängt, dass sie maximal ist, wenn sich*

das intakte Labyrinth unten, minimal dagegen, wenn sich das intakte Labyrinth oben befindet.

2. Die Halsdrehung nach der Seite des Labyrinthverlustes.

Dagegen ist beim Meerschweinchen (im Gegensatz zum Kaninchen) weder eine Drehung des ganzen Rumpfes noch eine Wendung des Kopfes als direkte Daucrfolge der Labyrinthexstirpation nachzuweisen.

B. Vorübergehende Folgen.

1. Abnahme des Strecktonus der Gliedmaassen an der Seite des Labyrinthverlustes. Sie ist nur unmittelbar nach der Operation nachzuweisen und ist nach wenigen Tagen verschwunden.

2. Wendung des Kopfes nach der operierten Seite. Auch diese dauert nur wenige Tage an.

(3. Drehung des Rumpfes nach der Seite des Labyrinthverlustes. Dieselbe fehlt in der Mehrzahl der Fälle und lässt sich in den anderen nur kurze Zeit nachweisen.)

Als Folge der Halsdrehung superponieren sich auf die genannten Symptome die folgenden Daueränderungen:

1. Die Drehung des Rumpfes.

2. Der Tonusunterschied der Extremitäten. Der Strecktonus ist auf der gesunden Seite („Kieferseite“) erhöht, auf der anderen („Schädelseite“) vermindert. Die Vorderbeine werden dabei stärker beeinflusst als die Hinterbeine.

(Die vorübergehende Kopfwendung kann ihrerseits eine vorübergehende Streckung im Hinterbein der operierten Seite zur Folge haben.)

Wie beim Kaninchen kann man die Wirkung der Halsreflexe jederzeit dadurch ausschalten, dass man den Kopf gegen den Thorax geradesetzt. Dann hat man es allein mit den direkten Labyrinthausfallsfolgen zu tun. Geradesetzen des Kopfes hat beim sitzenden Tier, wenn die ersten Tage nach der Operation vergangen sind, die folgenden Wirkungen:

1. Die Augendeivation wird verstärkt.

2. Die Rumpfdrehung wird aufgehoben.

3. Der Strecktonus der Gliedmaassen wird auf beiden Körperseiten gleich.

4. Die abnorme Körperhaltung wird vollständig korrigiert.

Drehen des Kopfes in umgekehrter Richtung bringt die spiegelbildlich entgegengesetzten Haltungsanomalien hervor.

Längere Zeit nach der Operation wird wie beim Kaninchen von dem sitzenden Meerschweinchen die abnorme Stellung seiner Vorderbeine korrigiert. Hierbei spielen die Augen eine wichtige Rolle. Werden diese verschlossen, so tritt die Stellungsanomalie wieder hervor.

Infolge von sensibelen Reizen, welche hauptsächlich von dem verletzten Oktavusstamm auszugehen scheinen, aber auch durch andere Reize verstärkt werden können, kommt es bei den Tieren in den ersten Stunden bzw. Tagen häufig zu Anfällen von heftigen Lauf- und Sprungbewegungen. Diese führen bei der spiraligen Drehung des ganzen Körpers zu den bekannten Rollbewegungen. Ihr Mechanismus ist, wie kinematographische Aufnahmen zeigten, im Prinzip der gleiche wie beim Kaninchen.

Vergleicht man diese Resultate mit den beim Kaninchen erhaltenen, so sieht man, dass beim Meerschwein die Verhältnisse wesentlich einfacher liegen. Schon wenige Tage nach der Operation ist als direkte Folge der Operation nur noch die Augendeviation und die Halsdrehung nachzuweisen. Die übrigen Haltungsanomalien: Rumpfdrehung und Tonusunterschied der beiderseitigen Extremitäten, sind sekundäre Folgen der Halsdrehung. Beim Meerschweinchen lässt sich also der tonische Einfluss der Halsreflexe besonders rein studieren.

IV. Versuche an Katzen.

Labyrinthexstirpationen an Katzen sind schon von verschiedenen Seiten ausgeführt worden [Kreidl¹⁾, Camis²⁾]. Eine eingehende Schilderung der Folgeerscheinungen bei diesem Tiere ist aber unseres Wissens noch nicht gegeben worden. Katzen eignen sich wegen der Eleganz ihrer Bewegungen sehr gut zu Beobachtungen über Labyrinthausfallsfolgen. Dagegen kann man sehr viel weniger gut eine Analyse der Symptome an ihnen vornehmen, weil sie sich das Geradesetzen des Kopfes, die Hängelage mit dem Kopfe nach unten, die Prüfung des Tonus der Glieder in Rückenlage usw. lange nicht so rubig gefallen lassen wie Kaninchen und Meerschweinchen. Selbst

1) A. Kreidl, Gesellsch. der Ärzte in Wien, 21. Dezember 1895. Vgl. Wiener klin. Wochenschr. 1896.

2) M. Camis, Contributi alla fisiologia del Labirinto. Nota VI. Sulla miosi e sulla midriasi paradossa nel gatto labirintectomizzato. Arch. di Farmacologia sperim. vol. 12. 1911.

zahme und an das Laboratorium gewöhnte Tiere kratzen gelegentlich. Trotzdem haben wir eine grössere Reihe von Beobachtungen anstellen können. Wir verfügen über fortlaufende Beobachtungen an 13 Tieren, und ausserdem über kürzer dauernde Versuche an über 30 Katzen. Ein Teil der Beobachtungen wurde an Katzen angestellt, welche zu Tonusversuchen für unsere frühere Mitteilung¹⁾ operiert wurden.

Die Methodik der Operation ist von De Kleijn²⁾ eingehend beschrieben worden. Auf diese Schilderung sei hier verwiesen.

1. Allgemeines Verhalten der Katzen nach einseitiger Labyrinthexstirpation.

Zunächst sei als Beispiel das abgekürzte Protokoll einer einseitig labyrinthexstirpierten Katze gegeben:

Katze „Labu“. 3. Juli 1911. In Atropin-Äthernarkose Exstirpation des linken Labyrinthes. Drei Bogengangsmündungen und der Stamm des Nervus octavus im Porus acusticus internus freigelegt. $\frac{1}{2}$ Stunde nach der Operation: Horizontaler Nystagmus nach rechts. Geringe Augendeviation nach links. Uhrzeigerbewegungen im umgekehrten Sinne des Uhrzeigers. Kopf nach links gedreht. Dabei wird die Schnauze manchmal gerade nach vorne gehalten, meistens ist aber eine Wendung des Kopfes nach links vorhanden. Schwankt beim Sitzen. Etwas horizontales Kopfpendeln. Sitzt mit dem linken Hinterbein breitbeinig. Neigung, nach links zu fallen.

4. Juli. Sitzt aufrecht im Käfig, nur mit dem linken Hinterbein breitbeinig. Kopf ca. 45° nach links gedreht, ausserdem nach links gewendet. Auch die Brustwirbelsäule ist nach links gewendet. Trinkt aus einer Schüssel; dabei schwankt der ganze Körper nach links und droht, nach links umzufallen, was auch manchmal passiert. Beim Vorwärtslaufen stellt sie die Körperachse richtig in der Richtung auf ihr Ziel ein, trotzdem weicht sie etwa 45° nach links ab. Später stützt sie sich an der Mauer mit der linken Seite. Wenn sie kein festes Ziel hat, macht sie Uhrzeigerbewegungen nach links, wobei die Wirbelsäule deutlich nach links gekrümmt ist. Springt vorsichtig vom Schoss und kommt dabei richtig auf die Pfoten, wackelt aber danach stark. Linke Pupille enger als die rechte. Nystagmus nach rechts. Die beiden linken Beine haben etwas geringeren Strecktonus als die rechten Beine. Passive Bewegung des Kopfes nach links ist leicht auszuführen, nach rechts dagegen nur unter Überwindung eines starken Widerstandes möglich.

5. Juli. Läuft mit ihrer linken Seite an die Wand und darauf an dieser entlang. Kann aber auch frei durch das Zimmer geradeaus

1) Pflüger's Arch. Bd. 145 S. 455. 1912.

2) Pflüger's Arch. Bd. 145 S. 549. 1912.

laufen, weicht aber dabei gelegentlich nach links ab. Fällt noch manchmal nach links. Keine Uhrzeigerbewegungen mehr. Leichter horizontaler und rotatorischer Nystagmus nach rechts. Kopf nach links gedreht, aber nur noch gelegentlich nach links gewendet. Rumpfwirbelsäule nicht mehr gewendet.

6. Juli. Frisst Fleisch. Kopf nach links gedreht, manchmal auch noch nach links gewendet. Rumpf nicht mehr gewendet. Fällt beim Laufen manchmal nach links. Keine Uhrzeiger- und Manègetouren mehr. Linke Pupille etwas enger als rechte. Die beiden linken Beine setzen der passiven Beugung viel weniger Widerstand entgegen als die rechten. Sitzt manchmal mit dem linken Vorderbein breitbeinig. Beim Fressen wird die Drehung und Wendung des Kopfes viel stärker.

7. Juli. Kein Nystagmus mehr. Pupillen gleich. Weicht beim Laufen noch etwas nach links ab. Fällt auch noch gelegentlich nach links. Der Strecktonus der linken Beine deutlich geringer als der der rechten. Kann die Treppe heruntergehen.

8. Juli. Springt aus dem Käfig. Kopf deutlich nach links gedreht, aber kaum noch gewendet. Sitzt nicht mehr breitbeinig. Das Tier lässt sich auf der Unterlage viel leichter nach links als nach rechts verschieben. Fällt nicht mehr beim Laufen.

6. September. Sitzt völlig aufrecht. Kopf kann nach allen Seiten gedreht werden, wird aber beim ruhigen Sitzen und beim Laufen meist nach links gedreht gehalten. Sitzt mit dem linken Hinterbein etwas breitbeinig. Isst und trinkt gut. Kein Nystagmus, keine Differenz der Pupillen und der Lidspalten. Läuft nach einem Ziele sicher geradeaus. Manchmal weicht sie aber beim Laufen noch ca. 30° nach links ab. Beim Trinken nimmt die Drehung und Wendung des Kopfes deutlich zu, ebenso sitzt sie dann breitbeiniger. Springt mit Sicherheit von einer Höhe von 1,30 m herunter, springt dabei aber immer noch deutlich nach links. Während sie aus der Schüssel trinkt, lässt sich der Körper auf der Unterlage leichter nach links als nach rechts verschieben.

24. Oktober. Kopf nach links gedreht, nicht gewendet. Drehung nimmt beim Fressen, beim Trinken und beim Sehen nach vorgehaltenem Fleisch deutlich zu. Kann den Kopf nach allen Richtungen wenden. Springt vom 2 m hohen Schrank, dabei ist ausser der Kopfdrehung keine weitere Anomalie zu bemerken. Läuft die Treppe ganz gerade herunter. Springt auf einen Stuhl. Nur beim sehr schnellen Laufen weicht sie gelegentlich noch nach links ab. Auf der Unterlage ist der Körper des sitzenden Tieres leichter nach links als nach rechts zu verschieben.

25. Oktober. Zum Versuche dezerebriert (siehe Pflüger's Arch. Bd. 145 S. 478. 1912). Sektion ergibt die vollständige Entfernung des linken Labyrinthes; linke Bulla leer; linker Octavusstamm sehr viel dünner als der rechte. Gehirn und Meningen reizlos.

Wie man sieht, sind anfangs nach der Operation sehr deutliche Erscheinungen vorhanden; ein grosser Teil derselben bildet sich jedoch zurück, und nach einigen Monaten benimmt sich das Tier fast wieder wie ein normales, so dass es besonderer Aufmerksamkeit

bedarf, um noch Labyrinthausfallsfolgen bei ihm festzustellen. Das obige Protokoll gibt eine gute Vorstellung, wie sich dieser Vorgang allmählich abspielt. Zur Ergänzung sei noch aus dem Protokoll einer anderen Katze das Verhalten an den ersten Tagen nach der Operation geschildert:

Katze „La-a“. 19. September 1911. Morgens 9 Uhr. Atropin-Äthernarkose. Linksseitige typische Labyrinthexstirpation ohne Verletzung des Fazialis. Drei Bogengangsöffnungen und Octavusstamm freigelegt. Sofort nach dem Erwachen aus der Narkose ist der Kopf nach links gewendet und gedreht. Das rechte Vorderbein ist steifer als das linke. Die Differenz schwindet bei Geradesetzen des Kopfes. Leichter horizontaler Augennystagmus.

11 Uhr. Horizontaler Nystagmus. Sitzt auf und miaut. Uhrzeigerbewegungen nach links. Kopf nach links gedreht. Etwas horizontales Kopfpendeln.

Nachmittags 3 Uhr. Sitzt aufrecht mit etwas Schwanken. Kopf nach links gedreht und meist nach links gewendet. Kann den Kopf nach rechts und links wenden. Uhrzeigerbewegungen nach links. Läuft aber auch durch das Zimmer, wobei sie häufig auf die linke Seite fällt, sich aber darauf sofort wieder aufrichtet. Während sie die Achse ihres Körpers richtig nach dem Ziele, auf das sie zuläuft, eingestellt behält, weicht sie beim Vorwärtslaufen etwa 45° nach links ab. Beim Stehen hängt der Körper deutlich nach links herüber. Steht links breitbeinig. Körper ist leichter nach links verschieblich als nach rechts. Horizontaler Nystagmus.

20. September. Kopf nach links gedreht und gewendet. Körper leichter nach links als nach rechts verschieblich. Läuft manchmal geradeaus, manchmal für kurze Strecken (ohne Änderung der Richtung des Körpers) um 90° nach links. Fällt manchmal beim Laufen nach links. Sucht die Mauer und stützt sich links. Sitzt mit dem linken Vorder- und Hinterbein breitbeinig. Beim Laufen hängt der Körper nach links herüber. Manchmal, nur für kleine Strecken, Manègetouren nach links. Horizontaler Nystagmus. Facialis intakt.

21. September. Springt aus dem Käfig, fällt dabei nach links. Läuft nur mit geringer Abweichung nach links; fällt dabei manchmal nach links; bevor sie fällt, macht sie einige Schritte 90° nach links. Kopf mehr gedreht als gewendet. Beim Sitzen werden die beiden linken Beine nur noch wenig breitbeinig gehalten. Nystagmus noch vorhanden. Trinkt Milch und isst Fleisch, dabei horizontales Kopfpendeln, das sonst fehlt. Bei Verschluss der Augen mit der Kopfkappe keine Zunahme der Symptome. Sonst wie gestern.

So wie in diesen beiden Protokollen geschildert, entwickeln sich und verschwinden mit geringen individuellen Differenzen in der Intensität und der Dauer die einzelnen Symptome nach einseitigem Labyrinthverlust bei der Katze. Es ist nun zu erörtern, was wir über das Zustandekommen und die gegenseitige Abhängigkeit dieser Folgezustände feststellen können.

2. Die Augensymptome.

a) Sympathicuslähmung.

Camis¹⁾ hat angegeben, dass bei Katzen nach Labyrinthexstirpation am Auge der operierten Seite eine vorübergehende Sympathicuslähmung (vorgezogene Nickhaut, enge Lidspalte und enge Pupille) angetroffen wird. Wie De Kleijn²⁾ gezeigt hat, beruht dieses darauf, dass die postganglionären Sympathicusbahnen für das Auge bei der Katze durch das Mittelohr verlaufen und bei der Operation daher in mehr oder weniger grossem Umfange mitverletzt werden. Diese Symptome haben daher mit dem Ausfall der Labyrinthfunktion als solcher nichts zu tun, sondern sind als Folge einer Nebenverletzung bei der Operation zu betrachten. (Es ist möglich, dass ausserdem nach Exstirpation des Labyrinthes eine wenige Tage dauernde reflektorische Reizung des gleichseitigen Okulomotorius eintritt, welche eine geringgradige Miose auf der operierten Seite veranlasst. Doch bedarf dieser letztere Punkt noch weiterer Untersuchung.)

b) Augenablenkung und Nystagmus.

Während beim Kaninchen und Meerschweinchen die Augen-deviation zu den markantesten Dauersymptomen des Ausfalles eines Labyrinthes gehört, tritt dieselbe bei der Katze durchaus zurück. Erstens ist sie sehr geringgradig und zweitens nur von kurzer Dauer. Es bedarf besonderer Aufmerksamkeit, um überhaupt das Vorhandensein einer Augenablenkung festzustellen. Unmittelbar nach der Operation sieht man, dass beide Bulbi seitlich (horizontal) nach der Seite des fehlenden Labyrinthes abgelenkt sind, und dass ausserdem eine rotatorische Deviation besteht, indem der Oberrand der Pupille beiderseits nach der Seite der Operation verdreht ist. Ausserdem ist das Auge der operierten Seite ventralwärts, das andere etwas dorsalwärts deviiert. Die Ablenkung ist auf der Seite der Operation stärker, aber auch hier nur so weit vorhanden, dass man infolge der horizontalen Deviation eben den weissen Skleralrand auf der nicht operierten Seite erscheinen sieht. Schon am zweiten Tage nach der Operation ist die Deviation minimal und verschwindet nach einigen weiteren Tagen ganz.

Direkt nach der Operation ist ein deutlicher Nystagmus zu sehen. Auf den ersten Blick scheint derselbe keine bestimmte Richtung zu haben, indem sowohl die Hin- wie die Herbewegung mit nicht sehr verschiedener Geschwindigkeit erfolgen. Erst bei

1) A. a. O. Archivio di Farmacologia sper. vol. 12. 1911.

2) A. a. O. Zentralbl. f. Physiol. Bd. 26 S. 4. 1912.

näherer Beobachtung kann man auch hier erkennen, dass die Bewegung in der einen Richtung schneller erfolgt als in der entgegengesetzten. Der Nystagmus schlägt, wie auch beim Kaninchen und Meerschweinchen, in der der Deviation entgegengesetzten Richtung, er ist horizontal mit seiner schnellen Komponente nach der gesunden Seite gerichtet, rotatorisch schlägt der Oberrand der Pupille ebenfalls nach der gesunden Seite. Dieser Nystagmus ist gewöhnlich nur in den ersten 24 Stunden nach der Operation gut ausgebildet, am zweiten Tage ist er meistens nur noch angedeutet, und am dritten oder vierten Tage ist er vollständig verschwunden. Nur in einem Falle waren am sechsten und siebenten Tage noch geringe Spuren von Nystagmus zu sehen. Wenn der Nystagmus geschwunden ist, ist auch gewöhnlich keine Deviation der Augen mehr nachzuweisen. Auch bei der Katze ist ein Einfluss der Kopfstellung auf die Augendeviation und den Nystagmus vorhanden. Wird beim stehenden Tier der Kopf nach der Seite der Operation (Ohr der operierten Seite ventralwärts) gedreht, bis die Mundspalte vertikal steht, so nimmt die Augendeviation ab, und der Nystagmus wird maximal. Bei der umgekehrten Kopfdrehung (Ohr der gesunden Seite ventralwärts) erreicht die Augenabweichung den höchsten Grad, und der Nystagmus nimmt sehr stark ab oder schwindet ganz. In der Mittelstellung des Kopfes (und ebenso bei Rückenlage) sind Augendeviation und Nystagmus mittelstark entwickelt.

Schon in den ersten Tagen nach der Operation, wenn also die Augenabweichung noch vorhanden ist, kann das Tier seine Bulbi nach allen Seiten, und auch nach der der Deviation entgegengesetzten Seite, bewegen. Gerade dadurch wird der Nachweis der Abweichung so erschwert. Nach wenigen Tagen sind die Augenbewegungen, soweit sich das wenigstens ohne besondere feinere Messmethoden feststellen lässt, von denen einer normalen Katze nicht zu unterscheiden.

3. Die Haltung von Kopf, Hals und Rumpf.

Unmittelbar nach der Operation ist der Kopf nach der Seite des fehlenden Labyrinthes gedreht und gewendet. Durch die Drehung (um die Achse: Schnauze-Hinterhauptsloch) wird das Ohr der operierten Seite ventralwärts bewegt, durch die Wendung (um die Achse: Scheitel—Schädelbasis) wird die Schnauze dem Hinterbein der operierten Seite genähert. Direkt nach der Operation überwiegt gewöhnlich die Wendung.

Diese Kopfabweichung ist unabhängig von den Augen, denn sie bleibt auch nach dem Anlegen einer Kopfkappe bestehen und tritt auch ein, wenn man dezerebrierten Tieren mit durchtrennter optischer Bahn ein Labyrinth entfernt. Ausserdem überdauert die Kopfdrehung die Augenabweichung. Unter 15 Versuchen an enthirnten Katzen wurde nach der Exstirpation des einen Labyrinthes der Kopf siebenmal rein nach der operierten Seite gewendet (ohne Drehung), sechsmal war die Wendung stärker ausgesprochen als die Drehung, zweimal war der Kopf gleichmässig gedreht und gewendet.

An die Wendung des Halses schliesst sich häufig am ersten Tage nach der Operation eine deutliche Wendung der ganzen Rumpfwirbelsäule nach der operierten Seite an, wodurch der ganze Körper dann einen nach der operierten Seite konkaven Bogen bildet. Diese Rumpfwendung ist aber gewöhnlich am folgenden Tage schon wieder verschwunden. Ebenso ist die Wendung des Halses eine vorübergehende Erscheinung. Nach 2—3 Tagen ist sie bereits weniger ausgesprochen als nach der Operation und geht im Laufe der ersten Woche noch weiter zurück. Meist sieht man, dass nach einigen Tagen der Kopf willkürlich auch nach der anderen Seite gewendet werden kann, in der Zwischenzeit aber nach der operierten Seite gewendet gehalten wird. Später wird die Kopfwendung noch geringer, ist häufig gar nicht mehr sichtbar und wird vor allem nur deutlich, wenn die Aufmerksamkeit des Tieres irgendwie abgelenkt ist, also z. B. wenn es frisst oder trinkt. Später können auch diese geringen Reste der Kopfwendung ganz schwinden.

Dagegen ist die Kopfdrehung eine Dauerfolge der Operation. Sie ist direkt nach derselben gewöhnlich nicht so ausgesprochen und tritt gegen die Wendung zurück, bald aber gewinnt sie die Oberhand. Sie übersteigt beim sitzenden oder laufenden Tiere gewöhnlich nicht 45° , beträgt manchmal auch nur $20\text{--}30^\circ$, bleibt aber stets nachweisbar. Nach einigen Wochen wird auch sie geringer, $10\text{--}30^\circ$; wir haben sie aber auch bei monatelang fortgesetzter Beobachtung niemals vermisst. Wie die Wendung, so wird auch die Drehung des Kopfes dann jedesmal deutlicher, wenn das Tier frisst, trinkt oder im Begriffe ist, vom Tische herunterzuspringen usw. Man bekommt durchaus den Eindruck, als ob, wenn die Aufmerksamkeit des Tieres abgelenkt wird, irgendwelche Kompensationsvorgänge, die das Tier gegen seinen abnormen Körperstand anwendet, minder wirksam würden. Dass solche Kompensations-

vorgänge tatsächlich gegenüber der Kopfabweichung ins Spiel treten, wird weiter unten zu zeigen sein.

Ebenso wie beim Kaninchen und Meerschweinchen schliesst sich nun an die Drehung des Halses eine entsprechende Drehung des ganzen Rumpfes an. Dass etwas Derartiges vorhanden sein muss, sieht man manchmal schon an dem ruhig stehenden oder dem laufenden Tiere, bei welchem man, besonders bei der Betrachtung von hinten, ausser der Drehung des Kopfes noch ein Überhängen des Rumpfes, besonders des Thorax nach der operierten Seite feststellen kann. Doch ist dieses, wie sich aus den früheren Beobachtungen bei Kaninchen und Meerschweinchen ergibt, kein sicherer Beweis für Rumpfdrehung, da dasselbe auch durch ungleichen Strecktonus der Beine auf den beiden Körperseiten hervorgerufen werden könnte. Einen wirklich sicheren Nachweis dieser Drehung kann man nur führen, wenn man das Tier an der Lendenwirbelsäule packt und mit dem Kopfe nach unten hängen lässt. Das lassen sich aber nur die wenigsten Katzen ohne Sträuben gefallen, und so kommt es, dass wir nur bei vier Tieren die Rumpfdrehung genauer untersuchen konnten. Am besten gelang dieses bei einem Kätzchen von 3 Monaten, dem die Krallen geschnitten waren. In Hängelage mit dem Kopfe nach unten zeigte sich eine sehr hochgradige spiralförmige Drehung des ganzen Körpers; die ganz der auf Fig. 1—3 vom Kaninchen abgebildeten Drehung entsprach. So war z. B. am dritten Tage nach der Operation die untere Thoraxapertur 45° , die obere Thoraxapertur 90° und der Kopf 135° gegen das Becken gedreht. Ähnliche Werte liessen sich an den übrigen Tagen sowie direkt nach der Operation feststellen. Diese Drehung des Rumpfes ist ganz oder wenigstens zum grössten Teile eine direkte Folge des Labyrinthausfalles, denn sie bleibt auch nach Geradesetzen des Kopfes gegen den Thorax bestehen. Es ist nicht ganz leicht zu entscheiden, ob beim Geradesetzen des Kopfes die Rumpfdrehung überhaupt geringer wird. Jedenfalls lässt sich mit Sicherheit sagen, dass, wenn eine solche Abnahme vorhanden ist, sie jedenfalls sehr gering ist. Es scheint also die Drehung des Halses die Rumpfdrehung nur wenig zu verstärken¹⁾.

1) Bei normalen kleinen Kätzchen tritt bei Kopfdrehen in Rückenlage eine Konkavität der Lendenwirbelsäule nach der „Kieferseite“ auf. Reflexe vom Hals auf den Rumpf sind also vorhanden, wenn sie auch nach einseitigem Labyrinthverlust nur geringe Wirksamkeit entfalten.

Erwähnung verdient ferner noch der Kopfnystagmus. Derselbe ist nach einer typisch ausgeführten Operation beim ruhig sitzenden Tier nur direkt nach dem Erwachen aus der Narkose vorhanden und kann auch ganz fehlen. An den folgenden Tagen tritt er häufig noch beim Essen und Trinken auf, wenn das Tier zur Nahrungsaufnahme seinen Kopf und seine Augen fixieren muss. Später als am siebenten Tage haben wir ihn nicht mehr wahrgenommen. Er verschwindet oder wird jedenfalls viel geringer, wenn dem Tiere mit einer Kopfkappe die Augen verschlossen werden.

4. Der Tonus der Extremitäten.

Über den Strecktonus der Beine kann man sich bei einseitig labyrinthlosen Katzen am besten ein Urteil verschaffen, wenn man die Verschieblichkeit des Körpers nach rechts und nach links bei dem auf einer rauhen Unterlage (Strohmatte) sitzenden Tiere prüft. Dieses sucht der Verschiebung durch Streckung der Beine auf der Seite, nach welcher die Bewegung gerichtet ist, entgegenzuwirken. Diese Streckung fühlt man als Widerstand gegen die seitliche Verschiebung, und wenn man das Tier abwechselnd nach rechts und nach links bewegt, bekommt man ein gutes Urteil über etwa vorhandene Tonusunterschiede. Dieses Verfahren hat ausserdem den Vorteil, dass man dabei den Kopf geradesetzen oder ihm die umgekehrte Drehung geben und den Einfluss dieser Maassnahmen auf den Gliedertonus leicht feststellen kann.

Ein anderes Verfahren, das gute Resultate gibt, ist die vergleichende Prüfung des Widerstandes gegen passive Beugung in den beiden Ellbogengelenken. — Dagegen lassen es sich die meisten Katzen nicht gefallen, wenn man sie auf den Rücken legt, und den Tonus ihrer Beine direkt vergleicht. Doch haben wir an dem letzterwähnten Kätzchen auch dieses letztere Verfahren anwenden können.

Direkt nach dem Erwachen aus der Narkose ist bei manchen Tieren, wenn man den Kopf gegen den Thorax gerade setzt, der Tonus der Gliedmaassen beiderseits gleich. Es lässt sich bei ihnen ein direkter Einfluss des Labyrinthausfalles auf den Gliedertonus nicht nachweisen. In der Mehrzahl der Fälle dagegen sind direkt nach der Operation die Beine auf der Seite des Labyrinthverlustes schlaffer als auf der anderen (bei gradegesetztem Kopfe). Fast stets ist dieser Unterschied aber bereits am folgenden Tage verschwunden, und nur in einem Falle haben wir nach 24 Stunden noch einen deutlichen, am zweiten bis vierten Tage noch einen

minimalen Tonusunterschied der Glieder bei Korrektur der Kopfabweichung gefunden. Nach dieser Zeit lässt sich, soweit unsere Erfahrungen reichen, ein direkter Einfluss des Labyrinthausfalles auf den Gliedertonus nicht mehr nachweisen. Ein solcher ist also stets nur von geringer Dauer, ist meistens nur sehr wenig ausgeprägt und kann auch ganz fehlen.

Wenn man normale Katzen dezerebriert und ihnen darauf ein Labyrinth extirpiert oder mit Kokain ausschaltet, lässt sich ähnliches feststellen. In 14 unter 17 Fällen war danach bei geradegesetztem Kopfe der Strecktonus der Glieder auf der Seite des Labyrinthverlustes geringer als auf der anderen, in den drei anderen Fällen dagegen war er beiderseits gleich. Bei dezerebrierten Tieren lässt sich der Gliedertonus leichter prüfen als bei normalen, weil erstere gewöhnlich keine Spontanbewegungen machen.

Während der direkte Einfluss des Labyrinthausfalles auf den Gliedertonus gering und vorübergehend ist, ist der Einfluss der Halsreflexe um so deutlicher. Auch hier wieder sind die durch die Drehung des Halses ausgelösten tonischen Reflexe auf die Glieder bei weitem die wichtigsten. Denn erstens ist die Drehung des Halses eine Dauerfolge der Operation, und zweitens hat Drehung einen stärkeren Einfluss auf die Extremitäten als Wendung.

Da nach einseitigem Labyrinthverlust der Kopf nach der Seite der Operation gedreht wird, so sind die Beine auf dieser Körperseite „Schädelbeine“ und erfahren eine Abnahme ihres Strecktonus, die Beine der gekreuzten Seite sind „Kieferbeine“ und werden stärker gestreckt. Infolgedessen findet man zu jeder Zeit nach der Operation, wenn das Tier frei dasitzt, einen stärkeren Strecktonus der Beine auf der gesunden Seite. Diesen kann man direkt fühlen, wenn man den Widerstand gegen passive Beugung in den beiden Ellbogengelenken vergleicht; am besten stellt man ihn durch Untersuchung der Verschieblichkeit des Tieres auf der Unterlage fest. Das freisitzende Tier lässt sich leichter nach der Seite der Operation verschieben als nach der anderen. Sobald man aber den Kopf gegen den Thorax geradesetzt, verschwindet dieser Unterschied (wenigstens, wenn man diesen Versuch nicht in den allerersten Tagen nach der Operation anstellt, wo der obenerwähnte direkte Labyrintheffluss noch vorhanden sein kann). Dreht man den Kopf nach der anderen Seite, so lässt sich das Tier nach der gesunden Seite leichter verschieben, verhält sich also so, als ob ihm das andere Labyrinth herausgenommen worden wäre. Bei der obenerwähnten kleinen

Katze konnten wir diesen Einfluss der Kopfdrehung auf den Tonus der Beine mit demselben Resultat in Rückenlage direkt untersuchen. Es zeigte sich, dass die Vorderbeine stärker beeinflusst wurden als die Hinterbeine. Das geschilderte Verhalten des Gliedertonus haben wir bis zu 115 Tagen nach der Operation nachweisen können. Längere Beobachtungen haben wir bisher nicht angestellt.

Die Wendung des Kopfes ist nur in den ersten Tagen nach der Operation stärker ausgesprochen und kann daher auch nur anfangs den Gliedertonus beeinflussen. Da die Wirkung eine geringgradigere ist als die der Kopfdrehung, so kann man ihren Einfluss häufig vernachlässigen. Gerade bei der Katze kann aber doch gelegentlich der Effekt der Kopfwendung auf den Gliedertonus direkt nach der Operation deutlich werden. Da der Kopf nach der Seite des Labyrinthverlustes gewendet wird und dadurch die Beine der operierten Seite zu „Kieferbeinen“ werden, so bekommen bei hochgradiger Kopfwendung die Extremitäten auf der Seite des fehlenden Labyrinthes mehr Tonus, und es muss daher die Kopfwendung im entgegengesetzten Sinne auf die Glieder wirken als die Kopfdrehung und der direkte Einfluss des Labyrinthausfalles. In einem Falle haben wir daher sogar gesehen, dass direkt nach der Operation die Beine der operierten Seite stärker gestreckt waren als die der gesunden, wobei zugleich eine starke Wendung des Kopfes nachzuweisen war:

Katze „La-ce“. 23. September 1911, 9¹/₂ Uhr. Exstirpation des linken Labyrinthes. Drei Bogengangsöffnungen und Octavusstamm freigelegt. Facialis intakt. Direkt nach der Operation ist der Kopf stark nach links gewendet, nicht deutlich gedreht, die beiden linken Beine haben stärkeren Strecktonus als die rechten.

10¹/₂ Uhr. Tier sitzt auf. Kopf nach links gedreht, linke Vorderpfote schlaffer als rechte. Wird der Kopf genau gerade gesetzt, so wird der Unterschied geringer, aber die linke Vorderpfote ist immer noch deutlich schlaffer als die rechte. Bei Drehung des Kopfes nach links nimmt der Unterschied zu, bei Drehen nach rechts nimmt er ab bis zur Gleichheit. Wird aus der symmetrischen Stellung der Kopf nach links gewendet, so verliert das rechte Bein an Tonus; wird er nach rechts gewendet, was nur gegen starken Widerstand möglich ist, so verliert das linke Bein an Tonus. Die Kombination von Drehen und Wenden hat deutlich gegensinnigen Effekt.

24. September. Kopf nach links gedreht und gewendet. Beide linken Beine haben weniger Strecktonus als die rechten. Bei Gerade-setzen des Kopfes verschwindet der Unterschied im Gliedertonus zwischen rechts und links fast vollständig.

Es handelt sich also, wie man sieht, nur um einen bald vorübergehenden Einfluss. Das gleiche kann man gelegentlich bei dezerebrierten Tieren feststellen, bei denen nach der Exstirpation eines Labyrinthes die Kopfwendung häufig stärker ausgesprochen ist als die Drehung (s. oben).

So haben wir in vier Versuchen an dezerebrierten Katzen gesehen, dass nach Fortnahme eines Labyrinthes der Tonus der gleichseitigen Extremitäten bei geradegesetztem Kopfe geringer war als der der gekreuzten Seite. Durch die starke Wendung des Kopfes wurde dieser Einfluss gerade überkompensiert, so dass der Strecktonus beiderseits gleich wurde. In zwei anderen Versuchen wurde der Tonusunterschied der Glieder, der bei geradegesetztem Kopfe vorhanden war, durch die starke Kopfwendung sogar überkompensiert, so dass die Beine der operierten Seite stärker gestreckt waren als die der normalen Seite.

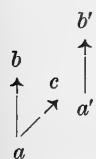
Die Einflüsse, welche nach einseitiger Labyrinthexstirpation den Strecktonus der Gliedmaassen bedingen, sind also nach dem Vorhergehenden folgende: Die Drehung des Kopfes bewirkt durch einen tonischen Halsreflex, dass die Glieder auf der operierten Seite weniger, auf der normalen Seite mehr Strecktonus bekommen. Da die Halsdrehung eine Dauerfolge der Operation ist, so ist auch dieser Halsreflex ein dauernder. Unmittelbar nach der Operation wird dieser Unterschied bei der Mehrzahl der Tiere verstärkt durch einen direkten Einfluss des Labyrinthausfalles, der aber nur einen oder wenige Tage dauert. Wenn der Kopf nach der Operation stark gewendet ist, so wirkt dieses dem geschilderten Tonusunterschied entgegen, kann ihn sogar vorübergehend überkompensieren. Auch hierbei handelt es sich um einen schell vorübergehenden Einfluss.

5. Körperhaltung und Bewegung.

Schon eine oder wenige Stunden nach der Operation sitzt eine einseitig labyrinthlose Katze aufrecht da und beginnt auch häufig schon umherzulaufen. Die Drehung und Wendung des Kopfes nach der operierten Seite, die Wendung des Rumpfes nach derselben Seite und der Tonusverlust der Beine auf dieser Körperseite sind bereits geschildert. Beim Sitzen äussert sich der Tonusverlust der betreffenden Beine dadurch, dass das Tier mit denselben breitbeinig dasitzt. Während also das Kaninchen die Extremitäten der gekreuzten Seite, welche mehr Strecktonus haben, abduziert, stehen bei der Katze die schlafferen Beine der operierten Seite etwas mehr seitlich. Dieses ist häufig am Vorder- und Hinterbein, manchmal auch nur

am Hinterbein allein deutlich. In der ersten Woche nach der Operation ist das fast stets zu sehen; später lernen die Tiere diese Stellung zu korrigieren, und man kann dann das breitbeinige Sitzen nur gelegentlich beobachten. In den ersten Tagen nach der Operation schwanken die Tiere beim Sitzen und Laufen seitlich hin und her. Nach 1—5 Tagen sitzen sie wieder ruhig.

Solange die Wendung des Kopfes und des Rumpfes stark ausgebildet ist, beschreibt das Tier, wenn es läuft, Uhrzeigerbewegungen nach der operierten Seite oder, wenn auch die Hinterbeine sich beim Laufen besser mitbeteiligen, Manegetouren. Da die Wendung aber sehr bald geringer wird, so hören auch diese Bewegungsanomalien bald auf. Nur bei drei Tieren waren Uhrzeigerbewegungen noch nach 24 Stunden, bei einem Tiere noch nach 2 Tagen vorhanden. Manègebewegungen waren häufig noch nach 24 Stunden, in zwei Fällen nach 2 Tagen, in einem Falle noch nach 5 Tagen vorhanden. Nach dieser Zeit haben wir sie nicht mehr beobachtet. — Dagegen ist eine andere Bewegungsstörung konstant und von viel längerer Dauer. Es ist das Abweichen nach der operierten Seite beim Vorwärtslaufen. Dieses erfolgt in sehr eigenartiger Weise. Wenn nämlich das Tier auf irgendein Ziel zuläuft, so stellt es seine Körperachse ganz richtig in der Richtung auf dieses Ziel ein. Wenn es aber vorwärts läuft, so weicht der Körper seitlich nach der operierten Seite ab, ohne dass sich die Richtung der Körperachse dabei ändert. Wenn z. B. der Körper einer rechtsseitig operierten Katze in Richtung ab steht und das Tier nach b hinlaufen will, so verschiebt sich beim



Laufen der Körper in der Richtung ac , so dass er nachher in die Stellung $a'b'$ gelangt, und so geht es weiter. Die Ursache für dieses Verhalten ist unschwer zu erkennen. Dadurch, dass die Beine auf der operierten Seite einen geringeren Strecktonus haben, vermögen sie beim Laufen das Gewicht des Körpers weniger gut zu stützen, und der Körper fällt daher nach dieser Seite. Meistens halten aber die Glieder den Sturz noch auf und laufen ruhig weiter. Nach dieser Auffassung beruht also das seitliche Abweichen beim Laufen auf dem geringeren Strecktonus der Beine auf der operierten Seite. Da nun dieser nach Ablauf der ersten Tage nach der Operation ausschliesslich bedingt ist durch die Drehung des Halses, so folgt daraus, dass auch das Abweichen beim Laufen als eine Folge der Halsdrehung anzusehen ist. Dass dieses tatsächlich der

Fall ist, dafür werden wir weiter unten den Beweis erbringen können. — Der Winkel, in welchem dieses seitliche Abweichen erfolgt, wechselt sehr. Manchmal beträgt er nur 20—30°, häufig 45°, er kann aber auch 90° erreichen. In diesem letzteren Falle kommt also eine rein seitliche Bewegung zustande. Gewöhnlich findet dann die Fortbewegung in der Weise statt, dass das Tier zunächst einige Schritte mehr oder weniger gut vorwärts macht, dann 90° nach der operierten Seite stolpert, darauf wieder vorwärts geht, wieder stolpert usw. Es kommt dann eine Art Zickzackbewegung nach dem Ziele hin zustande. Aus dieser Schilderung ergibt sich, dass häufig ein solches Tier zwischendurch auch einige normale Schritte vorwärts zustande bringt. Dieses wird nun im Laufe der Zeit immer häufiger, während zugleich der Winkel, um welchen das Tier beim Laufen seitlich abweicht, geringer wird. So kommt es, dass das Laufen allmählich immer besser wird, und dass schliesslich das seitliche Abweichen nur noch gelegentlich und beim besonders schnellen Laufen zu sehen ist. Wir haben es aber selbst 115 Tage nach der Operation noch beobachten können. Zu dieser Zeit ist, wie oben gezeigt wurde, der Einfluss der Kopfdrehung auf den Gliedertonus ebenfalls noch vorhanden.

Solange dieses seitliche Stolpern noch stark ausgesprochen ist, kommt es nun auch beim Laufen gelegentlich zum wirklichen Umfallen nach der operierten Seite, worauf sich das Tier dann sofort wieder aufrichtet. In den ersten 4 Tagen nach der Operation fallen die Katzen sehr häufig beim Laufen nach der Seite um, später erfolgt es immer seltener und gewöhnlich nur beim schnellen Laufen, und schliesslich kommt es nicht mehr zur Beobachtung. Auch dieses Umfallen ist in der Hauptsache auf die Schwäche der Streckmuskeln in den Glieder der operierten Seite zurückzuführen und daher von der Halsdrehung abhängig. In geringerem Grade wirkt die Drehung des Thorax hierbei mit, doch ist sie nur von sekundärer Bedeutung (s. unten).

Allmählich lernen die Tiere auch wieder zu springen. Anfangs fallen sie dabei nach der operierten Seite um, später weichen sie beim Aufspringen auf den Boden nach der operierten Seite ab, schliesslich wird der Sprung wieder nahezu normal, und nur ein gelegentliches Abweichen verrät, dass es sich um Tiere mit nur einem Labyrinth handelt. Schon nach 24 Stunden versuchen die Katzen gewöhnlich vom Schoss herunterzuspringen, fallen dann

aber noch regelmässig. Nach einem Monat hatten drei unserer Katzen bereits gelernt, ohne zu fallen von einem 2 m hohen Schrank herunterzuspringen. Um diese Zeit, manchmal auch schon früher, sind sie imstande, vom Boden auf einen Stuhl zu springen. Treppenlaufen ist anfangs mit Schwierigkeiten verbunden. Doch können die Tiere meistens nach 4—11 Tagen die Treppe herunterlaufen, wobei sie gelegentlich stolpern und sich an die Treppenwange der Seite halten, auf welcher ihnen das Labyrinth fehlt; sie schützen sich auf diese Weise gegen das seitliche Abweichen und Umfallen. Schliesslich lernen sie aber die Treppe wieder ganz wie eine normale Katze herunterzulaufen.

In den ersten Tagen nach der Operation, solange das seitliche Abweichen und besonders das Umfallen nach der operierten Seite noch stark ausgesprochen ist, suchen die Katzen, wenn sie im Zimmer auf den Boden gesetzt werden, sehr bald die Zimmerwand auf und laufen dann, mit der operierten Seite der Mauer zugekehrt, an ihr entlang. Wie beim Treppenlaufen suchen sie sich auf diese Weise gegen das seitliche Umfallen zu schützen. Nach Ablauf der ersten Woche haben sie diesen Schutz dann nicht mehr nötig.

Richtige Rollbewegungen, wie wir sie beim Kaninchen und Meerschweinchen oben beschrieben haben, kommen bei der Katze nach einer schonend ausgeführten Fortnahme eines Labyrinthes nicht vor. Dagegen rollte eine Katze, bei welcher von der Bulla aus die Schädelhöhle eröffnet und der Octavus intrakraniell durchtrennt war, wobei es ziemlich stark blutete, vier Tage lang in typischer Weise nach der Seite der Operation hin. Auch hier traten die Rollbewegungen anfallsweise auf. Es muss also bei der Katze zu der spiraligen Drehung des Körpers ein sehr starker Reiz durch die Operation hinzukommen, um das Tier zu typischen Rollungen zu veranlassen.

In welcher entscheidenden Weise die Richtung, nach welcher die Tiere sich drehen, und nach welcher sie abweichen, von der Kopfstellung beherrscht wird, lässt sich in sehr einfacher Weise zeigen. Man kann nämlich jede einseitig labyrinthlose Katze, welche noch beim Laufen stark nach der Seite der Operation abweicht oder selbst noch nach dieser Seite fällt, und welche mit Leichtigkeit imstande ist, Uhrzeiger- und Manègebewegungen nach der operierten Seite zu machen, zwingen, Drehbewegungen nach der gesunden Seite auszuführen. Zu diesem Zwecke hält man über den Kopf des hungrigen Tieres in der Luft ein Stück Fleisch. Dreht man dieses nun in der Luft kreisförmig nach der Seite der Operation,

so ist die Katze nicht imstande, dieser Bewegung zu folgen, sie fällt entweder um oder springt ohne Erfolg nach dem Fleisch in die Höhe oder läuft einfach fort. Dreht man das Fleisch dagegen nach der gesunden Seite (d. h. bei linksseitiger Labyrinthexstirpation von oben gesehen im Sinne des Uhrzeigers), so folgt das Tier der Bewegung und beschreibt dabei Uhrzeigerbewegungen oder ganz enge Manègetouren nach der gesunden Seite. Die Erklärung für dieses uns zunächst ganz paradox erscheinende Verhalten liegt in der Stellung des Kopfes. Dieser wird nämlich nach dem Fleisch in der Luft gehoben (dabei strecken sich beide Vorderbeine) und zugleich in der durch den Labyrinthausfall bedingten Weise gedreht. Nach linksseitiger Operation steht also die Schnauze fast vertikal nach oben, das linke Ohr nach vorne, das rechte kaudalwärts. Der Hinterkopf steht also nach links, d. h. nach der operierten Seite. Das Tier kann nun nicht nach der Seite des Hinterkopfes drehen, sondern immer nur nach der anderen Seite. Versucht es, nach der Seite des Hinterkopfes zu drehen, so fällt es um oder stolpert und gibt daher den Versuch bald auf. Dagegen kann es nach der anderen Seite ohne Schwierigkeiten drehen, besonders da infolge der Hebung des Kopfes beide Vorderbeine starken Strecktonus bekommen haben, und daher keine Gefahr besteht, dass das Tier nach der operierten Seite umfällt. — In umgekehrter Richtung gedreht kann aber das linksseitig operierte Tier seinen Kopf mit erhobener Schnauze nicht halten. Sobald man aber das Fleisch weniger hoch hält, und der Kopf des Tieres nicht mehr so weit dorsalwärts gehoben wird, kann es denselben nach der operierten Seite wenden und nunmehr auch dem Fleisch folgen, wenn es im umgekehrten Sinne in der Luft gedreht wird. Dieses Verhalten ist noch monatelang nach der Operation nachzuweisen, und es gewährt einen eigentümlichen Anblick, wenn ein Tier, welches fast gar keine Bewegungsstörungen mehr zeigt, die verzweifeltsten Anstrengungen macht, um einem in der Luft gedrehten Stück Fleisch zu folgen, ohne dazu imstande zu sein.

Eine normale Katze kann natürlich dem Drehen des Fleisches in jeder Richtung folgen. Dabei hebt sie die Schnauze nach oben und wendet dann den Kopf in der Drehrichtung. Dieses ist aber der einseitig labyrinthlosen Katze nicht möglich. Die ganze Bewegungsstörung ist allein abhängig von der Zwangsstellung des Kopfes.

In den vorübergehenden Abschnitten wurde der Versuch gemacht, auch bei der Katze die Folgezustände der einseitigen Labyrinthexstirpation in ähnlicher Weise zu analysieren, wie wir das beim Kaninchen und Meerschweinchen durchführen konnten. Als direkte Folgen des Labyrinthausfalles erwiesen sich die vorübergehende Augendeviation, die dauernde Kopfabweichung und die dauernde Rumpfdrehung. Ausserdem ist ein inkonstanter und vorübergehender Unterschied im Gliedertonus vorhanden. Als Folgen der Kopfabweichung ergab sich vor allem ein dauernder Tonusunterschied der Glieder auf den beiden Körperseiten. Auf diesen letzteren haben wir eine Reihe der Bewegungsstörungen, wie das seitliche Abweichen beim Laufen, das Umfallen nach der Seite der Operation usw. bezogen. Diese sind also nur als indirekte Folgen des Labyrinthverlustes zu betrachten.

Es ist wünschenswert, dass diese Schlussfolgerungen noch auf einem anderen Wege bestätigt werden. Daher sollen hier noch die Ergebnisse einer zu einem anderen Zwecke unternommenen Versuchsreihe mitgeteilt werden.

6. Folgen des einseitigen Labyrinthverlustes bei Katzen ohne Halsreflexe

(nach gemeinsam mit W. Storm van Leeuwen angestellten Versuchen).

Um festzustellen, welche Bedeutung den „Halsreflexen“ für die Stellung und Bewegungen von normalen Katzen zukommt, hat der eine von uns (M.) in Gemeinschaft mit W. Storm van Leeuwen eine Untersuchungsreihe an Katzen ausgeführt, denen die drei obersten cervicalen Hinterwurzelpaare durchtrennt waren, und die danach monatelang beobachtet wurden. Bei diesen Tieren sind die Reaktionen der Beine auf Heben, Senken, Drehen und Wenden des Kopfes (soweit sie durch Halsreflexe hervorgerufen werden) erloschen. Darauf wurden diesen Katzen zweizeitig die beiden Labyrinthentfernt (de K.) und auf diese Weise Tiere erhalten, bei denen weder die Änderung der Stellung des Kopfes im Raume noch der Stellung des Kopfes zum Rumpfe einen Einfluss auf Gliedertonus und Körperstellung ausüben kann. Über die an diesen Katzen angestellten Beobachtungen soll später berichtet werden. An dieser Stelle sind für uns nur

von Wichtigkeit die Befunde, welche an den Tieren ohne Halsreflexe nach der Exstirpation des ersten Labyrinthes erhoben wurden. War unsere oben gegebene Analyse der Labyrinthusfallsfolgen richtig, dann mussten diese Tiere nach Fortnahme eines Labyrinthes weniger Störungen zeigen als normale Katzen. Dieses war in der Tat der Fall. Wir teilen die Beobachtungen im Einverständnis mit Herrn Storm van Leeuwen an dieser Stelle mit.

Es handelt sich um drei Katzen, bei denen die einseitige Labyrinthexstirpation 41, 191 bzw. 233 Tage nach der Durchtrennung der drei obersten Hinterwurzelpaare ausgeführt wurde. In der Zwischenzeit war die Operationswunde geheilt, und die Tiere hatten alle vorübergehenden Störungen überwunden, so dass nur der Ausfall der „Halsreflexe“ geblieben war. Nach der Fortnahme des einen Labyrinthes trat bei diesen Tieren die Augendeviation und der Nystagmus in genau der gleichen Weise ein, wie das oben für normale Katzen geschildert worden ist, und dauerte auch die gleiche Zeit. Ebenso war die Kopfabweichung genau die gleiche wie bei normalen Tieren, der Kopf war direkt nach der Operation gedreht und gewendet, die Wendung ging binnen wenigen Tagen vorüber, die Drehung blieb während der ganzen Dauer der Beobachtung (4, 11, bzw. 25 Tage) bestehen. In Hängelage mit dem Kopfe nach unten war die Drehung des ganzen Körpers nach der operierten Seite in allen Fällen sehr hochgradig ausgesprochen, und zwar nicht geringer als bei den normalen Katzen. So war bei der einen dieser Tiere direkt nach der Operation die untere Thoraxapertur 20° , die obere 30° , der Kopf 90° gedreht und 20° gewendet, am elften Tage nach der Operation die untere Thoraxapertur 20° , die obere 45° , der Kopf $70-90^{\circ}$ gedreht. Bei einer anderen Katze war direkt nach der Operation die untere Thoraxapertur 45° , die obere 90° , der Kopf 135° gedreht und 45° gewendet. Geradesetzen des Kopfes gegen den Thorax änderte an der Drehung des Thorax ebensowenig, als stärkstes Drehen des Kopfes in umgekehrter Richtung. Die Rumpfdrehung ist bei diesen Tieren auf jeden Fall ausschliessliche Folge des Labyrinthusfalles.

Direkt nach der Operation war bei zwei von den drei Katzen der Strecktonus der Beine auf der operierten Seite geringer als auf der normalen Seite. Dieser Unterschied war bei dem einen Tiere bereits am folgenden Tage, bei dem anderen am fünften Tage nach der Operation verschwunden. Nach dieser Zeit war der Tonus der

Gliedmaassen an den beiden Körperseiten genau gleich. Weder in den ersten noch den späteren Tagen hatte die Drehung oder Wendung des Kopfes nach der einen oder der anderen Seite irgend-einen Einfluss auf den Gliedertonus. Nachdem der Tonusunterschied der Gliedmaassen direkt nach der Operation vorübergegangen war, liess sich ein Unterschied in der Verschieblichkeit nach rechts und links nicht mehr feststellen, und auch bei Drehen des Kopfes nach beiden Seiten liess sich ein solcher Unterschied nicht hervorrufen. — Bei den Katzen ohne Halsreflexe war also direkt nach der Operation ein inkonstanter und vorübergehender Tonusunterschied der beiderseitigen Gliedmaassen nachzuweisen. Nachdem dieser geschwunden war, zeigte sich, dass der Gliedertonus beiderseits gleich war.

Umfallen beim Laufen kam nur bei einer der drei Katzen direkt nach der Operation (als noch ein Tonusunterschied der Glieder bei ihr nachzuweisen war) zur Beobachtung. Am folgenden Tage fiel das Tier bereits nicht mehr nach der Seite um. Ebenso haben wir bei allen drei Katzen niemals das Abweichen nach der Seite gesehen. Die Tiere können bereits am ersten Tage mit ihrem stark gedrehten Kopfe genau geradeaus laufen. Wenn sie taumeln, so tun sie dieses nach beiden Seiten gleichmässig. Dabei hängt infolge der Rumpfdrehung der Thorax deutlich nach der operierten Seite über. Trotzdem fehlt die seitliche Abweichung beim Laufen. Aus diesem Grunde haben wir oben der Rumpfdrehung nur eine sekundäre Bedeutung für die Entstehung des seitlichen Abweichens und des Umfallens zugeschrieben. Beim Sitzen fehlt die charakteristische breitbeinige Stellung der Glieder auf der operierten Seite. Nur bei einer der drei Katzen war sie am ersten Tage nach der Operation zu sehen, als noch ein Tonusunterschied der Beine durch direkte Labyrinthwirkung vorhanden war. Eine der Katzen sprang bereits am Tage nach der Operation, ohne zu fallen, vom Tisch auf den Fussboden, kam beiderseits breitbeinig auf den Boden, schwankte hin und her, aber wich nicht nach einer Seite ab. Kurz darauf sprang sie vom Tisch $\frac{1}{2}$ m weit in den Käfig, ohne zu fallen oder abzuweichen. Am dritten Tage sprang sie 1 m weit.

Aus dieser Schilderung ergibt sich, dass bei Katzen, bei denen durch Durchtrennung der drei obersten Hinterwurzel-paare die „Halsreflexe“ auf die Körpermuskulatur aufgehoben worden sind, nach

Exstirpation eines Labyrinthes eine Reihe von Symptomen gerade so auftreten wie bei normalen Tieren, dass dagegen andere Symptome fehlen. Gerade so wie bei normalen Tieren sind vorhanden: die Augenabweichung und der Nystagmus, die Kopfabweichung (vorübergehende Wendung und dauernde Drehung), die dauernde Drehung des Rumpfes und die inkonstante und schnell vorübergehende Schläffheit der Glieder auf der operierten Seite. Alles dieses sind direkte Labyrinthausfallsfolgen. Dagegen fehlt bei diesen Tieren der dauernde Tonusunterschied der Gliedmaassen, welcher durch die Halsdrehung veranlasst wird. Infolgedessen kommt es, wenn die Beine keinen Tonusunterschied durch Labyrinthausfall mehr haben, nicht zum Umfallen und zum seitlichen Abweichen beim Laufen, die Tiere sitzen mit den Beinen der operierten Seite nicht breitbeinig, und sie springen sicherer als die normalen Katzen; die Verschieblichkeit auf der Unterlage ist nach beiden Seiten gleich, durch Drehen oder Wenden des Kopfes lässt sich kein Einfluss auf den Gliedertonus ausüben, und infolgedessen kann man auch bei diesen Katzen durch Geradesetzen des gedrehten oder gewendeten Kopfes nicht den mindesten Einfluss auf die Symptome nach einseitiger Labyrinthexstirpation ausüben.

Durch diese Befunde werden die in den vorigen Abschnitten gezogenen Schlussfolgerungen über das Entstehen der Folgezustände einseitiger Labyrinthexstirpation bei der Katze sichergestellt.

7. Kompensationsvorgänge.

Bei der Beobachtung einseitig labyrinthloser Katzen ist es eine der auffallendsten Erscheinungen, dass von den unmittelbar nach der Operation vorhandenen Störungen sich ein so grosser Teil nach einigen Wochen ausgeglichen hat, und schliesslich nur geringe Ausfallserscheinungen überbleiben. Die Tiere „lernen“ allmählich wieder geradeaus zu laufen, nicht seitlich umzufallen, ihren Kopf nicht mehr gewendet und weniger gedreht zu tragen, gut zu sitzen, grosse Sprünge auszuführen, Treppen zu laufen usw. Über das Zustandekommen dieser Kompensationsvorgänge haben wir, da die Untersuchung derselben nicht in direktem Zusammenhang mit unserem Thema stand, nur einige gelegentliche Beobachtungen angestellt, welche hier mitgeteilt werden sollen, obwohl sie nicht ausreichend sind, um das Problem genügend aufzuklären.

Beim Kaninchen liess sich zeigen (s. o. S. 220), dass nach einiger

Zeit die Augen dazu benutzt werden, um die abnorme Stellung nach einseitigem Labyrinthverlust zu korrigieren, und dass nach Verschluss der Augen die Stellungsanomalie der Extremitäten wieder deutlich wird. Bei der Katze haben wir uns vergeblich bemüht, etwas derartiges nachzuweisen. Es ist natürlich durchaus möglich, dass auch von der Katze die Augen zur Korrektur ihrer abnormen Stellung benutzt werden, der Einfluss ist aber jedenfalls nicht so hochgradig, dass er sich direkt demonstrieren liesse. Wir haben zu verschiedenen Zeiten nach der Operation dem Tiere eine Kopfkappe angelegt, dabei aber niemals eine Zunahme der Stellungs- oder Bewegungsanomalie auftreten sehen. Im Gegenteil, besonders in der ersten Zeit nach der Operation werden die Symptome eher geringer. So nimmt das Kopfpendeln stets beim Anlegen der Kopfkappe ab und schwindet häufig ganz. Auch die Drehung des Kopfes nimmt nicht zu. Eine grosse Bedeutung für die Korrektur der Stellung scheint demnach den Augen bei der Katze nicht zuzukommen.

Es scheint vielmehr, dass es sich bei diesen Kompensationsvorgängen um Änderungen der zentralen Innervationen handelt. Bechterew¹⁾ war unseres Wissens der erste, der diese Dinge beim Hunde festgestellt hat. Nach einseitiger doppelseitiger Labyrinthexstirpation sind die auftretenden Störungen bei diesem Tiere, wie zu erwarten ist, genau symmetrisch. Exstirpiert man jedoch dem Hunde zuerst das Labyrinth einer Körperseite, wartet, bis die Ausfallerscheinungen sich zum Teil zurückgebildet haben, und entfernt nunmehr das zweite Labyrinth, so zeigt das Tier darauf die spiegelbildlich entgegengesetzten Störungen wie nach der ersten Operation: Augendeviation, Nystagmus, Kopfdrehung, Rollungen usw. erfolgen, als ob das erste Labyrinth gar nicht exstirpiert worden wäre. Da unter diesen Symptomen z. B. die Kopfdrehung von keinem der Untersucher auf eine Labyrinthreizung bezogen wird, so muss in der Zeit zwischen den beiden Operationen das einseitig labyrinthlose Tier seine Innervationen so geändert haben, dass die Fortnahme des zweiten Labyrinthes (also die Herstellung der Symmetrie in der Labyrinthinnervation) eine asymmetrische Störung hervorruft. Das ist auch die Deutung, die Ewald (a. a. O. S. 201) diesem Phänomene gibt:

1) W. Bechterew, Ergebnisse der Durchschneidung des N. acusticus nebst Erörterung der Bedeutung der semizirkulären Kanäle für das Körpergleichgewicht. Pflüger's Arch. Bd. 30 S. 312. 1883.

„Nach einseitiger Entfernung des Labyrinthes (beim Hunde) entstehen nämlich asymmetrische Störungen, welche grösstenteils durch Ersatzerscheinungen kompensiert werden. Letztere sind daher auch asymmetrisch, und wenn dann das zweite Labyrinth entfernt wird, wodurch die Asymmetrie der ursprünglichen Störungen nach der ersten Operation aufgehoben werden würde, so bleibt infolge der asymmetrischen Ersatzerscheinungen eine Ungleichheit in der Funktion beider Körperhälften bestehen, welche bei einseitiger Entfernung des Labyrinthes nie zu beobachten ist.“

Hieraus ergibt sich, dass, wenn man das Zustandekommen dieser Ersatzerscheinungen studieren will, man zu verschiedenen Zeiten nach der Exstirpation des einen Labyrinthes das zweite entfernen und nun beobachten muss, ob, in welchem Grade und an welchen Körperteilen asymmetrische Störungen auftreten. Im Laufe unserer Versuche ergab sich bei neun Katzen die Gelegenheit, das zweite Labyrinth 4, 11, 17, 21, 22, 25, 31, 114 und 164 Tage nach der Entfernung des ersten zu exstirpieren. Vier von diesen Katzen wurden längere Zeit weiter beobachtet, die fünf anderen waren kurz vor der zweiten Operation dezerebriert, so dass an ihnen nur die unmittelbar danach auftretenden Erscheinungen festgestellt werden konnten. Das Ergebnis war folgendes:

4 Tage nach der Entfernung des ersten Labyrinthes wirkt die Exstirpation des zweiten nicht anders, als ob beide gleichzeitig exstirpiert wären. Beträgt der Zwischenraum zwischen beiden Operationen 11 Tage, so erfolgt nach der zweiten typischer Nystagmus (nach der Seite der ersten Operation), dagegen keine Drehung oder Wendung des Kopfes. Beträgt der Zwischenraum jedoch 3 Wochen und mehr, so wird stets (sieben Beobachtungen) der Kopf nach der Seite der zweiten Operation gedreht oder gewendet. Bei den gewöhnlichen Katzen handelt es sich überwiegend um eine Drehung, bei den dezerebrierten überwiegend um eine Wendung. Ausserdem tritt natürlich auch der Nystagmus auf (bei den nichtdezerebrierten Tieren). Ein Tonusunterschied der Extremitäten bei geradegesetztem Kopfe liess sich dagegen nach der zweiten Operation nicht mit Sicherheit feststellen, wenn auch in zwei Fällen, nach 31 und 114 Tagen, eine Andeutung davon vorhanden war. Das Auftreten einer Rumpfdrehung haben wir niemals beobachten können.

Hieraus ergibt sich, dass zuerst die veränderte Innervation an den Augen eintritt, dass darauf dasselbe für die Kopfabweichung

erfolgt, während die Extremitäten und der Rumpf viel weniger oder gar nicht in Mitleidenschaft gezogen werden.

Der nach der zweiten Operation auftretende Nystagmus dauert nur 1—2 Tage. Bei einer Katze konnten wir beobachten, dass die nach der zweiten Operation aufgetretene Kopfdrehung nach der Seite der zweiten Operation sich im Laufe von 2—3 Monaten langsam zurückbildete und dass danach der Kopf wieder ganz symmetrisch gehalten wurde.

Was nun das Zustandekommen dieser Kompensation betrifft, so scheinen bei ihrer Ausbildung Willkürinnervationen mitzuwirken. Dafür spricht die schon oben erwähnte Beobachtung, dass eine Katze, welche einige Zeit nach der Entfernung eines Labyrinthes den Kopf nur noch wenig gedreht hält, beim Fressen, Trinken oder kurz vor einem grösseren Sprunge, also wenn ihre Aufmerksamkeit abgelenkt ist, wieder eine starke Kopfdrehung bekommt. Jedoch ist zur Aufrechterhaltung dieser veränderten Innervation die Anwesenheit des Grosshirns nicht notwendig. Denn wenn man einseitig labyrinthlose Katzen längere Zeit nachher dezerebriert und ihnen darauf das andere Labyrinth herausnimmt, so tritt die Kopfwendung (und Drehung) nach der Seite der zweiten Operation mit grösster Sicherheit auf. Es muss also das Zentralnervensystem abwärts von den Vierhügeln einer Dauerveränderung unterliegen, durch welche nach Entfernung des zweiten Labyrinthes eine Kopfabweichung zustande gebracht wird.

Aus den Versuchen an dezerebrierten Tieren folgt ebenfalls, dass diese veränderte Innervation auch nach Ausschaltung der Augen erhalten bleibt.

Bei den oben S. 275 erwähnten Katzen, denen die drei ersten cervicalen Hinterwurzelfpaare durchtrennt waren, wurde ebenfalls später das zweite Labyrinth exstirpiert. Nystagmus und Kopfabweichung verhielten sich dabei genau so, wie soeben geschildert. Es verhindert also auch die Durchtrennung der betreffenden cervicalen Hinterwurzeln nicht das Zustandekommen der Kompensation der Kopfabweichung, welche hauptsächlich durch die Muskulatur der ersten Halssegmente bedingt ist.

Die veränderte zentrale Innervation kann sich also noch äussern: Nach Entfernung des Grosshirns, nach Ausschaltung der Augen, nach Exstirpation beider Labyrinth und nach Durchtrennung der obersten

cervicalen Hinterwurzeln. Auf welche Weise sie aber zustande kommt, bleibt nach wie vor dunkel.

Dagegen ist wohl verständlich, wieso mit Hilfe dieser veränderten zentralen Innervation die Katzen lernen, wieder besser zu laufen, zu springen, zu sitzen usw. Wie oben gezeigt wurde, beruht ein grosser Teil dieser Störungen auf dem Tonusunterschied der beiderseitigen Gliedmaassen. Tritt nun eine teilweise Kompensation der Kopfstellung ein, so wird auch der Tonusunterschied der Extremitäten geringer und damit auch die hiervon abhängigen Störungen der Bewegung und Haltung. Dass tatsächlich der Tonusunterschied der Glieder längere Zeit nach der Operation durch die Abnahme der Kopfdrehung geringer wird, liess sich durch Untersuchung der seitlichen Verschieblichkeit feststellen, ebenso, dass der Unterschied sofort wieder stärker wurde, wenn die ursprüngliche Kopfdrehung wiederhergestellt wurde.

Es ist wohl überflüssig zu betonen, dass wir nicht glauben, hiermit alle oder auch nur alle wichtigeren Einrichtungen ermittelt zu haben, welche bei Katzen zur schliesslichen Kompensation der Labyrinthausfallsfolgen benutzt werden. Sicherlich spielen dabei noch viele Momente mit, welche sich bisher nicht übersehen lassen.

8. Zusammenfassung.

Als direkte Folgen der einseitigen Labyrinth-ausschaltung sind bei der Katze anzusehen:

A. Dauerfolgen.

1. *Die Halsdrehung nach der Seite des Labyrinthverlustes. Sie ist nach unseren früheren Feststellungen von der Stellung des Kopfes im Raume abhängig. Das Maximum ist erreicht, wenn der Scheitel nach unten gerichtet ist.*

2. *Die Drehung des ganzen Rumpfes bis zum Becken,*

B. Vorübergehende Folgen.

1. *Die Augendeviation nach der Seite der Operation sowie der Nystagmus in der entgegengesetzten Richtung. Die Deviation ist auf der Seite der Operation stärker. Ihr Grad hängt in der Weise von der Stellung des Kopfes im Raume ab, dass sie am hochgradigsten wird, wenn die Seite des intakten Labyrinthes nach unten gerichtet ist. Die Maximumstellung für die Augenabweichung ist also nicht identisch mit der für die Halsdrehung.*

2. Die Wendung des Kopfes nach der Seite des Labyrinthverlustes, an welche sich eine vorübergehende Wendung des Rumpfes anschliessen kann.

3. Eine inkonstante und schnell vorübergehende Schloffheit der Glieder auf der Seite der Operation.

Auf diese direkten Labyrinthausfallsfolgen superponieren sich als Folgen der Halsdrehung:

A. Dauerfolgen.

1. Ob die durch den Labyrinthausfall bewirkte Drehung des Rumpfes durch einen Halsreflex verstärkt wird, konnte nicht mit Sicherheit entschieden werden.

2. Die Drehung des Halses bewirkt einen dauernden Tonusunterschied der beiderseitigen Gliedmaassen, wodurch die Beine auf der operierten Seite einen verminderten, die auf der gekreuzten Seite einen gesteigerten Strecktonus bekommen.

3. Auf diesen Tonusunterschied lassen sich eine Reihe von Bewegungsstörungen und Haltungsanomalien beziehen, wie das breitbeinige Sitzen mit den Beinen der operierten Seite, das seitliche Umfallen und Abweichen nach der operierten Seite beim Laufen und Springen und anderes mehr.

B. Vorübergehende Folgen.

Die vorübergehende Wendung des Halses kann, wenn sie sehr hochgradig ist, unmittelbar nach der Operation dem geschilderten Tonusunterschied der Beine entgegenwirken und denselben in seltenen Fällen sogar zeitweise überkompensieren.

Schaltet man bei Katzen durch Durchschneidung der drei obersten cervicalen Hinterwurzelpaare die Halsreflexe aus und entfernt ihnen danach ein Labyrinth, so bekommen sie weniger Störungen als Tiere mit erhaltenen Halsreflexen.

Solche Tiere zeigen alle direkten Labyrinthausfallsfolgen: die Drehung des Halses und Rumpfes, sowie die vorübergehenden Symptome, Augendeviation und Nystagmus, Kopfwendung und (inkonstant) eine passagäre Schloffheit der Glieder auf der operierten Seite.

Gegen fehlt ihnen der dauernde Tonusunterschied der beiderseitigen Extremitäten, die Beeinflussbarkeit des Gliedertonus durch Halsreflexe, das breitbeinige Sitzen auf der operierten Seite, das seitliche Abweichen und Umfallen beim Laufen und Springen und anderes.

Der schnelle teilweise Ausgleich der Störungen nach einseitigem Labyrinthverlust bei Katzen beruht zum Teil auf einer allmählich eintretenden Änderung der zentralen Innervationen. Diese bleibt auch nachweisbar nach Ausschaltung des Grosshirns, der Augen, des anderen Labyrinthes und der drei obersten cervicalen Hinterwurzelpaare. Sie betrifft hauptsächlich eine veränderte Innervation der Augen und der Halsmuskeln. Durch letzteres werden sekundär dann auch diejenigen Labyrinthausfallsfolgen vermindert, welche auf dem Tonusunterschied der Gliedmaassen beruhen. Eine Korrektion der Haltungs- und Bewegungsanomalien mit Hilfe der optischen Eindrücke scheint bei der Katze eine geringere Rolle zu spielen.

V. Versuche an Hunden.

Eine Beschreibung der Folgezustände einseitiger Labyrinthausschaltung beim Hunde ist unter anderem von Bechterew¹⁾ und neuerdings von Camis²⁾ gegeben. Bechterew durchschnitt den N. acusticus, zu dem er sich den Weg von der Hinterhauptsschuppe her bahnte. Auch Camis³⁾ ging vom Planum occipitale aus vor (an der Basis der Apophysis jugularis) und zerstörte von hier aus die Bogengänge, in einigen Fällen auch die Schnecke. Beide Autoren haben direkt nach der Operation stürmischere Erscheinungen gesehen, als wir sie beobachtet haben. Wir haben nach dem Vorgange von Ewald (a. a. O. S. 195) die Entfernung des Labyrinthes von der Bulla aus vorgenommen, wobei sich alle Nebenverletzungen am besten vermeiden lassen. Die Technik war im einzelnen genau die gleiche, wie die von uns bei der Katze verwendete. Es sei daher auch für den Hund auf die Schilderung des Verfahrens von de Kleijn⁴⁾ verwiesen. Der einzige Unterschied ist, dass dem Hunde die knöcherne Scheidewand in der Bulla fehlt, die bei der Katze das Mittelohr in zwei Teile teilt. Das Trommelfell bleibt, im Gegensatz zu der Ewald'schen Methode, unverletzt.

1) W. Bechterew, Pflüger's Arch. Bd. 30 S. 312. 1883.

2) M. Camis, Contrib. alla Fisiol. del Labirinto., III. Effetti della Labirintectomia nel cane particolarmente sulla innervazione vasomotoria. Fol. neuro-biol. vol. 6 p. 138. 1912.

3) M. Camis, Contrib. à la physiol. de labyrinthe. II. Une methode opératoire pour la destruction des canaux demi-circulaire du chien. Arch. ital. de Biol. t. 55 p. 180. 1911.

4) Pflüger's Arch. Bd. 145 S. 549. 1912.

1. Allgemeines Verhalten der Hunde nach einseitiger Labyrinthexstirpation.

Im ganzen wurde bei acht Hunden die einseitige Labyrinthexstirpation ausgeführt. Fünf von diesen Tieren wurden vor oder nach der Operation dezerebriert, die drei anderen wurden 42, 56 und 67 Tage lang beobachtet; zweien von ihnen wurde danach das andere Labyrinth herausgenommen. Da bei den Versuchshunden die Symptome sich in ganz gleichartiger Weise entwickelten, und da es uns nur darauf ankam, festzustellen, ob die Ausfallserscheinungen beim Hunde denen bei der Katze beobachteten ähnlich seien, haben wir vorläufig uns mit dieser Zahl von Experimenten begnügt. Tatsächlich ist der Verlauf ganz ähnlich wie bei der Katze, nur erfolgt die Rückbildung der zuerst starken Ausfallserscheinungen noch schneller als bei jener.

Zunächst sei wieder ein typisches Protokoll im Auszuge mitgeteilt, um den allgemeinen Ablauf der Erscheinungen zu verdeutlichen:

Braunschwarzer Hund. 13. Dezember 1912. In Äthernarkose Exstirpation des rechten Labyrinthes, Vestibulum ausgeräumt, Bogengangöffnungen freigelegt und ausgeputzt, Porus acusticus internus vorsichtig mit dem Meissel geöffnet, Nervus octavus mit der Pinzette umgangen. Schluss der Operation 10 Uhr 45 Min.

11 Uhr ($\frac{1}{2}$ Stunde nach der Operation). Liegt im Käfig, rollt nach rechts (noch halb in Narkose). Kopf 30° nach rechts gedreht, linkes Vorderbein gestreckt abduziert. Auf den Boden gesetzt, fällt er mehrmals nach rechts um. Sehr starke Augendeviation, linkes Auge nach oben-nasal, rechtes Auge nach unten-aussen. Sehr starker Nystagmus. In Rückenlage bei geradegesetztem Kopf Tonus der beiden rechten Beine geringer als der der linken. Nach dem völligen Erwachen aus der Narkose rollt der Hund nicht mehr.

12 Uhr. Rollt nicht. Kopf 30° nach rechts gedreht. Uhrzeigerbewegungen nach beiden Seiten. Rechte Beine stärker gestreckt als linke.

4 Uhr 30 Min. Augenabweichung nach rechts, Nystagmus nach links. Kopf 10° nach rechts gedreht, kann auch nach links gewendet werden. Läuft breitbeinig und unsicher im Zimmer umher, fällt manchmal nach rechts um. Andeutung von Uhrzeiger- und Manègebewegungen nach rechts, kann aber nach allen Richtungen laufen. Manchmal läuft er einige Schritte schräg nach vorne-rechts. Schwankt etwas beim Stehen. Kein Kopfpendeln. In Rückenlage bei geradem Kopf kein Tonusunterschied zwischen den rechten und linken Beinen. In Hängelage mit Kopf unten ist die untere Toraxapertur nicht, wohl aber der Kopf 90° gegen das Becken gedreht.

14. Dezember. Läuft unruhig, noch etwas breitbeinig im Zimmer umher, strauchelt dabei manchmal nach rechts und weicht etwas nach

dieser Seite ab. Kopf 30° nach rechts gedreht, kann nach allen Seiten gewendet werden. Als ihm Fleisch vorgehalten wird, kann er sich nicht auf den Hinterbeinen aufstellen. Frisst aber nachher das Fleisch gut. Augendeviation nach rechts, Nystagmus geringer als gestern. Springt vom Stuhl, fällt dabei nicht, weicht aber etwas nach rechts ab.

16. Dezember. Geringe Augenabweichung, kein Nystagmus. Kann die Augen nach allen Seiten bewegen. Springt aus dem Käfig (Tischhöhe), kommt dabei mit dem Bauch auf den Boden, fällt aber nicht. Läuft viel besser und nur noch wenig unsicher. Strauchelt manchmal noch etwas nach rechts, aber fällt nicht. Kann sich gut auf den Hinterbeinen aufstellen.

17. Dezember. Läuft sicher ohne zu straucheln, noch etwas breitbeinig. Springt vom Tisch, knickt dabei mit den Vorderbeinen ein, fällt aber nicht. Augendeviation verschwunden.

20. Dezember. Kopf deutlich nach rechts gedreht. Läuft sehr sicher, nur beim schnellen Laufen noch manchmal leichtes Straucheln nach rechts. Springt vom Tisch, ohne zu fallen, knickt dabei nur etwas mit den Vorderbeinen ein. Beim Versuch, die Treppe herunter zu laufen, fällt er nach rechts und danach Hals über Kopf die Treppe herunter. Kann auch die Treppe nicht hinauflaufen.

14. Januar. Sehr lebhaft. Kopf 30° — 45° nach rechts gedreht, kann nach allen Seiten gewendet werden. Keine Augenabweichung. Steht auf den Hinterbeinen, springt vom Tisch, ohne zu fallen, fürchtet sich, die Treppe herunter zu laufen. In Hängelage mit dem Kopfe nach unten ist die untere Thoraxapertur 20° , die obere 30° — 45° , der Kopf 90° nach rechts gedreht.

21. Januar. Läuft die Treppe vorsichtig, langsam, aber ohne zu fallen herunter. Kann auch treppauf laufen. Kopf beim Stehen 45° nach rechts gedreht, Thorax hängt etwas nach der rechten Seite über.

28. Januar. Springt gut vom Tisch, wackelt danach aber etwas nach rechts. Auf vorgehaltenes Fleisch stellt er sich auf den Hinterbeinen auf, dabei sind Kopf und Thorax schraubenförmig nach rechts gedreht (Kopf bis zu 90°).

7. Februar. Läuft mit Sicherheit die Treppe herunter. Es sind noch folgende Ausfallserscheinungen an ihm nachweisbar: Beim Stehen ist der Kopf 30° nach rechts gedreht, der Thorax hängt mit seinem vorderen Teil noch etwas nach rechts über. In Hängelage mit dem Kopfe nach unten ist die untere Thoraxapertur 20° , die obere 30° , der Kopf 80° nach rechts gedreht. Das linke Vorderbein ist an diesem Tage nicht, wohl aber an anderen Tagen deutlich stärker gestreckt als das rechte.

12. Februar (56 Tage nach der Exstirpation des rechten Labyrinthes). Exstirpation des linken Labyrinthes. Darauf Linkswendung des Kopfes, Augendeviation nach links. Nystagmus nach rechts. Keine Drehung des Thorax.

Bei den beiden anderen Hunden war der Verlauf der Symptome im wesentlichen der gleiche, nur waren bei ihnen überhaupt keine Rollbewegungen zu beobachten.

Über das Zustandekommen und die gegenseitige Abhängigkeit der Folgezustände einseitiger Labyrinthexstirpation haben wir folgende Feststellungen machen können.

2. Die Augensymptome.

Die Augendeviation ist beim Hunde deutlicher als bei der Katze. Beide Augen sind dabei nach der Seite des fehlenden Labyrinthes abgelenkt, und zwar das Auge der operierten Seite stärker als das andere; das Auge der operierten Seite ist ausserdem nach unten, das der gesunden Seite nach oben deviiert. Schon am folgenden Tage nach der Operation ist die Augenabweichung geringer und verschwindet nach 3—4 Tagen ganz. Der Nystagmus schlägt mit seiner schnellen Komponente in der umgekehrten Richtung als die Augendeviation. Er ist direkt nach der Operation sehr stark ausgesprochen, nach 24 Stunden bereits deutlich vermindert und nach 2—3 Tagen ganz verschwunden. Einmal glückte es am vierten Tage, den fehlenden Nystagmus während der Untersuchung des Tieres wieder schwach temporär zum Vorschein zu bringen.

Am ersten oder zweiten Tage nach der Operation ist das Tier meist schon imstande, seine Bulbi aktiv nach allen Richtungen zu bewegen. Nach 3—4 Tagen sind überhaupt bei der gewöhnlichen Untersuchung keine Störungen der Augenbewegungen zu erkennen.

Im Gegensatz zum Kaninchen und Meerschweinchen und in Übereinstimmung mit der Katze ist also die Augendeviation beim Hunde keine Dauerfolge der einseitigen Labyrinthexstirpation.

3. Die Haltung von Kopf, Hals und Rumpf.

Direkt nach der Operation ist der Kopf nach der Seite des Labyrinthverlustes gedreht und gewendet. Manchmal überwiegt die Drehung, manchmal die Wendung. Diese Kopfabweichung ist unabhängig von den Augen, denn sie tritt auch an vorher dezerebrierten Tieren ein, bleibt bestehen, wenn man die Tiere nachher dezerebriert, und überdauert ausserdem die Augendeviation, welche nach einigen Tagen verschwunden ist, während die Kopfdrehung beim Hunde eine Dauerfolge der Operation darstellt.

Die Wendung nimmt bald nach der Operation an Intensität ab, schwindet nach einigen Tagen vollständig und kommt danach nur gelegentlich, besonders wenn das Tier in abnorme Körperlagen gerät,

zur Beobachtung. Schon kurz nach der Operation kann der Kopf auch aktiv nach der anderen Seite gewendet werden.

Die Drehung des Kopfes nimmt in den ersten Tagen nach der Operation an Stärke zu und bleibt danach unverändert bestehen. Sie beträgt beim Stehen zwischen 20° und 45° . Nach einiger Zeit ist der Hund imstande, seinen Kopf auch willkürlich nach der anderen Seite zu drehen. Beim ruhigen Stehen und beim Laufen kommt aber stets die Kopfdeviation wieder zum Vorschein.

Auch beim Hunde schliesst sich an diese Kopfdrehung eine entsprechende Drehung des ganzen Rumpfes an. Diese ist beim stehenden Tiere daran zu erkennen, dass der Thorax etwas nach der Seite der Operation überhängt, was besonders beim schnellen Laufen deutlich wird. Besser aber lassen sich diese Dinge bei Hängelage mit dem Kopfe nach unten untersuchen. Genau wie bei Kaninchen, Meerschwein und Katze kann man dann eine Drehung der oberen und unteren Thoraxapertur gegen das Becken sehen. Dieselbe ist in den ersten Tagen nach der Operation noch gering, wird aber dann hochgradiger und bleibt danach dauernd bestehen. Z. B. war bei dem Hunde, dessen Protokoll oben wiedergegeben worden ist, in den ersten 4 Tagen nach der Operation die untere Thoraxapertur überhaupt noch nicht gegen das Becken gedreht, die Drehung der oberen Thoraxapertur schwankte zwischen 0° und 20° . Nach Ablauf der ersten Woche dagegen war die untere Thoraxapertur 20 bis 30° , die obere $30-45^{\circ}$, der Kopf $70-90^{\circ}$ gegen das Becken gedreht, und diese Drehung blieb bis zum Ende der Beobachtung bestehen (56 Tage). Bei einem anderen Hunde war am ersten Tage bei Hängelage mit dem Kopfe nach unten überhaupt noch keine Drehung des Thorax gegen das Becken nachweisbar; nach drei Tagen war sie aber bereits voll entwickelt und betrug bis zum 62. Tage für die untere Thoraxapertur $20-30^{\circ}$, für die obere $35-45^{\circ}$, für den Kopf $70-90^{\circ}$. Diese Drehung des ganzen Körpers entspricht vollständig der oben auf Fig. 1—3 für das Kaninchen abgebildeten.

Während bei der Katze beim Geradesetzen des Kopfes die Drehung des Thorax gegen das Becken ganz oder fast unverändert bestehen blieb, so dass diese Drehung auf eine direkte Wirkung des Labyrinthausfalles bezogen werden musste, und es fraglich blieb, inwieweit ausserdem noch ein Halsreflex mitspielte, finden wir beim Hunde das umgekehrte Verhalten. In bezug auf seine Rumpfdrehung verhält sich der Hund ähnlich wie das Meerschweinchen. Setzt

man seinen Kopf gegen den Thorax gerade, so steht auch der Thorax gegen das Becken gerade. Es ist also die Rumpfdrehung im wesentlichen durch einen Halsreflex bedingt, und es bleibt fraglich, ob daneben ausserdem noch ein geringer direkter Einfluss des Labyrinthausfalles mitspielt. Nachweisen könnten wir einen solchen jedenfalls nicht. Unter zahlreichen Prüfungen schien nur ein einziges Mal bei einem Hund bei gerade gesetztem Kopfe eine geringe Rumpfdrehung zurückzubleiben, an den anderen Tagen stand bei demselben Tiere bei gerade gesetztem Kopf auch das Becken gegen den Thorax gerade. — Das gleiche Ergebnis hatte die Untersuchung der Rumpfdrehung in Rückenlage. Dieselbe war bei unkorrigierter Kopfdrehung deutlich und schwand beim Geradesetzen des Kopfes.

Drehen des Kopfes nach rechts oder links bei Rückenlage des Tieres hatte, wenn dasselbe nicht starke Abwehrbewegungen machte, deutlich denselben Effekt, wie er in der vorigen Abhandlung beim Kaninchen beschrieben worden ist. Linksdrehen des Kopfes (linkes Ohr ventralwärts) bewirkte z. B. entweder eine Drehung des Beckens mit der linken Hinterbacke nach unten oder eine Konkavität der Lendenwirbelsäule nach rechts. Rechtsdrehen hatte den spiegelbildlich entgegengesetzten Effekt. — Kopfwenden in Rückenlage führte ebenfalls zu Konkavität der Lendenwirbelsäule nach der Seite, nach der die Schnauze gerichtet war.

Aus dem oben wiedergegebenen Protokoll ergibt sich, dass man auch gelegentlich (nicht immer), wenn das Tier auf seinen Hinterbeinen steht und den Kopf nach oben richtet, um nach Fleisch in der Luft zu schnappen, die spiralförmige Drehung des ganzen Körpers auftreten sehen kann.

Kopfpendeln und Kopfnystagmus haben wir nur bei einem unserer Hunde, und zwar nur direkt nach dem Erwachen aus der Narkose, beobachten können.

Als Dauerfolge der Operation tritt demnach beim Hunde eine Drehung des Kopfes nach der operierten Seite ein. Diese hat ihrerseits durch einen tonischen Halsreflex eine gleichgerichtete Drehung des Rumpfes zur Folge. Ob ausserdem diese Rumpfdrehung auch durch eine direkte Wirkung des Labyrinthausfalles unterstützt wird, dafür konnten wir keine Anhaltspunkte gewinnen. Vorübergehend tritt nach der Operation eine Wendung des Kopfes nach der operierten Seite auf. Die Kopfabweichung ist unabhängig von den Augen.

4. Der Tonus der Extremitäten.

Bei einem unserer Hunde war bereits direkt nach dem Erwachen aus der Narkose bei gerade gesetztem Kopfe der Tonus der beiderseitigen Extremitäten gleich (Prüfung in Rückenlage). Hier war also von Anfang an ein direkter Einfluss des Labyrinthausfalles auf den Gliedertonus nicht nachweisbar. In allen anderen Fällen, und zwar sowohl bei den normalen als auch bei den dezerébrierten Hunden hatten bei gerade gesetztem Kopfe die Glieder auf der Seite der Operation einen geringeren Strecktonus als auf der anderen Seite. Dieser Unterschied dauerte aber immer nur kurze Zeit. In dem oben genauer beschriebenen Falle war er bereits nach 6 Stunden verschwunden, nur einmal war er noch nach 24 Stunden vorhanden. Der direkte Einfluss des Labyrinthausfalles auf den Gliedertonus ist also, wie bei der Katze, inkonstant und nur von geringer Dauer.

Nach dieser Zeit sind Tonusunterschiede an den beiderseitigen Gliedmaassen ausschliesslich durch die Kopfabweichung bedingt. Die Drehung des Kopfes führt wie bei den anderen untersuchten Tierarten zur Abnahme des Strecktonus auf der Seite der Operation und zur Streckung der Glieder auf der gekreuzten Seite. Diesen Einfluss kann man am besten erkennen, wenn man das Tier mit dem Kopfe nach unten hängen lässt. Dann ist gewöhnlich das Vorderbein der gekreuzten Seite deutlich stärker gestreckt. Oder man bringt das Tier in Rückenlage, wobei der Unterschied meistens ebenfalls an Vorder- oder Hinterbeinen deutlich zu erkennen ist. Auf Geradesetzen des Kopfes verschwindet dieser Tonusunterschied. Schon Bechterew hat eine sehr anschauliche Beschreibung von der starken Streckung und Abduktion der gekreuzten und der Beugung und Schlawheit der gleichseitigen Beine gegeben, welche er kurze Zeit nach der Operation beobachten konnte. Wenn die Hunde sich soweit erholt haben, dass sie frei im Zimmer umherlaufen, ist der Tonusunterschied gewöhnlich nicht mehr unmittelbar zu erkennen, tritt aber in Rücken- oder Hängelage meistens deutlich hervor.

Die Wendung des Kopfes ist gewöhnlich nur direkt nach der Operation stark ausgebildet. Daher kann sie auch nur in diesem Stadium einen deutlichen Einfluss auf den Gliedertonus ausüben. Dieser Einfluss wirkt, wie oben S. 269 auseinandergesetzt ist, dem der Kopfdrehung entgegen und kann ihn unter Umständen überkompensieren. Dieses haben wir beim Hunde in zwei Fällen ge-

sehen, in denen direkt nach der Operation eine starke Wendung und fast keine Drehung des Kopfes vorhanden war. Hierdurch geriet das Vorderbein der operierten Seite in starke tonische Streckung, während das gekreuzte Vorderbein aktiv gebeugt war. Geradesetzen des Kopfes liess diesen Unterschied alsbald verschwinden. Wenige Stunden später war in dem einen Falle der Kopf mehr gedreht, und infolgedessen war nunmehr auch das Bein der gekreuzten Seite das tonisch gestreckte.

Beim Hunde wirken also nach einseitiger Labyrinthexstirpation folgende Einflüsse bei der Erzeugung von Tonusunterschieden der Glieder zusammen: Die Drehung des Halses ruft durch einen tonischen Halsreflex eine Zunahme des Strecktonus auf der gekreuzten und eine Abnahme desselben auf der operierten Seite hervor. Es handelt sich um eine Dauerwirkung. In den ersten Stunden nach der Operation kommen hierzu noch zwei weitere Einflüsse: erstens eine inkonstante Einwirkung des Labyrinthausfalles selber — dieser wirkt in demselben Sinne —; zweitens eine inkonstante Einwirkung der Kopfwendung — diese wirkt im entgegengesetzten Sinne als der erstgenannte Halsreflex. Als Gesamtergebnis ergibt sich, dass nur in der Minderzahl der Fälle und nur für kurze Zeit die Beine auf der Seite der Operation stärker gestreckt sind, während sonst stets die Beine auf der gekreuzten Seite mehr Strecktonus haben.

5. Kompensationsvorgänge.

Bei dem einen der beiden Hunde, dem 56 Tage nach der Entfernung des ersten auch das zweite Labyrinth exstirpiert wurde, trat direkt nach der Operation Kopfwendung, Augendeviation und Nystagmus in der umgekehrten Richtung wie nach der ersten Operation auf. Bei dem anderen Hunde war der Zwischenraum zwischen beiden Operationen 67 Tage. Nach der zweiten Operation war Augendeviation, Nystagmus und geringe Kopfdrehung im umgekehrten Sinne zu beobachten. Wir können also die Angaben von Bechterew (a. a. O.) bestätigen. Nach dem, was oben bei Besprechung der ähnlichen Feststellungen bei der Katze auseinandergesetzt ist, tritt nach der ersten Operation zugleich mit dem Rückgang der ersten heftigen Operationsfolgen eine kompensatorische Änderung der zentralen Innervation ein, über deren Natur wir zunächst nichts Sicheres aussagen können. Diese ist zum Teil die Ursache dafür, dass die Hunde so schnell wieder lernen,

sich richtig zu bewegen. Diese Kompensation bezieht sich primär allein auf die Augen und die Kopfstellung.

Über die Rolle der Augen bei dem Ausgleich der Labyrinthausfallsfolgen haben wir beim Hunde keine besonderen Versuche angestellt.

6. Körperhaltung und Bewegungen.

Die Stellungs- und Bewegungsanomalien nach einseitiger Labyrinthexstirpation beim Hunde sind denen sehr ähnlich, welche wir im vorigen Abschnitt bei der Katze eingehend geschildert haben. Nur ist der Ausgleich der Störungen ein noch schnellerer und vollständigerer.

Rollbewegungen haben wir nur einmal gesehen, als das betreffende Tier noch nicht vollständig aus der Narkose erwacht war, in allen anderen Fällen fehlten sie. Die Stellungsanomalien des Kopfes, Rumpfes und der Glieder direkt nach der Operation sind oben geschildert. Wenn der Hund nach der Operation sich aufstellt und beginnt, umherzulaufen, was schon nach einer Stunde erfolgen kann, so steht er breitbeinig und schwankend, fällt gelegentlich nach der Seite des Labyrinthverlustes und weicht beim Laufen etwas seitlich ab. Uhrzeiger- und Manegebewegungen haben wir nur bei einem Tier in den ersten Stunden nach der Operation andeutungsweise auftreten sehen, solange die Wendung des Kopfes und die daran anschließende des Rumpfes noch deutlich war.

Das seitliche Abweichen beim Laufen, das bei der Katze so markant ist, war bei unseren Hunden am ersten Tage nach der Operation gewöhnlich noch angedeutet, am zweiten Tage dagegen nicht mehr zu sehen. Dann wird auch der breitbeinige Stand weniger deutlich, und das Schwanken beim Stehen verschwindet.

Beim Laufen strauchelt der Hund in den ersten Tagen noch häufig nach der Seite der Operation. Aber schon nach 4—6 Tagen sieht man es sehr viel seltener und meist nur beim schnellen Laufen. Später schwindet es ganz. Umfallen nach der operierten Seite erfolgt (auch beim Laufen) gewöhnlich schon am Tage nach der Operation nicht mehr. Nimmt man dazu, dass die Hunde schon nach $\frac{1}{2}$ —1 Wochen imstande sind, auf den Hinterbeinen zu stehen und zu tanzen, so sieht man, dass alle diejenigen Störungen beim Laufen und Stehen, welche, wie oben gezeigt wurde, bei der Katze hauptsächlich durch die Schwäche der Beine auf der operierten

Seite verursacht werden, beim Hunde schnell abnehmen. Mit anderen Worten, der Tonusunterschied der Glieder, welcher, wie erwähnt, sich in Hängelage oder in Rückenlage, also in abnormen Körperstellungen, beim Hunde noch nach mehreren Monaten nachweisen lässt, ist beim Stehen und Laufen nicht stark genug, um hochgradige Bewegungsstörungen herbeizuführen. Auch die Beine der operierten Seite sind nicht so tonusarm, dass sie nicht das Körpergewicht tragen könnten.

Damit stimmen auch unsere Beobachtungen über das Springen der Tiere. Ein Hund sprang bereits am ersten Tage nach der Entfernung des rechten Labyrinthes gut vom Stuhl und wich dabei etwas nach rechts ab. Am dritten Tage sprang er aus dem Käfig, am vierten vom Tisch, wobei er noch etwas einknickte. Nach 14 Tagen sprang er ohne jede Störung vom Tisch und wackelte nur nachher etwas nach der operierten Seite. Ein anderer Hund sprang nach 10 Tagen vorsichtig, aber gut vom Tisch auf den Boden. — Die grössten Schwierigkeiten haben die Hunde beim Treppablaufen. Bei dem einen dauerte es 21 Tage, bei dem anderen 10 Tage, bis er es wieder gut gelernt hatte. Sehr auffällig ist die besonders von Ewald betonte Tatsache, dass, wenn die Hunde einmal bei einer dieser Übungen heftig gefallen sind, sie gewöhnlich in der nächsten Zeit nicht dazu zu bekommen sind, sie zu wiederholen. Das ist beim Springen und Treppenlaufen besonders deutlich.

Nach Ablauf von einigen Monaten ist bei den Tieren ausser der Kopfdrehung und vielleicht einem geringen Überhängen des Thorax nach der operierten Seite überhaupt bei der gewöhnlichen Beobachtung keine Anomalie zu entdecken, und man muss sie erst in Hängelage mit dem Kopfe nach unten bringen, um an der starken Drehung des ganzen Rumpfes und eventuell der Streckung des gekreuzten Vorderbeines zu erkennen, dass es sich um den Verlust eines Labyrinthes handelt.

7. Zusammenfassung.

Als direkte Folgen der einseitigen Labyrinthexstirpation lassen sich beim Hunde nachweisen:

A. Dauerfolgen.

Die einzige direkte Dauerfolge der Operation ist die Halsdrehung nach der Seite des fehlenden Labyrinthes. Sie ist nach

unseren früheren Feststellungen in der Weise von der Lage des Kopfes im Raume abhängig, dass sie maximal wird, wenn der Scheitel nach unten gerichtet ist.

B. Vorübergehende Folgen.

1. Die Augendeviation nach der Seite der Operation und der Nystagmus in der entgegengesetzten Richtung.

2. Die Wendung des Kopfes nach der Seite des Labyrinthverlustes.

3. Eine inkonstante und nach wenigen Stunden vorübergehende Schläffheit der Glieder auf der Seite der Operation.

Auf diese direkten Labyrinthausfallsfolgen superponieren sich als Folgen der Halsdrehung:

A. Dauerfolgen.

1. Die Drehung des ganzen Rumpfes bis zum Becken.

2. Der Tonusunterschied der beiderseitigen Gliedmaassen, wodurch die Beine auf der operierten Seite einen verminderten, die auf der gekreuzten Seite einen gesteigerten Strecktonus bekommen.

B. Vorübergehende Folgen.

Die vorübergehende Wendung des Halses kann, wenn sie sehr hochgradig ist, unmittelbar nach der Operation dem geschilderten Tonusunterschied der Beine entgegenwirken und denselben in seltenen Fällen sogar zeitweise überkompensieren.

Beim Hunde findet ein schneller Ausgleich der Störungen nach einseitigem Labyrinthverlust statt. Hieran beteiligt sich unter anderem eine Änderung der zentralen Innervationen, welche, wie bei der Katze, hauptsächlich die Augen und die Halsmuskeln betrifft.

VI. Schluss.

Wie sich aus den im vorstehenden mitgeteilten Einzelbeobachtungen ergibt, konnte die in der Einleitung aufgeworfene Frage, in welcher Weise sich direkte Labyrinthausfallsfolgen und tonische Halsreflexe bei den Folgezuständen einseitiger Labyrinthexstirpation kombinieren, beantwortet werden. Es hat sich als möglich erwiesen, diejenigen Symptome, welche durch die Drehung und Wendung des Halses bedingt sind, von den eigentlichen Labyrinth symptomen zu sondern. Dabei stellte es sich heraus, dass diesen Halsreflexen ein sehr bemerkenswerter Anteil an dem gesamten Komplex von Störungen

zukommt. Schaltet man die Halsreflexe aus, so werden die Folgen des einseitigen Labyrinthverlustes viel geringer. Für den Erfolg unserer Untersuchung war es von entscheidender Bedeutung, dass es gelingt, jederzeit die Halsreflexe dadurch auszuschalten, dass man den Kopf gegen den Rumpf gerade setzt. Diejenigen Störungen, welche dann noch übrig bleiben, wurden als direkte Folgen des Labyrinthausfalles angesehen. Bei den vier untersuchten Tierarten haben sich nun sehr interessante Unterschiede ergeben in der Art, wie sich diese beiden Gruppen von Einflüssen zu dem Gesamtbild der Labyrinthausfallsstörung kombinieren. Während bei allen vier Tierspezies die Halsreflexe, wenn auch in verschiedener Intensität, so doch wenigstens in den Haupteigenschaften gleichartig vorhanden sind, erwiesen sich die direkten Labyrinthausfallsfolgen als sehr verschiedenartig, sowohl was ihre Intensität und Dauer, als auch was ihre Verteilung auf die verschiedenen Muskelgruppen des Körpers anbetrifft.

Wenn zunächst die Halsreflexe etwas näher betrachtet werden, so ist eine ihrer vornehmlichsten Eigenschaften ihre lange Dauer. Wir haben schon in den früheren Mitteilungen darauf hingewiesen, dass es sich um Reflexe der Lage handelt, welche so lange andauern, als der Kopf in der betreffenden Stellung fixiert gehalten wird. Bei den damaligen Versuchen handelte es sich aber immer nur um eine mehr oder weniger grosse Zahl von Minuten. Die oben geschilderten Beobachtungen, z. B. an Kaninchen, zeigen aber, dass diese Reflexe, welche durch Drehung des Halses ausgelöst werden, wochen- und monatelang fortbestehen können, ohne zu ermüden. Und selbst wenn ein Kaninchen nach mehreren Monaten imstande ist, die durch Halsreflex bedingten Stellungsanomalien mit Hilfe der Augen zu korrigieren, genügt es, die Augen zu verschliessen, um sofort zu sehen, dass die Impulse vom Halse aus noch in unveränderter Stärke fortbestehen. Es ist wohl seit langem bekannt, dass die propriozeptiven Impulse, welche nach *Brondgeest* eine wichtige Quelle des Muskeltonus ausmachen, während der ganzen Dauer des Lebens bestehen. Dass aber durch afferente Erregungen, welche durch eine bestimmte Stellung eines Körperteiles ausgelöst werden, abnorme Körperhaltungen von einer derartigen Dauer zustande kommen können, ist überraschend. Die Bedeutung dieses Befundes für die Physiologie und Pathologie der Körperstellung liegt auf der Hand. Es handelt sich eben um tonische Reflexe von praktisch unbegrenzter Dauer.

Dass es sich bei den Halsreflexen, soweit sie bei den Folgezuständen der einseitigen Labyrinthexstirpation in Wirksamkeit treten, für alle vier untersuchten Tierarten um im wesentlichen gleichartige Einflüsse handelt, ersieht man aus folgender Tabelle:

| | Kaninchen | Meerschwein | Katze | Hund |
|----------------------------------|---------------|----------------------------------|---|---------------|
| Kopfdrehen wirkt auf den Rumpf | sehr deutlich | sehr deutlich | bei Labyrinthverlust nicht nachweisbar, vermutlich gering vorhanden | sehr deutlich |
| Kopfdrehen wirkt auf die Glieder | sehr deutlich | sehr deutlich (bes. Vorderbeine) | sehr deutlich | deutlich |
| Kopfwenden wirkt auf die Glieder | gering | gering | gering | gering |

Die Beeinflussung des Muskeltonus durch diese Reflexe ist bei allen bisher untersuchten Tieren identisch. Stets tritt auf Kopfdrehen und Kopfwenden Zunahme des Strecktonus in den „Kieferbeinen“ und Abnahme des Strecktonus in den „Schädelbeinen“ ein. Der Tonus der Beugemuskeln verhält sich gerade umgekehrt, er steigt in den „Schädelbeinen“ und sinkt in den „Kieferbeinen“. In den Muskeln von Schulter, Ellbogen, Hüfte und Knie sind diese Veränderungen stärker ausgesprochen als in den Fussgelenken. Ausserdem wird die Rumpfwirbelsäule beim Drehen und Wenden des Kopfes nach der „Kieferseite“ konkav, oder sie dreht sich, wenn der Hals gewendet wird, so, dass der Rumpf die Drehung des Halses fortsetzt.

Die übrigen in früheren Mitteilungen geschilderten Halsreflexe, z. B. die Beeinflussung des Gliedertonus durch Heben und Senken des Kopfes, sind natürlich bei den einseitig labyrinthlosen Tieren ebenfalls vorhanden und lassen sich an ihnen jederzeit hervorrufen, aber sie wirken nicht mit bei dem Zustandekommen der charakteristischen Symptome des einseitigen Labyrinthverlustes.

Die Bedeutung, welche nun diese durch den abnormen Kopfstand ausgelösten und bei allen untersuchten Tieren ganz gleichartigen Halsreflexe für die Körperstellung und die Bewegungsmöglichkeiten nach der Fortnahme des einen Labyrinthes bei den vier verschiedenen Tierarten haben, ist trotzdem ausserordentlich verschieden. Man braucht nur ein Kaninchen und einen Hund wenige Wochen nach

der Operation miteinander zu vergleichen. Das Kaninchen sitzt in einer höchst auffallenden Zwangsstellung mit Abduktion des gekreuzten Vorderbeines, der Hund dagegen läuft fast wie ein normaler umher, und es bedarf aufmerksamer Untersuchung, um nachzuweisen, dass dieselben Halsreflexe auch bei ihm noch wirksam sind. Aufhebung der Halsreflexe durch Geradesetzen des Kopfes verändert dieses Bild beim Kaninchen wie mit einem Zauberschlage und lässt das Tier fast völlig wie ein normales dasitzen, während der schon vorher sich fast normal bewegende Hund in Stellung und Bewegungen kaum mehr verbessert wird. Der Hund hat die Möglichkeit, trotz des vorhandenen Tonusunterschiedes der Glieder und trotz der Drehung seines Rumpfes zu laufen, zu springen, Treppen zu steigen usw., das Kaninchen muss mühsam allmählich lernen, einen Teil der Störungen nach Monaten mit Hilfe der Augen zu kompensieren. Meerschweinchen und Katze stehen zwischen diesen beiden Extremen in der Mitte.

Da nach der Entfernung eines Labyrinthes die Kopfdrehung eine Dauerfolge darstellt, die Wendung dagegen, wenigstens bei Meerschweinchen, Katze und Hund schnell vorübergeht, so ist begreiflich, dass die durch die Kopfwendung ausgelösten Halsreflexe bei den letztgenannten Tieren nur vorübergehend deutlich werden, während die Halsdrehreflexe Dauerfolgen der Operation geworden sind.

Diejenigen Störungen, welche nach Geradesetzen des Kopfes gegen den Hals noch vorhanden sind, fassen wir als direkte Labyrinthausfallsfolgen auf. Unter ihnen lassen sich bei jedem der untersuchten Tiere zwei Gruppen unterscheiden. Ein Teil derselben stellt Dauerfolgen der Operation dar, welche nicht zurückgebildet werden können. Ein anderer Teil tritt nur vorübergehend auf und ist nach Stunden, Tagen oder Wochen nicht mehr nachzuweisen (s. Tab. S. 301).

Eine solche vorübergehende Folge des einseitigen Labyrinthausfalles ist bei allen vier geprüften Tierspezies die Erschlaffung der Extremitäten auf der Seite der Operation. Diese wird bedingt durch den Nachlass des Tonus der Streckmuskeln, besonders in Hüfte, Knie, Schulter und Ellbogen. Die Dauer dieses Tonusverlustes der Glieder auf der Seite der Operation zeigt dagegen grosse Unterschiede. Beim Kaninchen ist er durchschnittlich 2 Monate nachzuweisen, beim Meerschweinchen einige Tage, bei der Katze ist

er inkonstant und meist am folgenden Tage verschwunden, beim Hunde ist er inkonstant und dauert nur einige Stunden.

Sehr durchgreifende Unterschiede ergeben sich im Verhalten der Augen infolge des einseitigen Labyrinthverlustes. Bei allen Tieren sind, wenn man von der gleichzeitig auftretenden rotatorischen Deviation (und bei Hund und Katze von der Ablenkung nach oben und unten) absieht, die Augen nach der Seite des fehlenden Labyrinthes abgelenkt. Das heisst, dass das übrigbleibende Labyrinth einen besonderen Einfluss auf die Bewegung der Augen nach der gekreuzten Seite ausübt. Diese Ablenkung der Augen nach der Seite des fehlenden Labyrinthes äussert sich bei den beiden Tierarten mit seitlich stehenden Augen (Kaninchen und Meerschweinchen) darin, dass das Auge der operierten Seite ventralwärts, das der gesunden Seite dorsalwärts gerichtet ist. Bei den beiden Tierarten mit mehr frontalstehenden Augen (Hund und besonders Katze) ist dagegen die seitliche Ablenkung in horizontaler Richtung nach der Seite der Operation das hervorstechende Symptom (doch steht auch bei ihnen das Auge der operierten Seite mehr ventralwärts, das andere mehr dorsalwärts). Der durchgreifende Unterschied zwischen diesen beiden Gruppen von Tieren besteht nun darin, dass bei Kaninchen und Meerschweinchen die Augenabweichung eine Dauerfolge der Operation darstellt, bei Hund und Katze dagegen vorübergeht. Ob dieses verschiedene Verhalten irgend etwas mit der erwähnten räumlichen Anordnung der Augen im Kopfe zu tun hat, bedarf weiterer Untersuchung.

Bei allen untersuchten Tieren ist die konstanteste und gleichartigste Dauerfolge des einseitigen Labyrinthverlustes die Drehung des Kopfes nach der Seite der Operation. Hierdurch wird das Ohr der operierten Seite in ventraler Richtung gedreht. Diese Kopfabweichung gibt dann ihrerseits Anlass zu den obenerwähnten tonischen Dauer-Halsreflexen.

Bei allen Tierarten ist ferner kurze Zeit nach dem Eingriff eine Wendung des Kopfes mit der Schnauze nach der Seite der Operation nachweisbar. Diese geht bei Meerschweinchen, Katze und Hund bald vorüber, ist beim Kaninchen auch längere Zeit nacher wenigstens in abnormen Körperlagen nachzuweisen.

Wir halten es für durchaus möglich, dass es sich bei der Drehung und Wendung des Kopfes gar nicht um zwei wesensverschiedene Reaktionen der Halsmuskulatur handelt, sondern dass derselbe Tonusunterschied der Halsmuskeln je nach dem Gesamttonus der Halsmuskeln

den Kopf das eine Mal mehr in die gedrehte, das andere Mal mehr in die gewendete Stellung bringt. Doch ist es andererseits auch sehr gut möglich, dass die Labyrinth eine stärkeren und dauernderen Einfluss auf die Muskeln des Atlas-Epistropheusgelenkes als auf die der übrigen Halsgelenke ausüben. Eine Entscheidung wäre nur durch schwierige Detailversuche an den sehr kompliziert angeordneten Halsmuskeln zu erbringen.

Eine Drehung des Rumpfes nach der Seite des fehlenden Labyrinthes als direkte Labyrinthausfallsfolge hat sich nur beim Kaninchen und bei der Katze nachweisen lassen. Bei beiden stellt sie eine Dauerfolge der Operation dar. Beim Meerschweinchen ist sie schwach und inkonstant und dauert höchstens nur kurze Zeit. Beim Hunde hat sie sich überhaupt nicht auffinden lassen. Bei Hund und Meerschwein ist also die auch bei ihnen sehr deutlich ausgebildete Rumpfdrehung ausschliesslich (bzw. überwiegend) auf einen Halsreflex zu beziehen. In Verbindung mit dem oben über die Reflexe vom Hals auf den Rumpf Gesagten ergibt sich demnach, dass die Rumpfdrehung nach einseitigem Labyrinthverlust beim Kaninchen durch kombinierte Wirkung des Labyrinthausfalles und des Halsreflexes, beim Meerschweinchen und beim Hunde dagegen ausschliesslich (bzw. überwiegend) durch Halsreflex, bei der Katze überwiegend durch direkte Wirkung des Labyrinthausfalles zustande kommt.

Berücksichtigt man ausschliesslich die direkten Folgezustände der einseitigen Labyrinthexstirpation, und nimmt man die bei allen vier Tierarten gemachten Beobachtungen zusammen, so ergibt sich schon hieraus, dass die Labyrinth in Beziehung stehen zu der Muskulatur der Augen, des Halses, des Rumpfes und der Glieder. Man darf aber nicht ausser acht lassen, dass wir durch die Fortnahme des einen Labyrinthes immer nur über einen Teil der Beziehungen der Labyrinth zur Körpermuskulatur Aufschluss erhalten können. Wenn z. B. beim Hunde nach Exstirpation eines Labyrinthes bei gerade gesetztem Kopfe keine Rumpfdrehung vorhanden ist, so kann das entweder dadurch zustande kommen, dass die Labyrinth nicht in direkter Beziehung zum Tonus der Rumpfmuskeln stehen, oder dadurch, dass ein Labyrinth einen gleichstarken Einfluss auf den Muskeltonus beider Rumpffseiten ausübt. Zwischen diesen beiden Möglichkeiten kann man nur durch den Vergleich des Tonus der Rumpfmuskeln bei normalen und doppelseitig labyrinthlosen Hunden entscheiden, was natürlich lange

nicht so klare Resultate ergeben kann wie der Vergleich des Tonus der rechten und linken Rumpfmuskeln bei dem gleichen Tiere. Durch das Studium der Folgezustände einseitiger Labyrinthexstirpation kann man also nur diejenigen Beziehungen der Labyrinth zur Körpermuskulatur aufdecken, bei denen ein Labyrinth die Muskulatur einer Körperseite stärker beeinflusst als die der anderen.

Nun haben wir bereits in unseren früheren Mitteilungen eine zweite Gruppe von Erscheinungen beschrieben, welche ebenfalls einen Einfluss der Labyrinth auf den Tonus der Körpermuskulatur beweisen. Es sind das die tonischen Reflexe von den Labyrinth auf die Muskulatur der Extremitäten und des Halses. Für die Reflexe auf die Glieder liessen sich folgende Gesetzmässigkeiten feststellen: Es gibt nur eine Stellung des Kopfes im Raume, bei welcher die Streckmuskeln der Glieder maximalen Tonus haben (Scheitel unten, Mundspalte etwas über die Horizontale gehoben) und nur eine Stellung des Kopfes im Raume, bei der sie minimalen Tonus haben (Scheitel oben, Mundspalte etwas unter die Horizontale gesenkt). Bei allen anderen Lagen des Kopfes herrscht ein intermediärer Strecktonus. Der Tonus der Beugemuskeln der Gliedmaassen verhält sich gerade umgekehrt, er ist am grössten, wenn sich der Scheitel oben, und am geringsten, wenn er sich unten befindet. Der Einfluss eines Labyrinthes erstreckt sich mit gleicher Stärke auf die Extremitäten der beiden Körperseiten. — Für die Reflexe von den Labyrinth auf die Halsmuskeln liess sich feststellen, dass es ebenfalls nur eine Stellung des Kopfes gibt, bei welcher der Tonus der Nackenheber und der Widerstand gegen Drehen und Wenden des Kopfes maximal ist. Diese Kopfstellung ist dieselbe, bei der auch die Gliederstrecker maximalen Tonus haben. Bei der umgekehrten Kopfstellung ist der Tonus der Nackenheber und der Widerstand gegen Drehen und Wenden des Kopfes minimal, und die Beuger des Nackens bekommen erhöhten Tonus. Die Reflexe auf die Nackenmuskeln unterscheiden sich dadurch von denen auf die Glieder, dass der Einfluss eines Labyrinthes auf die Nackenmuskeln ein streng einseitiger ist. Beiden Reflexgruppen ist aber gemeinsam, dass es sich um Reflexe der Lage handelt, um Dauerreflexe, welche solange unverändert bestehen bleiben, als der Kopf seine betreffende Lage im Raume beibehält.

Direkte Labyrinthausfallfolgen bei den verschiedenen Tierarten

| auf | Kaninchen | Meerschwein | Katze | Hund |
|-------|--|--|--|---|
| Augen | <i>Deviation beider Augen (dorso-ventral) in der Richtung des fehlenden Labyrinths. Maximum, wenn intaktes Labyrinth unten. Gleichseitig. Auge stärker</i> | <i>Deviation beider Augen (dorso-ventral) in der Richtung des fehlenden Labyrinths. Maximum, wenn intaktes Labyrinth unten. Gleichseitig. Auge stärker</i> | <i>Deviation beider Augen (bes. horizontal) in der Richtung des fehlenden Labyrinths. Maximum, wenn intaktes Labyrinth unten. Gleichseitig. Auge stärker</i> | <i>Deviation beider Augen (bes. horizontal) in der Richtung des fehlenden Labyrinths. Maximum, wahrscheinlich wenn intaktes Labyrinth unten [Ewald, a. a. O. S. 158]¹⁾</i> |
| | <i>Drehung nach der Seite des fehlenden Labyrinths. Maximum, wenn Scheitel unten</i> <i>Wendung nach der Seite des fehlenden Labyrinths. Maximum, wenn Scheitel unten</i> | <i>Drehung nach der Seite des fehlenden Labyrinths²⁾.</i> <i>Wendung nach der Seite des fehlenden Labyrinths²⁾.</i> | <i>Drehung nach der Seite des fehlenden Labyrinths. Maximum, wenn Scheitel unten</i> <i>Wendung nach der Seite des fehlenden Labyrinths. Maximum, wenn Scheitel unten</i> | <i>Drehung nach der Seite des fehlenden Labyrinths. Maximum, wenn Scheitel unten</i> <i>Wendung nach der Seite des fehlenden Labyrinths. Maximum, wenn Scheitel unten</i> |
| Rumpf | <i>Drehung nach der Seite des fehlenden Labyrinths</i> | 0 (inkonstant, höchstens kurze Zeit) | <i>Drehung nach der Seite des fehlenden Labyrinths</i> | 0 |
| Beine | Erschlaffung der Beine auf der operierten Seite (8 Wochen) | Erschlaffung der Beine auf der operierten Seite (einige Tage) | Erschlaffung der Beine auf der operierten Seite (inkonstant, am folgenden Tage verschwunden) | Erschlaffung der Beine auf der operierten Seite (inkonstant und nur wenige Stunden) |

Dauerfolgen sind in schräg stehender Schrift (*Kursiv*), vorübergehende Folgen in gewöhnlicher Schrift gedruckt.

1) Die Abhängigkeit der Augendeviation vom Kopfstand haben wir beim Hunde nicht untersucht. Dass jedoch auch bei diesem die Verhältnisse ähnlich liegen wie bei anderen Tieren, wird durch die Angabe von Ewald wahrscheinlich, dass der Nystagmus beim Hunde die gleiche Abhängigkeit vom Kopfstand hat, wie wir sie bei den anderen Tierarten gefunden haben.

2) Der Einfluss der Stellung des Kopfes im Raume auf die Intensität der Kopfabweichung bei einseitigem Labyrinthverlust ist bisher beim Meerschweinchen noch nicht untersucht. Es spricht jedoch keine Tatsache dafür, dass derselbe sich bei diesem Tiere anders verhalten sollte als bei Kaninchen, Katze und Hund.

Aus den in dieser Mitteilung beschriebenen Beobachtungen hat sich nun ferner ergeben, dass ganz ähnliche Beziehungen auch zwischen den Labyrinth und den Augenmuskeln bestehen. Wird ein Labyrinth extirpiert, so ist die danach auftretende Deviation beider Augen abhängig von der Lage des Kopfes im Raume. Und zwar gibt es auch hier nur eine Stellung des Kopfes im Raume, bei welcher die Augendeviation maximal ist, und nur eine bei der sie minimal ist. Es ist nun von Interesse, dass die Maximumstellung für die Labyrinthreflexe auf Glieder- und Halsmuskeln nicht identisch ist mit der für die Augenmuskeln. Die Maximumstellung für Hals- und Gliedermuskeln ist bei Scheitel-unten. Hierbei haben beide Labyrinth die gleiche Lage zur Horizontalebene. Die Maximumstellung für die Augendeviation ist aber bei gedrehtem Kopfe mit ganz oder nahezu vertikaler Mundspalte, wobei sich das nicht extirpierte Labyrinth unten befindet. Sind beide Labyrinth intakt, so befindet sich das andere Labyrinth dann gleichzeitig in der Minimumstellung. Von diesen Feststellungen werden wir auszugehen haben, wenn wir später die Frage erörtern, durch welche Teile des Labyrinthes (Otolithen?) die tonischen Reflexe auf Glieder-, Hals- und Augenmuskeln ausgelöst werden. — Während der Einfluss eines Labyrinthes auf die Gliedermuskeln ein doppelseitiger, auf die Halsmuskeln ein streng einseitiger ist, steht ein Labyrinth mit den Muskeln beider Augen in Beziehung, wirkt aber stärker auf das gekreuzte Auge.

Nunmehr erhebt sich die Frage, ob diese beiden Reihen von Erscheinungen, die direkten Labyrinthausfallsfolgen und die eben genannten tonischen Labyrinthreflexe in Beziehung zueinander stehen. Lassen sich die direkten Labyrinthausfallsfolgen dadurch erklären, dass nach der Operation die tonischen Reflexe von dem einen Labyrinth fortfallen? Für die Augen und die Halsmuskeln ist dieses ohne Schwierigkeit möglich. Beim Kaninchen z. B. sind die Augenablenkungen, die man bei einem normalen, sitzenden Tier mit intakten Labyrinth auf Drehen des Kopfes beobachtet, sehr gut zu erklären durch die Superposition der Einflüsse, die von den beiden Labyrinth auf die Augenmuskeln ausgelöst werden. Und die Augendeviation und ihre Abhängigkeit vom Kopfstande, wie sie nach einseitigem Labyrinthverlust auftritt, ist gut verständlich. Ebenso lässt sich die Kopfdrehung (und Wendung), wie sie bei einseitig labyrinthlosen Tieren eintritt, vollständig erklären durch den einseitigen

Fortfall der tonischen Labyrinthreflexe auf die Halsmuskeln. Aus diesem Grunde haben wir auch diese beiden Gruppen von tonischen Labyrinthreflexen in die Übersichtstabelle der direkten Labyrinthausfallsfolgen mit aufgenommen (S. 301).

Dagegen ergeben sich vorläufig noch Schwierigkeiten, wenn wir die direkten Labyrinthausfallsfolgen an den Extremitäten auf den Fortfall der tonischen Labyrinthreflexe beziehen wollen. Als Folge des Labyrinthausfalles findet sich eine (vorübergehende) Erschlaffung der Glieder der einen Körperseite. Die tonischen Labyrinthreflexe erstrecken sich dagegen von einem Labyrinth auf beide Körperseiten. Es ist daher nicht zu verstehen, wieso durch den Fortfall eines Labyrinthes ein Tonusunterschied an den beiderseitigen Gliedmaassen entstehen kann.

An der Tatsache selber kann kein Zweifel bestehen. Wir haben schon in unseren früheren Versuchen an dezerebrierten Katzen, Hunden und Kaninchen häufig gesehen, dass nach der Ausschaltung eines Labyrinthes die gleichseitigen Extremitäten schlaffer wurden als die gekreuzten, dass aber trotzdem auf Änderung der Stellung des Kopfes im Raume auf beiden Körperseiten gleichstarke Tonusänderungen der Glieder eintraten (vgl. z. B. Pflüger's Arch Bd. 145 S. 478. 1912).

Aus diesem Grunde möchten wir vorläufig noch davon absehen, die direkten Labyrinthausfallsfolgen ohne weiteres zu beziehen auf den Fortfall der tonischen Labyrinthreflexe. Wenigstens für die Extremitäten ist dieses zurzeit noch nicht möglich. Vielleicht liegt die Erklärung hierfür darin, dass gerade auf die Glieder noch andere Einflüsse vom Labyrinth wirksam sind, als die genannten tonischen Reflexe.

Die Störungen der Haltung und Bewegung nach einseitiger Labyrinthexstirpation gehen bei allen untersuchten Tieren nach einiger Zeit etwas zurück. An diesen Kompensationsvorgängen beteiligen sich zweifellos sehr verschiedene Mechanismen. Über einige derselben haben wir Erfahrungen sammeln können. Beim Kaninchen und Meerschweinchen wird die abnorme Stellung der Gliedmaassen nach längerer Zeit mit Hilfe der Augen korrigiert. Durch Verschluss der Augen lässt sich stets die typische Stellungsanomalie wieder hervorrufen. Sehr viel vollständiger sind die Kompensationsvorgänge bei der Katze und vor allem beim Hunde. Hier liess sich in Übereinstimmung mit früheren Autoren nachweisen, dass es sich um eine Änderung der zentralen Innervation handelt.

Wenn diese sich ausgebildet hat, bewirkt Exstirpation des zweiten Labyrinthes keine symmetrische Körperstellung, sondern ruft Augen-deviation und Kopfdrehen nach der anderen Seite hervor. Die Umschaltung der zentralen Innervation bezieht sich also überwiegend auf die Augen- und Halsmuskeln. Bei der Katze liess sich zeigen, dass die veränderte Innervation der Halsmuskeln auch eintritt, wenn vorher die zugehörigen Hinterwurzeln durchschnitten worden sind. Ferner lässt, wenn die Innervationsänderung der Halsmuskeln sich einmal ausgebildet hat, dieselbe sich auch noch nachweisen nach Entfernung des Grosshirns, der Augen, der beiden Labyrinth und der Hinterwurzeln der beteiligten Halsmuskeln.

Von den stürmischen Anfangssymptomen, welche im unmittelbaren Anschluss an die Operation auftreten, haben wir den Nystagmus nicht zum Gegenstand einer besonderen Analyse gemacht. Von Interesse ist nur die Feststellung, dass derselbe bei Kaninchen, Meerschweinchen und Katzen (und nach den Angaben von Ewald auch beim Hunde) bei verschiedenen Stellungen des Kopfes im Raume von verschiedener Intensität ist, und zwar hat sich durchgehend herausgestellt, dass der Nystagmus stets bei derjenigen Kopfstellung am stärksten ist, bei welcher die Augende-*vi*ation am kleinsten ist. Umgekehrt verschwindet der Nystagmus oder wird wenigstens sehr schwach bei derjenigen Kopfstellung, bei welcher die Augenabweichung ihr Maximum erreicht. Diese Tatsache dürfte für jede Theorie des Nystagmus von Wichtigkeit sein.

Eingehender haben wir uns mit den Rollbewegungen beschäftigt. Sowohl bei Kaninchen als bei Meerschweinchen wurden kinematographische Serienaufnahmen des Rollens von verschiedenen Seiten aufgenommen. Dieselben ermöglichten es, eine vollständige Beschreibung der Rollbewegungen zu geben. Es stellte sich dabei heraus, dass das Rollen zustande kommt durch anfallsweise auftretende Lauf- und Sprungbewegungen, wobei sich die Tiere infolge der spiraligen Drehung ihres Körpers durch den Raum schrauben. Sowohl bei Kaninchen wie bei Meerschweinchen werden bei einer vollständigen Drehung um die Längsachse zwei Sprungbewegungen ausgeführt. Da die spiralige Drehung des Körpers eine (direkte oder indirekte) Folge des Labyrinthausfalls ist, während die Sprungbewegungen nur auf Reiz ausgeführt werden, und da der hauptsächlichste Reiz zu diesen Bewegungen von der Operations-

wunde (Oktavusstumpf usw.) ausgeht, so erklärt sich das Zustandekommen dieser charakteristischen Bewegungen durch eine Kombination von Ausfalls- und Reizerscheinungen. Und man versteht, warum die Rollbewegungen um so heftiger auftreten, je schlechter operiert worden ist. Bei schonender Operation kann man die Rollungen beim Kaninchen auf ein Minimum beschränken, bei Katzen und Hunden vollständig vermeiden. Selbst bei Kaninchen kann man nach sehr schonender Operation das Rollen ganz ausbleiben sehen.

Zum Schluss sei noch kurz zusammengestellt, welche verschiedenen tonischen Einflüsse von den Labyrinthen und vom Hals auf die quergestreifte Muskulatur wir bisher bei unseren früheren Studien über den Einfluss der Kopfstellung und bei den jetzigen über die Labyrinthausfallsfolgen haben feststellen können:

1. Wirkung der Labyrinth auf die Augen.

Bei Änderung der Kopfstellung und bei einseitigem Labyrinthausfall: Ein Labyrinth wirkt auf beide Augen, auf das gekreuzte stärker. Das Maximum der Deviation tritt ein, wenn der Kopf seitlich gedreht ist und das wirksame Labyrinth sich unten befindet. Labyrinthausfall wirkt bei Kaninchen und Meerschweinchen dauernd, bei Katze und Hund vorübergehend.

2. Wirkung der Labyrinth auf den Hals.

a) Bei Änderung der Kopfstellung: Der Einfluss ist einseitig. Das Maximum für die Nackenheber ist erreicht, wenn der Scheitel nach unten, für die Nackenbeuger, wenn der Scheitel nach oben sieht. Der gleiche Einfluss besteht auf Drehung und Wendung des Halses.

b) Bei einseitigem Labyrinthausfall: Dauernde Drehung, geringere bzw. passagäre Wendung des Halses.

3. Wirkung der Labyrinth auf den Rumpf.

Bei einseitigem Labyrinthausfall: Dauernde Drehung des Rumpfes (nur bei Kaninchen und Katze).

4. Wirkung der Labyrinth auf die Glieder.

a) Bei Änderung der Kopfstellung: Ein Labyrinth wirkt auf die Extremitäten der beiden Körperseiten mit gleicher Intensität. Maximumstellung für die Gliederstrecker ist, wenn der Scheitel nach unten, für die Beuger, wenn der Scheitel nach oben sieht.

b) Bei einseitigem Labyrinthausfall: Der Einfluss ist einseitig; vorübergehende Erschlaffung der Glieder auf der operierten Seite.

5. Wirkung vom Hals auf die Glieder.

a) Symmetrische Reflexe: Kopfheben bewirkt bei Katzen und Hunden Streckung der Vorder- und Beugung der Hinterbeine. Bei Kaninchen Streckung aller vier Beine. Kopfsenken wirkt umgekehrt.

b) Gegensinnige Reflexe: Drehen und Wenden bewirkt Zunahme des Strecktonus im Kieferbein und Abnahme im Schädelbein; der Beugetonus verhält sich umgekehrt.

c) Vertebra-prominens-Reflex: Abnahme des Strecktonus aller vier Glieder.

6. Wirkung vom Hals auf den Rumpf.

Kopfdrehen bewirkt Fortsetzung der Drehung auf den Rumpf oder Konkavität desselben nach der Kieferseite. — Kopfwenden bewirkt Konkavität nach der Kieferseite¹⁾.

1) Wir verzichten darauf, nochmals eine Zusammenfassung der Einzelbeobachtungen in „Schlussätzen“ zu geben. Der Leser findet eine solche in den kursiv (schräg) gedruckten Resumees am Ende der einzelnen Abschnitte auf Seite 194, 204, 205, 213, 214, 222, 223, 238, 240, 242, 244, 250, 251, 252, 253, 255, 256, 257, 258, 259, 270, 275, 277, 278, 282, 283, 284, 287, 289, 291, 293, 294, sowie in den Übersichtstabellen auf Seite 296 und 301.

(Aus dem pharmakologischen Institut der Reichsuniversität Utrecht.)

Quantitative pharmakologische Untersuchungen über die Reflexfunktionen des Rückenmarkes an Warmblütern.

I. Mitteilung.

Wirkung von Chloroform, Strychnin und Koffein.

Von

W. Storm van Leeuwen, Assistent.

(Mit 16 Textfiguren.)

Genau quantitative Untersuchungen über den Einfluss von Arzneimitteln auf die verschiedenen Reflexfunktionen des Rückenmarkes beschränkten sich bis vor kurzem im wesentlichen auf Beobachtungen an Kaltblütern.

Erst durch die grossen Fortschritte, welche die Physiologie des Zentralnervensystems in der letzten Zeit gemacht hat, ist die Möglichkeit geschaffen worden, derartige Versuche auch an Warmblütern vorzunehmen. Es waren in dieser Hinsicht vor allen Dingen die Untersuchungen Sherrington's bahnbrechend.

Sherrington¹⁾ zeigte nämlich, wie man durch Dekapitieren einer Katze in kürzester Zeit auf einfache Weise ein vorzügliches, shockfreies Präparat herstellen kann, an welchem sich mehrere Stunden lang die Reflexfunktionen des Rückenmarkes studieren lassen. Ausserdem war schon einige Jahre vorher von ihm gezeigt worden²⁾, dass man auch dezerebrierte Tiere zu solchen Versuchen verwenden kann.

Bei den massenhaften Untersuchungen, die bis zu dieser Zeit über den Einfluss der verschiedenen Gifte auf das Zentralnervensystem der Warmblüter angestellt worden waren, fehlte ein genauer Maassstab für die Intensität der Wirkung. Als wesentliche Kriterien

1) C. S. Sherrington, A mammalian spinal preparation. Journ. of physiol. vol. 38 p. 375. 1909.

2) C. S. Sherrington, The integrative action of the nervous system 1906. Pflüger's Archiv für Physiologie. Bd. 154. 21

hatte man nur den Augenblick, in welchem die Reflexe erloschen und den Zeitpunkt des Atmungs- resp. Herzstillstandes. In den Zwischenstadien der gesteigerten bzw. herabgesetzten Erregbarkeit des Zentralnervensystems fehlte ein genauer Maassstab, und vieles war dem subjektiven Eindruck des Untersuchers überlassen.

Zweck der vorliegenden Arbeit ist, das Verhalten der verschiedenen Reflexfunktionen des Rückenmarkes im Anfangsstadium der Chloroformnarkose einem genaueren Studium zu unterwerfen.

Zu diesem Zwecke wurde in folgender Weise vorgegangen: Bei einer dekapitierten bzw. dezerebrierten Katze wurde durch Reizung eines bestimmten Nerven regelmässig jede Minute (oder jede 40. Sekunde) ein bestimmter Reflex — z. B. der homolaterale Beugereflex — ausgelöst. Diese Reflexe wurden graphisch registriert, und nachdem eine Anzahl Ausschläge von genügend konstanter Grösse aufgezeichnet waren, wurde der Einatmungsluft eine bestimmte Konzentration Chloroform zugefügt. Durch dieses Verfahren war es möglich, das Verschwinden der Reflexe genau zu studieren; und nachdem die Reflexe verschwunden bzw. bis auf einen Bruchteil ihrer früheren Intensität zurückgegangen waren, konnte die Narkose aufgehoben und die Rückkehr der Reflexe beobachtet werden. — In bestimmten markanten Phasen der Narkose wurde dann ausserdem den Tieren Blut entnommen und der Gehalt desselben an Chloroform chemisch bestimmt. Dieses Verfahren hatte überdies den Vorteil, dass das Verhalten verschiedener Rückenmarksreflexe bei dem gleichen Narkotikum verglichen werden konnte.

In den meisten Versuchen wurde bei Reizung des linken Nervus peroneus der gleichseitige Beugereflex registriert. Dieser Reflex wurde vor anderen bevorzugt, weil er bei fast allen Präparaten (auch den weniger erregbaren) vorhanden, dabei leicht zu registrieren ist und die konstantesten Ausschläge gibt. Manchmal wurde aber auch bei Reizung desselben Nerven der Streckreflex der gekreuzten Seite registriert. Dieser Reflex ist aber bei weitem nicht so konstant vorhanden und viel empfindlicher als der homolaterale Beugereflex.

Der Kratzreflex schien für diese Versuche weniger geeignet, erstens, weil er durch Einzelinduktionsschläge gar nicht — oder nur sehr schwierig — auszulösen ist, und zweitens, weil man die Ausschläge des Registrierhebels bei einem Kratzreflex sehr viel schwieriger ausmessen und unter sich vergleichen kann. Auch der Extensorstoss schien aus technischen Gründen zunächst ungeeignet.

Im nachstehenden soll eine genaue Schilderung der Versuchs-anordnung gegeben werden, wobei eine Reihe Einzelheiten zu besprechen sind, welche scheinbar unwichtig sind, aber in Wirklichkeit die Versuchsergebnisse sehr beeinträchtigen können.

Versuchs-anordnung.

Als Versuchstiere wurden ausschliesslich Katzen benutzt, die zu diesen Versuchen wohl die geeignetsten Tiere sind. Die Hauptversuche wurden an dekapitierten Tieren angestellt; später habe ich zum Vergleich einige Experimente an dezerebrierten und normalen Tieren hinzugefügt.

Zur Dekapitation wurde eine Katze zuerst mit Äther unter einer Glasglocke narkotisiert, dann schnell aufgespannt und tracheotomiert. Danach wurde mit Hilfe der künstlichen Atmung Chloroformnarkose eingeleitet und eine typische Dekapitation nach Sherrington¹⁾ gemacht.

Die Technik dieser Operation ist in dieser Zeitschrift von Klee²⁾ geschildert. Die Operation ist einfach. Man muss aber möglichst schnell arbeiten. Ich bekam immer die besten Reflextiere, wenn ich sehr tief narkotisierte, aber die Dauer der Chloroformnarkose nur auf 6—8 Minuten beschränkte. Ausserdem hat es sich als notwendig erwiesen, immer frisches Chloroform zu dieser Narkose zu benutzen. Wir haben im Anfang eine ganze Reihe von Versuchen misslingen sehen, nur weil während der Dekapitation Chloroform gebraucht worden war, welches längere Zeit in einer grünen Flasche im Laboratorium gestanden hatte. Nachdem ich einmal während der Chloroformnarkose mit einem Herzstillstand zu kämpfen gehabt hatte, habe ich versucht, die Operation unter Äthernarkose vorzunehmen. Manchmal bekam ich auf diese Weise ziemlich gute Präparate, hatte aber doch den Eindruck, dass nach Chloroformnarkose die Reflexe nachher lebhafter und leichter auszulösen waren. Deshalb wurde in den späteren Versuchen wieder zur Chloroformnarkose übergegangen. Bei der Wahl der zu diesen Experimenten geeigneten Katzen wurde hauptsächlich darauf geachtet, immer vollkommen gesunde Tiere zu verwenden.

Wenn Versuche misslingen, zeigte sich fast immer bei der Sektion, dass die Katzen eine Lungenentzündung hatten. Wiewohl auf Alter und Grösse der Tiere nicht besonders geachtet wurde, so fiel doch auf, dass die allerbesten Versuchstiere ganz grosse, aussergewöhnlich starke Katzen gewesen sind. Es hat sich als zweckmässig erwiesen, die Tiere am Tage des Versuches nicht zu füttern.

Nach der Dekapitation liessen wir die Katzen immer — unter ausgiebiger künstlicher Atmung — 1 Stunde lang ruhig liegen. Der Tisch, auf dem die Tiere während der ganzen Versuchsdauer lagen,

1) C. S. Sherrington, A mammalian spinal preparation. Journ. of physiol. vol. 38 p. 375. 1909.

2) Ph. Klee, Der Einfluss der Vagusreizung auf den Ablauf der Verdauungsbewegungen. Pflüger's Arch. Bd. 145 S. 561. 1912.

war elektrisch geheizt; ausserdem war noch eine Glühlampe über dem Tier angebracht. Die Rectumtemperatur der dekapitierten Katzen sank unmittelbar nach der Operation schnell und blieb meistens während des ganzen Versuches auf 35—36° stehen. Vor Überhitzung muss man sich sehr hüten, weil — wie Sherrington schon in seiner oben zitierten Arbeit mitteilte — die Präparate gegen zu hohe Temperaturen sehr empfindlich sind.

Fast unmittelbar nach der Dekapitation ist der Patellarreflex auszulösen, und in dem Maasse, wie die Narkose allmählich abklingt und das Tier sich von dem Shock erholt, kehren auch die übrigen Reflexe wieder. Nach $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ Stunde ist meistens schon der Beuge-reflex vorhanden, und etwa 1 Stunde post operationem sind alle Reflexe voll ausgebildet.

Wenn dieses erreicht war, wurde der linke Nervus peroneus am Kniegelenk präpariert, abgebunden und peripher durchschnitten. Danach wurde die sehr einfache und bequeme — von Sherrington¹⁾ beschriebene — Versuchselektrode angelegt. Die von mir gebrauchte Elektrode unterschied sich von der Sherrington'schen nur insofern, dass das zentrale Ende trichterförmig erweitert war, wodurch der Nerv — der manchmal stundenlang in der Elektrode verbleiben musste — weniger geschädigt wurde. Ausserdem befand sich in dem Glasrohr, welches die Platinelektrode umfasste, ein kleines Loch. Hierdurch war es möglich, während des Versuches durch Einspritzen von etwas physiologischer Kochsalzlösung den Nerv gegen Austrocknen zu schützen.

Wenn die Elektrode richtig lag, wurde das Tier in rechte Seitenlage gebracht, und wenn homolaterale Beuge-reflexe registriert werden sollten, wurde das linke Hinterbein in zwei Schlingen von Wollfaden schwebend gehalten. An der linken Pfote wurde ohne Verletzung ein Faden befestigt, der über eine Rolle zum Schreibhebel geleitet wurde. Als Schreibhebel wurde anfangs ein gewöhnlicher Aluminiumhebel benutzt, später aber ein Keith Lucas-Hebel, welcher senkrechte Linien schreibt und dadurch die genauere und bequemere Ausmessung der Kurven ermöglicht. Eine Abbildung dieser Hebel befindet sich bei Langley²⁾.

Zur Reizung wurden anfangs kurze faradische Ströme benutzt. In den späteren Versuchen wurde aber immer mit Einzelinduktionsschlägen gereizt. Zu diesem Zwecke wurde vom Institutsmechaniker Imhoff ein Reizpendel mit Ablendevorrichtung verfertigt, welches gewissermaassen eine Kombination eines elektrischen Brodie'schen Zeitpendels mit dem von Kingsbury und Dresbach³⁾ beschriebenen „cut-out Key“ darstellt. Hierdurch wurde es möglich, alle Minuten einen Einzelöffnungsinduktionsschlag durch den Nerven zu schicken.

1) C. S. Sherrington, A mammalian spinal preparation. Journ. of physiol. vol. 38 p. 382. 1909.

2) J. N. Langley, Nerve fibres of bladder. Journ. of physiol. vol. 43 p. 127. 1911.

3) B. F. Kingsbury and M. Dresbach, Two new forms of „cut-out“ Key. Quart. journ. of experim. physiol. vol. 3 p 111. 1910.

Als Reizquelle diente ein mit einem Akkumulator bespannter Induktionsapparat mit Kronecker'scher Skala. In den sekundären Kreis war meistens ein Widerstand von 21 000 Ohm eingeschaltet, um zu vermeiden, dass kleine Verschiebungen des Nerven in der Elektrode einen Einfluss auf die Reizstärke haben konnte. In den primären Kreis war ein Elektromagnet eingeschaltet, der den Reizmoment auf dem Kymographion verzeichnete.

Die Zufuhr flüchtiger Narkotica, wie z. B. Chloroform, geschah mit Hilfe der künstlichen Atmung, welche durch einen elektrisch getriebenen Blasebalg bewerkstelligt wurde. Der Luftstrom passierte eine Doppelwegstrecke, deren Querschnitt durch je einen Schlitzhahn nach Kronecker geregelt werden konnte. In den einen dieser Wege war eine Chloroformflasche eingeschaltet. Die Luft musste durch das Chloroform durchperlen. Auf diese Weise ist es möglich, ein bestimmtes und konstantes Gemenge von normaler und mit Chloroform beladener Luft herzustellen. Diese Einrichtung hat sich im Laboratorium als sehr brauchbar erwiesen und arbeitet, wie sich auch wieder bei meinen Versuchen herausgestellt hat, mit grosser Konstanz. Nur muss man darauf verzichten, absolute Chloroformwerte für den Gehalt der Inspirationsluft berechnen zu wollen, denn bei dem Durchblasen durch die Chloroformflasche wird die Luft nicht vollständig mit Chloroform gesättigt¹⁾.

Eine kompliziertere Methode, welche absolute Chloroformzahlen für die Inspirationsluft geben würde, war für meine Versuche völlig entbehrlich, weil ich in bestimmten markanten Phasen der Narkose meinen Versuchstieren Blut entnahm und den Chloroformgehalt desselben chemisch bestimmte.

Bei diesen Blutentnahmen ging ich in folgender Weise vor: Sobald der Moment eingetreten war, in dem Blut entnommen werden sollte, wurde die Trachealkanüle ganz verschlossen und sofort die Entblutung aus der vorher eingeführten Karotiskanüle eingefangen. Während des Entblutens konnte also kein Chloroform ausgeatmet werden. Ich liess das Blut stets — unter stetigem Schütteln — tropfenweise in eine ziemlich grosse Menge 5%igen Weinsäurealkohols fallen, weil Buckmaster und Gardner²⁾ in einer Kritik der Nicloux'schen Methode (s. unten) darauf hingewiesen haben, dass die Genauigkeit

1) Dieses ergibt sich aus einer einfachen Berechnung. Bei der Hahnstellung 2:10, bei welcher 10 Teile normaler Luft und 2 Teile mit Chloroform beladener Luft gemengt werden, erzielt man nach mehrjähriger Erfahrung des Laboratoriums eine stundenlang andauernde und unschädliche Chloroformnarkose. Nach den übereinstimmenden Angaben von Rosenfeld, Buckmaster und Gardner, Günter u. a. musste der Chloroformgehalt der Atmungsluft demnach ca. 1 Vol.-Proz. betragen. Berechnet man aber, unter der Voraussetzung, dass aus der Narkoseflasche chloroformgesättigte Luft ausströmt, den Chloroformgehalt des Gemenges, so erhält man Werte von ca. 3 Vol.-Proz. Es kann demnach die Luft in der Flasche nicht mit Chloroform gesättigt sein.

2) G. A. Buckmaster and J. A. Gardner, The estimation of Chloroform in the blood of anaesthetised animals. Proc. Roy Soc. vol. 79 B. p. 309. 1907.

des Nicloux'schen Verfahrens sehr beeinträchtigt wird; wenn das chloroformhaltige Blut bei der Blutentnahme gerinnt. Eine Gerinnung „en masse“ trat bei meinen Blutentnahmen niemals auf, und auch nach der Destillation befand sich am Boden des Destillierkolbens niemals der „disc of leathery consistence“, welchen Buckmaster und Gardner beschreiben.

Bei der chemischen Bestimmung des Chloroformgehaltes des Blutes bin ich nach der Nicloux'schen¹⁾ Methode vorgegangen. Bei diesem Verfahren wird das Blut in Weinsäurealkohol aufgefangen und das Chloroform durch Destillation in 96 %igen Alkohol übergeführt. Dieses Gemisch wird danach mit alkoholischer Kalilauge gekocht und der Chlorgehalt nach Zusatz von Kaliumchromat mit einer Standard-Silbernitratlösung titriert. Dieses Verfahren erwies sich als ein sehr genaues. In einer Serie von sechs Kontrollversuchen, wobei zu ca. 20 g Blut eine bekannte Menge von Chloroform zugesetzt war, betrug der mittlere Fehler etwas weniger als 2 % (Maximumfehler 3 %, Minimumfehler 0,3 %).

Normalperiode.

In allen Versuchen wurde Wert darauf gelegt, immer eine ziemlich lange Normalperiode der Reflexe zu registrieren, ehe zur Anwendung von Arzneimitteln übergegangen wurde. In dieser Normalperiode wurde also — ebenso wie in dem weiteren Versuch — jede Minute der N. peroneus des linken Hinterbeines mit einem Einzelöffnungsinduktionsschlag gereizt und die reflektorische Beugung des Beines registriert. In manchen Fällen gelang es, während längerer Zeit Kontraktionen von annähernd derselben Stärke zu registrieren. Ich muss aber gleich von vornherein darauf hinweisen, dass eine so gleichmässige und mathematisch konstante Normalperiode, wie man sie bei einem Nervmuskelpräparat bekommen kann, in Versuchen wie diesen nicht zu erzielen und auch nicht zu erwarten ist.

Denn es wird bei dem Beugereflex nicht nur eine Gruppe von Muskeln gereizt, sondern tatsächlich beteiligt sich ein grosser Teil der Muskulatur des Beines an diesem Reflex, und nur die Resultante aller dieser Bewegungen wird durch den Hebel registriert. Dazu kommt noch, dass auch eine Änderung in der Stellung des betreffenden Beines eine Änderung der Intensität und selbst der Richtung des folgenden Reflexes verursachen kann. Ausserdem wird aus technischen Gründen eine kleine Stellungsänderung des Beines die Hubhöhe des Hebels auch bei übrigens konstanten Bewegungen der Extremitäten beeinflussen können. Schliesslich wird bei jedem Reflex nicht nur das Bein, sondern auch die Elektrode bewegt, und kleine Stellungsänderungen derselben können auch die Stärke des nächsten Reizes beeinflussen.

1) M. Nicloux, *Les anesthésiques généraux*. Paris 1908.

Es wird aber im nachfolgenden zu zeigen sein, dass sich trotz aller dieser möglichen Störungen manchmal eine überraschend konstante Normalperiode von langer Dauer (bis zu 2 Stunden) erreichen liess.

Um wirklich ganz konstante Ausschläge in der Normalperiode erzielen zu können, hätte man die verfeinerte Technik Sherrington's anwenden müssen, der meistens nur einen afferenten Nerv und einen Muskel mit dem zugehörigen motorischen Nerven mit dem Zentralnervensystem in Verbindung lässt und alles andere ausschaltet. Ich meinte indessen, dass für meine Zwecke die einfachere Technik, wie sie oben beschrieben worden ist, genügen würde. Nur muss noch bemerkt werden, dass bei meiner Versuchsanordnung nicht jeder beliebige Reflex an jedem Präparat sich untersuchen lässt. An den meisten Präparaten ist der gleichseitige Beugereflex sehr leicht auszulösen und mit hinreichender Konstanz zu registrieren. Der gekreuzte Streckreflex aber ist manchmal mit Einzelinduktionsschlägen schwierig auszulösen und gibt fast immer bedeutend weniger konstante Ausschläge. Schliesslich gibt es Präparate, die zwar sehr leicht erregbar sind, aber so viel spontane Bewegungen machen, dass von einer genauen Registrierung der Reflexe nicht die Rede sein kann. Infolgedessen habe ich stets erst nach der Dekapitation und nachdem die Reflexe voll ausgebildet waren, entschieden, ob der Versuch mit homolateralen oder mit gekreuzten Reflexen angestellt werden sollte, und dabei die weniger erregbaren Präparate zur Untersuchung erregender Gifte benutzt und an den gut erregbaren Tieren mit Narkoticis experimentiert.

Ein Beispiel einer guten Normalperiode bei Registrierung von Beugereflexen gibt Fig. 1, während Fig. 2a und 2b ein Beispiel der Normalperiode von gekreuzten Streckreflexen veranschaulichen. Zwischen Fig. 2a und 2b liegt eine Pause von $1\frac{1}{2}$ Stunde, während welcher die Reflexe durch Äther zum Verschwinden gebracht waren und sich nach Abstellen des Äthers wieder vollständig erholt hatten.

Bezüglich der Normalperiode aller dieser Reflexe muss noch bemerkt werden, dass bei Reizung mit Einzelinduktionsschlägen die Reflexe meistens die Tendenz haben, etwas kleiner zu werden, ohne dass dafür immer ein Grund aufzufinden wäre. Indessen erfolgt das Absinken der Kurve so langsam, dass die Genauigkeit des Resultats kaum dadurch beeinträchtigt wird.

Ehe zu dem Studium des Einflusses verschiedener Narkotika auf die Reflexfunktionen des Rückenmarkes übergegangen werden konnte,

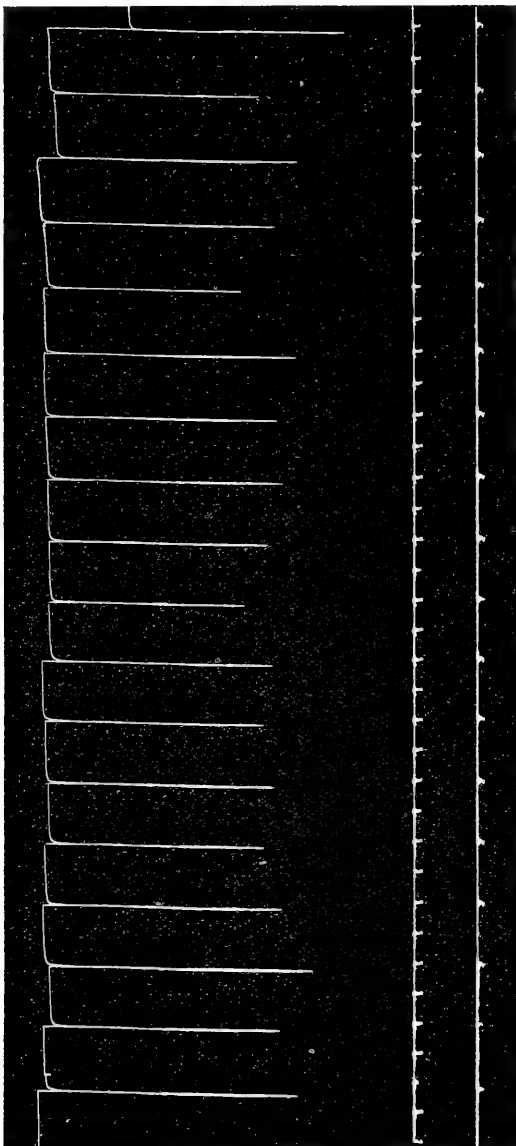


Fig. 1. Normalperiode der homolateralen Beugereflexe bei einer dekapitierten Katze. In dieser und in den folgenden derartigen Figuren sind (obere Linie) die Hubhöhen des mit dem Hinterbein des Tieres verbundenen Hebels bei jedem Reflex aufgezeichnet. Die mittlere Linie gibt die Zeit, während auf der unteren Linie jedesmal der Moment der Reizung bezeichnet ist. — Versuch N. S. XIV. Homolaterale Beugereflexe. Reizung des linken Nerv. peroneus jede Minute mit Einzelinduktionsschlag. Reizstärke 2500 K. Im sek. Kreis 21000 Ohm. Zeit 30 Sekunden. Hebel nach unten = Beugung des linken Hinterbeines.

war noch die Möglichkeit zu berücksichtigen, dass die Narkotika in der angewandten Konzentration nicht nur das Zentralnervensystem, sondern auch die peripheren Organe (Nerv und Muskel) beeinflussen könnten.

Um diese Möglichkeit auszuschliessen, wurde Versuch I an- gestellt. In diesem Versuch war die ganze Aufstellung genau wie

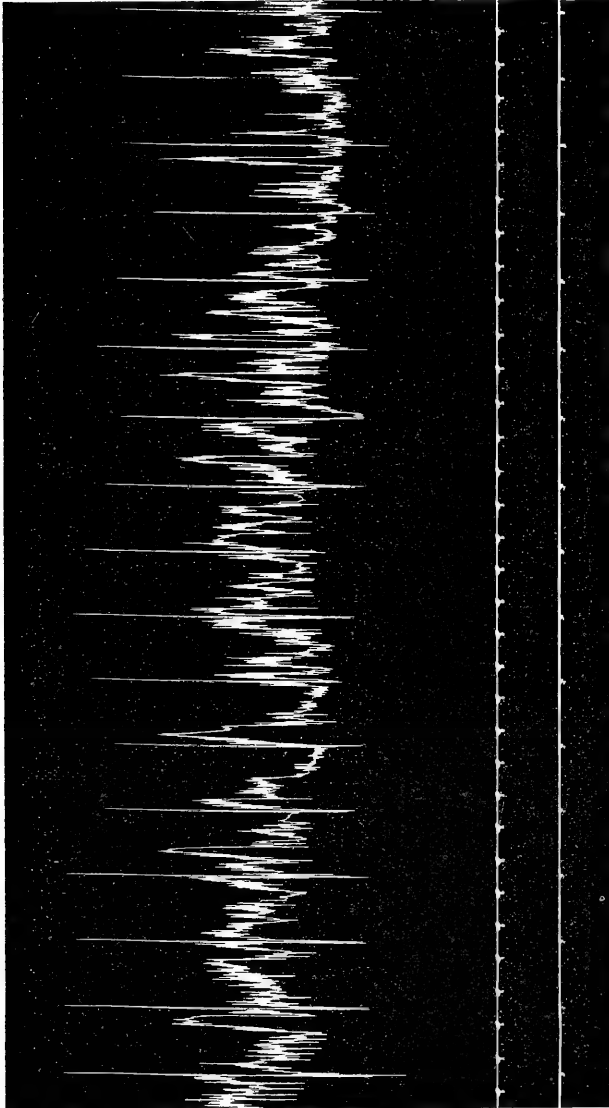


Fig. 2 a. Normalperiode der gekreuzten Streckreflexe bei einer dekapitierten Katze. Fig. 2 a und 2 b. Versuch N. S. XXII. Gekreuzte Streckreflexe. Normalperiode. Reizung des linken Nerv. peroneus jede Minute mit Einzelinduktionsschlag. Reizstärke 2500 K. Im sek. Kreis 21000 Ohm. Zeit 30 Sekunden. Hebel nach oben = Streckung, Hebel nach unten = Beugung des gekreuzten (rechten) Beines. — Fig. 2 b ist registriert $1\frac{1}{2}$ Stunde nach Fig. 2 a, während welcher Zeit die Reflexe durch Ather zum Ver- schwinden gebracht und nach Abstellen des Athers zurückgekehrt waren.

in den übrigen Versuchen. Nur wurde statt des zentralen Endes des N. peroneus das periphere Ende desselben gereizt und die direkten Muskelkontraktionen registriert. Es zeigte sich, dass nach 40 Minuten

Narkotisieren mit ausserordentlich hohen Chloroformkonzentrationen (bis zu 4:10 Chloroform) sich die Hubhöhe des Hebels kaum geändert hatte.

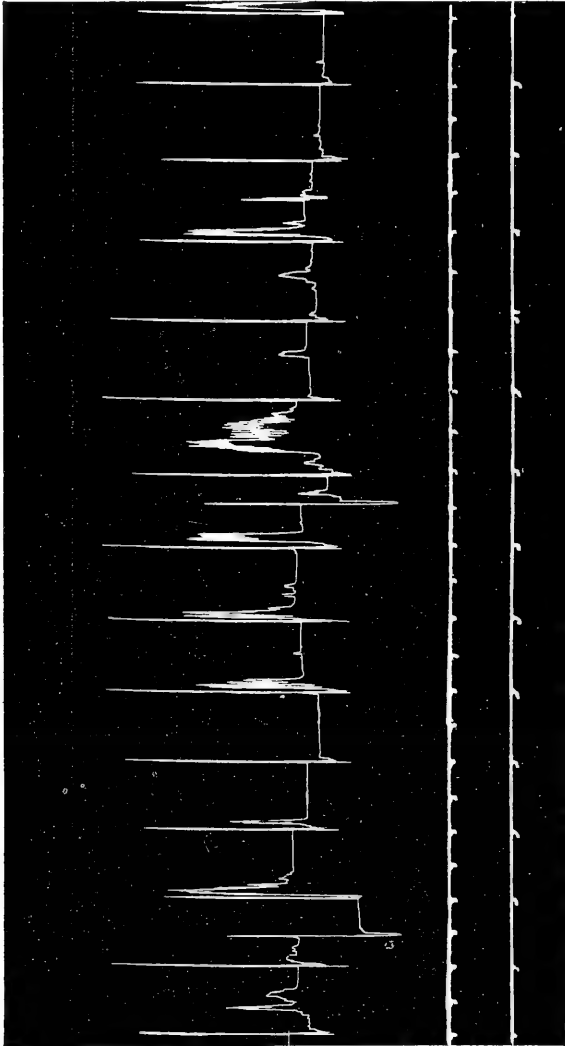


Fig. 2 b. Normalperiode der gekreuzten Streckreflexe bei einer dekapitierten Katze.
(Erläuterung s. Fig. 2 a auf S. 315.)

Der direkte Einfluss des Chloroforms auf die Körpermuskeln ist schon von Sherrington und Sowton¹⁾ studiert. Diese Autoren

1) C. S. Sherrington and S. C. M. Sowton, On the relative effects of Chloroform upon the heart and upon other muscular organs. British med. Journ. July 22 1905.

konnten nachweisen, dass der Einfluss von Chloroform auf die Körpermuskulatur achtmal geringer ist als der Einfluss auf das Säugertierherz. Und letzteres wird später durch Chloroform beeinflusst als das Z. N. S.

Es lässt sich also hieraus schliessen, dass der direkte Einfluss des Narkotikums auf Muskel und Nerv die Untersuchungen über den Einfluss des Narkotikums auf die Funktionen des Z. N. S. nicht beeinträchtigen kann.

Chloroform.

Unter der ausserordentlich grossen Zahl von Arbeiten, die seit den sechziger Jahren des vorigen Jahrhunderts über die Wirkung des Chloroforms auf das Zentralnervensystem publiziert worden sind, befinden sich verhältnismässig nur wenige Angaben, welche für das vorliegende Thema von Interesse sind. Die meisten Versuche waren zu ganz anderem Zwecke angestellt worden. Es fehlen in den betreffenden Mitteilungen genaue Angaben sowohl über die Dosierung des Chloroforms wie auch über die Tiefe der damit erreichten Narkose. Ausserdem war — wie schon oben bemerkt wurde — ein genaues Studium über das Verhalten der Reflexe in den ersten Stadien der Narkose — wegen der Schwierigkeit, für akute Versuche ein shockfreies Reflexpräparat herzustellen — bis vor kurzem unmöglich.

Wenn auf die vor einigen Jahren erschienenen Arbeiten von Bayliss und von Sherrington vorläufig nicht näher eingegangen wird und nur die früher erschienenen Arbeiten anderer Autoren berücksichtigt werden, so lassen sich aus denselben im wesentlichen zwei Tatsachen entnehmen, welche für die vorliegende Arbeit wichtig sind.

Es sind erstens bei einer Reihe von Autoren zahlenmässige Angaben über den Chloroformgehalt der Inspirationsluft während einer guten Narkose zu finden, und zweitens liegen in einigen Arbeiten Angaben über den Chloroformgehalt des Blutes während der Narkose vor. Von diesen Chloroformbestimmungen im Blute sind besonders diejenigen für meine Arbeit wichtig, bei denen die Blutentnahme sofort, nachdem die Reflexe erloschen waren, geschah, weil diese Zahlen gewissermassen die obere Grenze des von mir bearbeiteten Gebietes bilden.

Angaben über den Chloroformgehalt der Inspirationsluft bei guter Narkose geben hauptsächlich Cushny, Rosenfeld, Kionka, Buckmaster und Gardner und Günter. Wiewohl die Zahlen der verschiedenen Autoren unter sich ziemlich grosse Differenzen aufweisen, lässt sich doch hieraus schon ohne weiteres schliessen, dass der Chloroformgehalt der Inspirationsluft für eine gute Narkose ca. 1 Vol.-Proz. betragen muss. Die ersten genauen Angaben sind von Cushny¹⁾. Er hat mit einem ähnlichen Apparat gearbeitet, wie oben beschrieben ist. Nur hat er die chloroformfreie Luft durch Wasser

1) A. Cushny, Über Chloroform und Äthernarkose. Zeitschr. f. Biol. Bd. 28 S. 374. 1891.

streichen lassen und erhielt hierdurch den Vorteil, dass das Öffnen des Chloroformhahnes nicht schon an sich eine Änderung des Widerstandes im Röhrensystem hervorrief. Wiewohl genaue Angaben über die Tiefe der Narkose bei Cushny fehlen, so lässt sich aus seinen Protokollen doch folgern, dass seiner Berechnung nach schon ein Gehalt der Inspirationsluft von weniger als 1 Vol.-Proz. eine tiefe Narkose hervorruft und nach 1—1½ Stunde den Tod des Tieres zur Folge hat.

Rosenfeld¹⁾, der schon mit einer sehr viel feineren Methode arbeitete und seinen Tieren genau bestimmte Gemische von Luft und Chloroformdampf einatmen liess, fand als mittlere Konzentration bei einer guten Narkose ca. 1 Vol.-Proz. Chloroform in der Inspirationsluft.

Madelung²⁾ fand, dass „Narkose mit voller Anästhesie und Verschwinden aller Reflexe“ bei Kaninchen erst bei Konzentrationen von 1% Chloroform ab erreicht werden kann.

Buckmaster und Gardner³⁾ liessen Katzen Chloroform-Luft-Gemische mit 2% oder 3% Chloroform atmen und notierten in ihren Protokollen unter anderem, nach welcher Zeit die Augenreflexe verschwunden waren. Bei 2% Chloroform dauerte es 11 und 4 Minuten, ehe diese Reflexe verschwunden waren; bei 3—4% Chloroformdampf 4 und 8 Minuten. In allen diesen Fällen trat nach 1—3 Stunden Atmungsstillstand auf, so dass auf Grund dieser Versuche 2 Vol.-Proz. Chloroformdampf in der Einatemungsluft als eine zu hohe Konzentration für eine gute Narkose anzusehen ist.

Den niedrigsten Gehalt, bei lang fortgesetzter Narkose, fand Günter⁴⁾. Seine Versuchsanordnung war eine ziemlich komplizierte, hatte aber den Vorteil, dass er seine Tiere ein Chloroform-Luft-Gemisch von sehr konstanter Zusammenstellung atmen lassen konnte. Der Gehalt der Inspirationsluft an Chloroform schwankte nur zwischen 0,81—0,85%. Mit diesem Gemisch konnte Günter bei Hunden und Kaninchen eine gute Narkose herbeiführen. Es dauerte aber ziemlich lange, ehe die Tiere in tiefer Narkose waren (manchmal bis ½ Stunde). Auf Grund dieser Versuche ist man also wohl berechtigt, eine Chloroformkonzentration in der Inspirationsluft von ca. 0,81 Vol.-Proz. als die untere Grenze für eine gute Narkose anzusehen, während nach den Untersuchungen anderer (vor allem Rosenfeld's) ein Gemisch von 1 Vol.-Proz. Chloroform als das geeignetste für eine gute Narkose zu betrachten ist.

Da ich in dieser Arbeit manchmal über Chloroformgemische von 1 : 10 und 2 : 10 (nach unserer Nomenklatur) zu reden haben werde, und

1) M. Rosenfeld, Über die Chloroformnarkose bei bestimmtem Gehalt der Inspirationsluft an Chloroformdämpfen. Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmakol. Bd. 37 S. 54. 1895.

2) W. Madelung, Über Mischnarkose und kombinierte Narkose. Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmakol. Bd. 62 S. 409. 1910.

3) G. A. Buckmaster and J. A. Gardner, Rate of assumption of chloroform by the Blood. Proc. Roy. Soc. vol. 79 B. p. 555. 1907.

4) E. Günter, Der Chloroformgehalt von Blut, Leber und Niere während der Narkose. Inaug.-Diss. Giessen 1906.

da, wie oben nachgewiesen, diese Werte, nach Volumprozenten berechnet, diejenigen Rosenfeld's weit übersteigen, so möchte ich hier nochmals ausdrücklich betonen, dass diese meine Zahlen nur einen relativen Wert haben und nicht ohne weiteres mit denjenigen anderer Autoren verglichen werden können. Dieses schliesst nicht aus, dass die oben beschriebene Methode für die Zwecke dieser Arbeit vollkommen ausreichend war und — wie aus den chemischen Bestimmungen des Chloroformgehaltes des Blutes hervorging — genaue Konstanz des Narkotikums ermöglichte.

Die Werte, welche ich bei den chemischen Bestimmungen des Chloroformgehaltes des Blutes fand, stimmen sehr gut mit denjenigen anderer Forscher überein. Die höchsten Zahlen, die bei meinen Versuchen in Betracht kamen und die sich also auf das Stadium der tiefen Narkose beziehen, wo alle Reflexe eben verschwunden sind, betragen etwas mehr als 0,02 Gewichtsprozent.

Pohl¹⁾, von dem die ersten genauen Angaben über den Chloroformgehalt des Blutes stammen, fand bei Hunden in der Narkose (ohne Angabe der Tiefe) einmal 0,018 und 0,042 % und in tiefer Narkose 0,02 und 0,027 %.

Burkhardt²⁾ bestimmte bei Kaninchen bei intravenöser Narkose den Chloroformgehalt des Blutes und fand während „reflexloser Narkose“ 0,0415 %.

Nicloux³⁾ fand bei Hunden „au seuil de l'anesthésie“ 0,03 bis 0,04 %, welche Zahlen mit denjenigen von Tissot⁴⁾ übereinstimmen.

Buckmaster und Gardner⁵⁾ arbeiteten an Katzen. Beim Narkotisieren mit einem 2 % igen Chloroform-Luft-Gemisch waren ihre Chloroformzahlen im arteriellen Blut bei „Reflexes just gone“ 0,0193 % und in einem anderen Versuch beim Verschwinden des Augenlidreflexes 0,023 %.

Bei sehr konstanter Zufuhr eines 0,81—0,85 % igen Chloroform-Luft-Gemenges mit einem technisch fast vollkommenen Apparat konnte Günter⁶⁾ in vier Versuchen an Hunden und einem Versuch an Kaninchen während guter Narkose 0,03 % Chloroform im Blute nachweisen, und die Werte von Hölscher⁷⁾ stimmen mit denjenigen Günter's überein.

1) J. Pohl, Über Aufnahme und Verteilung des Chloroforms im tierischen Organismus. Arch. f. experim. Pathol. und Pharmakol. Bd. 28 S. 239. 1891.

2) L. Burkhardt, Über Chloroform- und Äthernarkose durch intravenöse Injektion. Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmakol. Bd. 61 S. 332. 1909.

3) M. Nicloux, l. c. p. 27.

4) J. Tissot, Étude des conditions qui régissent la pénétration du chloroform jusqu'au sein des éléments anatomiques pendant l'anesthésie. 1^{er} Memoire. Journ. de physiol. et de pathol. générale t. 8 p. 417. 1906. (Zitiert nach Nicloux.)

5) G. A. Buckmaster and J. A. Gardner, Rate of assumption of Chloroform by the blood. Proc. Roy. Soc. vol. 79 B. p. 558. 1907.

6) E. Günter, l. c. S. 31.

7) F. Hölscher, Der Chloroformgehalt von Blut und Gehirn während der Narkose. Inaug.-Diss. Giessen 1906.

Schliesslich hat noch Lattes¹⁾ bei Hunden „genau im Augenblick, wo die Tiere einschliefen“, Blut entnommen (obwohl es nicht genau beschrieben ist, geht doch aus seinen Protokollen hervor, dass diese Entnahme stattfand, als die Reflexe eben erloschen waren) und in diesem Blut auch einen Chloroformgehalt von ca. 0,03 % nachweisen können.

Es ist also anzunehmen, dass während einer guten Chloroformnarkose im Blute ca. 0,03 % Chloroform vorhanden ist, während in den Anfangsstadien der Narkose, auch wenn die Reflexe schon erloschen sind, niedrigere Werte, bis ca. 0,02 %, gefunden werden können. Bei meinen Versuchen waren folglich Werte unterhalb 0,02 % zu erwarten, und tatsächlich ist auch diese Grenze nur zweimal überschritten worden.

Bis jetzt sind nur die Arbeiten früherer Autoren erwähnt, in welchen die Abhängigkeit der Chloroformnarkose von der Chloroformkonzentration des Blutes berücksichtigt wurde. Ehe aber zu der Beschreibung meiner eigenen Versuche übergegangen wird, sind noch die Arbeiten von Bayliss und Sherrington zu erwähnen, in denen gezeigt wird, wie in der Chloroformnarkose eine Umkehr von Reflexen in den medullären (Bayliss) und spinalen (Sherrington) Zentren stattfinden kann.

Schon 1870 hatte v. Cyon²⁾ betont, dass bestimmte Unterschiede bei Blutdruckversuchen an verschiedenen Tierarten darauf beruhen, dass die Versuche an Hunden ohne Narkose, diejenigen an Kaninchen aber in Chloroformnarkose angestellt waren. Viele Jahre später konnte Bayliss³⁾ nachweisen, dass in der Chloroformnarkose bei Kaninchen auf Reizung eines sensibeln Nerven eine reflektorische Blutdrucksenkung auftrat, während unter normalen Umständen auf Reizung desselben Nerven eine Blutdrucksteigerung erfolgte. In späteren Versuchen zeigte Bayliss⁴⁾, dass in der Chloroformnarkose die reflektorische Reizung der Vasokonstriktoren in eine reflektorische Hemmung umgewandelt wird.

Bei spinalen Reflexen ist eine derartige Umkehr zuerst von Sherrington⁵⁾ nachgewiesen worden, und zwar für Strychnin. Dieses

1) L. Lattes, Über den Einfluss den das im Blute zirkulierende Fett auf die Giftwirkung des Chloroform ausübt. Münch. med. Wochenschr. 1910 Nr. 40 S. 2085.

2) v. Cyon, Bull. d. Acad. d. Scienc. de St. Petersburg. Dec. 22 1870. (Zitiert nach Sherrington.)

3) W. M. Bayliss, On the physiology of the depressor nerve. Journ. of physiol. vol. 14 p. 302. 1893.

4) W. M. Bayliss, On reciprocal innervation in vasomotor reflexes and the action of strychnine and of chloroform thereon. Proc. Roy. Soc. B. vol. 80 p. 375. 1908.

5) C. S. Sherrington, The integrative action of the nervous system p. 106. 1906.

Gift verwandelt am Rückenmarkstier die reflektorische Hemmung in eine reflektorische Erregung. Diese „Umkehr“ nun konnte Sherrington¹⁾ durch Chloroform — und in geringerem Maasse auch durch Äther — aufheben. Es liegt also auch in dieser Beziehung ein Antagonismus zwischen Strychnin und Chloroform vor.

Sherrington und Sowton²⁾ haben schliesslich versucht, auch ohne vorhergegangene Strychninisierung eine Umkehr der spinalen Reflexe durch Chloroform zu erzielen; tatsächlich ist dieses auch bei einzelnen Reflexen gelungen. Die reflektorische Kontraktion des *Musc. vastocrureus*, welche bei der dezerebrierten Katze auf Reizung eines homolateralen Nerven auftritt, wird in der Chloroformnarkose in eine schwache, aber deutlich sichtbare, reflektorische Hemmung verwandelt.

Es kann jetzt dazu übergegangen werden, die Resultate meiner eigenen Untersuchungen mitzuteilen.

Einfluss des Chloroforms auf den gleichseitigen Beugereflex der Hinterbeine bei dekapitierten Katzen.

Der homolaterale Beugereflex lässt sich an der dekapitierten Katze sehr leicht durch Reizung des *N. peroneus* auslösen. Eine Normalperiode eines solchen Reflexes bei Reizung mit Einzelinduktionsschlägen gibt Fig. 1.

Beim Studium des Einflusses von Chloroform auf diesen Reflex habe ich zuerst untersucht, in welcher Weise sich dieser Reflex durch ganz kleine Mengen dieses Narkotikums ändern lässt. Zu diesem Zwecke wurde nach genügend langer Normalperiode $\frac{1}{2}$:10 Chloroform eingestellt (s. z. B. Fig. 3a und 3b). Die Reflexe werden allmählich kleiner, verschwinden aber nach dieser Dosis fast niemals ganz. Meistens stellen sie sich auf ein neues Niveau ein, welches nach 5—10 Minuten erreicht wird und wobei die Hubhöhe des Hebels nur 20—30% des ursprünglichen Wertes beträgt. Interessant ist hierbei zu bemerken, dass die Reflexe sich auf diesem neuen Niveau während längerer Zeit erhalten können. Man kann dieses Einstellen auf ein konstantes niedriges Niveau nicht in jedem Versuch mit kleinen Chloroformkonzentrationen beobachten. Manchmal werden die Reflexe doch nach einiger Zeit allmählich kleiner. Weil aber — wie schon oben betont — die Reflexe öfters, auch ohne Narkotikum,

1) C. S. Sherrington, Strychnin and reflex inhibition of muscle. Journ. of physiol. vol. 36 p. 203. 1907.

2) C. S. Sherrington and S. C. M. Sowton, Chloroform and reversal of reflex effect. Journ. of physiol. vol. 42 p. 383. 1911.

die Tendenz haben, spontan etwas kleiner zu werden, so sind in dieser Beziehung die positiven Versuche mehr beweisend als die negativen;

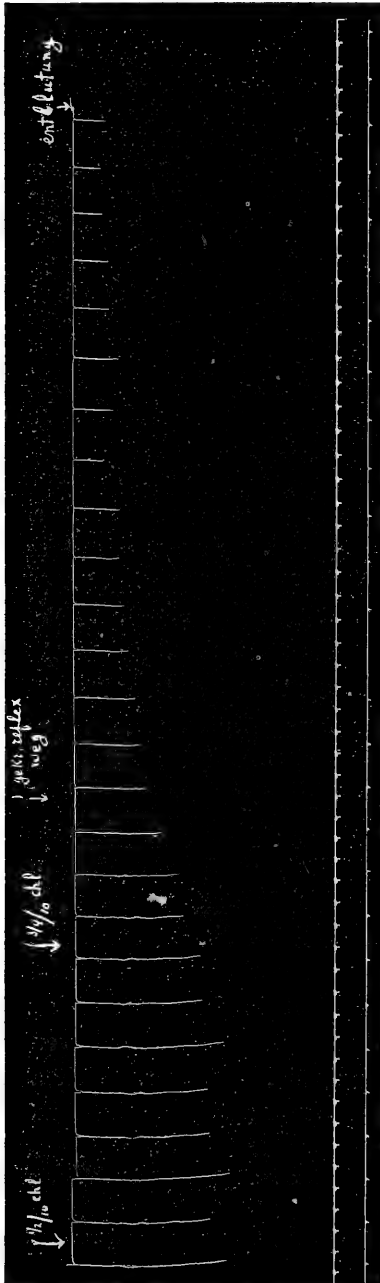


Fig. 3 a. Verschwinden der homolateralen Beugerreflexe durch kleine Dosen Chloroform. Dekapitierte Katze. (Auf $1/2$ verkleinert.) Versuch N. S. X. Homolaterale Beugerreflexe. Reizung des linken Nerv. peroneus jede Minute mit Einzelinduktionsschlag. Reizstärke 2500 K. Im sek. Kreis 21 000 Ohm. Hebel nach unten = Beugung des linken Hinterbeines. Beim ersten Pfeil $1/2$: 10 Chloroform, beim zweiten Pfeil $3/4$: 10 Chloroform. Der Moment, in dem die gekreuzten Streckreflexe nicht mehr wahrnehmbar waren, ist markiert, ebenso der Moment des Entblutens.

tatsächlich ist es einige Male gelungen, ein solches niedriges Niveau während längerer Zeit zu registrieren. In Versuch VI (Fig. 4) blieben noch 1 : 10 Chloroform die Reflexe 21 Minuten lang auf 65 % der ursprünglichen Hubhöhe.

In einem anderen Versuch wurde nach 1 : 10 Chloroform ein derartiges Plateau von 18 Minuten Dauer beobachtet, bei dem sich die Reflexe auf 3 % der ursprünglichen Höhe hielten. 20 Minuten nach Abstellung des Chloroforms hatten die Reflexe wieder die alte Hubhöhe erreicht. Plateaus von kürzerer Dauer traten in mehreren Versuchen auf.

Es ist dieses Einstellen der Reflexe auf ein konstantes, niedriges Niveau besonders bemerkenswert, weil Winterstein¹⁾ vor

1) H. Winterstein, Beiträge zur Kenntnis der Narkose. Bioch. Zeitschr. Bd. 51 S. 143. 1913.

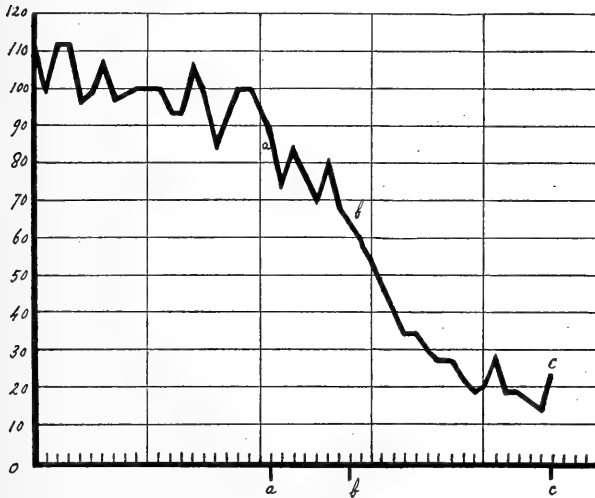


Fig. 3 b. Verschwinden der homolateralen Beugereflexe durch kleine Dosen Chloroform. Dekapitierte Katze.

Graphische Darstellung von Versuch N.S. X, Fig. 3 a. In diesen und den folgenden graphischen Darstellungen ist auf der Abszisse die Zeit in Minuten eingetragen, während die Ordinaten die Hubhöhe des Hebels angeben. Zu diesem Zwecke sind die wirklichen Hubhöhen des Hebels ausgemessen und in der Weise umgerechnet, dass die Hubhöhe der Normalperiode immer ungefähr der Zahl 100 entspricht. (In Fig. 8 a ist diese Zahl 20.) Homolaterale Beugereflexe. Reizung wie bei Fig. 3 a. Zeit in Minuten.

Bei a $1/2$: 10 Chloroform, $a-b = 7$ Minuten,
 " b $3/4$: 10 " " $b-c = 18$ "
 " c Entblutung, " " "

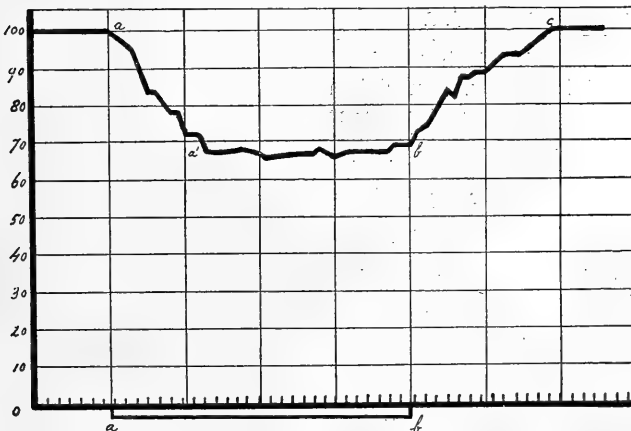


Fig. 4. Einstellen der Reflexe auf konstantes Niveau nach Chloroform. Versuch VI. Homolaterale Beugereflexe. Reizung jede 40 Sekunden mit Einzelinduktionsschlag. Reizstärke 150 K. Im sek. Kreis 21 000 Ohm. Zeit in Minuten.

Bei a 1: 10 Chloroform, $a-a' = 8$ Minuten,
 " b Chloroform abgestellt, $a'-b = 21$ "
 " c vollständige Erholung, " " "

kurzem wieder die Frage zur Sprache gebracht hat, inwieweit die Hemmung der oxybiotischen Prozesse, welche während der Narkose auftritt, für die Tiefe der Narkose verantwortlich gemacht werden muss. Winterstein ist der Meinung, dass infolge dieser Hemmung der oxybiotischen Prozesse im Körper die Narkoselähmung bei gleichbleibender Konzentration des Narkotikums mit der Zeit eine Verstärkung erfahren muss, da eben die allmähliche Erstickung hinzukommt. Diese Schlussfolgerung meint Winterstein durch Experimente bestätigen zu können. Meine Versuche [Nr. VI (Fig. 4) und andere] stehen mit dieser Auffassung in direktem Widerspruch. Es bleiben hier bei Narkotisierung mit einem konstanten Chloroformgemenge die Reflexe während 25 Minuten auf genau derselben Höhe. Von einem allmählichen Absinken der Kurve ist nicht die Rede, und dieses war auch auf Grund theoretischer Überlegungen kaum zu erwarten.

Durch die Arbeiten Winterstein's und vieler von ihm zitierter Autoren ist wohl bewiesen, dass durch Narkotika die oxybiotischen Prozesse gehemmt werden können, und weiter ist in der Winterstein'schen Arbeit gezeigt worden, dass diese Hemmung nicht allein Ursache der Narkose sein kann. Es liegt also auf der Hand, sich die Wirkung eines Narkotikums als die Summe zweier verschiedener Prozesse zu denken, nämlich: erstens der Wirkung des Narkotikums als solchem, zweitens der durch das Narkotikum verursachten Hemmung der oxybiotischen Prozesse. Aber auch wenn man sich auf diesen Standpunkt stellt, ist nicht — bei gleichbleibender Konzentration des Narkotikums — eine allmähliche Vertiefung der Narkose zu erwarten.

Es werden sich doch die einzelnen Teile des Organismus (Blutzellen, Gewebsflüssigkeit usw.), nachdem einige Zeit mit einer bestimmten Konzentration des Narkotikums narkotisiert ist, mit einer konstanten Menge des Narkotikums beladen haben. Die nervösen Elemente werden bis zu einem gewissen Grade in ihrer Funktion gehemmt sein, und auch die Hemmung der oxybiotischen Prozesse wird zu einem bestimmten Grade fortgeschritten sein. Es ist nicht einzusehen, weshalb diese Hemmung — nachdem sie sich auf ein bestimmtes und von der Konzentration des Narkotikums abhängiges Niveau eingestellt hat — allmählich fortschreiten und ein allmähliches Tieferwerden der Narkose hervorrufen muss. Wiewohl es also, nach den Winterstein'schen Auseinandersetzungen, möglich ist, dass in der Narkose die Hemmung der oxybiotischen Prozesse zu der Tiefe der Narkose beitragen wird, so ist die Schlussfolgerung Winterstein's, dass sich infolgedessen die Narkose allmählich vertiefen muss, meines Erachtens nicht zwingend. Denn nicht nur die Intensität der Wirkung des Narkotikums als solchen, sondern auch die Tiefe der Hemmung der oxybiotischen Prozesse schreitet in der Strecke $a - a^1$ der in Fig. 4 veranschaulichten Kurve allmählich fort. Danach können beide Prozesse sich auf ein konstantes Niveau einstellen.

Es leuchtet ohne weiteres ein, dass eine Vertiefung der Narkose infolge einer Dauerschädigung des Organismus durch das Narkotikum bei der Beurteilung dieser Frage ganz ausser Betracht bleiben muss. Es sind die Versuche Winterstein's u. a., in denen sich die Objekte nach Abstellen der Narkose nur „unvollständig“ erholten, in dieser Hinsicht nicht beweisend.

Es hat schon Overton¹⁾ den Beweis geliefert, dass eine allmähliche Vertiefung der Narkose bei gleichbleibender Konzentration des Narkotikums bei Kaulquappen nicht eintritt. Die in Fig. 4 veranschaulichte Kurve darf als ein Beweis angesehen werden, dass die Winterstein'sche Ansicht auch bei Warmblütern nicht gilt.

Bei einer Dosierung von 1:10 Chloroform verschwanden die Reflexe fast immer, und die Kurve der Hubhöhe fällt viel steiler ab wie bei $\frac{3}{2}$:10 Chloroform. Dieses ist aus einem Vergleich von Fig. 5, 6 a und 6 b ersichtlich. In Fig. 5 sinkt die Hubhöhe der Reflexe zwar schnell ab, es dauert aber 10 Minuten, ehe die Reflexe ganz verschwunden sind. In Fig. 6 a und 6 b ist diese Zeit sehr viel kleiner (3 Min. 20 Sek. resp. 5 Min. 20 Sek.). In 5—7 Minuten sind bei Hahnstellung 1:10 die Reflexe fast immer auf ein sehr niedriges Niveau zurückgegangen und in vielen Fällen ganz verschwunden. Versuch Nr. 6, welcher in Fig. 4 veranschaulicht wird, ist in dieser Hinsicht als eine Ausnahme zu betrachten, weil die Reflexe bei 1:10 Chloroform längere Zeit auf 65 % der ursprünglichen Hubhöhe stehenblieben. Sehr schön ist in dieser Figur das Wiederansteigen der Reflexe nach Entfernung des Chloroforms zu beobachten.

Bei 2:10 Chloroform²⁾ geht das Absinken der Kurve noch viel rascher; in 3—5 Minuten sind die Reflexe meistens ganz verschwunden (Fig. 6 a und 6 b). Auffallend

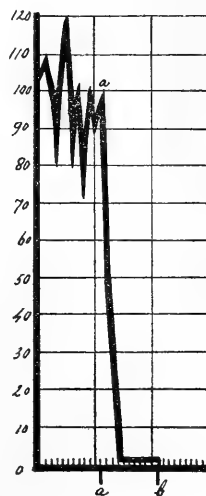


Fig. 5. Dekapitierte Katze. Homolaterale Beugereflexe.

Versuch N. S. XII. Homolaterale Beugereflexe. Reizung jede Minute mit Einzelinduktionsschlag. Reizstärke 2500 K. Im sek. Kreis 21 000 Ohm. Zeit in Minuten. Bei *a* 1:10 Chloroform, bei *b* Chloroform abgestellt, $a-b=10$ Min.

1) E. Overton, Studien über die Narkose S. 83. Jena 1901.

2) Es ist dieses die Hahnstellung, welche im Laboratorium zu dauernder tiefer Narkose der Versuchstiere benutzt wird.

rasch erholen sich aber die Reflexe auch nach dieser grossen Dosis Chloroform. In zwei Fällen war 14 Minuten nach Abstellen des Narkotikums eine vollständige Erholung erreicht.

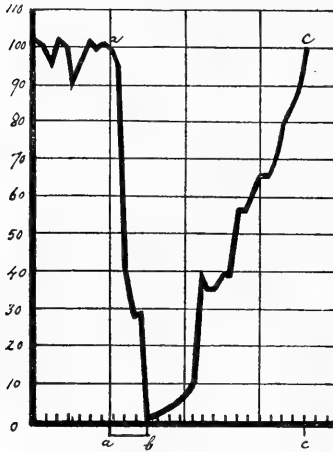


Fig. 6 a.

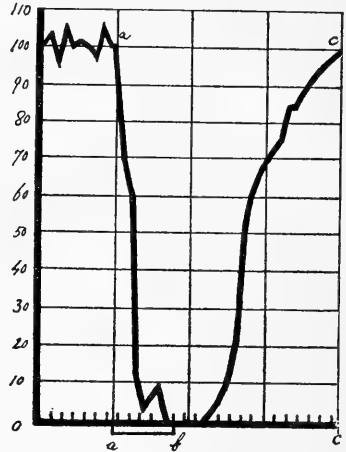


Fig. 6 b.

Fig. 6 a und 6 b. Homolaterale Beugereflexe. Einfluss einer starken Konzentration Chloroform. Dekapitierte Katze. Beide Kurven entstammen Versuchen an demselben Tiere. Versuch VII. Homolaterale Beugereflexe. Reizung jede 40 Sekunden mit Einzelinduktionsschlag. Reizstärke 150 K. In sek. Kreis 21000 Ohm. Zeit in Minuten. In beiden Figuren bei *a* Chloroform 2 : 10, bei *b* Chloroformabgestellt, bei *c* vollständige Erholung. In Fig. 6 a *a*-*b* = 3 Minuten 20 Sekunden, in Fig. 6 b *a*-*b* = 5 Minuten 20 Sekunden.

In Tabelle I ist das Resultat von 18 Versuchen dargestellt. Die Zahlen geben die Prozente der ursprünglichen Hubhöhe an, bis zu welcher die Reflexe nach der angegebenen Zeit bei der genannten Chloroformkonzentration zurückgegangen waren.

Tabelle I.

Dekapitierte Katze. Homolaterale Beugereflexe. Chloroform.

| Chloroform-Luftgemisch | Hubhöhe in Prozenten der ursprünglichen Höhe | | |
|--|--|-----------------------------------|-----------------------------------|
| | 2 Minuten nach Anfang der Narkose | 4 Minuten nach Anfang der Narkose | 6 Minuten nach Anfang der Narkose |
| 1/2 : 10 in sieben Versuchen | 79 | 62 | 54 |
| 1 : 10 in neun Versuchen | 50 | 27 | 23 |
| 2 : 10 in zwei Versuchen | 20 | 2 1/2 | 0 |

Wie aus dieser Tabelle ersichtlich ist, sinkt also bei steigender Chloroformkonzentration die Hubhöhe immer rascher ab. Das Wiedererscheinen der Reflexe nach Beendigung der Narkose kann nicht in ähnlicher Weise tabellarisch anschaulich gemacht werden, und zwar aus folgendem Grunde. Wie schon wiederholt bemerkt, werden die Reflexe bei längerer Versuchsdauer meistens später etwas kleiner, und weil nun das Wiederaansteigen der Hubhöhe nach Abstellen des Narkotikums ziemlich langsam und sehr allmählich vor sich geht, so ist es öfters sehr schwierig, mit einiger Genauigkeit anzugeben, an welchem Punkte man die Erholung als vollständig betrachten soll. Ich muss deshalb auf genaue zahlenmässige Angaben verzichten und nur bemerken, dass in manchen Fällen (siehe z. B. Fig. 4, 6 a und 6 b) nach 15—20 Minuten nach Abstellen des Chloroforms die ursprüngliche Hubhöhe wieder ganz erreicht war. Eine Abhängigkeit der Erholungsdauer von der Konzentration des vorhergegebenen Chloroform-Luftgemenges liess sich nicht mit Deutlichkeit nachweisen.

Wenn man in den verschiedenen Kurven das Absteigen der Hubhöhen bei den verschiedenen Chloroformkonzentrationen genau betrachtet, so fällt erstens die Schnelligkeit und die Regelmässigkeit auf, mit der dieses Absinken der Kurven bei etwas grösseren Konzentrationen stattfindet, und weiter ist es interessant, zu bemerken, dass fast immer unmittelbar nach dem Einstellen des Chloroforms schon der erste Reflex kleiner wird (höchstens gleich gross bleibt und — wenn alle Minuten gereizt wird — erst der nächste etwas kleiner wird). Aber niemals, in mehr als 30 Chloroformversuchen habe ich ein anfängliches Grösserwerden mit nachträglichem Absinken der Hubhöhe beobachten können. Ich hebe diese Tatsache hervor weil es sich in später zu veröffentlichenden Versuchen mit Äther herausgestellt hat, dass beim Narkotisieren mit kleinen Konzentrationen dieses Narkotikums ziemlich häufig die Reflexe anfangs grösser werden und erst bei höheren Dosen absinken. Auf eine solche Anfangerregung im Beginn einer leichten Chloroformnarkose wurde auch noch besonders geachtet, weil Sherrington und Sowton¹⁾ eine derartige Anfangerregung bei der Wirkung des Chloroforms

1) C. S. Sherrington and S. C. M. Sowton, On the dosage of the mammalian heart by Chloroform. Thompson Yates and Johnston Report vol. 5 part 1 p. 81. 1903.

auf das isolierte Säugetierherz und Holmgren¹⁾, Knoll²⁾ und Cushny³⁾ eine Anfangserregung des Atmungszentrums beschrieben haben. Sherrington konnte noch nachweisen, dass diese kurzdauernde Erregung nicht irgendwie von Asphyxie abhängig sei.

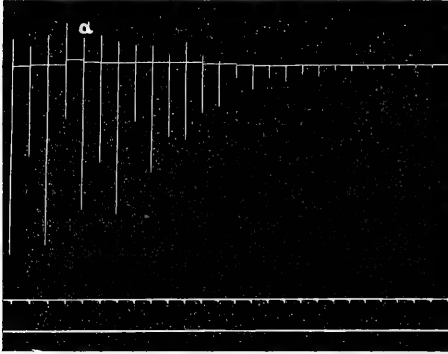


Fig. 7. Verschwinden der homolateralen Beugereflexe durch Chloroform. Dekapitierte Katze. (Auf $\frac{1}{2}$ verkleinert.)

Homolaterale Beugereflexe. Reizung jede halbe Minute mit Doppelinduktionsschlägen. Reizstärke 2500 K. In sek. Kreis 21000 Ohm. Zeit 30 Sekunden. Es folgt jedesmal auf einen grösseren Ausschlag ein kleinerer. Dieses hängt mit einem alternierenden Wechsel der Reizstärke zusammen. Es müssen in diesem Versuch nur die Reflexe mit gerader und die mit ungerader Reihenzahl miteinander verglichen werden. Hebel nach unten = Beugung, Hebel nach oben = Streckung. In der Normalperiode folgt auf die anfängliche Beugung eine Streckung. Bei *a* wird 1:10 Chloroform eingestellt. Es verschwindet dabei die Streckkomponente eher als die Beugekomponente.

Änderung des Typus der einzelnen Reflexe nach Chloroform zu beobachten. Hierfür gibt Fig. 7 ein Beispiel.

1) Holmgren, Upsala Läkareförenings Förhandlingar 1867. (Zitiert nach Cushny.)

2) Ph. Knoll, Über die Wirkung von Chloroform und Äther auf Atmung und Blutkreislauf. Sitzungsber. d. Wiener Akad. Bd. 74 Abt. 3 S. 233. 1876.

3) A. Cushny, Über Chloroform und Äthernarkose. Zeitschr. f. Biol. Bd. 28 S. 363. 1891.

4) H. M. Vernon, The mode of union certain poisons with cardiac muscle. Journ. of physiol. vol. 41 p. 194. 1910.

Schliesslich hat noch Vernon⁴⁾ gezeigt, dass bei der Wirkung von Äther auf das Schildkrötenherz nach einem anfänglichen Kleinerwerden der Kontraktionen durch bestimmte Konzentrationen Äther noch während der Narkose die Reflexe wieder steigen können, allerdings ohne die ursprüngliche Höhe zu erreichen.

Im Anschluss an den oben erwähnten Befund Sherrington's, dass in der Chloroformnarkose eine Umkehr der Reflexe stattfinden kann, wurde genau darauf geachtet, ob sich auch bei meiner Versuchsanordnung etwas Derartiges nachweisen liess. In der Tat war gelegentlich eine

Chloroformbestimmungen im Blute.

Nachdem in den oben beschriebenen Versuchen das Verschwinden und Wiedezurückkehren der Beugereflexe beobachtet war,

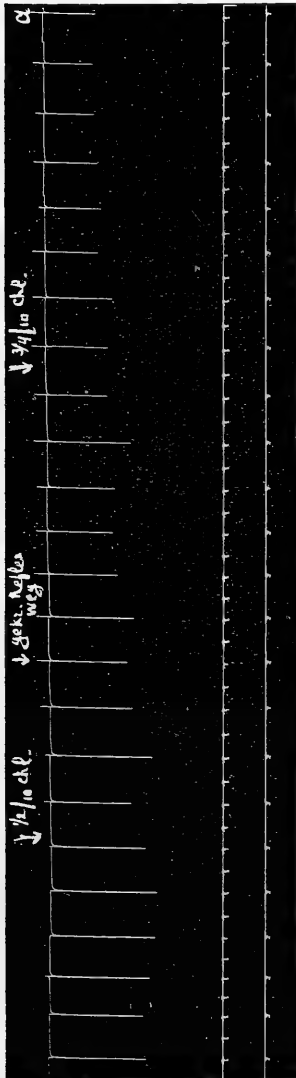


Fig. 8 a. Homolaterale Beugereflexe. Einfluss von Chloroform in kleinen Dosen. Dekapitierte Katze. (Auf $\frac{2}{3}$ verkl.) Versuch N. S. XIX. Homolaterale Beugereflexe. Reizung jede Minute mit Einzelinduktionsschlag. Reizstärke 2500 K. In sek. Kreis 21 000 Ohm. Zeit 30 Minuten, Hebel nach unten = Beugung des gleichseitigen Hinterbeines. Bei den Pfeilen $\frac{1}{2}$: 10 und $\frac{3}{4}$: 10 Chloroform. Der Moment, in dem die gekreuzten Reflexe nicht mehr zu sehen waren, ist auf der Kurve angezeichnet. Bei α Entblutung zur chemischen Bestimmung des Chloroformgehaltes des Blutes.

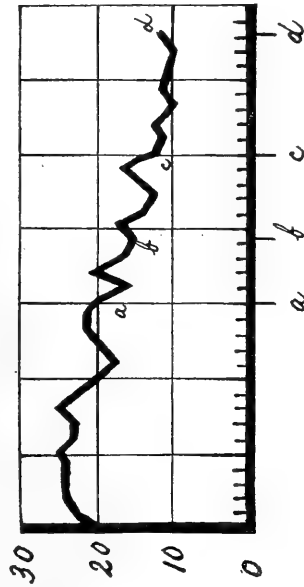


Fig. 8 b.

Fig. 8 b. Homolaterale Beugereflexe. Dekapitierte Katze. Einfluss kleiner Dosen Chloroform. Graphische Darstellung des Versuches auf Fig. 8 a. Zeit in Minuten. Bei a $\frac{1}{2}$: 10 Chloroform, bei b gekreuzte Reflexe verschwunden, bei c $\frac{3}{4}$: 10 Chloroform, bei d Entblutung, $a-c = 10$ Minuten, $c-d = 8$ Minuten.

wurde in anderen Versuchen in bestimmten, markanten Phasen der Narkose dem Tiere Blut entnommen und dessen Chloroformgehalt bestimmt.

Die erste Aufgabe war, zu untersuchen, wie gross die Chloroformkonzentration im Blute in dem Augenblick war, wo die Reflexe auf Einzelinduktionsschläge (und zur Kontrolle auch auf Doppelinduktionsschläge) absolut verschwunden waren. In einer zweiten Versuchsreihe wurde

dem Präparat Blut entnommen, wenn die Reflexe bei stärkster Reizung kaum noch auszulösen waren. In der dritten Versuchsreihe wurde zur Blutentnahme der Zeitpunkt gewählt, wo die Reflexe bei dem gewöhnlichen Reiz nur noch angedeutet waren, und schliesslich entnahm ich einige Male Blut, wenn die Hubhöhe des Hebels bis auf 30—50% und bis auf 10—20% der ursprünglichen Hubhöhe heruntergegangen war. Die gefundenen Werte sind auf Tabelle II zusammengestellt. Der Verlauf der Narkose bis zur Blutentnahme ist aus Fig. 3, 3 a, 8 und 8 a ersichtlich.

Tabelle II.

Dekapitierte Katze. Homolaterale Beugereflexe. Chloroformgehalt des Blutes.

| | Versuch Nr. | Chloroformgehalt des Blutes | |
|--|----------------|--------------------------------|-------------------------|
| Homolaterale Beugereflexe herunterge- gangen bis auf 30—50% | N. S. XI | 0,004 % | } im Mittel 0,0045 % |
| | N. S. XIV | 0,003 % | |
| | N. S. XVIII | 0,0064 % | |
| Homolaterale Beugereflexe herunterge- gangen bis auf 10—20% | N. S. X | 0,0105 % | } im Mittel 0,0095 % |
| | N. S. XVI | 0,0086 % | |
| Homolaterale Beugereflexe nur noch an- gedeutet bei Einzelinduktionsschlag 2500 K. 21000 Ohm im sek. Kreis | N. S. II | 0,014 % | } im Mittel 0,0127 % |
| | N. S. VI | 0,013 % | |
| | N. S. IX | 0,011 % | |
| Homolaterale Beugereflexe bei stärkstem Einzelinduktionsschlag nur noch an- gedeutet | N. S. VII | 0,0137 % | } im Mittel 0,0144 % |
| | N. S. XII | 0,015 % | |
| Homolaterale Beugereflexe bei stärkstem Einzelinduktionsschlag absolut ver- schwunden | N. S. XV | 0,018 % | } im Mittel 0,0185 % |
| | N. S. XIX | 0,0175 % | |
| | N. S. XX | 0,02 % | |
| Homolaterale Beugereflexe verschwunden bei Doppelinduktionsschlag | N. S. XXIII | 0,023 % | 0,023 % |

In einem Versuch (N. S. XXI) habe ich erst durch Chloroform die Reflexe zum Verschwinden gebracht und, nachdem sie sich bis auf 70% der ursprünglichen Hubhöhe wieder erholt hatten (Fig. 9), die Blutentnahme vorgenommen. Es fand sich im Blute ein Chloroformgehalt von 0,0044%. — Dieser Wert stimmt ohne weiteres mit demjenigen von Tabelle II überein.

Wie man sieht, zeigt sich eine überraschende Übereinstimmung zwischen dem Chloroformgehalt des Blutes und dem Grade, bis zu welchem die Reflexe bei der graphischen Registrierung herabgesetzt oder aufgehoben sind; ein Resultat, welches sowohl für die Genauigkeit der chemischen Methode als auch der graphischen Reflexregistrierung spricht.

Es ergibt sich, dass der Chloroformgehalt des Blutes bereits bei einer Konzentration, welche weit unter der „narkotischen“ liegt, die Rückenmarksreflexe deutlich herabsetzt, und dass eine fünfmal so grosse Konzentration im Blute erforderlich ist, um die Reflexe völlig zum Verschwinden zu bringen.

Ausserdem ergibt sich aus dieser Tabelle II einen wie feinen Indikator die Registrierung der Reflexe für die Narkosetiefe und den Chloroformgehalt des Blutes darstellt. Die in dieser Arbeit benutzte Methode wird sich als besonders geeignet erweisen bei vergleichenden Untersuchungen über das Verhältnis der Wirkung der verschiedenen Narkotika, vor allem zwischen Chloroform, Äther und Alkohol. Über das Ergebnis derartiger Untersuchungen hoffe ich später berichten zu können.

Gekreuzte Streckreflexe.

Der Streckreflex des gekreuzten Beines eignet sich zu genauer Registrierung sehr viel weniger gut als der homolaterale Beugereflex. Der gekreuzte Reflex ist nämlich nicht an allen Rückenmarkspräparaten durch Einzelinduktionsschläge

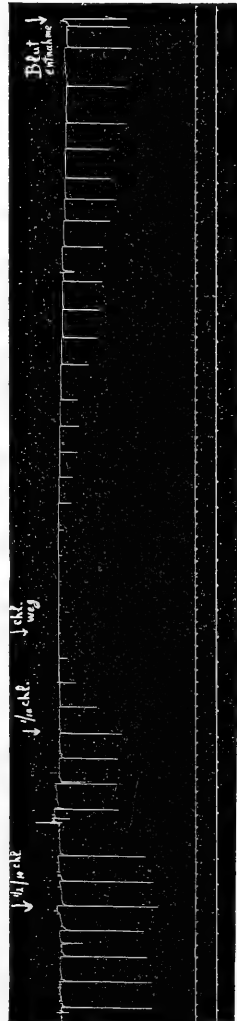


Fig. 9. Homolaterale Beugereflexe durch Chloroform zum Verschwinden gebracht, kehren nach Abstellung des Chloroforms zurück, Dekapitierte Katze. (Auf $\frac{1}{3}$ verkleinert.) Versuch N. S. XXI. Homolaterale Beugereflexe. Reizung mit Einzelinduktionsschlag jede Minute. Reizstärke 1000 K. Im sek. Kreis 21 000 Ohm. Zeit in 30 Sekunden. Hebel nach unten = Beugung des gleichseitigen Hinterbeines. Bei den Pfeilen $\frac{1}{2}$: 10 und 1: 10 Chloroform. Danach Chloroform abgestellt, und nachdem sich die Reflexe bis auf 70% der ursprünglichen Hubhöhe erholt hatten. Blutentnahme zur chemischen Analyse.

auszulösen und ist immer inkonstanter. Manchmal ist er im Anfang des Versuches vorhanden und verschwindet dann ohne nachweisbaren Grund, nachdem er einige Male registriert worden ist. Nur in besonders günstigen Fällen kann man also mit diesem Reflex experimentieren. Ein Beispiel eines gut gelungenen Versuches mit diesem Reflex gibt Fig. 10.

Der Reflex bestand aus einer anfänglichen Streckung der Extremität mit nachfolgender Beugung. Beim Ausmessen zur graphischen Darstellung wurde bei diesem Reflex immer nur die Streckphase berücksichtigt.

Schon bei Anwendung kleiner Mengen Chloroform verschwindet der gekreuzte Streckreflex ziemlich rasch, wie ebenfalls auf Fig. 10 a

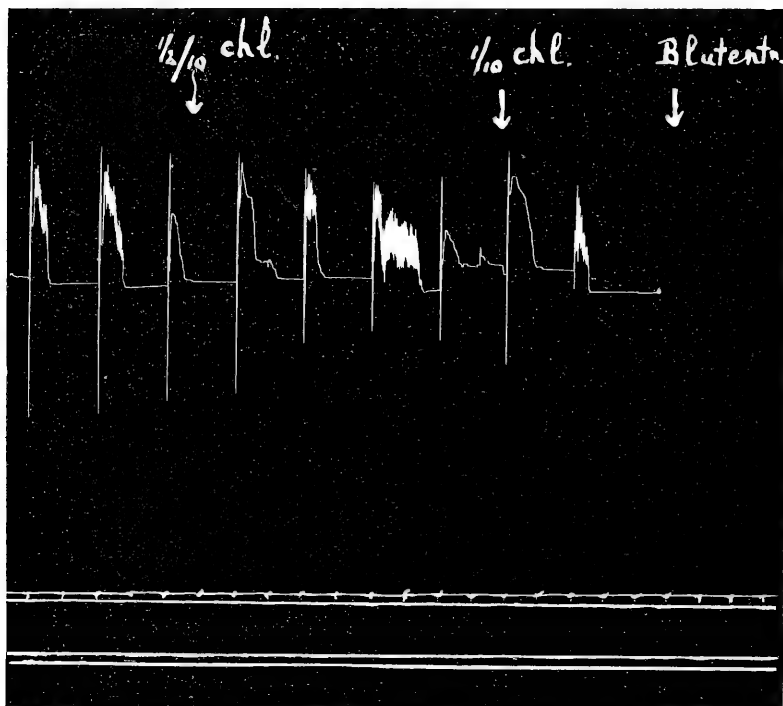


Fig. 10 a. Verschwinden der gekreuzten Streckreflexe durch Chloroform.
Dekapitierte Katze.

Versuch N. S. XXII. Beschreibung siehe Fig. 2 a und 2 b. Bei den Pfeilen $\frac{1}{2}:10$ resp. $1:10$ Chloroform. Nach dem Verschwinden der Reflexe Blutentnahme zur chemischen Analyse.

ersichtlich ist. Sehr gut ist aus Fig. 10 b, welche sich auf denselben Versuch bezieht, zu sehen, wie beim Zurückkehren des Reflexes nach der Narkose sich zuerst die Streckkomponente wiederherstellt und erst später auch die nachherige Beugung zurückkehrt. — (Für die Normalperiode dieses Versuches siehe Fig. 2 a und 2 b.)

Wie schon einige Male bemerkt, ist der Streckreflex empfindlicher als der homolaterale Beugereflex. Ich habe in fast allen Chloroform-

versuchen mit Beugereflexen auch auf das Verschwinden des gekreuzten Reflexes geachtet und den Zeitpunkt, wo letzterer erloschen war, auf meinen Kurven markiert. Fast immer war kurz nach dem Anstellen

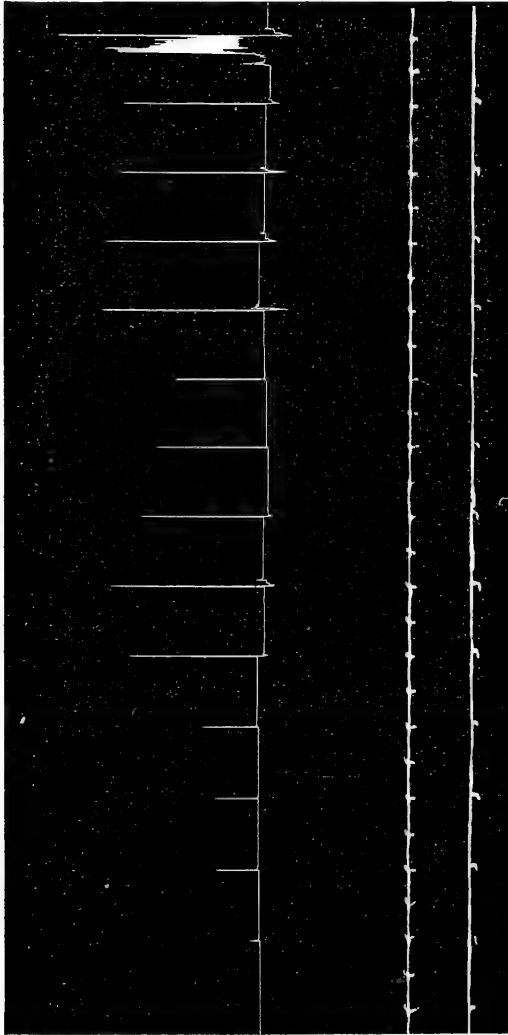


Fig. 10 b. Gekreuzte Streckreflexe. Erholung nach Abstellen des Chloroforms. Dekapitierte Katze. Versuch N. S. XXII. Erholung der gekreuzten Reflexe, nachdem sie durch Chloroform (Fig. 10 a) zum Verschwinden gebracht worden sind. Die Streckkomponente erholt sich dabei eher als die Beugekomponente.

des Chloroforms — wenn die homolateralen Beugereflexe bis auf ca. 50% heruntergegangen waren — der Streckreflex erloschen oder bis auf ein Minimum reduziert. Es liess sich also aus Tabelle II folgern, dass bei Blutentnahme in dem Moment, wo der Streckreflex

nach Chloroform nur noch angedeutet war, ein Chloroformgehalt im Blute von ca. 0,0045 % sich nachweisen lassen würde. Tatsächlich fand ich in einem derartigen Versuch (N. S. IV) einen Chloroformgehalt im Blute von **0,005 %**.

Es kommen indessen auch Ausnahmen vor. So wurde in einigen Fällen beobachtet, dass der gekreuzte Streckreflex ebenso resistent gegen Chloroform war als der homolaterale Beugereflex. Es wurde hier im Augenblick, wo durch Einzelinduktionsschläge beide Reflexe kaum noch auszulösen waren, im Blute 0,013 % Chloroform gefunden. Als ganz abnorm ist ein Versuch zu bezeichnen, wo lange, nachdem der Beugereflex durch Chloroform zum Verschwinden gebracht worden war, der Streckreflex des gekreuzten Beines noch auszulösen und bei der Blutentnahme nach halbstündiger Narkose noch nicht erloschen war. Der Chloroformgehalt dieses Blutes betrug **0,025 %**, ein ausserordentlich hoher Wert.

Wiewohl also gelegentlich Ausnahmefälle vorkommen, so geht aus diesen Versuchen doch hervor, dass bei einer Chloroformkonzentration im Blute von ca. 0,005 % — also in einem Stadium, wo die homolateralen Reflexe etwa bis zur Hälfte ihrer ursprünglichen Stärke reduziert sind, die Streckreflexe des gekreuzten Beines meistens erloschen sind.

Reflexe an dezerebrierten Katzen.

Zum Vergleich mit den bei dekapitierten Katzen gefundenen Zahlen wurden noch einige Versuche an dezerebrierten Tieren vorgenommen, mit dem Resultat, dass im Prinzip dieselben Verhältnisse wie bei den dekapitierten Katzen nachgewiesen werden konnten. Der homolaterale Beugereflex lässt sich auch bei dezerebrierten Tieren manchmal gut registrieren, ist aber mit Einzelinduktionsschlägen nicht so leicht auszulösen, wie dies bei dekapitierten Katzen der Fall ist.

Durch die gleichen Chloroform-Luftgemische, die in den Hauptversuchen benutzt wurden, konnten auch in diesen Versuchen die Reflexe zum Verschwinden gebracht bzw. bis auf eine bestimmte Höhe reduziert werden.

Auch die Chloroformzahlen im Blute stimmten mit den bei dekapitierten Tieren gefundenen Werten gut überein. So wurde z. B. in dem Augenblick, wo bei Einzelinduktionsschlägen die Beugereflexe ganz verschwunden waren, im Blute 0,015 % Chloroform gefunden. Bei einem anderen Versuche an einer dezerebrierten

Katze, in welchem mit Doppelinduktionsschlägen gereizt wurde, liess sich im Moment, als die Reflexe ganz erloschen waren, 0,025% Chloroform im Blute nachweisen.

Fig. 11 veranschaulicht den Verlauf eines solchen Versuches an einer dezerebrierten Katze.

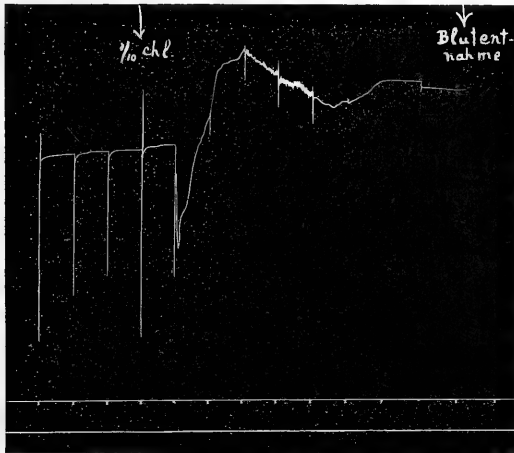


Fig. 11. Verschwinden der homolateralen Beugereflexe bei einer dezerebrierten Katze. (Auf $\frac{1}{2}$ verkleinert)
 Versuch N. S. XXIII. Homolaterale Beugereflexe bei dezerebrierter Katze. Reizung des linken Nervus peroneus jede Minute mit Doppelinduktionsschlag. Reizstärke 5000 K. Im sek. Kreis 21000 Ohm, Hebel nach unten = Beugung des gleichseitigen Beines. Bei dem ersten Pfeile 1:10 Chloroform. Bei dem zweiten Pfeile Blutentnahme zur chemischen Analyse.

Narkosestarre.

Es ist eine längst bekannte Tatsache, dass in einem gewissen Stadium der Narkose bei dem zu narkotisierenden Patienten bzw. Tier eine tonische Kontraktion der Streckmuskeln auftritt. Beim Narkotisieren eines Tieres ist das Auftreten dieser Narkosestarre meist besonders deutlich zu sehen. Das Tier liegt in diesem Stadium der Narkose mit ganz steif gestreckten Extremitäten und gehobenem Halse. Versucht man die Extremitäten zu beugen, so stösst man auf einen sehr ausgesprochenen Widerstand. Sehr wahrscheinlich ist diese Narkosestarre als analog zu betrachten mit der zuerst von Sherrington¹⁾ beschriebenen „Decerebrate rigidity“, welche nach dem Dezerebrieren eines Tieres auftritt. — Das Auf-

1) C. S. Sherrington, The integrative action of the nervous system.

treten der Narkosestarre würde in diesem Falle auf das Erlöschensein der Grosshirnfunktionen bei noch vorhandenem Reflexonus der Muskeln weisen.

Es erschien wünschenswert, bei meinen obigen Versuchen auch einige Untersuchungen über den Chloroformgehalt des Blutes während der Narkosestarre vorzunehmen. Zu diesem Zwecke wurden Katzen erst unter einer Glasglocke chloroformiert, dann schnell aufgespannt und tracheotomiert. Nachdem eine Glaskanüle in den Karotis eingebunden war, liess ich das Tier fast ganz aus der Narkose aufwachen. Dann wurde mittels der künstlichen Atmung Chloroformnarkose (1 : 10) eingeleitet und, nachdem die Narkosestarre eingetreten war, Blut entnommen. Bei der Analyse fand sich hierin **0,0166 %** Chloroform. Dasselbe Tier wurde jetzt tief narkotisiert, bis die Extremitäten völlig schlaff waren. Es wurde darauf das Chloroform wieder abgestellt. Als darauf wieder die Narkosestarre eintrat, wurde abermals entblutet. In diesem wurde **0,017 %** Chloroform gefunden.

In einem zweiten Versuche wurde ebenfalls, nachdem das Tier aus der Anfangsnarkose aufgewacht war, chloroformiert und diesmal erst Blut entnommen, als die Starre voll entwickelt war. Dann wurde das Chloroform abgestellt und, als das Tier fast ganz aufgewacht war, nochmals bis zur völligen Entwicklung der Starre chloroformiert. Es liessen sich in diesen beiden Blutportionen **0,025 %** resp. **0,028 %** Chloroform nachweisen. Aus diesen Versuchen lässt sich also schliessen, dass der Chloroformgehalt im Blute während der Narkosestarre innerhalb ziemlich weiten Grenzen (**0,0166 %** bis **0,028 %**) schwanken kann, und dass die Starre noch bei einem relativ hohen Chloroformgehalt des Blutes bestehen kann. Die Maximumwerte, welche hierbei gefunden wurden, übersteigen tatsächlich alle bei meinen Versuchen über Reflexe gefundenen Werte. Es lässt sich hieraus schliessen, dass die propriozeptiven Reflexe, welche als Ursache der Narkosestarre betrachtet werden müssen, noch anwesend sind, wenn alle anderen Reflexe schon erloschen sind.

Es stimmt das mit der jedem Narkotiseur bekannten Erfahrung, dass, wenn die Glieder eines Patienten, der vorher „gespaunt“ hat, allmählich schlaff werden, dann auch alle Rückenmarksreflexe auf die Körpermuskulatur erloschen sind und das „Toleranzstadium“ erreicht ist. Als höchste Werte bei der Narkosestarre fand ich **0,028 %** Chloroform im Blute, für tiefe Narkose Günter u. a. **0,03 %**. Die Werte schliessen also unmittelbar aneinander an.

Die in dieser Arbeit ermittelten Werte über den Chloroformgehalt des Blutes bei verschiedenen Graden der Rückenmarkslähmung lassen sich gut mit den von Nicloux erhaltenen Werten des Chloroformgehaltes des Blutes im Moment des Todes und mit den von Sherrington und Sowton ermittelten Werten für die Beeinflussung des isolierten Säugetierherzens¹⁾ zu einer Tabelle zusammensetzen, aus der man die allmähliche Beeinflussung der Reflexfähigkeit des Herzens und des Atmungszentrums bei zunehmender Narkosetiefe ersehen kann (Tab. III).

Tabelle III.

Chloroformgehalt des Blutes in gewonnenen Prozenten in verschiedenen Stadien der Narkose.

| Chloroformgehalt des Blutes in gew. Prozenten | Narkosetiefe | Wirkung auf das Herz (n. Sherrington and Sowton) |
|---|---|--|
| 0,0045 | { homolaterale Beugereflexe herabgesetzt bis auf 30—50% } | keine |
| 0,005 | | |
| 0,0095 | { homolaterale Beugereflexe herabgesetzt bis auf 10—20% } | keine |
| 0,0144 | { homolaterale Beugereflexe bei stärkstem Einzelinduktionsschlag nur noch angedeutet } | keine |
| 0,0185 | { homolaterale Beugereflexe bei stärkstem Einzelinduktionsschlag verschwunden } | keine |
| 0,023 | { homolaterale Beugereflexe bei Doppelinduktionsschlag verschwunden } | keine |
| 0,0166—0,028 | Narkosestarre | keine |
| ca. 0,03—0,05 | { gute Narkose { Pohl, Burkhardt, Nicloux, Hölscher, Tissot, Buchmaster und Gardner, Günter, Lattes } | { beginnende Schädigung |
| 0,06 | { Gefahr der Atemlähmung } Nicloux, Pohl { | Herabsetzung 50% |
| 0,07 | { sichere Atemlähmung } Nicloux, Pohl { | Herabsetzung 65% |
| 0,10 | | Herzstillstand |

1) Von den Versuchen, welche über die Beeinflussung des isolierten Säugetierherzens durch Chloroform gemacht sind, eignen sich nur die von Sherrington und Sowton für meine Zwecke, weil nur bei ihnen als Durchströmungsflüssigkeit unverdünntes Blut verwendet wurde.

Nachdem die oben beschriebene Methode sich zum Studium des Einflusses eines Narkotikums auf das C. N. S. als sehr zweckmässig erwiesen hatte, erschien es wünschenswert, zu untersuchen, ob dieses Verfahren auch beim Studium des Einflusses erregender Gifte anwendbar sei.

Zu diesem Zwecke wurden einige Versuche mit Coffein und mit Strychnin angestellt.

Coffein.

Der erregende Einfluss von Coffein auf die Reflexfunktionen des Rückenmarks liess sich sehr deutlich in Versuch XVII (Fig. 12) nachweisen. In diesem Versuch waren zuerst durch Äther die homolateralen Beugereflexe zum Verschwinden gebracht. Nach Abstellen

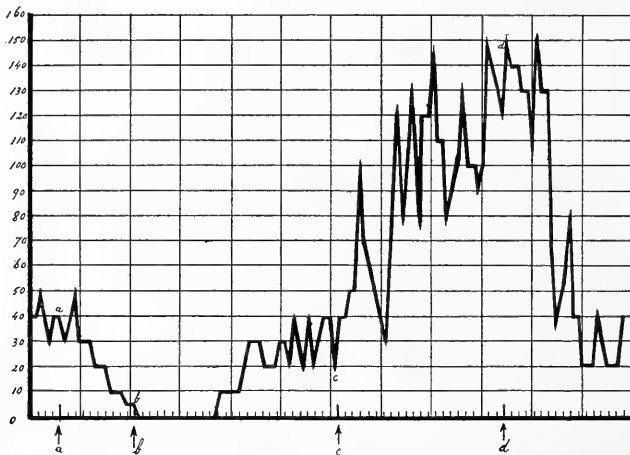


Fig. 12. Homolaterale Beugereflexe. Erregende Wirkung von Coffein.
Dekapitierte Katze.

Graphische Darstellung von Versuch XVII b. Homolaterale Beugereflexe. Reizung mit Einzelinduktionsschlägen jede 40 Sekunden. Reizstärke 2500 K. Im sek. Kreis 21000 Ohm. Zeit in Minuten. Bei *a* 4:10 Äther, bei *b* Äther abgestellt, bei *c* Erholung bis auf 80%, Injektion 5 ccm 2%iges Coffein: Natrio-Benz, subkutan, bei *d* Äther 4:10.

des Äthers hatten sich die Reflexe bis auf 80% der ursprünglichen Hubhöhe erholt, und nachdem sie sich 6 Minuten auf dieser Höhe konstant gehalten hatten, wurden 5 ccm 2%iges Coffein. Na.-Benz. subkutan eingespritzt mit dem Resultat, dass sich die Reflexe bis auf das Vierfache steigerten und durch eine Konzentration Äther, die in diesem Versuch vorher die Reflexe ganz zum Verschwinden gebracht hatte, nur bis auf die Ausgangshöhe reduziert wurden.

Der Antagonismus zwischen Coffein und Chloroform (in ihrer Wirkung auf das C. N. S.) liess sich auf folgende Weise nachweisen. Bei einer dekapitierten Katze wurden die homolateralen Beugereflexe registriert und nach einiger Zeit Chloroformnarkose eingeleitet, wodurch die Beugereflexe sehr viel kleiner wurden, ohne jedoch ganz zu verschwinden. Nachdem die Reflexe sich auf ein bestimmtes, sehr niedriges Niveau eingestellt hatten (ca. 15 % der ursprünglichen Hubhöhe), wurden zweimal 2 ccm 2 % iges Coffein. Na.-Benz. in die Vena jugularis des Tieres eingespritzt. Der Erfolg dieser Injektionen

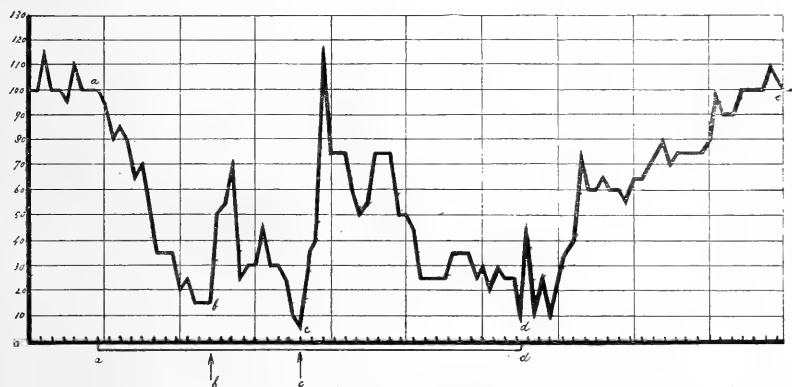


Fig. 13. Homolaterale Beugereflexe. Coffein während der Chloroformnarkose. Dekapitierte Katze.

Graphische Darstellung von Versuch XVI. Homolaterale Beugereflexe. Reizung jede 40 Sekunden durch Einzelinduktionsschlag. Reizstärke 2500 K. Im sek. Kreis 21000 Ohm. Zeit in Minuten. Bei *a-d* $\frac{1}{2}$:10 Chloroform, bei *b* Injektion 2 ccm Coffein. Natio-Benz. 2% in Vena jug., bei *c* Injektion 2 ccm Coffein. Natio-Benz. 2% in Vena jug., bei *d* Chloroform abgestellt, bei *e* vollständige Erholung.

ist in Fig. 13 deutlich zu sehen. Beide Male tritt nach der Injektion eine kurzdauernde, aber deutliche Steigerung der Reflexe ein, wobei die Reflexe einmal sogar die ursprüngliche Hubhöhe erreichten. In einem anderen derartigen Versuch liessen sich die Reflexe durch eine kleinere Menge Coffein (1 ccm 1 % iges Coffein. pur.) deutlich, wenn auch in geringerem Grade, steigern.

Merkwürdig ist in diesen Versuchen (Fig. 13) die kurze Dauer der Coffeinerregung. Man kann indessen die Erregung länger dauern lassen, wenn man das Gift subkutan injiziert. Hierzu braucht man aber bei Versuchen an dekapitierten Tieren ziemlich grosse Dosen (bis 200 mg), was wohl damit zusammenhängt, dass bei den dekapitierten Tieren die Resorption der subkutan injizierten Gifte langsamer vor sich geht wie bei einem normalen Tier.

Strychnin.

Es wurden den Coffeinversuchen einige Versuche über die Wirkung des Strychnins angeschlossen. Die Wirkung von Strychnin auf das C. N. S. besteht erstens in einer Steigerung der Reflexerregbarkeit und zweitens in einer Umkehr der Hemmungsreflexe. Die Umkehr

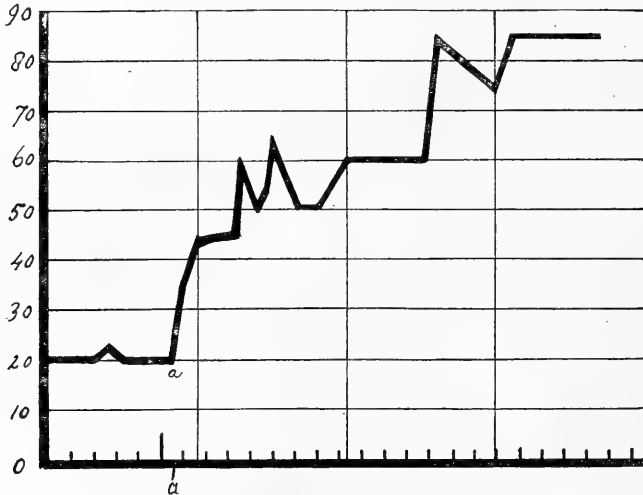


Fig. 14. Homolaterale Beugereflexe. Erregende Wirkung von Strychnin bei intravenöser Zufuhr. Dekapitierte Katze.

Graphische Darstellung von Versuch XVI. Homolaterale Beugereflexe. Reizung jede 40 Sekunden mit Einzelinduktionsschlag. Reizstärke 1000 K. Im sek. Kreis 21 000 Ohm. Zeit in Minuten. Bei a 0,2 mg Strychnin intravenös.

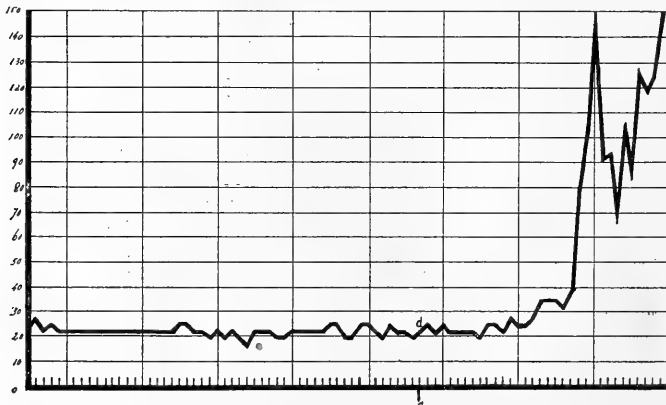


Fig. 15. Homolaterale Beugereflexe. Erregende Wirkung von Strychnin nach subkutaner Injektion. Dekapitierte Katze.

Graphische Darstellung von Versuch N. S. V. Homolaterale Beugereflexe. Reizung jede Minute mit Einzelinduktionsschlag. Reizstärke 2500 K. Im sek. Kreis 21 000 Ohm. Zeit in Minuten. Bei a 1 mg Strychnin subkutan.

der Hemmungsreflexe ist zuerst von Sherrington¹⁾ beschrieben worden, und später ist dieselbe (auch bei Reizung mit Einzelinduktionsschlägen) genauer von ihm untersucht worden²⁾.

Die erregende Wirkung von Strychnin liess sich mit grosser Deutlichkeit in meinen Versuchen nachweisen.

Fig. 14 zeigt, wie die homolateralen Beuge-reflexe bei der dekapitierten Katze durch intravenöse Zufuhr von 0.2 mg Strychnin gesteigert werden. Es stimmt diese Dosis mit den Angaben von Sherrington und von Magnus und Wolf³⁾ überein, die nach intravenöser Injektion von 0,13 mg Strychnin bei der Katze stets eine gesteigerte Reflexerregbarkeit nachweisen konnten.

Bei subkutaner Injektion brauchte ich grössere Dosen, besonders weil die Strychninversuche meistens an wenig erregbaren Tieren

angestellt wurden, deren Zirkulation wahrscheinlich auch gelitten hat.

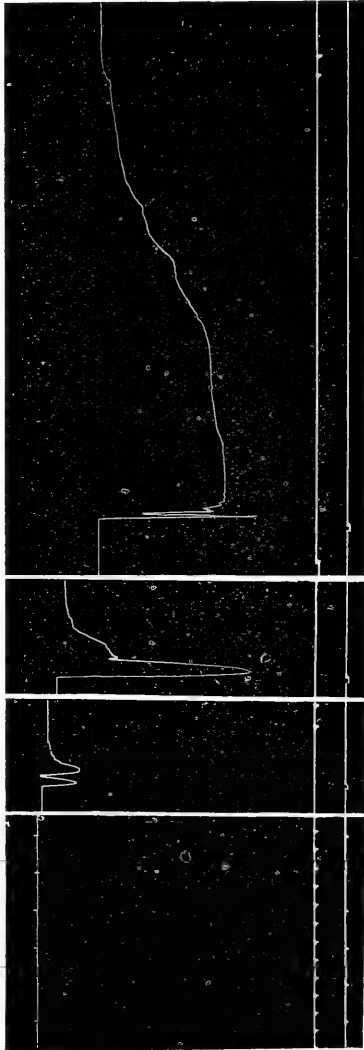


Fig. 16 a.

Fig. 16 b.

Fig. 16 c.

Fig. 16 d.

Fig. 16. Homolaterale Beugereflexe. Erregende Wirkung von Strychnin. Dekapitierte Katze. (Auf $1/2$ verkl.) Versuch N. S. XVII. Homolaterale Beugereflexe. Reizung jede Minute mit Einzelinduktionsschlag. Reizstärke 10000 K. Im sek. Kreis 21000 Ohm. Zeit 30 Sekunden. Hebel nach unten = Beugung des gleichseitigen Hinterbeines. Zwischen Fig. 16 a und Fig. 16 b ist 1 mg Strychnin subkutan gegeben. Fig. 16 b ist registriert 12 Min. nach Fig. 16 a, Fig. 16 c ist registriert 6 Min. nach Fig. 16 a, Fig. 16 d ist registriert 6 Min. nach Fig. 16 c.

1) C. S. Sherrington, The integrative action of the nervous system.

2) C. S. Sherrington, Strychnin and reflex inhibition of skeletal muscle. Journ. of physiol. vol. 36 p. 185. 1907.

3) R. Magnus und C. G. L. Wolf, Weitere Mitteilungen über den Einfluss der Kopfstellung auf den Gliedertonus. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 149 S. 447. 1913.

Es dauert bei solchen Präparaten meistens ziemlich lange, bis nach subkutaner Injektion von Strychnin die Steigerung der Reflexe auftrat, diese war dann aber öfters sehr stark, wie aus Fig. 15 ersichtlich ist.

Bei der Strychninerregung sind die Beugereflexe meistens nicht nur gesteigert, sondern ihr Typus ändert sich auch, so dass statt eines einphasigen Reflexes sehr oft ein mehrphasiger auftritt. Dieses ist in Fig. 16 veranschaulicht, wo einige Reflexe aus verschiedenen markanten Stellen der Serie nebeneinander wiedergegeben worden sind. Die Reflexe in Fig. 16 b, c und d sind bei schnellem Gang des Kymographions registriert. Es werden hierdurch die verschiedenen Komponenten des einzelnen Reflexes getrennt ersichtlich. Man sieht bei Fig. 16 a die kleinen Reflexe der Normalperiode. Bei Fig. 16 b ist bereits auf die gleiche Reizstärke mit einem Einzelinduktionsschlage die Reflexzuckung vergrößert, und zwar gleich die erste Zuckung, an die sich dann noch eine zweite mit einer Andeutung von tonischer Nachwirkung anschliesst. Bei Fig. 16 c ist die Zunahme der ersten Zuckung und die tonische Phase noch deutlicher, bei d erreicht die tonische Phase ihre volle Ausbildung. Dass Strychnin auch die direkte Reflexerregbarkeit auf einen Einzelinduktionsschlag steigert, ersieht man aus dieser Kurve mit voller Deutlichkeit.

Versuchsergebnisse.

1. Bei dekapitierten (und dezerebrierten) Katzen lassen sich die gleichseitigen Beugereflexe (und die gekreuzten Streckreflexe) bei Reizung mit Einzelinduktionsschlägen längere Zeit hindurch mit solcher Regelmässigkeit hervorrufen, dass die quantitative Prüfung der Wirkung von Arzneimitteln auf die Reflextätigkeit des Rückenmarks möglich wird.

2. Beim Chloroform liess sich auf diese Weise das Verhalten der Rückenmarksreflexe bei verschiedenem Chloroformgehalt des Blutes untersuchen; dabei ergab sich ein überraschend scharfer Parallelismus zwischen dem Grade der Herabsetzung der Reflextätigkeit und dem Chloroformgehalt des Blutes.

3. Eine Anfangserregung durch Chloroform liess sich an den Rückenmarksreflexen nicht nachweisen.

4. Coffein bewirkt eine Zunahme der Rückenmarksreflexe sowohl am unvergifteten Tier als auch während der Chloroformnarkose.

5. Die Steigerung der Reflexerregbarkeit durch Strychnin lässt sich auch bei Reizung mit Einzelinduktionsschlägen nachweisen.

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Wien.)

Ein Beitrag zur Frage über tropische Fortbewegung.

Von

Dr. **J. S. Szymanski.**

(Mit 15 Textfiguren.)

Einleitung.

Es gibt zweierlei Arten der tropischen Fortbewegung. Die eine Art kommt vor, wenn ein Tier sich mehr oder weniger geradlinig auf die Reizquelle zu bzw. von derselben fort mit relativ grosser Geschwindigkeit bewegt (Tropismen nach Loeb, Bohn u. a.). (Fig. 1 I.)

Diese Art der Bewegung ist schnell beweglichen Tieren eigen.

Die zweite Art lässt sich durch „Probierbewegungen“ (Jennings), d. h. durch orientierende, pendelnde bzw. kreisende Bewegungen des Vorderkörpers charakterisieren. Diese Fortbewegung geht derart vor sich, dass ein der Wirkung eines richtungsbestimmenden Reizes ausgesetztes Tier seine Fortbewegung hier und da unterbricht, um Probierbewegungen auszuführen. Die Bahn, die das Tier von seinem Ausgangspunkt in der Richtung zu bzw. von der Reizquelle weg beschreibt, ist mehr oder weniger krumm (Fig. 1 II). Die Bewegungsgeschwindigkeit ist relativ gering. Diese Bewegungsart, die insbesondere von Jennings, Holmes, Mast u. a.

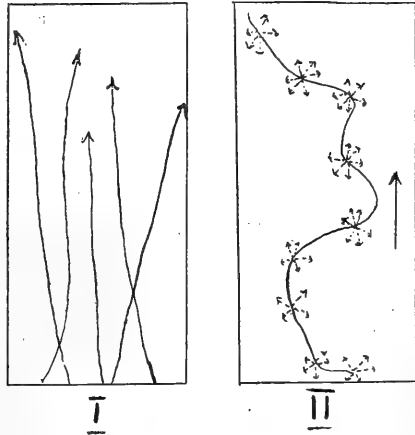


Fig. 1.

studiert wurde, zeigen langsam bewegliche, meist (ausnahmslos?) kriechende Tiere.

Die Feststellung der Abhängigkeit, die zwischen der allgemeinen Beweglichkeit und der Art der Fortbewegung besteht, war Ausgangspunkt der vorliegenden Untersuchungen. Dieselben bezweckten, zu prüfen, ob die sich in der zuletzt beschriebenen Weise bewegendes Tiere vermöchten, sich mehr oder weniger geradlinig und ohne Probiertbewegungen von der Reizquelle zu entfernen bzw. derselben anzunähern, wenn ihre allgemeine Beweglichkeit erhöht wäre.

Dass eine solche Untersuchung nicht ganz aussichtslos wäre, geht aus einer Tatsache hervor, die ich bei G. Bohn gefunden habe. Bohn konnte nämlich bezüglich des Phototropismus der Seesterne folgendes feststellen:

„Si on considère de jeunes Étoiles de mer, très actives, on les voit se diriger directement vers les surfaces d'ombre ou la lumière, selon le signe du phototropisme . . . Mais si on considère des Étoiles de mer plus âgées, on constate qu'en général elles ne se dirigent pas directement vers la surface d'ombre à laquelle elles arrivent finalement. L'orientation n'est pas directe; il semble à première vue qu'elle se fasse par la méthode de l'essai et de l'erreur“ (p. 78—79)¹⁾.

Die allgemeine Methode meiner Arbeit war die folgende: Nachdem ich zunächst die Vertreter einer Tierart, die Probiertbewegungen auszuführen vermag, im Zustande der erhöhten Beweglichkeit geprüft hatte, untersuchte ich dieselben im Zustande der verminderten Beweglichkeit. Um die gewonnenen Resultate miteinander vergleichen zu können, berechnete ich zwei Werte, und zwar die Durchschnittsgeschwindigkeit der Fortbewegung unter dem Einfluss eines richtungbestimmenden Reizes und die Strecke in Millimeter, auf die ein Aufenthalt mit Probiertbewegungen fiel, so dass

$$g = \frac{\text{Weg (in Millimeter)}}{\text{Zeit (in Sekunden)}}$$

$$p = \frac{\text{Weg (in Millimeter)}}{\text{Zahl der Stellen mit Probiertbewegungen}}$$

bedeuten; wenn kein Aufenthalt mit Probiertbewegungen überhaupt vorkam, bezeichnete ich in solchen Fällen $p = \infty$.

1) G. Bohn, Introduction à la Psychologie des animaux à symétrie rayonnée. Extr. du Bull. de l'Inst. génér. Psychol. 8^e an. 1908.

Als Hauptkriterium habe ich den Wert von p angenommen. Es ist leicht einzusehen, dass, je geringer diese Zahl war, desto öfter ein Tier stehen blieb und Probierbewegungen ausführte; und umgekehrt, je grösser diese Zahl war, desto weniger Probierbewegungen ausgeführt wurden. In allen unten folgenden Abbildungen sind diese Werte bei schnellbeweglichen und langsambeweglichen Tieren gegenseitig zu vergleichen.

Um diese Zahlen zu bestimmen, verfuhr ich derart, dass ich ein Versuchstier auf ein Blatt schwarzes Papier stets auf dieselbe Stelle setzte, und dann bei einigen zu Versuchen verwendeten Tierarten (Mehlwürmer und Raupen von Spindelbaumotte), nach Vorbild von Mast, markierte ich den Weg mit weisser Tinte; die Stellen, wo die Tiere Probierbewegungen ausführten, bezeichnete ich bei Mehlwürmern durch kleine Kreise, bei allen anderen Tierarten durch kleine vertikale Striche. Auf allen unten folgenden Abbildungen bedeuten also: die fettausgezogene Kurve den Weg des Tieres; die kleinen vertikalen Striche (bzw. Kreise bei Mehlwürmern) die Stellen mit Probierbewegungen.

Nach den Versuchen teilte ich das Blatt in zwölf Vierecke. Da ich wusste, dass jedes Blatt 33×51 cm gross war, konnte ich nun auf einem gleichkarierten Papierstück, dessen Grösse zehnmal geringer war als die Grösse des schwarzen Blattes, die Wege und die Anzahl der Stellen mit Probierbewegungen für jedes Tier in verkleinertem Maassstabe eintragen. Auch die Länge des Weges war leicht zu berechnen, da ich wusste, dass 1 mm auf dem kleinen Blatt 1 cm des wirklichen Weges entsprach. So verfuhr ich mit Mehlwürmern. Die Wege der Raupen von Spindelbaumotten verkleinerte ich mittels eines Verkleinerungsapparates; die Länge des Weges maass ich unmittelbar auf dem schwarzen Papier. Bei allen anderen geprüften Tierarten verwendete ich nicht mehr weisse Tinte, sondern teilte vor den Versuchen das schwarze Papier (33×51 cm) mit rotem Stift in zwölf Vierecke; während des Versuches zeichnete ich auf einem gleichkarierten Stück Papier den Weg, und dann übertrug ich denselben auf $3,3 \times 5,1$ cm grossem, unten abgebildetem Papierstück. Die Zeit habe ich mit einer Stoppuhr gemessen. Da ich als Reizquelle meistens Licht angewendet habe, führte ich meine Versuche in einer Dunkelkammer aus; jedes Tier wurde immer einzeln geprüft. Die Messungen fanden für jede Tierart, wenn möglich, an einem Tag, immer zu gleicher Tageszeit, bei gleich-

bleibender Zimmertemperatur statt. Ausserhalb der Versuche wurden die Tiere im Hofe bzw. im geräumigen Aquarium gehalten.

Da das weitere Verfahren für jede Tierart anders war, will ich die Versuche bei jeder Tierart separat behandeln.

An dieser Stelle möchte ich nur noch die Gelegenheit benutzen, dem Herrn Prof. A. Kreidl für sein Entgegenkommen und seine wertvolle Kritik meiner Versuche den besten Dank auszusprechen.

Mehlwürmer (*Tenebrio molitor*).

Bei den Larven von *Tenebrio* lassen sich im Mai¹⁾, in welchem Monate ich meine Versuche ausgeführt habe, zwei Arten unterscheiden. Die eine Art, nämlich die jüngeren Larven, sind ziemlich beweglich; sie zeigen positiven Geotropismus und negativen Phototropismus. Ihre Fortbewegungsart ist, wie schon Vorversuche erkennen liessen, ziemlich genau geradlinig.

Die andere Art, die älteren Larven, welche knapp vor der Verpuppung stehen, sind äusserst langsam vorwärtsbewegende Tiere, negativ geotropisch und schwach positiv phototropisch. Bei ihren phototropischen Bewegungen lassen sich öfters Probierbewegungen beobachten.

Beide Arten sind leicht nach ihren äusseren Formen schon vom ersten Blick an zu erkennen, und zwar ist der Hinterleib jüngerer Larven geradegestreckt (Fig. 2 1); der der älteren hingegen schwach gekrümmt und wie gelähmt (Fig. 2 2). Ausserdem ist das letzte Leibsegment bei jüngeren Larven abgerundet; bei den älteren hat es die Form einer Lanzenspitze (Fig. 2).

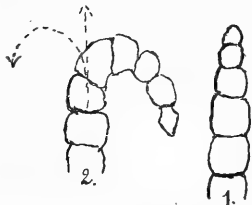


Fig. 2.

Zwecks der genauen Prüfung ihrer phototropischen Bewegungsart wurden 25 Stück Mehlwürmer, von denen Abb. 1—14 (Fig. 3) dem Typus der jüngeren Larve und der Rest, also Abb. 15—25 (Fig. 3), dem Typus der älteren Larve angehörten, in der Dunkelkammer derart geprüft, dass ein zu untersuchendes Tier immer auf dieselbe Stelle 0 (Fig. 3 Abb. 1) gesetzt und von links durch eine 25kerzige elektrische Lampe, die in der Entfernung von 20 cm von 0 unter-

1) *Tenebrio* schlüpft nach Brehm im Juli aus. Die Larven, mit welchen ich gearbeitet habe, begannen schon Ende Mai und Anfang Juni sich zu verpuppen.

gebracht war, beleuchtet wurde. Das Tier bewegte sich in den meisten Fällen von der Lichtquelle fort, also von links nach rechts. Der Weg jedes einzelnen Tieres wurde in der oben erwähnten Weise aufgezeichnet. Kleine Kreise auf der Linie, die den Weg markieren sollte, bedeuteten die Stellen, wo Probierbewegungen ausgeführt wurden. Da die kriechenden Tiere beinahe immer geringe Zickzackbewegungen mit dem Kopf ausführen, hielt ich in diesen und allen weiteren Versuchen bloss diejenigen Fälle für Probierbewegungen, in welchen ein Tier mindestens drei pendelnde Bewegungen mit Vorderkörper ausgeführt hatte.

Wie aus der Fig. 3 hervorgeht, zeigen die langsambeweglichen, älteren Tiere (Abb. 1—15) im grossen und ganzen eine grössere Anzahl der Stellen mit Probierbewegungen, geringe Geschwindigkeit, weniger geradlinige Fortbewegungsart, die schnellbeweglichen, jüngeren (Abb. 16—25) hingegen keine oder nur wenige Probierbewegungen, grössere Geschwindigkeit, mehr geradlinige Fortbewegung.

Raupen des Tagpfauenauges (*Vanessa Jo*)¹⁾.

Gleich wie bei Mehlwürmern lassen sich unter gleich grossen Raupen des Tagpfauenauges, die von derselben Stelle gesammelt wurden, mehrere Typen unterscheiden.

Jüngere, recht bewegliche Raupen sind stark positiv phototropisch und negativ geotropisch. Wenn dieselben auf den Tisch gelegt werden, strecken sie sich sehr schnell aus und kriechen davon (Fig. 4 Abb. 1). Die älteren, knapp vor Verpuppung²⁾ stehenden Larven sind sehr unbeweglich, indifferent oder gar negativ phototropisch und positiv geotropisch. Wenn dieselben auf den Tisch gelegt werden, rollen sie sich zusammen und bleiben unbeweglich liegen (Fig. 4 Abb. 2). Unter normalen Lebensbedingungen, auf Zweigen des wilden Weines bzw. in grossem mit gleicher Pflanze gefülltem Einmacheglas bleiben die Raupen mit frei herabhängendem und leichtgekrümmtem Vorderkörper bloss mit den hinteren Afterfüssen am Zweig haften (Fig. 5 Abb. 1).

1) Herr Prof. F. Werner hatte die Freundlichkeit, die Art dieser Raupen, wie auch die Art der Raupen von Spindelbaummotte und Blutegel für mich zu bestimmen.

2) Dass diese Larven sich wirklich knapp vor der Verpuppung befanden, hat mir die weitere Zucht derselben bewiesen.

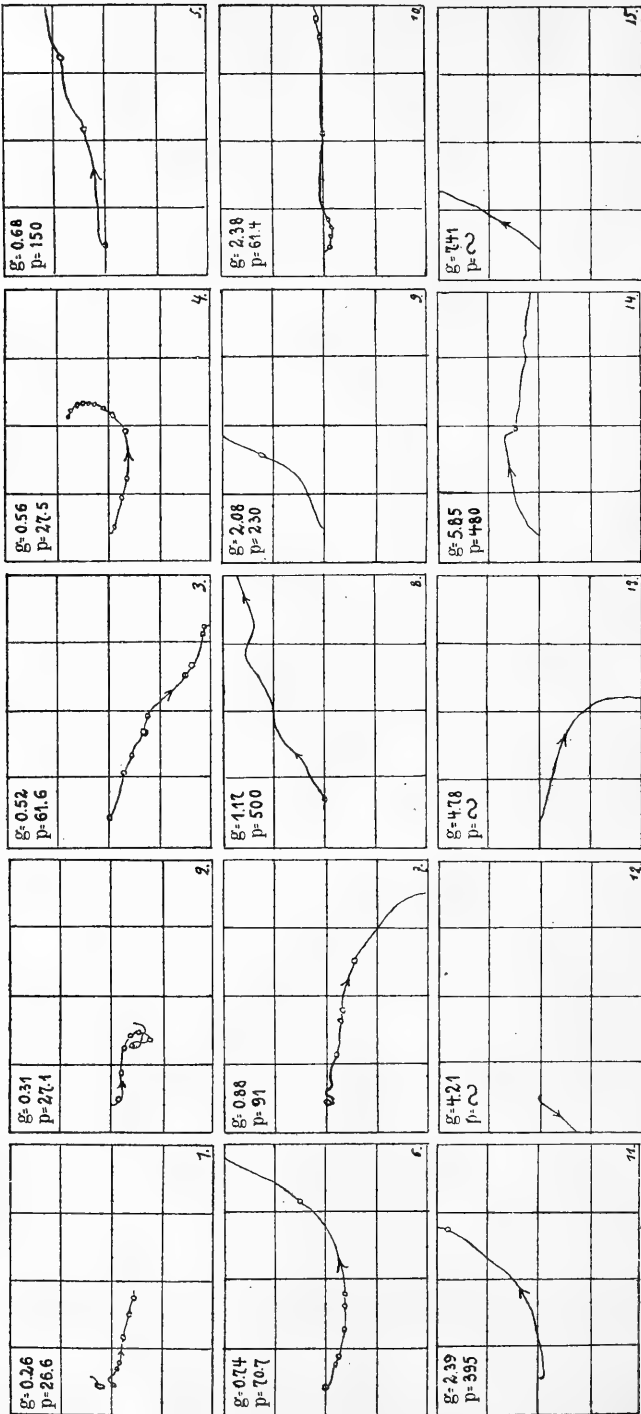


Fig. 3.

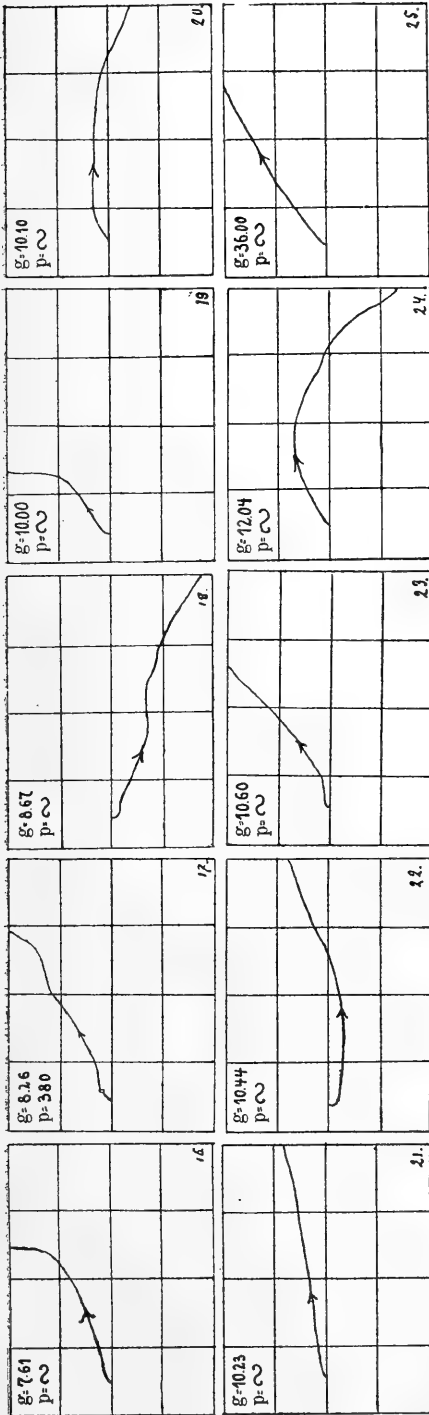


Fig. 3 (Fortsetzung).



Fig. 4.

Fig. 5.

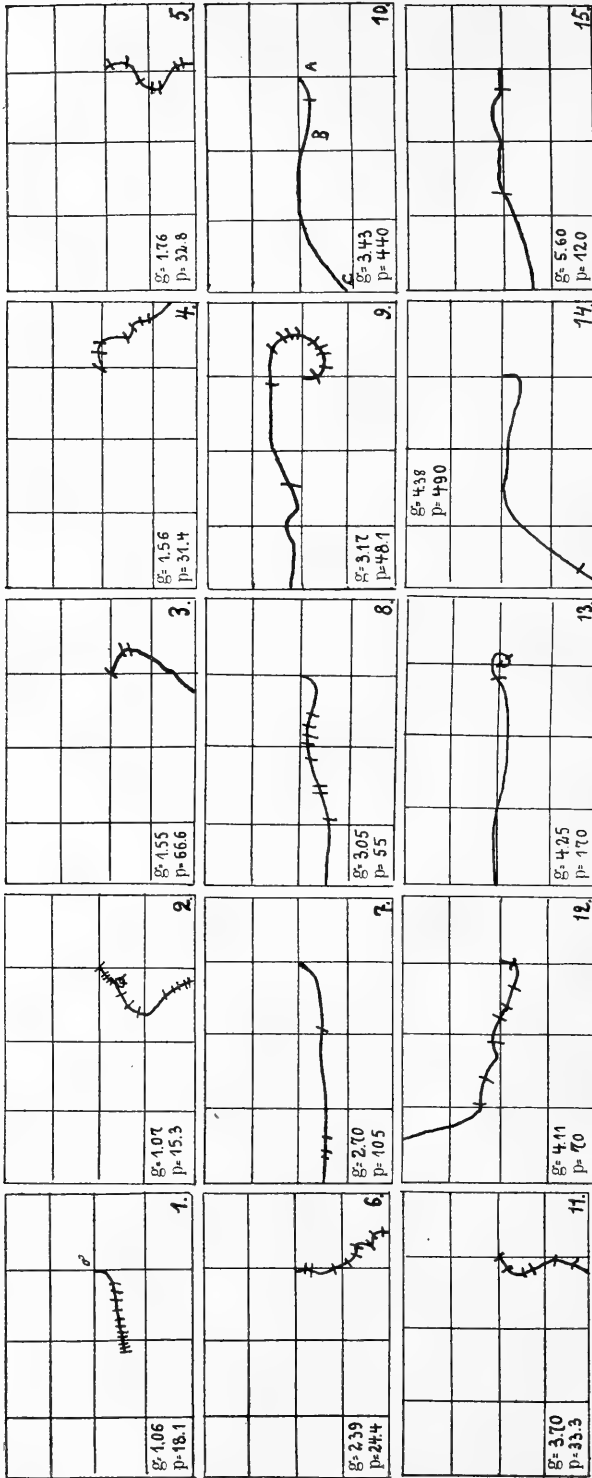


Fig. 6.

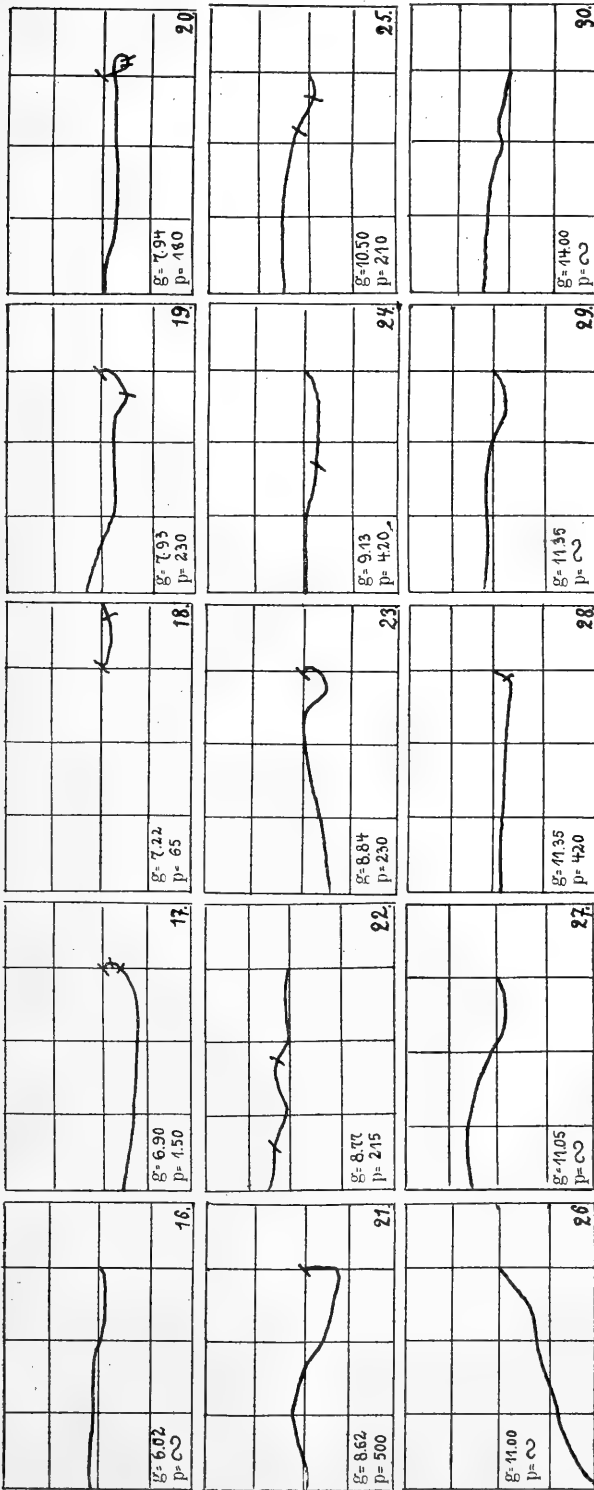


Fig. 6 (Fortsetzung).

Zwischen diesen beiden Typen lässt sich noch ein dritter ungezwungen einschieben. Zu diesem Zwischentypus gehören die Tiere, die unter natürlichen Lebensbedingungen bloss mit den hinteren Afterfüssen und Brustfüssen und freibleibendem Mittelkörper hängen (Fig. 5 Abb. 2). Sie bewegen sich sehr langsam und sind schwach positiv phototropisch.

In die Dunkelkammer gebracht und gleich den Mehlwürmern geprüft, indem sie, auf den Punkt 0 (Fig. 6 Abb. 1) gesetzt, von links mit einer 16kerzigen elektrischen Lampe beleuchtet wurden, blieben die älteren Larven (Typus 1 und 2) (Fig. 5 Abb. 1—15) unbeweglich liegen. Um dieselben zur Bewegung anzuspornen, musste ich sie längere Zeit hindurch durch leise streichelnde Berührungen des Hinterkörpers mit einer feinen Nadel reizen. Nr. 10 (Fig. 5) bewegte sich bloss, wenn sie gereizt wurde; erst nachdem die Strecke $A-B$ auf diese Weise zurückgelegt war, bewegte sie sich weiter, ohne gereizt zu werden (von $B-C$).

Die jüngeren Raupen (Typus 3) bewegten sich ohne jede Reizung prompt und schnell fort.

Fig. 6 zeigt die Ergebnisse. Abb. 1—6 und 11 gehören dem ersten, Abb. 7—10 und 12—16 dem zweiten und Abb. 16—30 dem dritten Typus an. Die kleinen, auf der Weglinie eingetragenen Striche bedeuten in diesen und allen darauffolgenden Figuren die Stellen, wo Probierbewegungen ausgeführt wurden.

Wie aus der Figur hervorgeht, bewegten sich langsambewegliche Tiere auf den mehr krummen Bahnen, wobei sie viele Probierbewegungen ausführten, schnellbewegliche Tiere hingegen krochen mehr oder weniger direkt zur Lichtquelle zu.

Raupen der Spindelbaumotten (*Hyponomeuta evonymella*).

Unter gleichgrossen Raupen dieser Art konnte ich keine verschiedenen Typen unterscheiden. Die Raupen bleiben im normalen Leben unbeweglich in den von ihnen gefertigten Gespinsten sitzen; sie zeigen keinen ausgesprochenen bzw. sehr schwankenden Phototropismus.

In die Dunkelkammer gebracht und von oben gleichmässig mit einer zehnerkerzigen Lampe beleuchtet, zeigten sie dennoch eine bestimmte Bewegungsart, indem sie äusserst langsam unregelmässige Schleifen und Kreise von sehr geringem Durchmesser beschrieben; sehr oft blieben sie stehen und führten dabei ausgiebige Probier-

bewegungen aus (Fig. 9 *OA* in den meisten Abbildungen). Rein schematisch lässt sich diese Bewegung durch Fig. 7 veranschaulichen, in der der grosse Kreis die Richtung der Fortbewegung, die grossen schwarzen Punkte mit den radial ausstrahlenden Pfeilen einzelne Stellen mit Probiertbewegungen andeuten sollen.

Diese Kreisbewegungen stehen im Zusammenhang mit der Hauptform der Fortbewegung der Raupen im normalen Leben. Denn die Tiere stellen durch kreisförmige Bewegungen das Gespinst her, in dem sie hausen. Ich habe öfters beobachtet, wie die Raupen das Gespinst verfertigen;

in Fig. 8 sind die Bahnen verzeichnet, die in einem Falle die Raupen, die in ein umgekipptes zylindrisches Gefäss gesetzt wurden, bei der Herstellung ihres Gespinstes beschrieben: sie führten in äusserst langsamer Fortbewegung unregelmässige, kreisförmige Figuren aus; dabei sind sie beinahe auf jeder Stelle der Peripherie stehen geblieben und führten Probiertbewegungen aus, um einen Faden möglichst weit zu befestigen.

Um nun ein und dasselbe Tier einmal im Zustande der normalen, also langsamen und das andere Mal im Zustande der erhöhten Beweglichkeit prüfen zu können, verfuhr ich folgendermassen: Nachdem ein Versuchstier einige Zeit hindurch seine ursprünglichen Kreisbewegungen ausgeführt hatte (Fig. 9 in sämtlichen Abbildungen von *O—A*), reizte ich

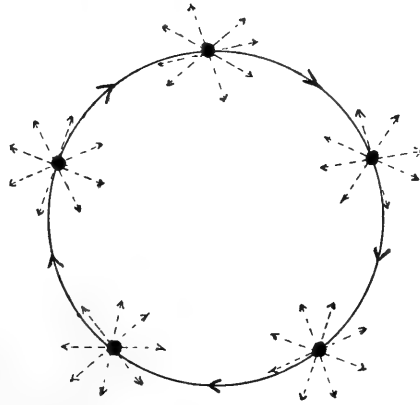


Fig. 7.

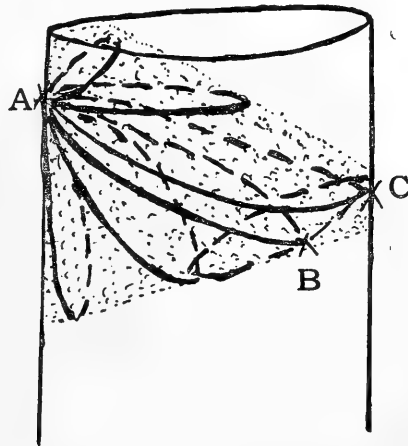


Fig. 8. Der punktierte Raum bedeutet das fertige Gespinst; die hineingezeichneten Kreise sind Bahnen, welche die Raupen bei Anfertigung des Gespinstes beschrieben. Zu Beginn der Arbeit befanden sich bei *A* sechs Tiere, bei *C* und *B* je ein Tier.

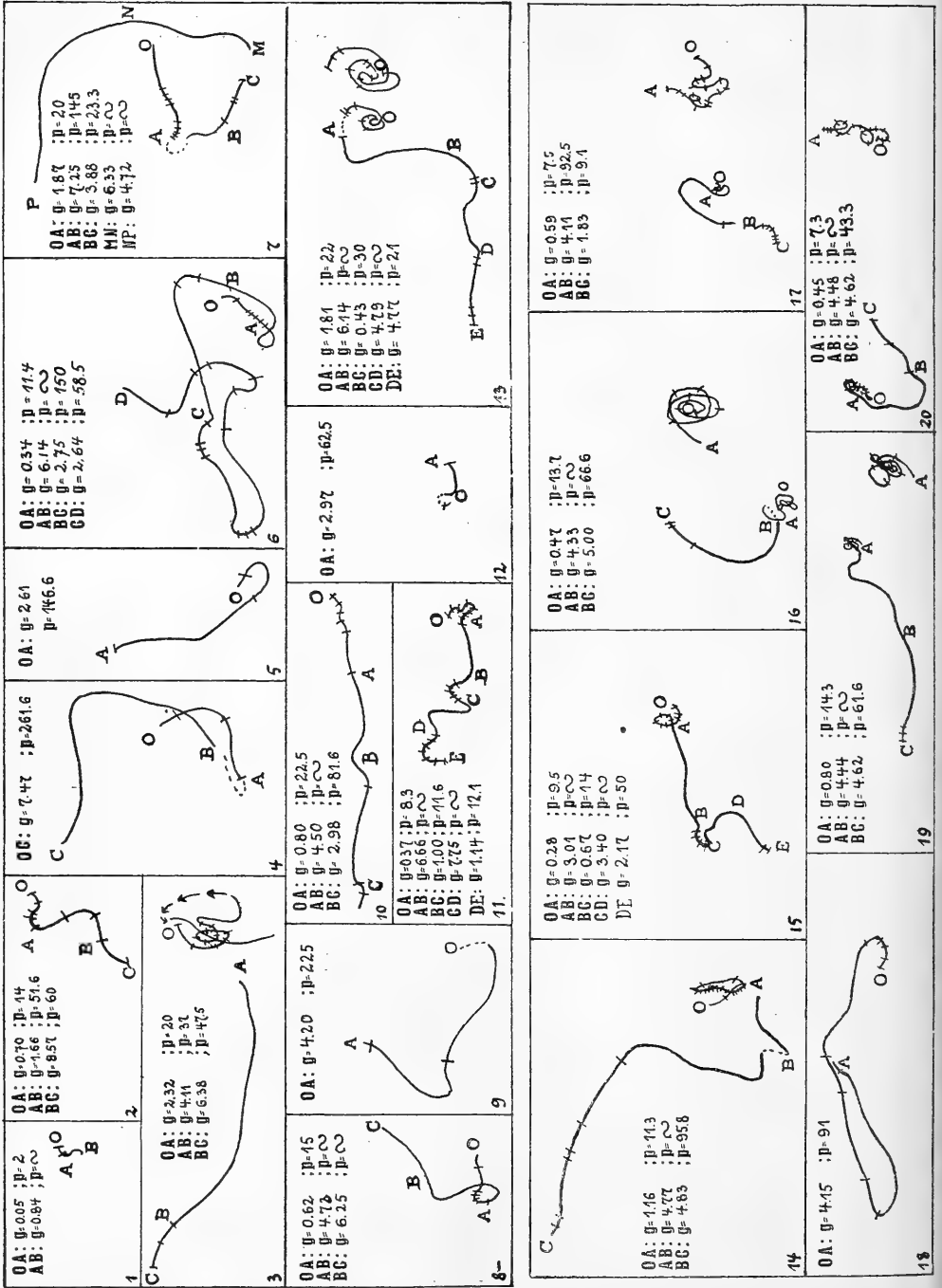


Fig. 9. (Am Rande einiger Abbildungen [13, 14, 16, 17, 19, 20] sind die Strecken O—A im vergrößerten Maasstab gezeichnet.)

dasselbe mit leisen Berührungen eines feinen Haarpinsels. Das Tier begann infolge der Reizung schneller in der Richtung, in der seine Körperachse sich im Moment der ersten Einwirkung des Reizes befand, sich zu bewegen; ich reizte, trotz erhöhter Beweglichkeit, das Tier noch weiter fort, bis dasselbe den Punkt *B* in sämtlichen Abbildungen der Fig. 9 erreicht hat. Als Folge der Nachwirkung des Reizes bewegte sich das Tier schnell noch eine Strecke (von *B—C* in sämtlichen Abbildungen der Fig. 9) weiter, bis dasselbe den Papierrand erreicht hatte. Die Bewegungsart dieser beschleunigten Bewegung (von *B—C*) unter Nachwirkung des Reizes habe ich mit der ursprünglichen Bewegung des Tieres (von *O—A*) verglichen.

Sobald die Nachwirkung aufhörte, reizte ich abermals das Tier (von *C—D* sämtlicher Abbildungen mit Ausnahme Abb. 7, wo *MN* dasselbe bedeutet) und beobachtete wiederum die zweite Nachwirkung (von *D—E* sämtlicher Abbildungen und *NP* Abb. 7 Fig. 9).

Aus der Fig. 9 leuchtet ein, dass dasselbe Tier sich im Zustande der erhöhten Beweglichkeit mehr geradlinig bewegte (mit Ausnahme des Falles *DE* Abb. 13) als im Zustande der verminderten Beweglichkeit.

Auch in denjenigen Fällen (4, 5, 9, 12, 18), wo das Tier von Anfang an ohne etwaige Reizung eine erhöhte Beweglichkeit zeigte, war nur eine geringe Anzahl der Stellen mit Probiertbewegungen zu beobachten.

Spannerraupen (*Biston stratorius*)¹⁾.

Diese ausserordentlich gut in Hinsicht auf die Farbe und Form an ihre Umgebung angepassten Raupen sitzen fast den ganzen Tag hindurch unbeweglich, gespannt zwischen zwei Zweigen der Nähr-

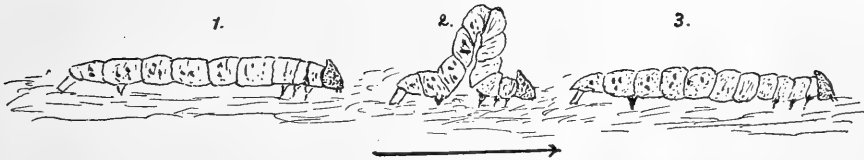


Fig. 10.

pflanze. Eine einzige Bewegung, welche ich bei nichthungrigen, in Nahrung schwelgenden Raupen beobachtet habe, bestand in Kau-

1) Diese Raupen lieferte mir das Wiener Entomologische Institut von Winkler & Wagner, wo auch die Art bestimmt wurde.

reflexen und sehr seltenen Probiertbewegungen. Die für Spannraupen typische Fortbewegung (Fig. 10) ist nur ganz ausnahmsweise zu beobachten.

Indem die Tiere der Reihe nach in der Dunkelkammer in die Mitte (bei *O* Abb. 1 der Fig. 11) des schwarzen Papiers gesetzt und von links beleuchtet wurden, führten sie im Punkte *O* — wenigstens

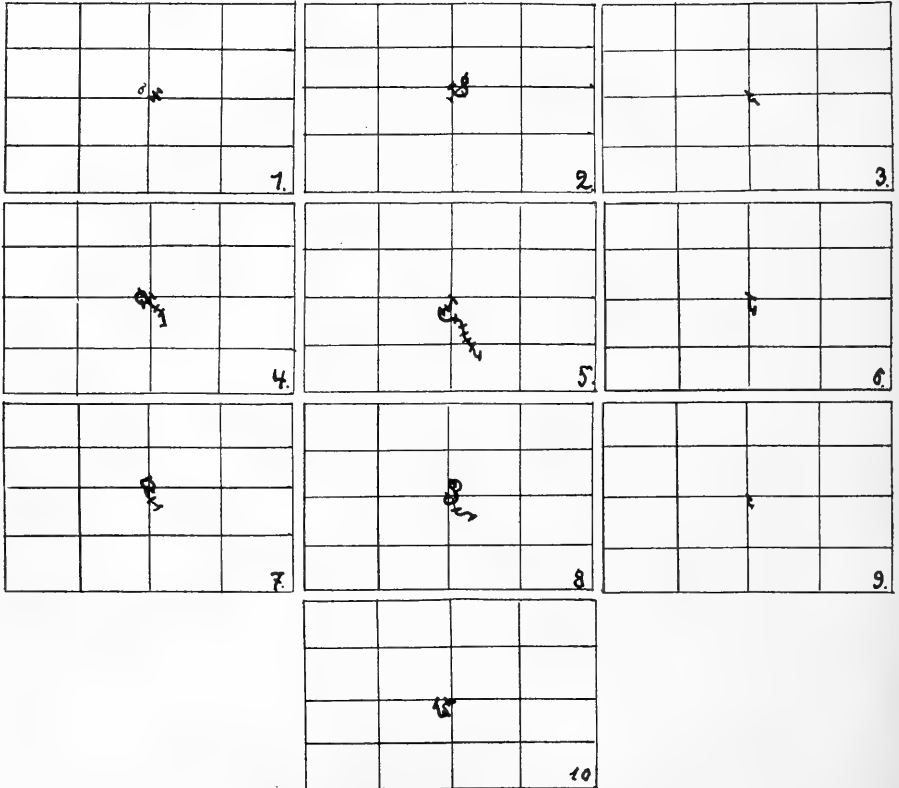


Fig. 11.

im Verlaufe von 3 Minuten, während welcher Zeit jedes Tier separat beobachtet wurde — mehr oder weniger lebhaft Probiertbewegungen aus; von einem Fortbewegen war eigentlich keine Rede. Wenn ein Tier, wie z. B. Abb. 4, 5, 7, 8 (Fig. 11), sich vom Punkte *O* etwas entfernte, so geschah dies nicht durch aktive Spannerbewegungen (Fig. 10), sondern durch mehr passive Verschiebungen infolge des Gleichgewichtsverlustes bei Ausführen der Probiertbewegungen. Das Tier, das mittels seiner zwei Afterfüsse am Boden haftete und mit

übermässig ausgestrecktem Vorderkörper pendelte, kippte schliesslich um und fiel auf den Rücken. Bei dem Sichaufrichten verschob sich das Tier rein passiv etwas seitwärts. Nachdem das Umkippen sich mehrere Male wiederholt hatte, konnte das Tier relativ weit vom Punkte *O* verschoben werden.

Das Bild änderte sich etwas, nachdem die Tiere einige Zeit zu hungern gezwungen waren. Schon im Glas, in dem die fastenden

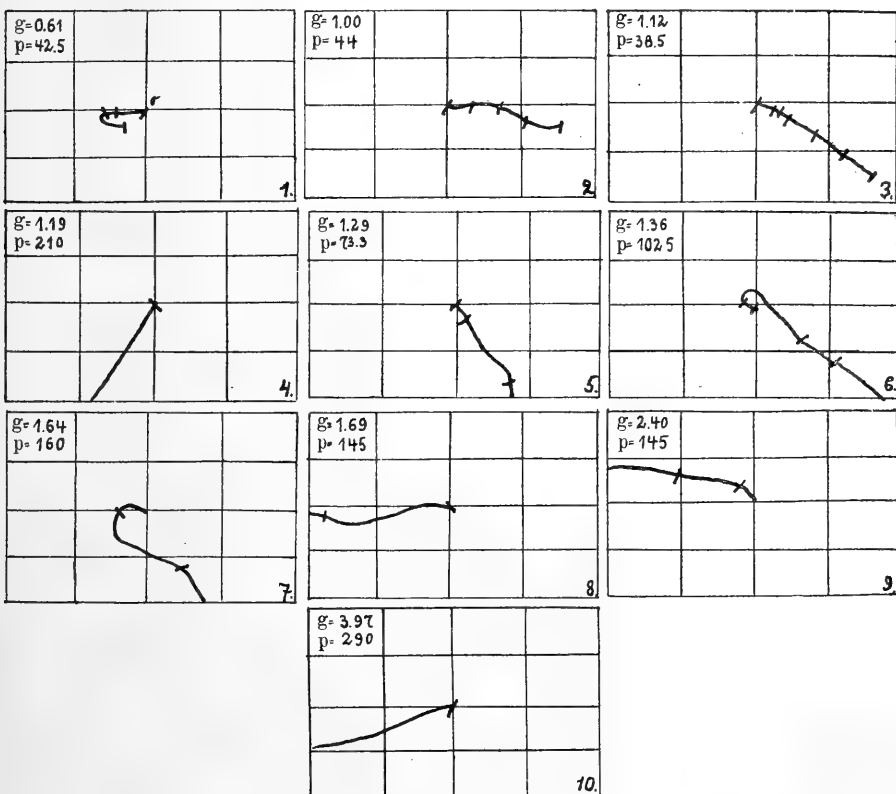


Fig. 12.

Tiere gehalten wurden, liessen sich lebhaftere Provierbewegungen wahrnehmen. Auch die typischen Spannerbewegungen (Fig. 10) bekam man öfters zu sehen.

Gleich den nicht hungrigen Tieren in der Dunkelkammer geprüft, zeigten sich hungrige Raupen doch etwas beweglicher, indem sie sich meistens mittels aktiven Spannerbewegungen vom Punkt *O* entfernten. Die Zahl der Stellen mit Provierbewegungen konnte bei

den besonders lebhaften Tieren bloss bis auf eins bzw. zwei herabgesetzt werden (Fig. 10 Abb. 4, 9 und 10); im Zusammenhang damit war auch die Fortbewegung geradlinig.

Der Vergleich zwischen Fig. 11 und 12 lehrt, dass auch in diesem Falle die Bewegung der Tiere mit erhöhter allgemeiner Beweglichkeit weniger Stellen mit Pendelbewegungen und mehr oder weniger ausgesprochene Geradlinigkeit zeigte.

Blutegel (*Aulastomum Gulo*).

Diese Tiere, an denen nebst Regenwürmern Provierbewegungen besonders eingehend durch Jennings und Holmes beschrieben wurden, bewegen sich meistens im Sinne des negativen Phototropismus ziemlich schnell fort, wenn sie direkt aus dem Aquarium, noch ganz mit Wasser bedeckt, geholt und auf ein feuchtes Papierblatt gelegt werden. Fig. 13 (Abb. 1—10) zeigt die Wege der zehn im Zustande der „Hydratation“ (Bohn) geprüften Tiere, die in der Dunkelkammer mit einer 16kerzigen Lampe von links beleuchtet waren.

Ganz anders verhalten sich dieselben Tiere, wenn sie ausgetrocknet, auf trockener Unterlage zu kriechen gezwungen sind; sie bewegen sich äusserst langsam im Sinne des positiven Phototropismus. Um die Tiere im Zustande der Austrocknung mit den im Zustande der „Hydratation“ vergleichen zu können, verfuhr ich folgendermaassen. Nachdem ich jedes der zehn Tiere, deren Wege in Fig. 13 (Abb. 1—10) abgebildet sind, geprüft hatte, setzte ich es in ein kleines mit Wasser gefülltes und mit laufender Nummer (1—10) bezeichnetes Glas. Nachdem alle Tiere im nassen Zustande geprüft waren, untersuchte ich dieselben gleich darauf abermals, indem ich sie zunächst mit einem Tuch sehr leise, aber gründlich abtrocknete und auf einem trockenen Papierblatt kriechen liess. Alle anderen Versuchsbedingungen blieben dieselben wie bei der Prüfung im Zustande der „Hydratation“. Fig. 13 (Abb. 1 a—10 a) zeigt die Wege der ausgetrockneten Tiere; dabei ist zu bemerken, dass je zwei gleiche Abbildungen, z. B. 3 und 3 a usf., sich auf das gleiche Tier beziehen, und zwar so, dass die Zahl ohne Buchstabe dem Tiere im Zustande der „Hydratation“, die Zahl mit Buchstabe dem Tiere im Zustande der Austrocknung entspricht. Der Vergleich beider Reihen der Abbildungen und der entsprechenden Werte für p lässt erkennen, dass die Blutegel im Zustande der „Hydratation“, also schnellbewegliche Tiere, sich mehr geradlinig bewegen und weniger

Stellen mit Probierebewegungen aufweisen (grossen Wert für p usf.) als die Blutegel im Zustande der Austrocknung, also langsam-bewegliche Tiere, die sich direkt entgegengesetzt verhalten (kleiner Wert für p usf.).

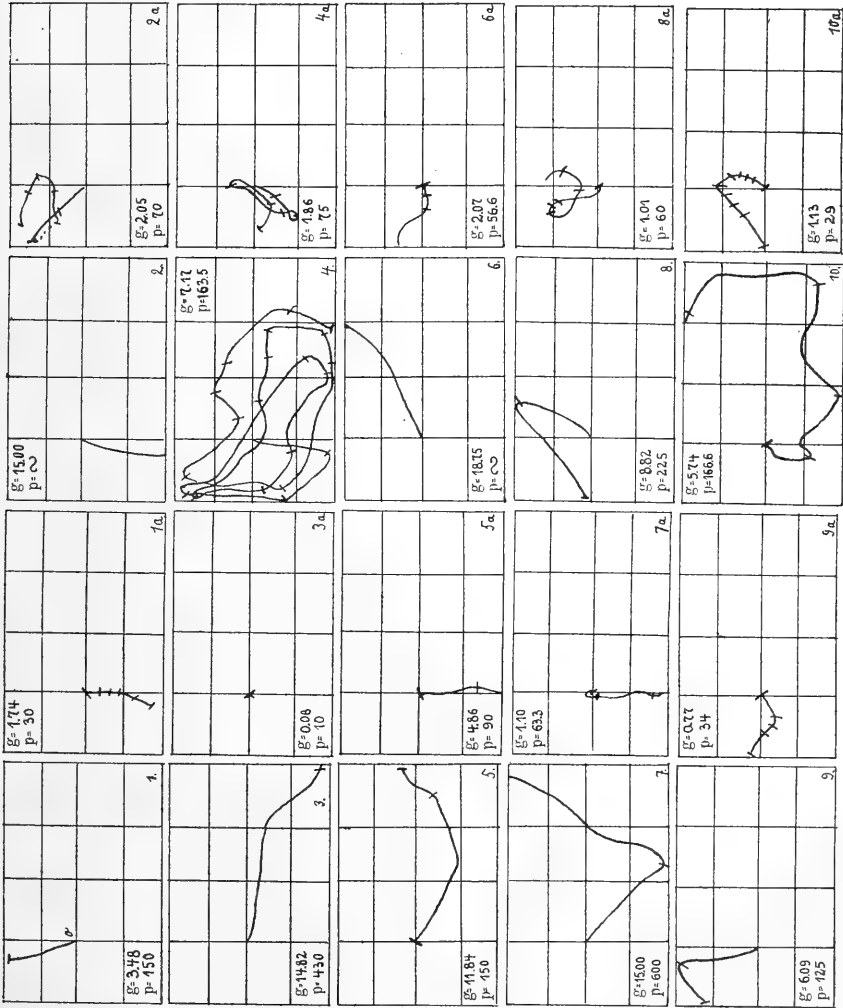


Fig. 13.

Regenwürmer (*Lumbricus terrestris*).

Frische, erst vor kurzem ausgegrabene Regenwürmer, die in der Dunkelkammer mit einer 16kerzigen Lampe von links beleuchtet wurden, bewegten sich auf einem feuchten Papierblatt direkt und

ziemlich schnell von der Lichtquelle fort. Fig. 14 zeigt die Wege der 16 auf diese Weise geprüften Tiere.

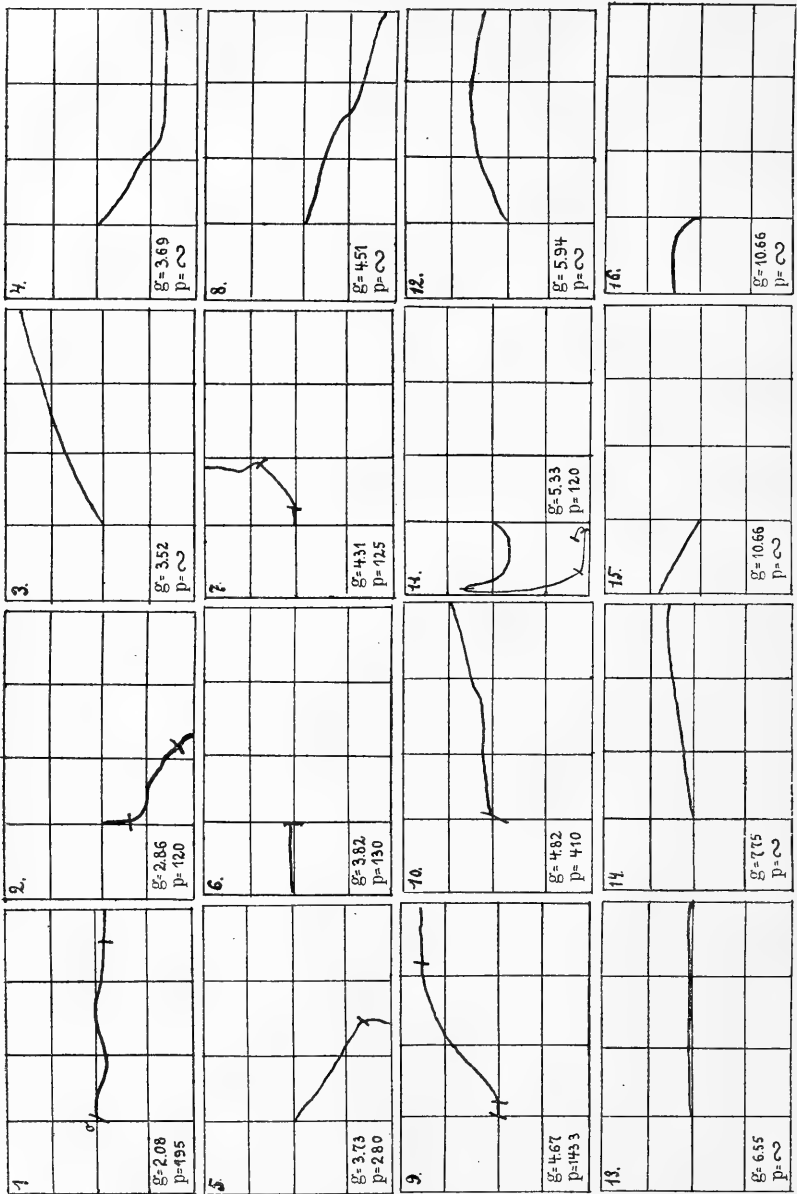


Fig. 14.

Das Bild aber verändert sich, wenn wir die Tiere untersuchen, die schon längere Zeit (ca. 10 Tage) in einem mit sehr feuchter

Erde gefüllten Einsiedeglas gehalten wurden. Solche Tiere, die sich bei Berührung mit der Hand im Gegensatz zu frischen Individuen schlaff und weich anfühlen, bewegen sich sehr langsam; der negative Phototropismus wird schwach und schwankend.

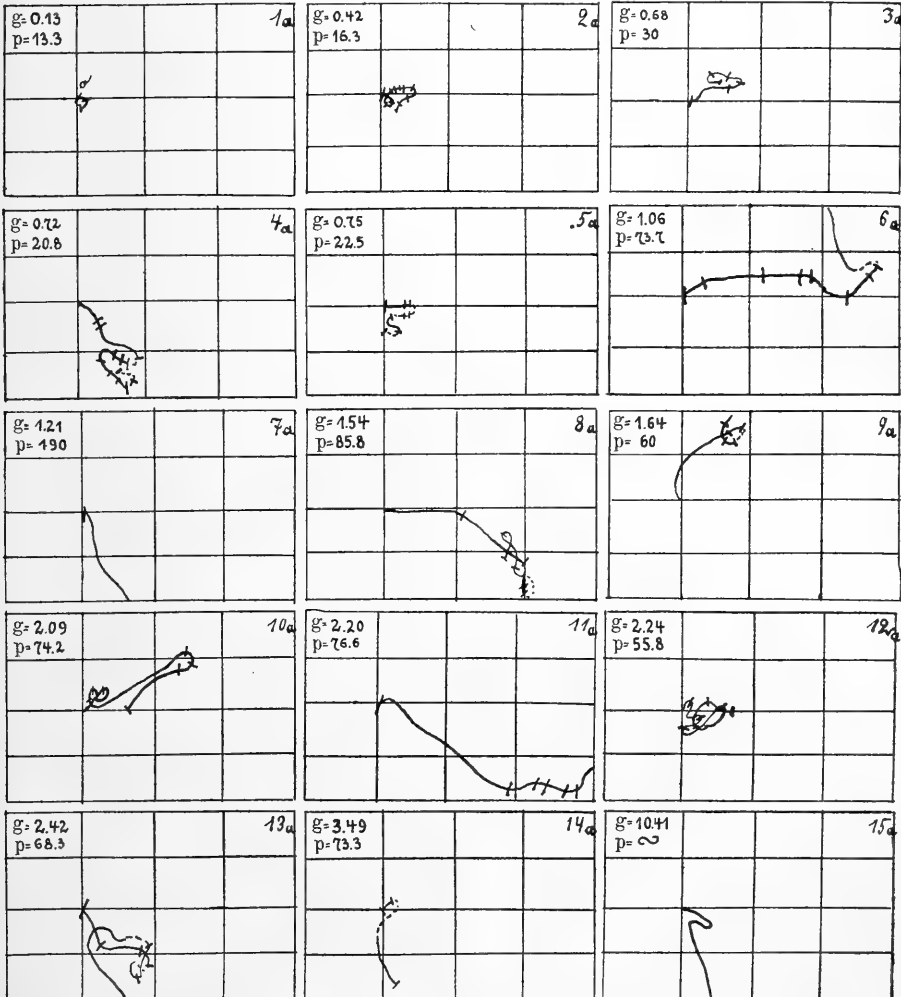


Fig. 15.

Die Fig. 15 zeigt die Wege der 15 durch langes Halten in Gefangenschaft (in sehr feuchter Erde) geschwächten Tiere. Dieselben Tiere, im ganz frischen Zustande geprüft, bewegten sich ebenso schnell wie die Tiere, deren Wege in Fig. 14 abgebildet sind.

Der Vergleich beider Figuren (Fig. 14 und 15) zeigt, dass die frischen, also schnellbeweglichen Tiere sich mit grosser Geschwindigkeit mehr oder weniger geradlinig bewegen und weniger Stellen mit Probierbewegungen (p gross) aufweisen als die geschwächten, also langsambeweglichen Tiere, die sich direkt entgegengesetzt verhalten (Wege nicht geradlinig, Geschwindigkeit klein, p gering).

Schlussfolgerung.

Auf Grund der Versuchsergebnisse dieser Arbeit lässt sich folgende allgemeine Schlussfolgerung ziehen: Wenn ein Tier bzw. verschiedene Vertreter derselben Art, die Probierbewegungen auszuführen vermögen, sich unter dem Einfluss äusserer oder innerer Faktoren im Zustande einer erhöhten allgemeinen Beweglichkeit befinden, bewegen sie sich mit relativ grosser Durchschnittsgeschwindigkeit mehr oder weniger geradlinig zu bzw. von der Reizquelle fort, wobei sie sich nur auf wenigen Stellen aufhalten, um Probierbewegungen auszuführen. Wenn hingegen dasselbe Tier bzw. verschiedene Vertreter derselben Art sich unter Einfluss äusserer oder innerer Faktoren im Zustand einer verminderten allgemeinen Beweglichkeit befinden, bewegen sie sich mit relativ geringerer Durchschnittsgeschwindigkeit auf mehr oder weniger krummen Bahnen zu bzw. von der Reizquelle fort, wobei sie an vielen Stellen stehen bleiben, um Probierbewegungen auszuführen.

Es taucht hier ein neues Problem auf, und zwar was für eine Beziehung zwischen der allgemeinen Beweglichkeit und der Fortbewegungsart besteht? Mindestens zwei Fälle sind hier wohl denkbar:

1. Entweder beeinflusst die Beweglichkeit unmittelbar die Bewegungsart, indem bei erhöhter Beweglichkeit die gesteigerte Tätigkeit der Fortbewegungsreflexe die Reflexe der Probierbewegungen unterdrückt; oder es nehmen bei Verminderung der allgemeinen Beweglichkeit die Probierbewegungen die Oberhand über die Fortbewegungsreflexe. In diesem Falle wäre ein Antagonismus zwischen Probierbewegungs- und Fortbewegungsreflexen festzustellen: Die gesteigerte allgemeine Beweglichkeit würde diese, die verminderte allgemeine Beweglichkeit jene im positiven Sinne beeinflussen.

2. Oder beeinflusst die allgemeine Beweglichkeit bloss mittelbar die Bewegungsart, indem die gesteigerte allgemeine Beweglichkeit auch die Reaktionsfähigkeit der Sinnesorgane steigert, und infolgedessen wird der richtungbestimmende Reiz stärkere Wirkung ausüben

können; bei verminderter allgemeiner Beweglichkeit wäre das umgekehrte der Fall.

Für die zweite Voraussetzung spricht der Umstand, dass das Zeichen der Tropismen bzw. deren Intensität in unseren Versuchen sich in Abhängigkeit vom Zustande der allgemeinen Beweglichkeit ändert (Mehlwürmer [Fig. 3], Raupen des Tagpfauenauges [Fig. 6], Regenwürmer [Fig. 14 und 15]).

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Rom.)

Die reflexogene Hautzone des Penis des Hundes für die Geschlechtsakte.

Von

Dr. med. **G. Amantea** (Assistent).

(Mit 1 Textfigur.)

Vor kurzem hat S. Baglioni¹⁾ die besondere Druckempfindlichkeit der Glans penis am Menschen untersucht und dabei die Bedeutung der Papillen hervorgehoben, die mitunter auf der Corona deutlich sichtbar sind. „In der Haut der Eichel (so schliesst er seine Beobachtungen), namentlich der Corona, gibt es also periphere nervöse Aufnahmeorgane, die mit einer besonderen mechanischen Empfindungsform begabt sind, welche in hohem Maasse zur Auslösung der sexuellen Reflexe und zum Zustandekommen der Wollust beitragen. Auf diese Hautgegend trifft die Bezeichnung reflexogene Hautzone der Begattung zu, ebenso wie auf die in derselben vorhandenen Nervenendorgane der Name periphere Wollustorgane.“

Es gibt nun derartige Papillenorgane nicht bloss auf der Rute des Menschen (bei dem sie nicht immer vorkommen), sondern auch auf derjenigen anderer Säugetiere. Sehr lange Hautpapillen befinden sich z. B. in der Vorhaut des Pferdes; zahlreiche und mannigfaltige Papillen besitzen Meerschweinchen und Katze; der Endteil jedes Organastes des Ornithorhynchus ist mit zahlreichen Hornstacheln versehen²⁾ usw. Diese Bildungen werden jedoch von den Zoologen auf Grund des Sitzes und der Richtung derselben dahin gedeutet,

1) S. Baglioni, Über eine besondere Druckempfindlichkeit der Glans penis. Ein Beitrag zur Kenntnis der an dem Geschlechtsakte teilnehmenden peripheren Empfindungen. Pflüger's Arch. Bd. 150, S. 361—370. 1913.

2) H. Milne-Edwards, Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux. Paris 1870. — Wiedersheim, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 1886.

dass sie zur Reizung der weiblichen Scheide oder zur Festhaltung der Rute innerhalb der Scheide dienen. Nach Baglioni (l. c.) hätten sie dagegen (wenigstens beim Menschen) die funktionelle Bedeutung spezifischer sensitiven Papillen, d. h. besonderer nervöser Aufnahmeorgane für die Wollustempfindungen.

Ich habe am Hunde einige Untersuchungen ausgeführt, deren Ergebnisse mit der Annahme Baglioni's übereinstimmen und den Gegenstand vorliegender Mitteilung bilden.

I. Morphologische Beobachtungen.

Beim Hunde besitzt der Penis¹⁾ zwei Schwellkörper, die mit zwei Schenkeln am Schambeinbogen entspringen, am Penisknochen enden, von einer weisslichen, derben Albuginea umhüllt, mit ihren unteren Flächen die Harnröhrenrinne bilden. Der Penisknochen, der als eine Fortsetzung der Corpora cavernosa penis betrachtet werden kann, besitzt die Gestalt einer dreikantigen Hohlsonde, wird von dem Gewebe der beim Hunde sehr langen Eichel, von den Corpora cavernosa glandis und dem Bulbus cavernosum umgeben. Die Eichel (welche von einigen Autoren unrichtig geleugnet wird) ist ausserordentlich lang; sie ist ungefähr in der Mitte ihrer Länge am dünnsten und schwillt in kaudaler und ovaler Richtung, ganz besonders aber in ersterer an (vgl. Fig. 1). Die erste Anschwellung spitzt sich im Bereiche des Endfortsatzes des Rutenknochens derart zu, dass man von einer Penisspitze reden kann. Das Schwellgewebe der Eichel besteht aus zwei Schwellkörpern, einem oralen und einem aboralen. Der orale, zylindrische Schwellkörper (Spitzenschwellkörper) bildet eine abgeplattete Anschwellung, die den oralen Teil des Penisknochens und die Urethra umgibt, spitzenwärts abnimmt und sich verliert. Der aborale, kugelige Schwellkörper bildet einen dorsal und seitlich vortretenden Wulst, der die aborale Hälfte des Rutenknochens einnimmt, den sogenannten Bulbus glandis (Schwellknoten, Eichelwulst), der den Penisknochen dorsal und seitlich umgibt und an ihn unverschieblich befestigt ist, dagegen den Sulcus urethralis des Knochens vollständig freilässt. Bei der Erektion, die an dem vorderen Ende des Penis beginnt und bei der Begattung erst nach der Einführung des Penis in die Scheide völlig wird,

1) W. Ellenberger und H. Baum, Anatomie des Hundes. Berlin 1891. — T. Athanasiu et T. Carvallo, Chien in Richet's Dictionnaire de physiologie t. 3 p. 476.

schwillt der, unter gewöhnlichen Umständen verhältnismässig kleine Eichelwulst so sehr an, dass dadurch die Entfernung des Organs aus der Scheidehöhle verhindert wird.

Die ganze Eichel ist durch dünne, rosige, einer Schleimhaut ähnliche Haut umhüllt, welche am hinteren Teil des Bulbus nach vorn wieder umschlägt zur Bildung einer sehr langen Scheide (Präputium), innerhalb deren die Eichel gewöhnlich liegt.

Eine besondere Beachtung verdient die Beschaffenheit dieser Hautgegend, wegen des Vorhandenseins sichtbarer Hauterhebungen, die den Papillen der menschlichen Corona entsprechen. Zwar erwähnen schon Ellenberger und Baum derartige Bildungen, denen sie aber den (unserer Ansicht nach) irrthümlichen Wert von Lymphfollikeln zuschreiben. „An dem drüsenlosen Penisblatte und an der drüsenhaltigen Lamelle des parietalen Blattes des Präputiums kommen, namentlich an der Umschlagstelle (Grund des Präputialsackes), viele Lymphfollikel vor, die unter Umständen kleine, runde mit blossen Auge erkennbare und fühlbare Vorragungen darstellen.“

Ich habe nun folgendes gefunden: bei allen von mir bisher danach (etwa 20) untersuchten Hunden verschiedenen Alters und Rasse waren Hauterhebungen vorhanden, die nur in der Zahl und, unter gewissen Grenzen und Umständen, in der Verteilung individuell schwankten. Ihre Gestalt ist rundlich, etwa einer Halbkugel bzw. Abschnitten winziger Kugeln ähnlich; einige sind höher, von vorn nach hinten abgeplattet und stets nach hinten gekrümmt. Durchmesser schwankt zwischen 0,5 und 2 mm; gewöhnlich ist er bei grösseren Hunden grösser. Beim schlaffen Penis ragen die Papillen auf der Hautoberfläche wenig vor, doch sind sie immer durch Tasten fühlbar. Bei dem Erektionszustande nehmen sie auch an Volumen zu, und dabei treten in ihrem Innern Blutgefässe zutage, die sonst unsichtbar sind. Diese intrapapillaren Gefässe füllen sich auch dann mit Blut, wenn Hyperämie der Haut durch mechanische Reizung (Reibung durch Finger oder Glasstab) hervorgerufen wird. Die Zahl der Papillen wechselt von Tier zu Tier; bei einigen kann das Hundert überstiegen werden, niemals konnte ich weniger als fünfzig zählen. In der Verteilung ist stets eine gewisse Regelmässigkeit wahrnehmbar, sie sind nämlich stets nach longitudinalen, von vorn nach hinten, oder transversalen Reihen, dagegen fast niemals nach schrägen oder unregelmässigen Reihen geordnet.

Was aber am wichtigsten erscheint, ist deren Sitz, d. h. die Gegend,

wo die Papillen auftreten. Wie aus der Fig. 1 ersichtlich, beschränken sich die mit Papillen versehenen Hautgegenden auf die Umgebung des Bulbus penis. Namentlich sind die hintere Hälfte der den Bulbus bedeckenden Haut und die anliegenden Hautgegenden (Umschlagstelle und das hintere Drittel bis Hinterhälfte des Parietalblattes) des Präputiums stark mit Papillen besät, und zwar dorsalwärts mehr als ventralwärts; in einer noch spärlicheren Zahl kommen sie seitwärts vor. Oft treten sie auch in der Haut der vorderen Hälfte des Bulbus auf; bei zwei Fällen fand ich solche auch in den vorderen Hautregionen vor. Die Haut der übrigen Teile der Eichel, also ihrer mittleren und vorderen Abschnitte, sowie die dem Ostium präputiale anliegenden Teile zeigen nie sichtbare Papillen, indem sie völlig glatte Fläche haben. Man kann infolgedessen behaupten, dass es beim Penis des Hundes eine auf beinahe die ganze Oberfläche des Bulbus und die unmittelbar anliegenden Teile des Präputiums beschränkte Hautzone gibt, welche stets mit vorragenden Papillen versehen ist. Wenn die Eichel beim Schlaffzustande im Präputium steckt, berühren sich beide mit Papillen versehenen Hautgegenden (des Bulbus und des Präputiums), indem sie aufeinander liegen. Wenn die Eichel, wie bei der Begattung, aus dem Präputium heraustritt, welches nach hinten zurückgetrieben wird, kann die unmittelbare Fortsetzung (Kontinuität) beider Gegenden (des Bulbus und des Präputiums) wahrgenommen werden, da dabei die papillenreiche Präputialgegend die dem Bulbus unmittelbar nach hinten anliegenden Penisteile bedeckt. Bei dem Begattungsakte kommt schliesslich offenbar die sämtliche mit Papillen versehene Hautzone mit den Wänden der Vulva und Vagina in Berührung.

Histologische Untersuchungen des Baues der Papillen sind im Gang.

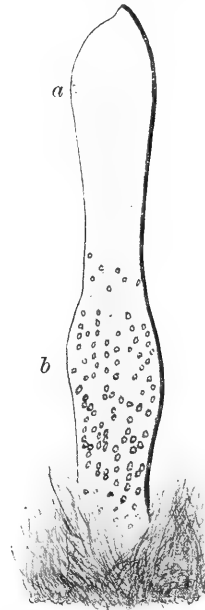


Fig. 1. Die durch Zurückschiebung der Vorhaut sichtbar gemachte schlaffe Eichel eines mittelgrossen Hundes, in natürl. Grösse von der Rückenfläche gesehen. *a* orale Anschwellung und Penisspitze; *b* Bulbus. Die auf der Hinterhälfte eingezeichneten Kreise stellen die Hautpapillen dar.

II. Physiologische Untersuchungen.

Die eigentümliche Gestalt des Penis, vor allem das Vorhandensein der Papillen in den Gegenden, welche den besonderen Druckreizen (wiederholte Reibungen) des Begattungsaktes am meisten ausgesetzt sind, liessen mir das Organ als ein sehr geeignetes Versuchsobjekt erscheinen, an dem ich die am Menschen ausgeführten Untersuchungen Baglioni's wiederholen und seine Ansicht bezüglich des peripheren Entstehungsortes und der Aufnahmeorgane der Wollustempfindungen nachprüfen konnte.

Der Versuchsgang war ein ziemlich leichter; es handelte sich hauptsächlich darum, die Wirkung verschiedener künstlichen Reize auf die mit Papillen versehene Hautzone bzw. auf die papillenfreie Haut der Eichel vergleichend festzustellen. Bei meinem Fall war jedoch eine eingehende psycho-physiologische Analyse der Reizwirkungen fast wie ausgeschlossen, da ich dabei nur auf die objektive Feststellung der Reaktionen (Reflexe) und des allgemeinen Verhaltens der Tiere angewiesen war. Doch war, wie mir scheint, der Ertrag der Beobachtungen ein ziemlich reicher und zwar nicht nur im Gebiete der Physiologie der Sinne und der Zentren, sondern auch im Gebiete der Tierpsychologie.

Mittelgrosse, ausgewachsene und frische Hunde fand ich dazu am geeignetsten. Wie Baglioni fand ich, dass die Wirkungen der angebrachten künstlichen Reize wesentlich wechseln, je nachdem sie inadäquat oder adäquat sind. Als inadäquat sind punktförmige oder starke breitflächige, thermische oder elektrische Reize (Schmerzreize) zu bezeichnen, als adäquat erscheinen auch hier mittelstarke breitflächige Druckwirkungen.

1. Wirkung der inadäquaten Reize.

Beim Schlafzustande des Penis rufen schwache mechanische, auf einen Punkt oder eine Papille oder eine umschriebene papillenfreie Hautgegend der Eichel oder des Präputiums beschränkte Reize ebenso wie schwache thermische oder faradische Reize keinerlei deutliche oder konstante Reaktionen hervor. Starke mechanische Reize (Kneifen an Hautfältchen oder an Papillen, Nadelstiche usw.), ebenso wie starke thermische und faradische Reize (Schmerzreize) rufen komplizierte Reflexe hervor, d. h. Zurückziehung des Organs, Kontraktion des Sphinkter ani, Senkung des Schwanzes, mitunter Schreien und Verteidigungsversuche (Beissen).

Beim Erektionszustande haben letztere Reize, namentlich wenn sie an den Vorderteilen der Eichel appliziert werden, die Hemmung der Erektion, d. h. die Erschlaffung des Gliedes zur Folge. Goltz¹⁾ hatte bei seinen klassischen Untersuchungen an Rückenmarkshunden beobachtet, dass durch elektrische bzw. stark mechanische Reizung der Vorhaut, des N. ischiadicus, der Hinterpfote, des Hodensackes und der Aftergegend Hemmung der Erektion bewirkt werden kann. Die Unterdrückung der Erektion erzielte ich, wie gesagt, besonders durch Anbringung von Schmerzreizen auf die vor dem Bulbus liegende Eichelhaut.

2. Wirkung der adäquaten Reize.

Wird einem von einem Assistenten in der normalen Stellung auf den Vieren ruhig gehaltenen Hunde durch Zurückschiebung des Präputiums die Eichel mit dem Bulbus völlig blossgelegt und die papillenhaltige Zone mittels eines mit Vaseline schlüpfrig gemachten breitflächigen Gegenstandes oder Fingers hin und her gerieben, so reagiert das Tier sofort mit den rhythmischen eigentümlichen Bewegungen, die es mit dem Hinterkörper bei der Begattung vollführt. Lässt man nun dieselben Reize auf die glatten papillenfrenen Hautgegenden der vorderen Eichelabschnitte einwirken, so beobachtet man in der Mehrzahl der Fälle keinerlei Reaktionen seitens des Tieres.

Noch bessere und deutlichere Resultate erzielt man aber, wenn man anstatt des Fingers oder eines anderen stumpfen Gegenstandes zur adäquaten Reizung das Präputium selbst anwendet, das man dann, ohne Blosslegung der Eichel, mit dem Zeigefinger und dem Daumen der rechten Hand entweder auf die vordere papillenfrenen Eichelhaut, oder auf die hintere papillenhaltige Bulbushaut rhythmisch hin und her schiebt. Mit dem Zeigefinger und dem Daumen der linken Hand wird dabei die mittlere Gegend der Vorhaut gegen den Penisknochen unverrückbar festgehalten, damit die Reizung wirklich auf den genannten Gegenden lokalisiert bleibt. Der Unterschied der Reizwirkung ist dann ein frappanter. Die Reizung der papillenfrenen Hautzone bewirkt fast gar keine Erregung, der Hund bleibt dabei meist gleichgültig oder reagiert höchstens durch Wedeln; nur selten tritt eine

1) Fr. Goltz, Über die Funktionen des Lendenmarkes des Hundes. (Unter Mitwirkung von A. Freusberg.) Pflüger's Arch. Bd. 8, S. 460—498. 1874.

Andeutung von Erektion auf, die nie vollständig wird, ebenso erfolgt keine Ejakulation. Die Reizung der papillenhaltigen Hautzonen, welche beim Verfahren ganz gut erfolgt, weil die zwei aufeinanderliegenden, mit Papillen versehenen Hautflächen dabei gegeneinander gerieben werden, bewirkt sofort die eigentlichen rhythmischen Koitusbewegungen des Hinterkörpers, die immer mehr an Beschleunigung und Umfang zunehmen, starke Erektion, bis schliesslich schon nach 5—30 Sekunden die ersten Samenergüsse ejakuliert werden¹⁾. Zugleich werden Atem- und Pulsbewegungen beschleunigt, was offenbar auf Ausbreitung der Erregungen auf andere Zentren beruht.

Dieses wesentlich verschiedene Verhalten der papillenfreien und papillenreichen Hautzonen des Hundepenis ist immer überaus deutlich und kann bei einem geeigneten Tiere mehrere Male nacheinander innerhalb weniger Minuten experimentell nachgewiesen werden.

Diesbezüglich möchte ich noch folgende, eigentlich mehr der Tierpsychologie gehörende Erfahrung erwähnen. Die Hunde gewöhnen sich sehr leicht an diese Experimente, indem sie sich immer mehr gerne dazu hergeben. Sehr schnell befreunden sie sich, auch wenn sie anfangs unzähm waren, mit dem Experimentator, den sie immer nachher unter anderen erkennen und feiern; manchmal geraten sie beim blossen Sehen des Experimentators in eine wahre geschlechtliche Allgemeinerregung. Selbst dann ist der schroffe Unterschied zwischen beiden Hautzonen der Eichel wahrnehmbar.

Wir können daraus schliessen, dass die papillenhaltige Hautzone des Hundepenis die direkte periphere reflexogene Zone der Geschlechtsakte (Koitusbewegungen, Erektion und Ejakulation) darstellt, und dass im Gegensatz zu älteren Angaben von Eckhard²⁾ und Goltz³⁾

1) Nach den ersten Samenergüssen führt das Tier mit den Beinen eigentümliche Bewegungen aus, als ob es (wie es bei der normalen Begattung tatsächlich tut) vom Rücken des Weibchens herabsteigen wollte. Wird dann künstlich nachgeahmt, was bei der Begattung geschieht, d. h. der Penis nach hinten zurückgekrümmt, so beobachtet man, dass der Erektionszustand unter strotzendem Bulbus noch einige Minuten fortdauert, während zugleich immer weiter neuer Samen bespritzt wird. Dies lässt wahrscheinlich erscheinen, dass beim Hunde die Ejakulation fast die ganze Begattung dauert, wodurch andererseits das Fehlen der Samenbläschen erklärbar wäre.

2) Eckhard, Beiträge zur Anatomie und Physiologie Bd. 3 S. 125, Bd. 4 S. 71, Bd. 7 S. 69. Giessen.

3) l. c.

auch beim unversehrten, ebenso wie beim spinalen Tiere, durch adäquate Reizung dieser Hautgegend stets Koitusbewegungen, Erektion und Ejakulation experimentell zu erzielen sind. Goltz erzeugte bei dem Rückenmarkshund leicht die Erektion, indem er „die Vorhaut auf dem Penis einigemal sanft mit dem Finger hin und her rieb“, offenbar weil er dadurch die papillenhaltige Hautzone indirekt reizte.

3. Folgen der örtlichen Anästhesie.

Der funktionelle Wert der Papillen als periphere Aufnahmeorgane der sexuellen Erregungen wird ferner auch durch die Ergebnisse örtlicher, durch Stovain erzeugten Anästhesierung bewiesen. Hierzu injizierte ich etwa 0,5 ccm einer 5%igen Stovainlösung mittels der Pravatz'schen Spritze unter die Haut mehrerer Punkte der papillenhaltigen Gegend des Bulbus und des Präputiums. Bald hierauf war völlige Empfindungslosigkeit für die inadäquaten Reize mittlerer und stärkerer Intensität in der ganzen Haut der Eichel und des Präputiums nachweisbar. Unter diesen Bedingungen riefen die adäquate Reizung der papillenhaltigen Gegenden während der Dauer der Anästhesie (etwa 60 bis 100 Minuten) weder Koitusbewegungen noch Erektions- und Ejakulationsreflexe hervor. Bei der Abschwächung der Anästhesie begannen auf die adäquate Reizung hin zunächst die Koitusbewegungen wieder aufzutreten; dann auch eine schwache Steifung der Rute und spärliche Samenbespritzung, die aber immer noch mit langer Verspätung (etwa nach 1 Min. und mehr adäquater Reizung) erfolgte. Beim Verschwinden der Anästhesie trat das gewöhnliche Ergebnis wieder vollständig auf.

Wird nun dieselbe Menge Stovainlösung unter die Haut der vor dem Bulbus gelegenen glatten Eichelhaut injiziert, so dass eine völlige Empfindungslosigkeit für die inadäquaten Reize mittlerer und stärkerer Intensität nur in der vorderen Hälfte der Eichel entsteht, und wird dann die papillenhaltige, noch empfindende Hautzone des Bulbus und Präputiums adäquaterweise gereizt, so wird das normale Ergebnis ohne Störung erhalten. Die Erektion tritt dann immer völlig auf, doch wird dieselbe nicht durch starke mechanische oder elektrische Reizung der vorderen Eichelabschnitte wie gewöhnlich gehemmt, weil eben letztere Hautgegenden unter der Stovainwirkung sich befinden.

Schlüsse.

1. Beim Penis des Hundes gibt es eine Hautzone, welche beinahe die ganze Oberfläche des Bulbus glandis und die anliegenden, beim Schlaffzustande ihn bedeckenden, tieferen Teile des Präputiums einnimmt, und nur ausnahmsweise sich auf die Vorderhälfte der Eichel erstreckt. Diese Zone ist durch das Vorhandensein vorragender, rundlichen Abschnitten von Kügelchen ähnlichen, in Längs- oder radialen Reihen geordneten Papillen gekennzeichnet, deren Zahl individuell zwischen 50 und mehr als 100 schwankt.

2. Inadäquate Reizung. Die gewöhnlichen Druckreize (Stiche, Quetschung) sowie die thermischen oder elektrischen Reize auf die ganze Hautfläche der schlaffen Eichel oder des Präputiums rufen bei schwacher, unerschwelliger Stärke keinerlei Reaktion hervor; bei zunehmender, wirksamer Stärke lösen sie stets Abwehrreflexe und Schmerzäusserungen aus. Beim Erektionszustande lösen sie reflektorische Hemmung der Erektion aus.

3. Adäquate Reizung. Die breitflächigen, zu gleicher Zeit oder rasch aufeinander folgenden Druckwirkungen auf die vor dem Bulbus oder in den vorderen Teilen des Präputiums gelegene papillenfreie Hautfelde rufen undeutliche oder keine Reaktionen hervor. Dieselbe adäquate Reizung der mit Papillen versehenen Hautzone des Bulbus und der hinteren Teile des Präputiums löst dagegen die sämtlichen Begattungsakte (Koitusbewegungen, Erektion und Ejakulation) aus. Die hierzu geeignetste experimentelle Reizung besteht darin, dass man mit den Fingern die Vorhaut auf der papillenhaltigen Zone des Bulbus rhythmisch hin und her schiebt.

4. Die durch subkutane Injektion von Stovainlösung herbeigeführte örtliche Anästhesie der vor dem Bulbus gelegenen Eichelhaut hebt nicht die durch adäquate Reizung ausgelösten Geschlechtsakte auf; die durch dasselbe Mittel erzeugte Anästhesie der papillenhaltigen Zone unterdrückt dagegen völlig die genannten Reaktionen während der ganzen Dauer der Empfindungslosigkeit (60—100 Min.).

5. Die mit Papillen versehene Hautzone der Eichel des Hundes kann mithin als wahre reflexogene Hautzone für die Geschlechtsakte (Koitusbewegungen, Erektion und Ejakulation) betrachtet werden; denn dort, d. h. in den Papillen, sind die Aufnahmeorgane für die spezifischen Geschlechtsbewegungen gelegen.

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Freiburg i. Br.)

Zur vergleichenden Physiologie des His'schen Bündels.

II. Mitteilung.

Die atrioventrikuläre Erregungsleitung im Amphibienherzen.

Von

Dr. med. **J. Nakano** (Tokio).

(Mit 15 Textfiguren.)

Inhaltsübersicht.

| | Seite |
|---|-------|
| I. Physiologisch-anatomische Einleitung | 373 |
| II. Methodik | 375 |
| III. Versuche am Froschherzen | 381 |
| IV. Ergebnisse am Froschherzen | 391 |
| V. Versuche am Salamanderherzen | 393 |
| VI. Ergebnisse am Salamanderherzen | 398 |
| VII. Zusammenfassung der Ergebnisse | 399 |

I. Physiologisch-anatomische Einleitung.

Seitdem die ältere Auffassung von Eckhard und Marchand, nach deren Versuchen am Froschherzen die Überleitung der Erregung von den Vorhöfen zum Ventrikel an das Vorhandensein der beiden Bidder'schen Atrioventrikularganglien gebunden schien, durch Gaskell¹⁾ dahin abgeändert war, dass vielmehr ein muskulöser Verbindungsring zwischen A. und V. die Erregungsleitung besorge, dessen Verletzung einen mehr oder minder vollkommenen Block herbeiführe, hat sich doch bis heute weder in anatomischer noch in physiologischer Hinsicht ein klares Bild über die a.-v. Erregungsleitung bei unserem gewöhnlichsten Versuchstiere gewinnen lassen.

1) Journ. of physiol. vol. 4 p. 61 and 75. 1884.

Wenngleich der völlig negative Befund von J. Dogiel¹⁾ bezüglich muskulöser Verbindungen zwischen den drei Hauptabschnitten des Froschherzens sich gegenüber Untersuchungen von His jun.²⁾ F. B. Hofmann³⁾, Keith mit Flack⁴⁾ und Mackenzie⁵⁾, und Külbs⁶⁾ nicht mehr aufrechterhalten lässt, so bestehen doch, besonders zwischen den Angaben von Keith und Külbs, so gewichtige Unterschiede, dass allein die anatomischen Ergebnisse keineswegs ein Urteil über die Frage gestatten, ob und in welchem Maasse bereits eine Differenzierung der Erregungsleitung im Atrioventrikularring des Amphibienherzens eingetreten sei.

Nachdem H. Laurens⁷⁾ am Reptilienherzen, das er auf Anregung von Prof. Mangold untersuchte, bereits eine sehr verschiedene Bedeutung der a.-v. Verbindungsbündel für die Erregungsleitung gefunden hatte, musste es ebenso wünschenswert erscheinen, auch am Herzen des Frosches und anderer Amphibien nach den Anfängen derartiger physiologischer Differenzierungen zu suchen.

Physiologische Untersuchungen über die Bahn der a.-v. Erregungsleitung im Amphibienherzen fehlen bisher fast völlig. F. B. Hofmann⁸⁾ kommt in seiner Arbeit über die Funktion der Scheidewandnerven des Froschherzens zu dem Ergebnis, dass die Scheidewand an der zeitlichen Regelung der Herzperistaltik vollkommen unbeteiligt ist, dass diese vielmehr durch Bahnen vermittelt wird, welche diffus in der Vorhofswand verteilt sind. Durchschneidungsversuche an der Vorhofswand hatten gezeigt, dass völlige Durchtrennung derselben die regelmässige Aufeinanderfolge der Kontraktionen des Sinus und Ventrikels für immer aufhebt.

Hiernach wie nach den anatomischen Untersuchungen Keith's⁹⁾ war zunächst eine ringsherum gleichmässige Leitungsfähigkeit auch für den neuromuskulären Atrioventrikularring zu erwarten.

Wie Keith es beschreibt, sind bei den Amphibien Vorhöfe und

1) Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 70 S. 781. 1907.

2) Arbeiten a. d. med. Klinik zu Leipzig 1893 S. 14.

3) Arch. f. Anat. (u. Physiol.) 1902 S. 66.

4) Journ. of anat. and physiol. 1907 p. 172.

5) Lancet t. 1 p. 101. 1910.

6) Zeitschr. f. exper. Pathol. u. Ther. Bd. 11 S. 51. 1912.

7) Pflüger's Arch. Bd. 150 S. 139. 1913.

8) Pflüger's Arch. Bd. 60 S. 146 u. 170. 1895.

9) l. c.

Kammer durch einen vollständigen muskulösen Ring, der in den Ventrikel trichterförmig sich einstülpt und unterhalb der atrioventrikulären Klappen in die Kammermuskulatur übergeht, anatomisch verbunden. Der obere Teil dieses Trichters ist durch Bindegewebe von der Kammer getrennt. Erst unter der Basis der Scheidewand geht er auf die innere Schicht der Kammermuskulatur über. Hier ist die Verbindung in allen Teilen des Kanals gleichmässig und zeigt eine Differenzierung nur insofern, als sie an der Basis des interaurikulären Septums am stärksten ist. Histologisch ist jedoch dieser Verbindungskanal von der gleichen Muskulatur gebildet wie die übrigen Herzabschnitte. Diese anatomischen Verhältnisse wurden nun später von Külbs¹⁾ in anderer Weise dargestellt. Nach diesem Autor vereinigt sich beim Frosch der aurikuläre Kanal mit der Ventrikelmuskulatur nur seitlich, und zwar dadurch, dass sich von vorn und hinten ein Bindegewebsstreifen einschiebt und so den Muskelring in zwei muskulöse Halbrinnen trennt. Diese Angabe von Külbs erscheint dadurch von besonderer Bedeutung, dass sie auf eine anatomische Differenzierung des Reizleitungssystems hinweist und auch für das Ergebnis des physiologischen Experimentes noch eine andere Möglichkeit als die oben zunächst in Aussicht gestellte erwarten lässt. Unsere Versuche zeigten, dass noch eine dritte Möglichkeit bezüglich der a.-v. Erregungsleitung am Amphibienherzen verwirklicht ist.

II. Methodik.

Die Versuche wurden am Frosch (*R. esculenta* und *fusca*) und am Feuersalamander (*Salamandra maculata*) angestellt. Die Bewegungen der Vorhöfe und der Kammern wurden mittels der Gaskell-Engelmann'schen Doppelsuspensionsmethode aufgezeichnet, wobei stets der linke Vorhof und die Ventrikelspitze die Suspensionspunkte bildeten. Den Fröschen und Salamandern wurde unmittelbar vorher durch Dekapitierung und Rückenmarksausbohrung das Zentralnervensystem zerstört. Danach wurde das Herz herausgeschnitten und nach der Isolierung mit dünnen Stecknadeln, die etwas unterhalb der Atrioventrikulargrenze eingestochen wurden, auf einer Korkplatte befestigt.

Zur Untersuchung der funktionellen Leistungen der verschiedenen Bahnen des Atrioventrikularrings wandte ich das Durchschneidungsverfahren an. Beim Frosch schnitt ich zuerst den Bulbus

1) l. c.

arteriosus von dem Ventrikel ab und löste dann vorsichtig das viscerale Perikardium in gewisser Ausdehnung von der Atriumwand ab. Dieses Verfahren ist leicht ausführbar, weil das viscerale Perikardium mit der Atriumwand nur ganz lose verwachsen ist und auch an der atrioventrikulären Grenze ohne Verwachsung auf den Ventrikel übergeht, so dass man die Schere in diese Zwischenräume leicht einschieben kann. Beim Feldfrosch lässt sich diese Manipulation leichter ausführen als beim Wasserfrosch. Wenn man nunmehr das in der beschriebenen Weise abgelöste Perikardium nach oben zieht, so liegt ganz deutlich die Atrioventrikulargrenze vor, von deren dunkelroter Färbung sich cremefarbige, rhythmisch sich stark kontrahierende Bündel abheben, die an der ventralen Seite meist mehr unregelmässig, aber an der dorsalen Seite, wie die genauere Beobachtung zeigt, oft an drei Stellen, namentlich an den beiden Seiten und in der Mitte, zusammenlaufen.

In drei Fällen unter 80 Fröschen (ein Wasserfrosch, zwei Feldfrösche) konnte ich eine ziemlich scharfe Konzentration dieser Bündel an der atrioventrikulären Grenze auf vier Stellen — den beiden seitlichen und ventral wie dorsal in der Mitte — beobachten.

Durch die angegebene Präparation hat man den Atrioventrikularring vollständig freigelegt und kann sich dadurch bei den Versuchen besser orientieren. Ich bemerkte übrigens infolge dieser Manipulationen oft schon eine ganz geringe Verlängerung der atrioventrikulären Überleitungszeit, die indessen in kurzer Zeit wieder zur Norm zurückkehrte. Beim Salamander ist der Atrioventrikularring am isolierten Herzen schon ganz deutlich zu sehen.

Zur einfacheren Verständigung über die Versuche erscheint es zweckmässig, den atrioventrikulären Ring in acht Bündel, nämlich die beiden lateralen, das ventrale, dorsale und die vier dazwischen liegenden, wie die Fig. 1 zeigt, einzuteilen.

Beim Salamander war nur eine Unterscheidung in vier Bündel möglich, weil die Kleinheit des Herzens eine weitere Einteilung nicht zuließ.

Zur funktionellen Untersuchung der einzelnen Bündel schnitt ich stets eines nach dem anderen durch, prüfte jedesmal die dadurch herbeigeführte Leitungsstörung mittels der registrierenden Methode, liess dann immer eines der Bündel allein zurückbleiben und suchte genau festzustellen, ob und in welchem Grade die Leitung erhalten blieb, und wieweit das betreffende Bündel durch weitere Schnitte

noch reduziert werden konnte. Bei Durchschneidung der Scheidewand ist es unvermeidlich, dass einige Bündel der Vorhofswand gleichzeitig verletzt werden. Bei Isolierung der Scheidewand ist es mir dagegen sicher und leicht gelungen, die Vorhofswand etwas oberhalb der atrioventrikulären Grenze zirkulär zu umschneiden, also an einer Stelle, wo die Scheidewand von der Atriumwand vollständig abgetrennt ist. Die Scheidewand sieht mehr durchscheinend aus und lässt kaum eine Kontraktion erkennen, während die Atriumwand milchig getrübt erscheint und sich stark kontrahiert.

Um mich hinsichtlich der Durchschneidungen genau zu orientieren, verwendete ich eine Zeiss'sche Binokularlupe, und versicherte mich mit deren Hilfe, wie weit die Faser abgeschnitten sei. Die geringste Faserdicke, die ich z. B. am linken lateralen Bündel unter erhaltener Koordination ohne Ausfall der Kammersystole erzielte,

betrug nach Augenmaass ca. 0,3 mm. Hiernach war zu vermuten, dass die vollständige Aufhebung der Reizleitung hier erst nach totaler Abtrennung der verbindenden Bahn eintreten würde. Von der Durchführung genauer Messungen der übriggebliebenen Bündelbreite wurde abgesehen, da es bei der angewandten Durchschneidungsmethode nicht angängig schien, den Grad der Spannung und Dehnung der Fasern mit genügender Sicherheit in Rechnung zu ziehen.

Übrigens hat in allerletzter Zeit L. Haberlandt¹⁾, mit ganz anderer Methodik und auch von anderen Fragestellungen ausgehend, die Physiologie des Atrioventrikulartrichters beim Frosch in Angriff genommen und mit elektrischer Reizung eine systematische Prüfung der funktionellen Wertigkeit der A.-V.-Trichterenge versucht. Es wurden vier bis sechs Elektrodennadeln unterhalb der A.-V.-Grenze durchgestochen, und die zwischen den einzelnen benachbarten Elektrodenpaaren abwechselnde Stromzuführung ergab, dass das Ge-

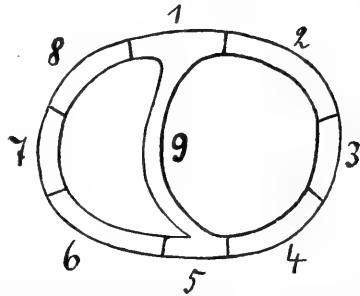


Fig. 1. Topographisches Schema der Atrioventrikulargrenze. 1 Ventrales Bündel. 2 Rechtes ventrolaterales Bündel. 3 Rechtes laterales Bündel. 4 Rechtes dorsolaterales Bündel. 5 Dorsales Bündel. 6 Linkes dorso-laterales Bündel. 7 Linkes laterales Bündel. 8 Linkes ventrolaterales Bündel. 9 Scheidewand.

1) Zeitschr. f. Biol. Bd. 61 S. 1. 1913.

biet der mittleren Reizelektroden die grösste Erregbarkeit besass, und dass sich von hier aus am leichtesten durch kurzdauernde Reizung am schlaglosen Herzen eine Reihe von Pulsationen auslösen liess. Diese „Trichtergergend“ umfasst, mit unserem topographischen Schema (S. 377) verglichen, jedenfalls wohl die unterhalb unseres ventralen, aber ebenso auch entsprechend dem Durchstich der Elektrodennadeln die unterhalb unseres dorsalen Bündels gelegene Partie.

Auf einige technische Schwierigkeiten bei der Anwendung der Suspensionsmethode zur gleichzeitigen Registrierung der Vorhofs- und

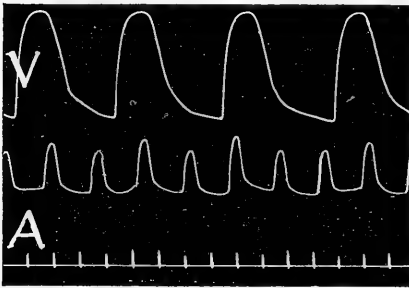


Fig. 2. Rein mechanische Vergrößerung der während der Ventrikelsystolen erfolgenden Vorhofskurven bei Dissoziation.

Ventrikelbewegung möchte ich hier noch hinweisen, die weniger bei Aufzeichnung der normalen Herztätigkeit in Betracht kommen, dabei auch, wie die Literatur zeigt, ohne Bedenken geduldet wurden, die indessen gerade bei der Registrierung dissoziierter Herztätigkeit zu schweren Missdeutungen der Kurven führen könnten. Ich meine einmal

die rein mechanische Beeinflussung der Vorhofskurve durch die übergeleitete Ventrikelbewegung bei mangelhafter Fixierung des Herzens auf der Unterlage, wodurch freilich bei koordiniertem Herzschlage kaum Missverständnisse entstehen können, wohl aber bei Versuchen über die physiologische Leitungsfähigkeit eines als Brücke zwischen A. und V. übriggelassenen Bündels. Hierbei kann nämlich dadurch leicht eine rückläufige Beeinflussung oder Erregungsleitung von V. nach A. vorgetäuscht werden, wie es beispielsweise Fig. 2 zeigt, in der bei völliger Dissoziation der A.- und V.-Schläge jede in das Bereich der aufsteigenden Ventrikeltätigkeit fallende Vorhofskontraktion eine Verstärkung erfahren hat, die einen dem Alternans ähnlichen Zustand vortäuscht. Ebenso handelt es sich in Fig. 3, in deren zugehörigem Versuche nur noch die Vorhofscheidewand als Verbindung übrig war und, wie man sieht, völlige Dissoziation bei fast gleicher Frequenz von A. und V. bestand, nicht um rückläufig vom Ventrikel her ausgelöste Vorhofsextrasystolen, vielmehr um rein mechanisch durch Zug des sich kontrahierenden Ventrikels bedingte

passive Bewegungen, die der Vorhof zwischen seinen Systolen ausführte.

Ferner ist auch bei der Verwendung der elektrischen Reizung zur Prüfung der Erregungsleitung grösste Vorsicht geboten, da hierbei die verschiedene und während eines Versuches wechselnde Erregbarkeit von A. und V., wie auch wohl der verschiedene Widerstand des Vorhof- und Ventrikelgewebes zu leicht misszudeutenden

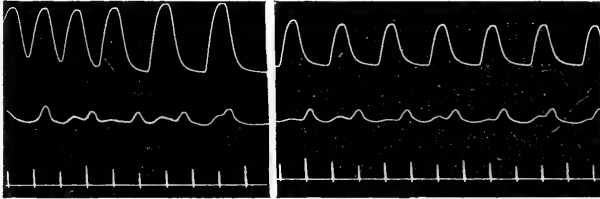


Fig. 3. Mechanische Beeinflussung der Vorhofskurven durch die Kammertätigkeit bei Dissoziation.

Ergebnissen führen können. So zeigt Fig. 4 den Versuch an einem Froschherzen, dessen Ventrikel infolge der vorgenommenen Durchschneidungen — die Vorhofscheidewand war auch hier allein noch

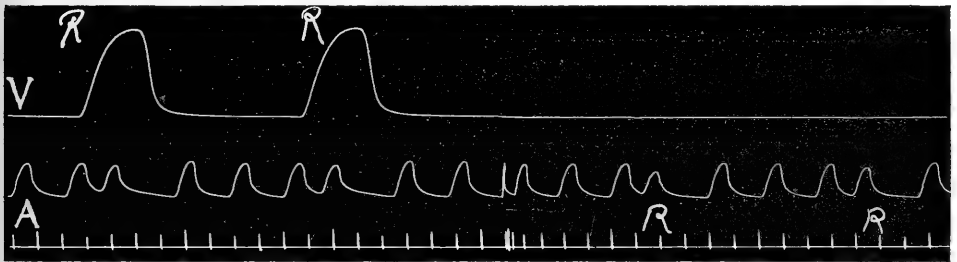


Fig. 4. Extrareize bei vollkommenem Block, nur rückläufig (von V nach A) zu Extrasystolen auch des nicht gereizten Herzabschnittes führend (s. Text).

übrig — stillstand, während der Vorhof gleichmässig weiterschlug. Hier rief die elektrische Reizung mit für die Kammer etwas überschwelligen Strömen, die mittels Stromwenders abwechselnd dem A. und V. zugeführt wurden, an beiden Herzabschnitten Extrasystolen hervor, und es liess sich eine scheinbare Fortleitung der so hervorgerufenen Erregung, jedoch nur im rückläufigen Sinne von V. nach A., nicht aber rechtläufig von A. nach V., beobachten, wie die Figur zeigt. An der zu geringen Erregbarkeit des Ventrikels konnte diese Erscheinung nicht gelegen haben, da sich nachweisen liess, dass die

Kammer in diesem Falle im Gegensatze zur Norm eine geringere Reizschwelle besass als der Vorhof. Offenbar hatten vielmehr die Stromschleifen beim Übergange von V. nach A. den geringeren Widerstand gefunden als in umgekehrter Richtung und dadurch eine rückläufige Erregungsleitung durch das Septum vorgetäuscht.

Endlich sei noch auf die allgemein experimentellen Schädigungen des Herzens hingewiesen, die bereits in der Laurens'schen Arbeit hervorgehoben wurden und bei meiner Durchschneidungsmethode zum grossen Teil auf die mechanische Schädigung zurückzuführen waren. So war auch in den vorliegenden Versuchen immerhin darauf zu achten, dass die Störungen der Erregungsleitung bei operativer Einengung der Leitungsbahn ausser durch die Verengung derselben auch durch die dabei unvermeidliche mechanische Be-

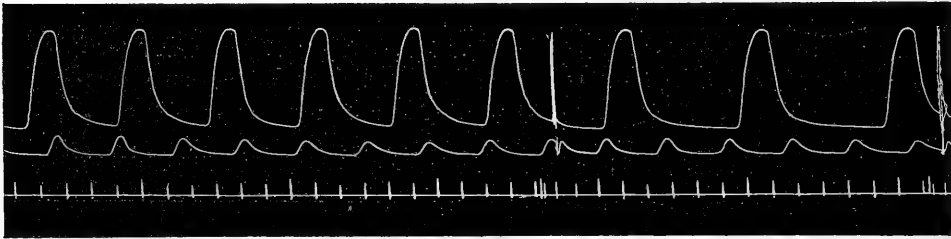


Fig. 5. Vorübergehende (s. Fig. 6) Dissoziation, nach Einengung der Atrioventrikularverbindung durch mechanische Reizung hervorgerufen.

einflussung herbeigeführt sein konnte. Erst kürzlich hat v. Kries²⁾ darauf hingewiesen, dass, wenn es auch am nächsten liegt, bei den nach derartigen Durchschneidungsversuchen auftretenden Blockerscheinungen an die Einengung der Bahn zu denken, doch daneben auch die funktionelle Änderung in Betracht gezogen werden muss, die das stehengebliebene Stück durch die benachbarte Verletzung erfahren haben kann. In der Tat liess sich in meinen Versuchen, besonders aber durch absichtlich hinzugefügte mechanische Eingriffe, wie Ziehen, Schütteln und dergleichen, gelegentlich Ventrikelsystolenausfall oder selbst vollständige Dissoziation hervorrufen (Fig. 5). Diese Störungen gehen indessen nach einiger Zeit stets wieder zurück (Fig. 6) und lassen sich eben dadurch mit ziemlicher Sicher-

1) l. c.

2) Skandinav. Arch. f. Physiol. Bd. 29 S. 89. 1913.

heit von denjenigen unterscheiden, die auf die Verengerung der Brücke selbst zu beziehen sind.

Derartige Fälle von vorübergehender, experimentell hervorgerufener, vollkommener Dissoziation zwischen A. und V. dürften, wenn sie auch wohl nicht mehr ganz vereinzelt dastehen, vom praktisch medizinischen Standpunkte Interesse beanspruchen.

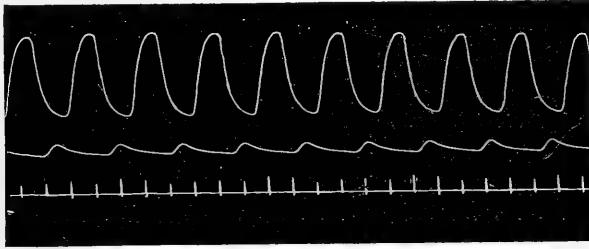


Fig. 6. Wiederherstellung der Koordination nach Dissoziation (s. Fig. 5).

III. Versuche am Froschherzen.

1. Bedeutung des rechten lateralen Bündels für die atrioventrikuläre Erregungsleitung.

a) Veränderungen nach Durchschneidung des Bündels.

Beispiel 1.

An dem isolierten normalen Herzen betrug

die Frequenz und die As.-Vs.-Zeit . . . um 9^h 15' 40 pro Min. und 0,26 Sek.
 Nach Durchschneidung des Bündels . . . „ 9^h 23' 33 „ „ „ 0,31 „

Beispiel 2. (Wasserfrosch.)

Normal um 8^h 40' 36 pro Min. und 0,33 Sek.
 Nach Durchschneidung „ 8^h 45' 36 „ „ „ 0,36 „

Beispiel 3. (Feldfrosch.)

Normal um 10^h 00' 32 pro Min. und 0,30 Sek.
 Nach Durchschneidung „ 10^h 08' 30 „ „ „ 0,35 „

Beispiel 4. (Feldfrosch.)

Normal um 9^h 30' 36 pro Min. und 0,31 Sek.
 Nach Durchschneidung „ 9^h 37' 36 „ „ „ 0,35 „

Beispiel 5. (Feldfrosch.)

Normal um 3^h 30' 28 pro Min. und 0,30 Sek.
 Nach Durchschneidung „ 3^h 40' 26 „ „ „ 0,37 „

Wie man aus diesen Beispielen ersieht, lässt sich nur eine geringe Verminderung in der Frequenz und eine minimale Verzögerung

der As.-Vs. nachweisen, Veränderungen, wie sie schon in der Laurens'schen Arbeit als allgemein experimentelle Schädigungen beschrieben wurden. Die aufgenommenen Kurven zeigen keine besondere Veränderung.

b) Veränderungen bei alleinigem Übrigbleiben des rechten lateralen Bündels.

| | Zeit | Schläge in der Min. | As.-Vs. Sek. |
|---|----------|------------------------|-----------------|
| Beispiel 6. (Feldfrosch.) | | | |
| Normal um | 2 h 15' | 39 | 0,45 |
| Bei alleinigem Übrigbleiben des Bündels „ | 2 h 45' | 36 | 1,05 |
| Beispiel 7. (Feldfrosch.) | | | |
| Normal um | 9 h 10' | 33 | 0,45 |
| Bei alleinigem Übrigbleiben des Bündels „ | 9 h 30' | 39 | 0,56 |
| Beispiel 8. (Wasserfrosch.) | | | |
| Normal um | 9 h 30' | 27 | 0,39 |
| Bei alleinigem Übrigbleiben des Bündels „ | 10 h 15' | 18 | 0,81 |
| Beispiel 9. (Feldfrosch.) | | | |
| Normal um | 8 h 20' | 30 | 0,45 |
| Bei alleinigem Übrigbleiben des Bündels „ | 8 h 40' | 27 | 0,6 |
| Beispiel 10. (Wasserfrosch.) | | | |
| Normal um | 3 h 10' | 35 | 0,40 |
| Bei alleinigem Übrigbleiben des Bündels „ | 3 h 50' | 35 | 0,76 |

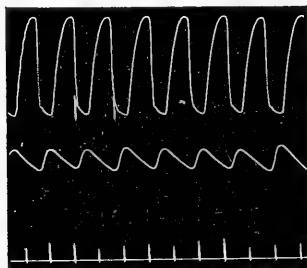


Fig. 7 a.

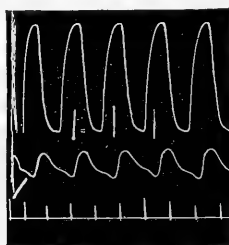


Fig. 7 b.

Fig. 7 a. Normal. Fig. 7 b. Erhaltung der Koordination bei alleinigem Übrigbleiben einer minimalen Brücke des rechten lateralen Bündels.

Das allein übrige rechte laterale Bündel wurde bis auf eine minimale Faser reduziert, so dass es sich mit der feinsten Schere nicht mehr weiter verjüngen liess. Dabei beobachtet man nun oft

vorübergehenden Systolenausfall der Kammer, aber schliesslich schlägt das Herz wieder gut koordiniert mit kräftiger Schlagfolge. Fig. 7 b zeigt die Kurve eines Froschherzens, dessen Kammer mit dem Vorhof nur noch durch eine ganz dünne Faser verbunden ist. Die Verlängerung der As.-Vs.-Zeit ist hier ziemlich bedeutend.

2. Bedeutung des linken lateralen Bündels für die atrio-ventrikuläre Erregungsleitung.

a) Veränderungen nach Durchschneidung des linken lateralen Bündels.

| | Zeit | Schläge in der Min. | As.-Vs. Sek. | Zimmer- temp. (°C.) |
|-------------------------------------|----------|------------------------|-----------------|------------------------|
| Beispiel 11. (Wasserfrosch.) | | | | |
| Normal um | 8 h 20' | 36 | 0,31 | 13 |
| Nach Durchschneidung . . . „ | 8 h 25' | 39 | 0,46 | |
| Beispiel 12. (Wasserfrosch.) | | | | |
| Normal um | 3 h 15' | 27 | 0,3 | 16 |
| Nach Durchschneidung . . . „ | 3 h 30' | 24 | 0,36 | |
| Beispiel 13. (Wasserfrosch.) | | | | |
| Normal um | 9 h 00' | 40 | 0,25 | 12,5 |
| Nach Durchschneidung . . . „ | 9 h 08' | 39 | 0,37 | |
| Beispiel 14. (Feldfrosch.) | | | | |
| Normal um | 8 h 30' | 35 | 0,30 | 13 |
| Nach Durchschneidung . . . „ | 8 h 40' | 36 | 0,46 | |
| Beispiel 15. (Feldfrosch.) | | | | |
| Normal um | 10 h 40' | 33 | 0,38 | 13,5 |
| Nach Durchschneidung . . . „ | 10 h 44' | 33 | 0,52 | |

In diesen Fällen war also ebenfalls eine beträchtliche Verzögerung der As.-Vs.-Zeit zu konstatieren. Die Frequenz und Kontraktionsform des Herzens boten dagegen keine wesentliche Veränderung.

b) Veränderungen bei alleinigem Übrigbleiben des linken lateralen Bündels.

| | Zeit | Schläge in der Min. | As.-Vs. Sek. | Zimmer- temp. (°C.) |
|--|---------|------------------------|-----------------|------------------------|
| Beispiel 16. (Feldfrosch.) | | | | |
| Normal um | 2 h 30' | 45 | 0,31 | 13,5 |
| Bei alleinigem Übrigbleiben des Bündels um | 2 h 55' | 42 | 0,46 | |

| | Zeit | Schläge in der Min. | As.-Vs. Sek. | Zimmer- temp. (° C.) |
|--|----------|------------------------|-----------------|-------------------------|
| Beispiel 17. (Feldfrosch.) | | | | |
| Normal um | 4 h 15' | 30 | 0,30 | 16 |
| Bei alleinigem Übrigbleiben des Bündels um | 4 h 50' | 24 | 0,42 | |
| Beispiel 18. (Wasserfrosch.) | | | | |
| Normal um | 9 h 23' | 30 | 0,30 | 16 |
| Bei alleinigem Übrigbleiben des Bündels um | 10 h 10' | 30 | 0,45 | |
| Beispiel 19. (Feldfrosch.) | | | | |
| Normal um | 9 h 15' | 34 | 0,31 | 16 |
| Bei alleinigem Übrigbleiben des Bündels um | 9 h 50' | 24 | 0,63 | |
| Beispiel 20. (Wasserfrosch.) | | | | |
| Normal um | 2 h 23' | 39 | 0,39 | 12,5 |
| Bei alleinigem Übrigbleiben des Bündels um | 2 h 55' | 33 | 0,39 | |
| Beispiel 21. (Feldfrosch.) | | | | |
| Normal um | 5 h 05' | 45 | 0,45 | 15 |
| Bei alleinigem Übrigbleiben des Bündels um | 6 h 38' | 38 | 0,72 | |

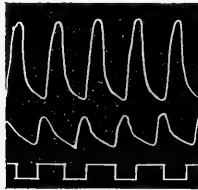


Fig. 8 a.

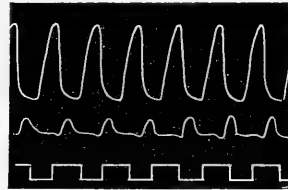


Fig. 8 b.

Fig. 8 a. Normal. Fig. 8 b. Erhaltung der Koordination bei alleinigem Übrigbleiben einer minimalen Brücke des linken lateralen Bündels.

In diesen Fällen konnte ich fast ausnahmslos weder Systolenausfall noch sonstige Störungen der Erregungsleitung beobachten, wenn auch das Bündel zur minimalen Faser verdünnt wurde (s. Fig. 8 b).

3. Bedeutung des dorsalen Bündels für die Erregungsleitung.

a) Durchschneidung des dorsalen Bündels.

| | Zeit | Schläge in d. Min. | As.-Vs. Sek. | Zimmer- temp. (° C.) |
|-------------------------------------|---------|-----------------------|-----------------|-------------------------|
| Beispiel 22. (Wasserfrosch.) | | | | |
| Normal um | 8 h 20' | 27 | 0,3 | 14,5 |
| Nach Durchschneidung „ | 8 h 26' | 21 | 0,31 | |

| | Zeit | Schläge in der Min. | As.-Vs. Sek. | Zimmer- temp. (°C.) |
|-------------------------------------|----------|------------------------|-----------------|------------------------|
| Beispiel 23. (Wasserfrosch.) | | | | |
| Normal um | 4 h 15' | 40 | 0,26 | 15 |
| Nach Durchschneidung . . . „ | 4 h 18' | 42 | 0,3 | |
| Beispiel 24. (Feldfrosch.) | | | | |
| Normal um | 3 h 40' | 35 | 0,3 | 13,5 |
| Nach Durchschneidung . . . „ | 3 h 44' | 36 | 0,45 | |
| Beispiel 25. (Feldfrosch.) | | | | |
| Normal um | 10 h 10' | 27 | 0,55 | 13,5 |
| Nach Durchschneidung . . . „ | 10 h 15' | 36 | 0,77 | |
| Beispiel 26. (Feldfrosch.) | | | | |
| Normal um | 9 h 00' | 38 | 0,31 | 13,0 |
| Nach Durchschneidung . . . „ | 9 h 04' | 38 | 0,36 | |

Im grossen und ganzen bemerkt man hier nur sehr geringe Veränderungen der As.-Vs.-Zeit und der Frequenz.

b) Alleiniges Übrigbleiben des dorsalen Bündels.

| | Zeit | Schläge in der Min. | As.-Vs. Sek. | Zimmer- temp. (°C.) |
|--|----------|------------------------|-----------------|------------------------|
| Beispiel 27. (Wasserfrosch.) | | | | |
| Normal um | 9 h 25' | 36 | 0,35 | 16 |
| Bei alleinigem Übrigbleiben des Bündels um | 10 h 00' | 36 | 0,62 | |
| Beispiel 28. (Feldfrosch.) | | | | |
| Normal um | 8 h 40' | 25 | 0,45 | 15,5 |
| Bei alleinigem Übrigbleiben des Bündels um | 9 h 30' | 21 | 0,81 | |
| Beispiel 29. (Feldfrosch.) | | | | |
| Normal um | 2 h 32' | 36 | 0,35 | 15 |
| Bei alleinigem Übrigbleiben des Bündels um | 3 h 07' | 36 | 0,58 | |
| Beispiel 30. (Wasserfrosch.) | | | | |
| Normal um | 9 h 10' | 32 | 0,30 | 15,5 |
| Bei alleinigem Übrigbleiben des Bündels um | 9 h 43' | 30 | 0,61 | |
| Beispiel 31. (Wasserfrosch.) | | | | |
| Normal um | 4 h 15' | 35 | 0,36 | 16 |
| Bei alleinigem Übrigbleiben des Bündels um | 4 h 35' | 34 | 0,7 | |

In diesen Fällen schlägt das Herz in vollständiger Koordination, bis das Bündel zur dünnsten Faser reduziert worden ist. In einem Falle bemerkte ich während des Versuches einen vorübergehenden

Systolenausfall der Kammer (Beispiel 28). As.-Vs. zeigt sich stets bedeutend verlängert. Die Kammerkontraktion zeigte gelegentlich eine spitzere Kurve als normal.

4. Bedeutung des ventralen Bündels für die Erregungsleitung.

a) Durchschneidung des ventralen Bündels hatte keinerlei nennenswerte Störungen zur Folge.

| | Zeit | Schläge in der Min. | As.-Vs. Sek. | Zimmer- temp. (°C.) |
|-------------------------------------|----------|------------------------|-----------------|------------------------|
| Beispiel 32. (Wasserfrosch.) | | | | |
| Normal um | 11 h 03' | 30 | 0,28 | 15 |
| Nach Durchschneidung . . . „ | 11 h 07' | 30 | 0,3 | |
| Beispiel 33. (Wasserfrosch.) | | | | |
| Normal um | 8 h 25' | 36 | 0,34 | 13,5 |
| Nach Durchschneidung . . . „ | 8 h 31' | 35 | 0,36 | |
| Beispiel 34. (Wasserfrosch.) | | | | |
| Normal um | 2 h 03' | 40 | 0,3 | 15 |
| Nach Durchschneidung . . . „ | 2 h 07' | 42 | 0,31 | |
| Beispiel 35. (Feldfrosch.) | | | | |
| Normal um | 3 h 03' | 28 | 0,33 | 16 |
| Nach Durchschneidung . . . „ | 3 h 08' | 31 | 0,35 | |
| Beispiel 36. (Feldfrosch.) | | | | |
| Normal um | 10 h 30' | 34 | 0,31 | 15,5 |
| Nach Durchschneidung . . . „ | 10 h 36' | 34 | 0,34 | |

b) Alleiniges Übrigbleiben des ventralen Bündels.

| | Zeit | Schläge in der Min. | As.-Vs. Sek. | Zimmer- temp. (°C.) |
|---|----------|------------------------|-----------------|------------------------|
| Beispiel 37. (Feldfrosch.) | | | | |
| Normal um | 9 h 15' | 36 | 0,45 | 15 |
| Bei alleinigem Übrigbleiben des Bündels um | 9 h 50' | 36 | 1,05 | |
| Beispiel 38. (Feldfrosch.) | | | | |
| Normal um | 9 h 20' | 41 | 0,30 | 14,5 |
| Bei alleinigem Übrigbleiben des Bündels um | 10 h 05' | 36 | 1,1 | |
| Beispiel 39. (Wasserfrosch.) | | | | |
| Normal um | 2 h 35' | 32 | 0,34 | 15 |
| Bei alleinigem Übrigbleiben des Bündels um | 2 h 57' | 32 | 0,95 | |
| Beispiel 40. (Feldfrosch.) | | | | |
| Normal um | 4 h 10' | 36 | 0,40 | 16 |
| Bei alleinigem Übrigbleiben des Bündels um | 5 h 15' | 33 | 1,26 | |

Hier war es unverkennbar und sehr bemerkenswert, dass das ventrale Bündel sich in keinem Falle bis zur minimalen Faser reduzieren liess, ohne dass die Reizleitungsstörung mehr oder minder deutlich auftrat. Die oben angegebenen Werte für As.-Vs. beziehen sich natürlich noch auf den gut koordinierten Zustand. Fig. 9 zeigt einen derartigen Versuch mit starker Verzögerung von As.-Vs. (b) gegenüber der Norm (a) und mit Kammersystolenausfall (c. d.).

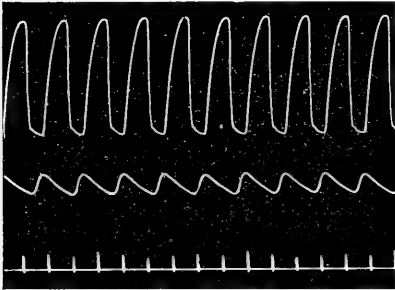


Fig. 9 a.

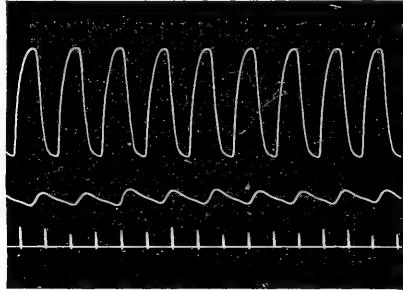


Fig. 9 b.

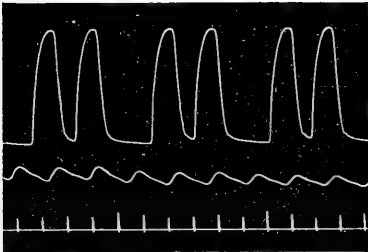


Fig. 9 c.

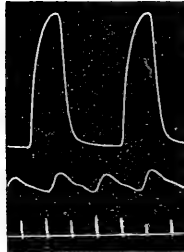


Fig. 9 d.

Fig. 9 a. Normal. Fig. 9 b. Verzögerung von As.-Vs. Fig. 9 c, d. Ventrikelsystolenausfall bei alleinigem Übrigbleiben einer Brücke des ventralen Bündels.

Falls das Bündel bis auf das kleinste Kaliber reduziert wurde, wie es bei den vorigen Bündeln geschah, so bekam ich in den meisten Fällen vollständige Dissoziation. Nur ausnahmsweise beobachtete ich, dass die Faser auch dann noch zur partiellen Koordination mit Systolenausfall ausreichte.

5. Bedeutung der ventrolateralen und dorsolateralen Zwischenbündel für die Erregungsleitung (siehe Schema S. 377).

Die Versuche mit alleinigem Übrigbleiben des einzelnen Zwischenbündels gaben im einzelnen Falle verschiedene Resultate.

a) Rechtes ventrolaterales Bündel.

Beispiel 41. (Feldfrosch).

Das isolierte Herz zeigte um 8^h 50' 40 Schläge in der Minute mit 0,25 Sek. As.-Vs. Um 9^h 45' isolierte ich ein dünnes Bündel im rechten ventralen Quadranten. Dabei entstand ein Ausfall der Ventrikelsystole. Um 9^h 53' stellte sich die Erregungsleitung wieder her, und es folgte alle zwei oder drei Kontraktionen ein Ausfall der Ventrikelsystole. Um 9^h 57' war sie wieder vollständig hergestellt. As.-Vs. war bis 0,6 verzögert. Der Herzschlag betrug 30 pro Minute. Wie man an der Kurve (Fig. 10 b) sieht, ist die Kontraktionsform der Kammer deutlich abgeplattet und verkleinert. Hierbei genügt dann ein leichter mechanischer Reiz an der Faser, um Systolenausfall (Fig. 10 c) oder sogar in anderen Fällen einen Stillstand der Kammer oder Dissoziation herbeizuführen.

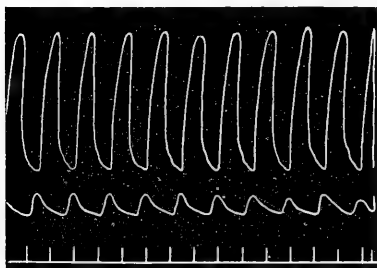


Fig. 10 a.

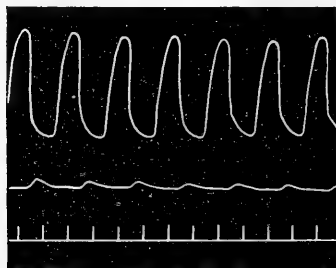


Fig. 10 b.

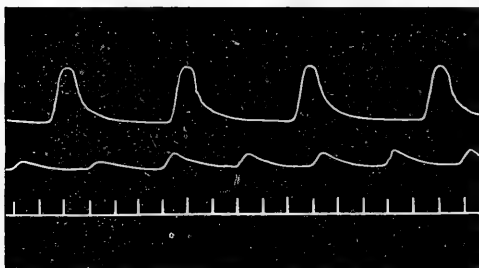


Fig. 10 c.

Fig. 10 a. Normal. Fig. 10 c. Dissoziation infolge mechanischer Reizung bei allein erhaltenem rechten ventrolateralen A.-V.-Bündel.

Andere Versuche mit dem rechten ventrolateralen Bündel ergaben folgende Resultate:

| | Zeit | Schläge in der Min. | As.-Vs. Sek. | Zimmer- temp. (°C.) |
|--|----------|------------------------|-----------------|------------------------|
| Beispiel 42. (Feldfrosch.) | | | | |
| Normal um | 1 h 55' | 33 | 0,31 | 16 |
| Bei alleinigem Übrigbleiben des Bündels um | 3 h 00' | 33 | 0,62 | |
| Beispiel 43. (Feldfrosch.) | | | | |
| Normal um | 10 h 23' | 45 | 0,37 | 15,5 |
| Bei alleinigem Übrigbleiben des Bündels um | 10 h 55' | 39 | 0,77 | |

b) Linkes ventrolaterales Bündel.

Bei allein übrigem linkem ventrolateralen Quadranten konnte ich stets Ausfall der Ventrikelsystole beobachten.

| | Zeit | Schläge in der Min. | As.-Vs. Sek. | Zimmer- temp. (°C.) |
|---|---------|------------------------|-----------------|------------------------|
| Beispiel 44. (Feldfrosch.) | | | | |
| Normal um | 3 h 17' | 30 | 0,45 | 15,5 |
| Nach der Isolierung des betreffenden Bündels betragen die Herzschläge 18. As.-Vs. 0,54 Sek. | | | | |

| | | | | |
|-----------------------------------|---------|----|------|----|
| Beispiel 45. (Feldfrosch.) | | | | |
| Normal um | 4 h 30' | 36 | 0,45 | 15 |
| Nach Isolierung „ | 5 h 10' | 18 | 0,95 | |

In beiden Fällen blieb der Systolenausfall ohne Wiederherstellung.

a) Rechtes dorsolaterales Bündel.

Wieweit dieses allein noch die a.-v. Erregungsleitung zu übernehmen vermag, zeigen folgende Versuche:

| | Zeit | Schläge in der Min. | As.-Vs. Sek. | Zimmer- temp. (°C.) |
|-------------------------------------|---------|------------------------|-----------------|------------------------|
| Beispiel 46. (Feldfrosch.) | | | | |
| Normal um | 8 h 35' | 38 | 0,34 | 14,5 |
| Isolierung des Bündels „ | 9 h 00' | 36 | 0,89 | |
| Beispiel 47. (Wasserfrosch.) | | | | |
| Normal um | 3 h 10' | 33 | 0,41 | 16 |
| Isolierung des Bündels „ | 3 h 45' | 28 | 0,95 | |

Ausser der sehr erheblichen Verzögerung von As.-Vs. war auch vorübergehender Systolenausfall zu bemerken, und es gelang nur mit grosser Schwierigkeit, das Bündel bis zu minimaler Verdünnung

zu reduzieren, ohne dass Kammerystolenausfall eintrat, der jedoch bei weiterer Erholung allmählich wieder in den Vollrhythmus übergang.

b) Linkes dorsolaterales Bündel.

| | Zeit | Schläge in der Min. | As.-Vs. Sek. | Zimmer- temp. (° C.) |
|--|---------|------------------------|-----------------|-------------------------|
| Beispiel 48. (Feldfrosch.) | | | | |
| Normal um | 4 h 40' | 40 | 0,3 | 15 |
| Bei alleinigem Übrigbleiben des Bündels um | 5 h 15' | 30 | 0,9 | |
| Beispiel 49. (Wasserfrosch.) | | | | |
| Normal um | 2 h 15' | 35 | 0,34 | 15,5 |
| Bei alleinigem Übrigbleiben des Bündels um | 2 h 40' | 30 | 0,89 | |

Auch bei alleinigem Übrigbleiben dieses Bündels kam es im allgemeinen stets zu Ventrikelsystolenausfall.

6. Bedeutung der Vorhofs-Scheidewand für die Erregungsleitung.

a) Durchschneidung der Scheidewand.

| | Zeit | Schläge in der Min. | As.-Vs. Sek. | Zimmer- temp. (° C.) |
|-------------------------------|---------|------------------------|-----------------|-------------------------|
| Beispiel 50. | | | | |
| Normal um | 1 h 40' | 42 | 0,31 | 15 |
| Nach Abschneidung „ | 1 h 55' | 40 | 0,36 | |
| Beispiel 51. | | | | |
| Normal um | 3 h 35' | 38 | 0,30 | 16 |
| Nach Abschneidung „ | 3 h 43' | 33 | 0,31 | |

Bei der Durchschneidung des Septums legte ich zuerst einen kleinen Längsschnitt an der ventralen Wand des Vorhofs an, und von dieser Schnittspalte aus schnitt ich mit einer spitzen Schere die Scheidewand etwa 2 mm oberhalb der atrioventrikulären Grenze durch. Hierbei ist es meist nicht zu vermeiden, dass zugleich auch einige Fasern ventraler und auch dorsaler Bündel verletzt werden.

b) Versuch mit alleinigem Übrigbleiben der Scheidewand.

Das alleinige Übriglassen der Scheidewand führte in zwölf Fällen ausnahmslos zum Stillstand des Ventrikels (Fig. 11). In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle traten spontane Kammerkontraktionen erst nach 5—15 Minuten ein. Die Kammerkontraktionen

verlaufen dabei höher, aber langsamer und völlig dissoziiert von der Vorhofstätigkeit (Fig. 11). Nach einer Reihe solcher Kontraktionen tritt wieder Stillstand ein. Wenn sich auch bei einzelnen Fällen Verschiedenheiten darbieten, so führten doch fast alle Fälle nach einigen Wiederholungen derartiger automatischer Erregungen der Kammer zum dauernden Stillstande. Der Vorhof dagegen schlug noch stundenlang ununterbrochen.



Fig. 11. Stillstand und Automatie der Kammer bei allein übriger Vorhofscheidewand.

Tabelle über die Bedeutung der einzelnen atrioventrikulären Verbindungs-bündel für die Koordination der A.- und V.-Tätigkeit am Froscherzen
(vgl. Schema S. 377).

| Allein übriges Bündel | As.-Vs. | Frequenz | Systolen-ausfall | Koordination |
|--------------------------|-----------------------------------|------------------------------------|-----------------------------|---------------------------------------|
| r. lateral l. lateral | stark verzögert gering verzög. | kaum verändert etwas verringert | vorübergehend kein | erhalten ohne Störung erhalten |
| dors. | stark verzögert | unverändert | selten, vorübergehend | völlig erhalten |
| ventr. | sehr stark verz. | kaum verändert | stets | meist völlig aufgehoben |
| r. ventrolat. | sehr stark verz. | kaum verändert | beträchtlich, vorübergehend | Ventrikelstillstand oder Dissoziation |
| l. ventrolat. | sehr stark verz. | stark verringert | dauernd | i.übrigen erhalten |
| r. dorsolat. | stark verzögert | etwas verringert | stets, vorübergehend | erhalten |
| l. dorsolat. | sehr stark verz. | etwas verringert | stets | erhalten |

IV. Ergebnisse am Froscherzen.

Zur besseren Übersicht über die angeführten Versuche diene die vorstehende Tabelle, aus der sich leicht die Bedeutung der ver-

schiedenen atrioventrikulären Verbindungsbündel für die atrioventrikuläre Erregungsleitung und Koordination ablesen lässt.

Wenn es sich auch im allgemeinen bestätigte, dass jedes Bündel des A.-V.-Ringes imstande ist, die Erregungsleitung zwischen A. und V. mehr oder weniger aufrecht zu erhalten, so ergibt die vorliegende Untersuchung doch aus den verschiedenen Folgen der äussersten Verschmälerung der einzelnen Bündel mit Sicherheit eine zum mindesten quantitativ verschiedene funktionelle Wertigkeit der einzelnen Bündel und damit bereits den Beginn einer Differenzierung der a.-v. Erregungsleitung im Froschherzen.

Den drei ventralen Bündeln könnte man eine Bedeutung für die Koordination der A.- und V.-Tätigkeit fast völlig absprechen; jedenfalls besitzen sie in dieser funktionellen Hinsicht den geringsten Wert, da nach grösstmöglicher Verdünnung dieser einzelnen Bündel, wenn sie allein übrigblieben als A.-V.-Verbindung, die Koordination entweder ganz aufgehoben war oder ein dauernder Ventrikelsystolenausfall oder Ventrikelstillstand eintrat. Entsprechend war auch während noch bestehender Koordination die As.-Vs.-Zeit am stärksten verzögert.

Im Gegensatz hierzu liessen sich besonders das dorsale wie auch die lateralen Bündel auf den minimalen, nicht weiter operativ reduzierbaren Querschnitt verjüngen, ohne dass andere Störungen als höchstens Verzögerung der As.-Vs.-Zeit und vorübergehender Ventrikelsystolenausfall eintraten. Es brauchte hier aber auch, bei sehr allmählichem etappenweisen Fortschritt der Durchschneidungen, gar keine Beeinträchtigung der Kammertätigkeit aufzutreten.

Die höchste funktionelle Bedeutung für die a.-v. Erregungsleitung besitzen demnach das dorsale und die beiden lateralen Bündel, während die beiden dorsolateralen Bündel insofern hinter ihnen zurückstehen, als bei ihrer alleinigen Zurücklassung ein Ventrikelsystolenausfall nicht vermieden werden konnte, wie er bei den anderen ebengenannten drei Bündeln gar nicht oder selten nur vorübergehend auftrat. Dieses Verhalten von dorsalem, rechtem und linkem lateralem Bündel einerseits und von rechtem und linkem dorsolateralem Bündel andererseits erinnert an die eingangs erwähnte Beobachtung, die an drei von 80 Fröschen gemacht werden konnte und in der Feststellung einer Konzentration der Bündel auf die beiden seitlichen und ein dorsales und ventrales bestand.

Funktionell besteht offenbar auch sonst am Froschherzen diese

Differenzierung für die Erregungsleitung unter Steigerung der Funktion dorsal und lateral und gleichzeitiger Herabsetzung auf der ventralen Seite.

V. Versuche am Salamanderherzen.

In Anbetracht der in den Hauptgruppen der Amphibien auftretenden Unterschiede im anatomischen Bau des Herzens, wie sie schon in dem unvollendeten Zustande der Vorhofsscheidewand bei den Urodelen gegenüber den Anuren zum Ausdruck kommt, und wie sie auch die Erwartung funktioneller Differenzen nahelegen, erschien es von Interesse, die beim Frosch angestellten Versuche auch auf einen Vertreter der Urodelen auszudehnen, und es wurde zu diesem Zwecke der Feuersalamander (*Salamandra maculata*) gewählt.

Da das Herz bei diesem Amphib ausserordentlich viel kleiner ist als beim Froschherzen, so konnte ich die Erregungsleitung hier nur in vier Quadranten der A.-V.-Verbindung, und zwar in den beiden lateralen, dem ventralen und dorsalen Bündel, prüfen. Das herausgeschnittene Herz schlägt eine Stunde lang regelmässig. Der Bulbus zeigt auch hier eine lebhaft Kontraktion im Anschluss an die der Kammer. An der dorsalen Fläche des Herzens verläuft ein ziemlich breites, bindegewebiges Band vom Sinus direkt nach dem Ventrikel hinüber. Dieses Gebilde entspricht offenbar dem Ligamentum dorsale bei der Eidechse und der Schildkröte¹⁾.

Wie Laurens¹⁾ im Gegensatz zu Imchanitzky²⁾ für das Reptilienherz, so konnte ich auch für das Salamanderherz leicht nachweisen, dass dieses Lig. dorsale für die Erregungsleitung keine Rolle spielt.

Während die Durchschneidung dieses Stranges keinerlei Störungen mit sich bringt, führt das alleinige Übrigbleiben des Lig. dorsale stets zum Stillstand der Kammer, die nachher in ganz verlangsamtem Tempo automatisch weiterschlägt.

Beim Frosch habe ich die Versuche über die verschiedenen Bündel im einzelnen mitgeteilt. Beim Salamander wird es in Anbetracht der viel geringeren Anzahl der Versuche zweckmässiger sein, die Versuchsergebnisse einzelner Fälle zu schildern.

1) Laurens, l. c.

2) Arch. f. Anat. (u. Physiol.) 1909 S. 117.

Salamander I.

Beim normal isolierten Herzen betrug um 9^h 18' die Frequenz 38, As.-Vs. 0,48 Sek. bei einer Zimmertemperatur von 15° C. Die Durchschneidung des dorsalen Bündels (des Atrioventrikular-rings, nicht zu verwechseln mit dem Lig. dorsale s. sinoventriculare) um 9^h 25' führte eine ziemlich bedeutende Verminderung der Frequenz (26) und eine Verzögerung der As.-Vs. (0,69 Sek.) herbei. Um 9^h 32' wurde das rechte laterale Bündel durchschnitten; die Anzahl der Schläge verminderte sich bis auf 21 in der Minute, As.-Vs. blieb dabei in demselben Verhältnis.

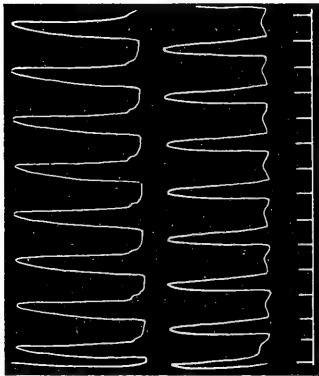


Fig. 12 a. Herzkurven vom Feuersalamander (s. Text).

Um 9^h 36' wurde das linke laterale Bündel durchschnitten; sogleich entstand ein gleichzeitiges Schlagen der Vorhöfe und Kammer, das nach einigen Sekunden in vollständigen Block überging.

Um 9^h 39' trat schon Stillstand der Kammer ein. Bald nach dem Stillstehen des Ventrikels fand eine starke Abschwächung der Vorhofskontraktionen statt, und zwar derart, dass sie nicht mehr zu registrieren waren.

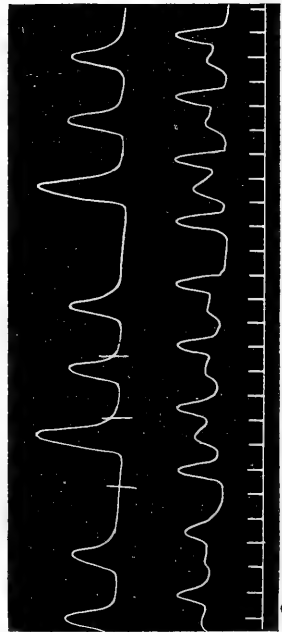
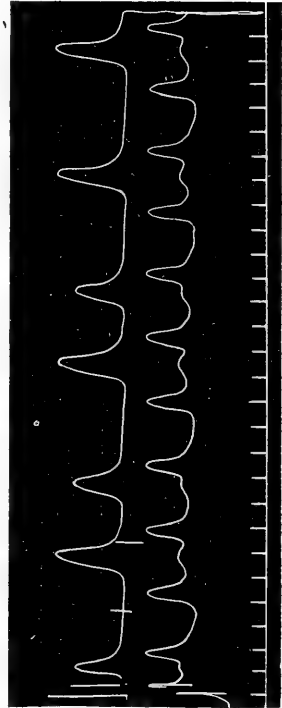


Fig. 12 b. Herzkurven vom Feuersalamander (s. Text).

Salamander II.

| | Zeit | Frequenz in der Min. | As.-Vs. Sek. | Zimmer- temp. (°C.) |
|--|---------|-------------------------|-----------------|------------------------|
| Normal isoliertes Herz . . . um | 2 h 15' | 33 | 0,71 | 16 |
| Das linke laterale Bündel durch- geschnitten um | 2 h 20' | 27 | 0,81 | |

Nach weiterer Durchschneidung auch des rechten lateralen Bündels um 2 h 28' bemerkte ich auch wieder ein nur kurz dauerndes und gleich im Anschluss an die Durchschneidung des Bündels auftretendes, gleichzeitiges Schlagen des Vorhofs und der Kammer. Darauf folgte dann Kammerstolenausfall, der zuerst im Verhältnis von 1:2, später von 1:3 auftrat. Wie die Kurven in Fig. 12 b zeigen, war jedesmal

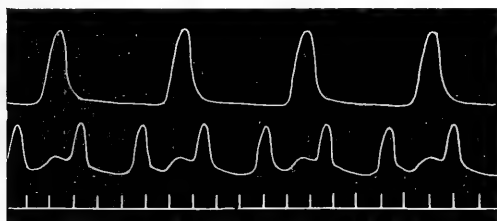


Fig. 13 a.

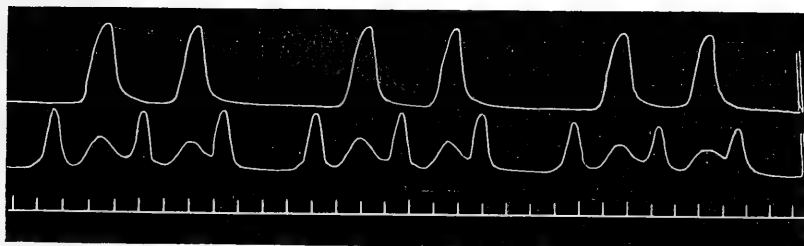


Fig. 13 b.

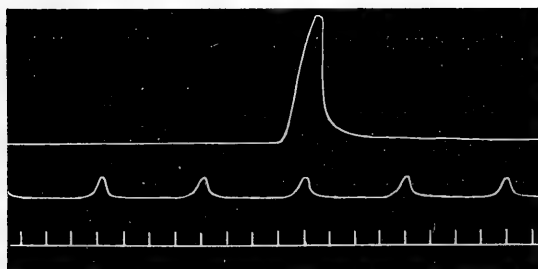


Fig. 13 c.

Fig. 13 a, b, c. Fortsetzung von Fig. 12 (s. Text).

die erste Ventrikelkontraktion die stärkste, die zweite und dritte der Reihe nach schwächer, und der letzten schloss sich dann der Ausfall an. Die genaue Messung der As.-Vs. ergab auch eine Verzögerung in der Reihe von 1,14 : 1,29, 1,35 und später von 1,35 und 1,50 Sekunden.

Um 2 h 35' stellte sich die Koordination der Schläge des Vorhofs und der Kammer besser wieder her, doch blieb noch ein Ausfall der Kammersystole bestehen (Fig. 13 a). Um 3 h wurden die ventralen Bündel abgeschnitten, doch erlitt der Zustand dadurch keine wesentliche Veränderung (Fig. 13 b). Jetzt handelte es sich also um alleiniges Übrigbleiben der dorsalen Bündel und der Scheidewand. Um 3 h 10' wurden die dorsalen Bündel abgeschnitten, und so blieb die Scheidewand allein übrig. Sogleich erfolgte totaler Block. Alle 20 Sekunden trat eine Kammerkontraktion auf, während im Vorhof alle 4 Sekunden ein Schlag erfolgte (Fig. 13 c).

Salamander III.

| | Zeit | Frequenz in der Min. | As.-Vs. Sek. | Zimmer- temp. (°C.) |
|--|---------|-------------------------|-----------------|------------------------|
| Normal um | 8 h 23' | 27 | 0,6 | 16 |
| Nach Durchschneidung des dorsalen Bündels um | 8 h 29' | 27 | 0,6 | |

Hier war eine bedeutende Verkleinerung der Kontraktionen der Kammer wie auch der Vorhöfe zu beobachten.

| | | | | |
|---|---------|----|------|---|
| Nach Durchschneidung des ventralen Bündels um | 8 h 35' | 27 | 0,71 | — |
|---|---------|----|------|---|

Kammer und Vorhöfe zeigen einen guten Schlag in koordiniertem Zustand ohne Kontraktionsausfall oder Unregelmässigkeit.

| | | | | |
|---|---------|----|------|---|
| Nach Durchschneidung des rechten lateralen Bündels um | 8 h 40' | 24 | 0,87 | — |
|---|---------|----|------|---|

Nachdem jetzt nur das linke laterale Bündel übriggeblieben, war doch keine Koordinationsstörung nachzuweisen, obwohl die Verzögerung der As.-Vs. ziemlich erheblich wurde und die Kontraktionen der Kammer wie der Vorhöfe in gleicher Weise beeinträchtigt schienen. Die Verbindungsbrücke war auch wie beim Frosch so ziemlich bis zum dünnsten Bündel reduzierbar, ohne dass in dem Zustand noch irgendeine Veränderung herbeigeführt wurde.

Salamander IV.

| | Zeit | Frequenz in der Min. | As.-Vs. Sek. | Zimmer- temp. (°C.) |
|--|----------|-------------------------|-----------------|------------------------|
| Normal um | 10 h 25' | 33 | 0,39 | 16 |
| Nach Durchschneidung des ventralen Bündels um | 10 h 28' | 33 | 0,39 | |
| Nach Durchschneidung des dorsalen Bündels um | 10 h 33' | 30 | 0,41 | |
| Nach Durchschneidung des linken lateralen Bündels um | 10 h 35' | 29 | 0,77 | |

Vorhöfe und Kammer schlugen bis zum Schluss stets rhythmisch-regelmässig, nur ab und zu liess sich eine geringe alternierende Kontraktion der Kammer nachweisen, wie ich sie in anderen Fällen allein schon infolge der Isolierung des Herzens bemerkte.

Salamander V.

| | Zeit | Frequenz in der Min. | As.-Vs. Sek. | Zimmer- temp. (°C.) |
|---------------------|---------|-------------------------|-----------------|------------------------|
| Normal um | 4 h 12' | 45 | 0,36 | 15 |

Nach Durchschneidung der beiden lateralen Bündel um 4 h 17' trat unter gleichzeitigem Kammerstolenausfall eine eigentümliche Veränderung der Schlagfolge ein, die in periodisch wiederkehrendem Verlust der Ventrikelfunktion bestand (Fig. 14 a und b). Diese Erscheinung wurde jedoch als koordinierter Zustand betrachtet.

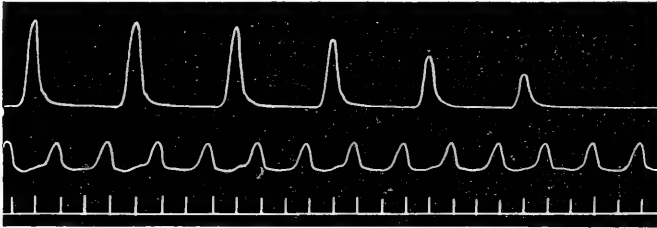


Fig. 14 a.

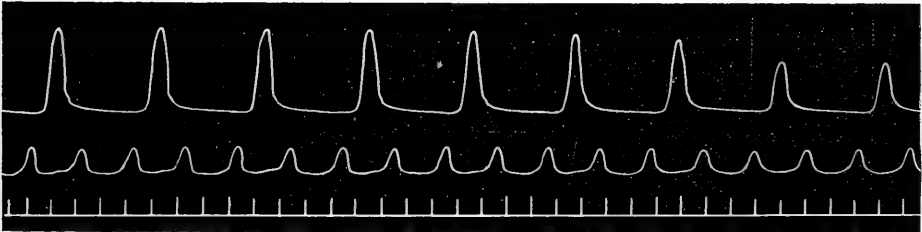


Fig. 14 b.

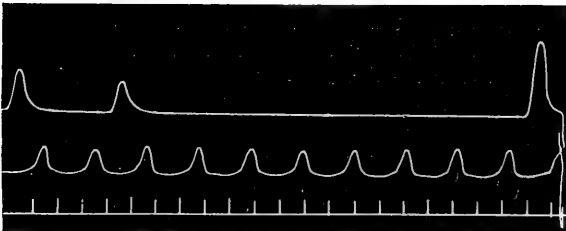


Fig. 14 b. (Fortsetzung.)

Fig. 14. Periodischer Verlust der Ventrikelfunktion beim Salamander.

Nach 10 Minuten war nur noch der Systolenausfall (1:2) zu beobachten (siehe Fig. 15 a). Die einzelne Kontraktion war sehr abgeschwächt, und die As.-Vs. bis auf 1,14 Sekunde verzögert.

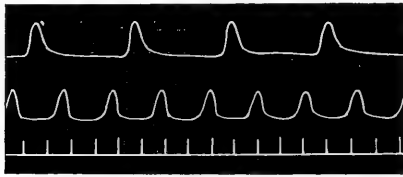


Fig. 15 a.

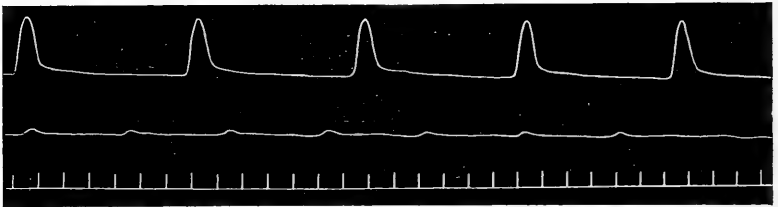


Fig. 15 b.

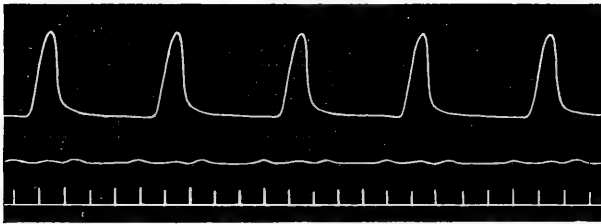


Fig. 15 c.

Fig. 15 a, b, c. Fortsetzung von Fig. 14 (s. Text).

Um 4^h 33' erfolgte die Durchschneidung des ventralen Bündels und der Scheidewand. Hierauf zeigt sich die Erscheinung des totalen Blocks (Fig. 15 b). Doch kurz nachher trat ein Zustand ein, in dem die Kammerkontraktion mit der der Vorhöfe mit allmählich verlängerter As.-Vs.-Zeit koordinierte; dies alles war ähnlich dem, was man vorher nach der Durchschneidung der beiden lateralen Bündel beobachtete. 3 Minuten später reichte die Koordination mit Systolenausfall wieder aus (siehe Fig. 15 c).

VI. Ergebnisse am Salamanderherzen.

Ziehen wir aus den im vorhergehenden einzeln beschriebenen Fällen das Ergebnis, so zeigt sich bezüglich der Bedeutung der verschiedenen Bündel des a.-v. Verbindungsringes für die a.-v. Erregungs-

leitung eine grundsätzliche Übereinstimmung mit den am Froschherzen gewonnenen Resultaten. Auch im Salamanderherzen tritt eine gewisse Differenzierung der a.-v. Erregungsleitung aus der in dieser Beziehung sehr verschiedenen funktionellen Wertigkeit der einzelnen Bündel beim alleinigen Übrigbleiben deutlich hervor. Auch hier reicht das ventrale Bündel allein zur Koordination beider Herzabschnitte nicht aus (Fall 1) und erweist dadurch wie beim Froschherzen seine geringe, wenn nicht überhaupt abzustreitende Bedeutung für die a.-v. Erregungsleitung.

Am besten und ohne andere Störung als Verzögerung von As.-Vs. hatten die beiden lateralen Bündel, jedes für sich allein nach Durchschneidung der übrigen drei Bündel, des ventralen, dorsalen und gegenseitig-lateralen, die Koordination aufrecht (3,4); nächst diesen dann das dorsale, bei dessen alleinigem Übrigbleiben allerdings in unseren Fällen ein lange anhaltender bzw. dauernder Ventrikelsystolenausfall eintrat (2,5).

Die Vorhofsscheidewand wie auch das Ligamentum dorsale s. sinoventriculare haben auch beim Salamanderherzen für die a.-v. Erregungsleitung keinerlei Bedeutung.

VII. Zusammenfassung der Ergebnisse.

Am Frosch¹⁾ und Salamanderherzen ergab sich aus Durchschneidungsversuchen in der Atrioventrikulargrenze eine gewisse Differenzierung der atrioventrikulären Erregungsleitung.

Die verschiedene funktionelle Wertigkeit des einzelnen Bündels des Atrioventrikularrings wurde nach dem Auftreten oder Ausbleiben von vorübergehenden und dauernden Überleitungsstörungen nach Durchschneidung sämtlicher übrigen Bündel und operativer Reduktion des betreffenden, allein übriggebliebenen auf ein minimales Faserbündel beurteilt.

Während das dorsale wie auch das rechte und linke laterale Bündel sich auf den minimalen, operativ nicht weiter reduzierbaren Querschnitt bringen liessen, ohne dass, wenn überhaupt, andere Störungen als höchstens ein schnell vorübergehender (Frosch) oder länger anhaltender (Salamander) Kammersystolenausfall eintraten, konnte bei alleinigem Übrigbleiben des rechten und linken dorso-lateralen²⁾ Bündels ein Kammersystolenausfall in keinem Falle ver-

1) Ergebnisse am Froschherzen s. auch S. 391.

2) Siehe Schema auf S. 377.

mieden werden, und bei Übrigbleiben einer allein aus Fasern des ventralen oder eines der beiden ventrolateralen Bündel bestehenden A.-V.-Brücke war die atrioventrikuläre Koordination entweder meist völlig aufgehoben (ventrales und rechtes ventrolaterales Bündel beim Frosch, ventrales beim Salamander, wo ventrolaterale nicht besonders unterschieden werden konnten) oder nur mit bleibendem Kammersystolenausfall erhalten (linkes ventrolaterales Bündel).

Hiernach kommt im Amphibienherzen den dorsalen und der lateralen Partien der Atrioventrikularverbindung eine höhere funktionelle Bedeutung für die a.-v. Erregungsleitung zu als den ventralen Teilen.

Auch im Salamanderherzen spielt weder die Vorhofsscheidewand (vgl. Frosch) noch das Ligamentum dorsale s. sinoventriculare (vgl. Reptilien) bei der a.-v. Erregungsleitung eine Rolle.

Zum Schluss erfülle ich die angenehme Pflicht, Herrn Professor E. Mangold für die Anregung zu dieser Arbeit wie für die freundliche Anleitung meinen herzlichen Dank auszusprechen.

(Aus dem physiologischen Institute der Universität Graz.)

Über das Verhalten des Muskels im Muskel- presssaft.

Von

Dr. **Th. Birnbacher**, Assistenten am Institute.

(Mit 2 Textfiguren.)

Inhaltsverzeichnis.

| | Seite |
|---|-------|
| Einleitung | 401 |
| Versuchsordnung und Technik | 402 |
| I. Die Verkürzung des Muskels im Presssaft | 406 |
| II. Die Bedingungen für das Auftreten der Verkürzung des Muskels im Presssaft | 410 |
| 1. Presssaft wärmestarrer Muskeln | 410 |
| 2. Die Dialyse des Presssaffes | 411 |
| 3. Die Neutralisation des Presssaffes | 414 |
| 4. Die Verkürzung und Gewichtszunahme des Muskels im Presssaft frischer Muskeln und in Säurelösungen | 418 |
| 5. Der Presssaft unter Sauerstoffdruck abgestorbener Muskeln | 428 |
| Zusammenfassung | 432 |
| Literaturverzeichnis | 433 |

Einleitung.

Im Jahre 1907 hat Winterstein¹⁾ nachgewiesen, dass der Säugetiermuskel bei ausreichender Sauerstoffversorgung seine Erregbarkeit verliert, ohne starr zu werden. Die Totenstarre des Muskels stellt demnach eine Erstickungserscheinung dar; sie ist nicht die Form, in der der Muskel abstirbt, sondern bedingt durch die Anhäufung intermediärer Stoffwechselprodukte bei ungenügender Sauerstoffversorgung. Zahlreiche Einflüsse, wie Ermüdung, mangel-

1) H. Winterstein, Über die physiologische Natur der Totenstarre des Muskels. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 120 S. 225—248 (S. 247). 1907.

hafte Durchblutung usw., beschleunigen den Eintritt der Starre, indem sie teils das Auftreten dieser Stoffwechselprodukte begünstigen, teils die Wegschaffung derselben verhindern. Ihre Anhäufung führt zu einer Schädigung des Muskelgewebes, die in früh eintretender Unerregbarkeit und Starre ihren Ausdruck findet.

Diese Überlegungen liessen die Frage auftauchen, ob es nicht möglich sei, einen schädigenden Einfluss dieser beim Absterben des Muskelgewebes gebildeten anoxydativen Zerfallsprodukte auf den überlebenden Muskel festzustellen.

Von der Vorstellung ausgehend, dass diese Erstickungsstoffe auch im Presssaft der Muskeln vorhanden sein müssen, untersuchte ich das Verhalten frischer, unverletzter, überlebender Muskeln im Muskelpresssaft. Ich bediente mich dazu der Muskeln von *Rana esculenta*.

Versuchsordnung und Technik.

Als Versuchsobjekte dienten drei Muskeln: Gastrocnemius, Sartorius und Semitendinosus (Caput dorsale). Namentlich der letzte der genannten Muskeln eignet sich, wenn er in entsprechender Weise präpariert wird, ganz vorzüglich zu den Untersuchungen über die Presssaftwirkung.

Vor dem Herauspräparieren der Muskeln wurde der Frosch quer durchschnitten. Ich stach das spitze Blatt einer anatomischen Schere unterhalb des Austrittes der Plexus ischiadici aus dem Rückenmarke seitlich in die Bauchwand ein und durchtrennte mit einem Scherenschlag quer zur Längsachse des Tieres den Rücken. Sodann wurde die vordere Bauchwand durchschnitten und nun erst, um den Frosch zu töten, Gehirn und Rückenmark ausgebohrt. Auf diese Weise vermied ich, die Muskulatur der hinteren Extremitäten beim Töten der Tiere heftig und ungleich zu erregen.

Die Präparation des Gastrocnemius erfolgte in der üblichen Weise unter sorgfältiger Vermeidung von Verletzungen der Muskeloberfläche. Die proximale, aus der Kniekehle entspringende Sehne wurde möglichst lang belassen, um sie in eine Schieberpinzette klemmen zu können, ohne Muskelfasern mitzuquetschen.

Der Sartorius eignete sich zu vorstehenden Versuchen am wenigsten, da sich seine kurze, zarte, proximale Sehne, ohne ein Stück Beckenknochen mitzunehmen, schwer ohne Quetschung von Muskelfasern fassen lässt. Da es häufig nötig war, zwei sym-

metrische Muskeln desselben Tieres zu benutzen, war es mir nicht möglich, den Beckenknochen mitzupräparieren, da an demselben beide Sartorii inserieren.

Die besten Dienste leistete mir, wie erwähnt, der Semitendinosus¹⁾ (Caput dorsale). Ich benutzte ihn daher auch fast ausschliesslich zu den nachstehenden Untersuchungen und zog Gastrocnemius und Sartorius nur zum Vergleiche heran. Der Semitendinosus setzt sich aus zwei schlanken Köpfen (Caput dorsale und Caput ventrale) zusammen. Letzteres lässt sich vom ganzen Semitendinosus abpräparieren, und man hat nun einen zarten, schlanken Muskel vor sich, der an jedem Ende eine dünne, lange Sehne trägt.

Die nachstehend beschriebene Versuchsanordnung diente zur Registrierung der Verkürzung von Froschmuskeln, die in verschiedene Flüssigkeiten eingetaucht wurden. Sie hatte folgenden Ansprüchen zu genügen: Es musste möglich sein, den Muskel rasch und vollständig in die Flüssigkeit einzutauchen und diese nach beliebig langer Einwirkung wieder zu entfernen. Da aus den hinteren Extremitäten eines Frosches nur relativ geringe Mengen Presssaft zu gewinnen sind (bei grösseren Tieren ca. 5—9 ccm) und das Pressen eine ziemlich zeitraubende Arbeit war, die auch an die physische Kraft des Experimentators nicht geringe Anforderungen stellte, musste mit dem Presssaft sparsam umgegangen werden. Die mir zur Verfügung stehende Presse gestattete höchstens die Extremitätenmuskulatur eines Tieres auf einmal zu pressen. Ausserdem war es nötig, für jeden Versuch Presssaft frisch zu bereiten; die Verwendung grösserer Mengen wäre schon aus Rücksicht auf den Materialverbrauch nicht gut möglich gewesen. Daher hatte die Versuchsanordnung auf möglichste Beschränkung in dieser Hinsicht zu achten. Ferner musste sie gestatten, die Verkürzung des belasteten, in die untersuchte Flüssigkeit getauchten Muskels zu messen und, wenn nötig, auch graphisch zu registrieren. Endlich sollte es möglich sein, den Muskel, sei es in Flüssigkeit, sei es in Luft, durch Induktionsschläge auf seine Erregbarkeit zu prüfen.

Der Muskel *M* wurde horizontal ausgespannt (s. Fig. 1). Ein Sehnenende desselben war in eine Schieberpinzette *S* geklemmt, die

1) Gaupp, Ecker und Wiedersheim, Anatomie des Frosches, 3. Aufl., 1. Abt. S. 184. Vieweg, Braunschweig 1896.

von einem Stativ getragen wurde, und zwar so, dass sie lotrecht stand. Durch die zweite Sehne stach ich ein Platinhäkchen, an das ein gewichster Seidenfaden F geknotet war. Dieser führte über eine sehr leicht bewegliche Hartfiberrolle R mit horizontal stehender Achse und wurde mittels eines an seinem anderen Ende befestigten Häkchens mit einem Arme eines zweiarmigen, horizontal stehenden Hebels H verbunden, der die Verkürzung des Muskels an einer berusteten Trommel anschrieb. Der andere Hebelarm trug ein Gewicht G , das ebenso wie der Angriffspunkt des Muskels in verschiedene Entfernungen von der Drehungsachse des Hebels gebracht werden konnte; dadurch waren Belastung und Hebelvergrößerung

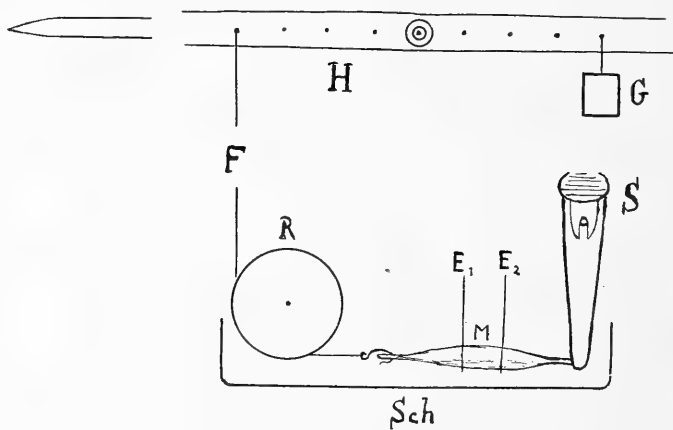


Fig. 1.

verschieden zu wählen. Gewöhnlich benutzte ich vierfache Vergrößerung bei einer Belastung von 4 g. Um auch zwei Muskeln gleichzeitig an derselben Trommel schreiben lassen zu können, benutzte ich ein Hebelpaar, das nach dem Prinzip der „Hebel für doppelte Suspension“¹⁾ — Engelmann benutzte diese Methode zu seinen Untersuchungen über die Erregung des Herzens — gebaut war.

Die Gefäße, deren ich mich zum Eintauchen des Muskels in die Flüssigkeit bediente, wurden durch Abschleifen der Längswand kleiner, an beiden Enden zugeschmolzener Glasröhren hergestellt. Es waren kleine Schiffchen, deren Kaliber und Länge so gewählt wurde, dass die Muskeln bei Verwendung geringer Flüssigkeits-

1) Tigerstedt, Handb. d. physiol. Method. Bd. 2 S. 125. Hirzel Leipzig 1911.

mengen vollständig und ohne Behinderung unter die Flüssigkeitsoberfläche getaucht werden konnten. Meist benutzte ich Schiffchen von 75 mm Länge und 9 mm Innendurchmesser; sie waren auf 8 mm Distanz der offenen Ränder aufgeschliffen und fassten ca. 5 cem Flüssigkeit. Diese Gefäße eigneten sich sehr gut zur Umspülung von Semitendinosi und kleineren Sartorien; für Gastrocnemien verwendete ich etwas kürzere und breitere Schiffchen. Sie sind auf ein Stativ aufsteckbar und können mittels einer daselbst angebrachten Hebevorrichtung gehoben und gesenkt werden, so dass der horizontal zwischen Schieberpinzette und Rolle ausgespannte, mit dem Hebel verbundene, belastete Muskel bei der Hebung des Schiffchens (Fig. 1, *Sch*) in die Flüssigkeit, bei Senkung desselben wieder aus derselben taucht. Die Rolle und die Spitzen der Branchen der Schieberpinzette tauchen mit ein. Der Auftrieb des Muskels in der Flüssigkeit ist so gering, dass er bei der gewählten Hebelvergrößerung (vierfach) und Belastung (4 g) nicht den geringsten Hebelausschlag beim Eintauchen des Muskels zu erzielen vermag. Zur Prüfung der direkten Erregbarkeit wurden dem Muskel von oben her zwei Platin-elektroden (Fig. 1, E_1 E_2) angelegt, die ihn nicht an der Verkürzung behinderten und, wenn nötig, während des Ein- und Austauchens in ihrer Lage belassen werden konnten. Die Reizung erfolgte mit Induktionsöffnungsschlägen eines absolut geeichten Schlitteninduktoriums nach Kronecker's Modifikation aus der Werkstätte Gebr. Bischhausen in Bern. In den primären Stromkreis war ein Doppelakkumulator von 4 Volt Spannung geschaltet.

Zum Pressen der Froschmuskeln diente mir eine kleine Lymphpresse. Ich verwendete stets nur die Muskulatur der hinteren Extremitäten, die in Leinwandsäckchen ohne Zusatz von Sand usw. ausgepresst wurde. Wenn es darauf ankam einen möglichst wenig durch Blut gefärbten Presssaft zu erhalten, wurden die Frösche früher entblutet. Ich durchspülte das Gefäßsystem des durch einen Schlag auf den Kopf betäubten Tieres vom Bulbus aortae aus mit Ringer- oder physiologischer Kochsalzlösung nach der Methode von Kühne¹⁾. Nachdem ich mich überzeugt hatte, dass die Durchspülung und Befreiung der Muskeln von Blut vor dem Pressen

1) W. Kühne, Untersuchungen über Bewegungen und Veränderungen der kontraktiven Substanzen. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859 S. 564—640 und S. 748—835 (S. 769).

keinen nachweisbaren Einfluss auf die Wirksamkeit des Presssaftes ausübt, sah ich davon später ab.

Es kam Presssaft frischer und Presssaft totenstarrer Muskeln zur Verwendung¹⁾.

Zur Gewinnung des ersteren wurden die Muskeln sofort nach dem Tode der Tiere von den Knochen abpräpariert, mit einer grossen Schere zerschnitten und in Leinwandsäckchen gepresst. Der Starrepresssaft wurde aus Muskeln gewonnen, die zur Beschleunigung des Prozesses bei höherer Temperatur gehalten worden waren. Einem Frosche wurde die Haut dicht unter dem Ansätze der oberen Extremitäten ringsherum durchschnitten, dann gegen das Becken zurückgeklappt und dann das Tier in der früher erwähnten Weise quer durchschnitten. Nun konnte die leere Haut über dem durchschnittenen Kreuzbein fest mit Bindfaden zusammengebunden werden, um die Muskulatur vor dem Eindringen von Wasser zu schützen. Dieses ganze unenthäutete Schenkelpräparat wurde im Wasserbad von 31° C. — ich verwendete stets 0,65% Kochsalzlösung (obwohl die Muskeln nicht enthäutet waren) — in den Brutschrank gestellt. Nach ca. 6—10 Stunden war die Muskulatur völlig starr. Sie wurde von den Knochen abgeschnitten und gepresst. Um Presssaft von Muskeln, deren Starre bereits gelöst war, zu gewinnen, belies ich sie entsprechend länger im Brutschranke.

I. Die Verkürzung des Muskels im Presssaft.

Sobald der frische, unverletzte Froschmuskel in Froschmuskelpresssaft getaucht wird, verkürzt er sich. Die Verkürzung beginnt am Semitendinosus ca. 0,25—0,5 Sekunden nach dem Eintauchen und erreicht das Maximum nach ca. 5—10 Sekunden. Sie erfolgt meist nicht ruckweise, sondern stetig, wie aus der beigegebenen Kurve (Fig. 2) ersichtlich ist. Der Semitendinosus behält diese Verkürzung verschieden lange Zeit bei, um sich hernach wieder im Verlaufe von 10—40 Minuten, bei einer Belastung von 4 g, bis zur

1) Wenn im folgenden vom Presssaft frischer oder Presssaft totenstarrer Muskeln die Rede ist, beziehen sich diese beiden Ausdrücke natürlich nur auf den Zustand der Muskeln vor dem Pressen. Denn da die Muskulatur unter der starken mechanischen Schädigung des Pressens auch erstarrt, ist selbstredend der sogenannte Presssaft frischer Muskeln auch ein Presssaft starrer Muskeln. Der Presssaft frischer Muskeln soll kurz als „frischer Presssaft“, der starrer Muskeln als „Starre-Presssaft“ bezeichnet werden.

ursprünglichen Länge nachzudehnen. Die Nachdehnungszeit des Gastrocnemius stimmt ungefähr mit der des Semitendinosus überein; viel rascher als die anderen beiden Muskeln erreicht jedoch meist der Sartorius bei gleicher Belastung seine ursprüngliche Länge wieder. Nach kurzer Zeit¹⁾ tritt völlige Unerregbarkeit der Muskeln im Presssaft ein. Gastrocnemien sind nach 1—3 Stunden, Semi-

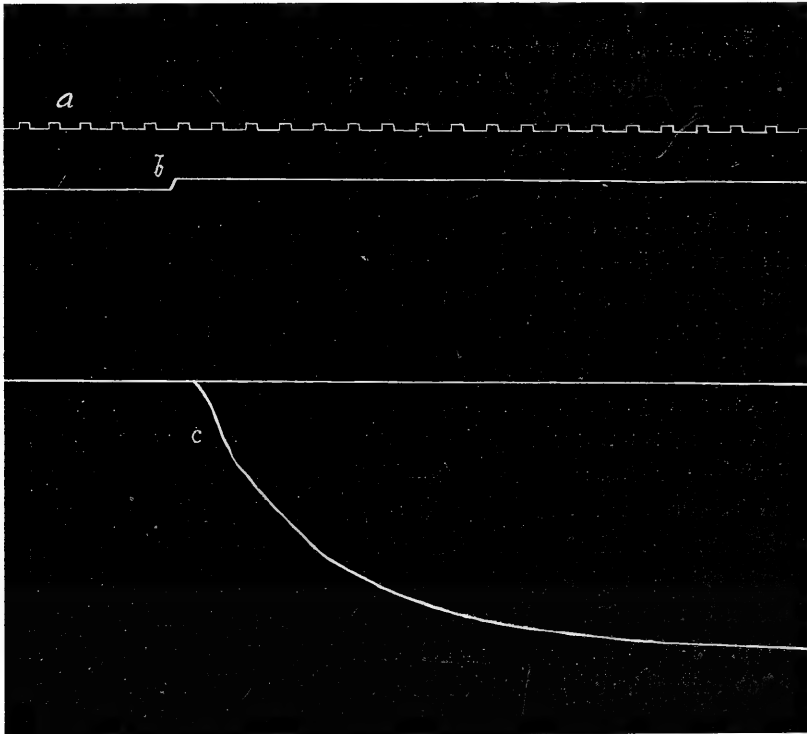


Fig. 2. Verkürzung des Semitendinosus im frischen Presssaft.
a Zeitmarkierung, $\frac{1}{2}$ Sek., *b* Eintauchmarke, *c* Verkürzungskurve.

tendinosi nach 25—45 Minuten für selbst starke faradische Reize unerregbar. Nach Übertragen der Muskeln in physiologische Kochsalzlösung sieht man jedoch häufig die Erregbarkeit wiederkehren, wenn die Übertragung nicht zu lange nach eingetretener Unerregbarkeit vorgenommen wird. Die Starreverkürzung zeigen in Presssaft eingelegte Muskeln stets früher als in 0,65 % iger Kochsalzlösung

1) Bekanntlich bleiben Froschmuskeln in physiologischer Kochsalzlösung tagelang erregbar.

liegende, wovon ich mich durch Versuche, die meist am Gastrocnemius ausgeführt wurden, in einer Reihe von Fällen überzeugen konnte. Zu diesen Versuchen wurden stets symmetrische Muskeln desselben Tieres verwendet, die, gleich belastet, ihre Verkürzungen an einer langsam rotierenden berussten Trommel anschrieben. Im Presssaft konnten vom Momente des Eintauchens bis zur völligen Unerregbarkeit niemals Zuckungen des Muskels wahrgenommen werden, wie sie in physiologischer Kochsalzlösung, namentlich in der ersten Zeit nach dem Einhängen, sehr oft zu beobachten und schon von Nagel¹⁾ beschrieben worden sind. Der Semitendinosus verkürzt sich, wenn er mit 4 g belastet ist, im Presssaft frischer Muskeln ungefähr um 25—35 Längenprocente²⁾.

Ein Semitendinosus der durchschnittlichen Länge von 35 mm leistet, mit 4 g belastet, bei der Kontraktion um 25—35 % eine Arbeit von 3,5—4,9 g/cm. Es verkürzen sich selbst mit aller Vorsicht präparierte, symmetrische Muskeln desselben Tieres bei derselben Belastung und in demselben Presssaft nicht um dasselbe Stück. Ich verwendete grosse Mühe auf die Erzielung derselben Verkürzung symmetrischer Muskeln in demselben Presssaft, da ich damit ein wertvolles Maass zur Vergleichung der verkürzenden Wirkung verschiedener Presssäfte zu gewinnen hoffte. Es muss jedoch bemerkt werden, dass die Beurteilung der Wirksamkeit verschiedener Presssäfte nach den Verkürzungen, die sie an selbst symmetrischen Muskeln desselben Tieres erzeugen, vorsichtig zu geschehen hat, und dass kleine Verkürzungsdifferenzen gar nichts beweisen. Jedenfalls spielt der physiologische Zustand des Muskels, Schädigung seiner Oberfläche, Zerrung, Austrocknung usw., eine grosse Rolle, Zufälligkeiten, die selbst bei der schonendsten Präparation nicht ganz zu vermeiden sind. Ich beschränkte mich daher in der Hauptsache darauf, zu untersuchen, unter welchen Bedingungen die Verkürzung im Presssaft überhaupt zustande kommt, und wodurch sie zu verhindern ist.

Die Verkürzung tritt nur einmal auf, d. h. ein Muskel, der sich einmal im Presssaft verkürzt hat, zeigt bei einer zweiten Umspülung

1) W. Nagel, Experimentelle Untersuchungen über die Totenstarre bei Kaltblütern. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 58 S. 279—307 (S. 291). 1894.

2) Die Verkürzung ist stets in Prozenten der Länge des unverkürzten, belasteten Muskels angegeben. Bei Bestimmung der Muskellänge wurde von einer Insertion der Muskelfaser an die Sehne bis zur anderen gemessen.

keine Verkürzung mehr, es sei denn, dass er nach der ersten Verkürzung längere Zeit hindurch in Ringer-Lösung oder physiologischer Kochsalzlösung ausgewaschen wurde. Durch mehrmaliges Ausspülen in diesen Salzlösungen lässt sich zuweilen die Verkürzung im Presssaft mehrmals an demselben Muskel erzielen, doch wird sie immer geringer und tritt endlich gar nicht mehr auf. Dieses einmalige Auftreten der Verkürzung macht den Muskel für weitere Verkürzungsversuche untauglich und erlaubt nicht, zwei Presssäfte an demselben Muskel zu vergleichen, wenn sie in ihrer Wirksamkeit nicht sehr verschieden sind, in welchem Falle der wirksamere bei späterer Umspülung noch eine weitere Kontraktion zu erzielen vermag.

Zunächst musste festgestellt werden, ob die Verkürzung eine Folge der direkten Einwirkung des Presssaftes auf die kontraktile Substanz des Muskels sei, oder ob der Presssaft vielleicht auf den Nerven erregend wirke, so dass die Kontraktion unter Vermittlung der nervösen Elemente des Muskels entstehe.

Gegen eine Reizung vom Nerven aus spricht schon die lange Latenzzeit von 0,25—0,5 Sekunden, ferner die langsame Kontraktion — der Semitendinosus braucht mindestens 2—3 Sekunden vom Beginn der Verkürzung bis zu ihrem Maximum —, endlich die langsame Nachdehnung, die bis zur Erreichung der ursprünglichen Länge mindestens 5 Minuten in Anspruch nimmt. Auf das Eintauchen des Nerven in Presssaft reagiert der Muskel in keiner Weise. Die Presssaftkontraktion lässt sich ebenso am curaresierten Muskel beobachten wie am normalen. Als Beleg sei hier ein Versuch geschildert.

Versuchsprotokoll Nr. 25.

Nachdem sämtliche Muskeln eines curaresierten Frosches vom Nerven aus unerregbar geworden waren, wurden die zwei Semitendinosi und die zwei Sartorien präpariert und mit Presssaft frischer Froschmuskeln umspült.

| | Länge | Verkürzung | Be- lastung |
|-----------------|-------|-----------------|----------------|
| Se ₁ | 36 mm | 12,7 mm = 35,3% | 4 g |
| Se ₂ | 36 " | 12 " = 33,3% | 4 " |
| Sa ₁ | 48 " | 3,8 " = 7,9% | 4 " |
| Sa ₂ | 48 " | 6,8 " = 14,2% | 4 " |

Aus der Art der Kontraktion, der Wirkungslosigkeit des Presssaftes gegenüber dem Nerven und der Wirkung auf den curaresierten Muskel geht hervor, dass die Verkürzung des Muskels im Presssaft durch direkte Einwirkung desselben auf die Muskelsubstanz zustande kommt. Wir haben es bei der Presssaftwirkung offenbar mit einer direkten chemischen Reizung des Muskels zu tun, worauf wir im Laufe dieser Untersuchungen noch zurückkommen werden.

Die Verkürzung frischer Froschmuskeln trat in allen Presssäften ungefähr in derselben Stärke auf; eine Ausnahme bildete nur der Presssaft von Muskeln, die in fast reiner Sauerstoffatmosphäre abgestorben waren; dieser erzeugte keine Verkürzung am frischen Froschmuskel.

In derselben Weise wie Presssaft frischer, wirkt Presssaft totenstarrer oder totenstarr gewesener Froschmuskeln. Auch er erzeugt eine Verkürzung am frischen Muskel, die sich weder durch die zeitlichen Verhältnisse ihres Auftretens noch durch ihre Grösse von der Verkürzung im frischen Presssaft unterscheiden liess.

II. Die Bedingungen für das Auftreten der Verkürzung des Muskels im Presssaft.

1. Presssaft wärmestarrer Muskeln.

Auch im Presssaft wärmestarrer Muskeln sind dieselben Wirkungen auf den frischen Froschmuskel zu beobachten. Kühne¹⁾ unterscheidet bekanntlich eine bei 40° C. eintretende Wärmestarre, die er mit der bei niedrigeren Temperaturen auftretenden Zeitstarre identifiziert, und eine bei 45° C. zu beobachtende noch intensivere Starre, die von ihm als eigentliche Wärmestarre bezeichnet wird. Ich bereitete mir wärmestarre Muskeln durch Eintauchen enthäuteter Froschschenkelpräparate in 0,65%ige Kochsalzlösung, die auf der entsprechenden Temperatur erhalten wurde. Bei 40° C. werden, wie Kühne selbst angibt, nur dünne Muskeln, wie z. B. Sartorien, sofort nach dem Eintauchen völlig starr; es ist daher nötig, ganze Schenkelpräparate längere Zeit in der auf 40° C. erwärmten Kochsalzlösung zu belassen, um zu erreichen, dass auch die inneren Fasern dieselbe Temperatur annehmen und erstarren. Man darf nicht versäumen, sich beim Abpräparieren der Muskulatur von der

1) Kühne, l. c. S. 784.

völligen Starre und Unerregbarkeit tiefer gelegener Muskelabschnitte zu überzeugen. Bei zu kurzer Wärmeeinwirkung fand ich manchmal die von einem Mantel erstarrter Muskelsubstanz umgebenen, zentral gelegenen Fasern noch frisch und erregbar. Im allgemeinen genügt ein Verweilen von $\frac{1}{2}$ —1 Stunde in der Kochsalzlösung von 40° C. für Präparate nicht zu grosser Frösche; bei 45° C. sind meist 10—15 Minuten hinreichend.

Die Untersuchung der Presssäfte solcher bei 40 oder 45° C. erstarrter Muskeln ergab nun, dass in ihnen die Verkürzung des frischen Semitendinosus mit dem gleichen zeitlichen Verlaufe und ungefähr in derselben Grösse zu beobachten ist wie in den Presssäften frischer oder zeitstarrer Muskeln. Die Verkürzungen treten am frischen Semitendinosus stets auf und betragen im Mittel 25—35 % der Länge des unverkürzten mit 4 g belasteten Muskels. Es lässt sich kein Einfluss der Erstarrungstemperatur auf die Wirksamkeit des Presssaftes nachweisen. Die Verkürzung tritt auch im Presssaft gekochter Muskeln ein. Die enthäuteten Schenkelpreparate wurden in siedende Kochsalzlösung getaucht und ca. 5 Minuten lang darin belassen; die Muskeln waren weich gekocht und liessen sich mit der Pinzette leicht vom Knochen abziehen. Auch der Presssaft dieser gekochten Muskeln wirkte kontrahierend auf den frischen Semitendinosus, Gastrocnemius oder Sartorius. Kontrollversuche mit Presssaft, der aus frischen, wärme- oder zeitstarrten Froschmuskeln bereitet und dann gekocht worden war, bestätigten diese Befunde. Es lässt sich durch Aufkochen des Presssaftes nicht einmal eine Abschwächung seiner kontrahierenden Wirkung auf den frischen Froschmuskel erzielen. Ein Versuch über die Hitzebeständigkeit der Verkürzungskörper im Presssaft wird im folgenden (s. S. 413) bei Besprechung der Dialyse des Presssaftes Erwähnung finden.

Die Substanzen, welche die Kontraktion des frischen Froschmuskels im Presssaft bewirken, werden also auch bei dem relativ rasch verlaufenden Absterbeprozesse des plötzlich einer hohen Temperatur (Siedehitze) ausgesetzten Muskelgewebes gebildet und sind hitzebeständig.

2. Die Dialyse des Presssaftes.

Wenn man Presssaft, sei es frischer, totenstarrer oder wärme-starrer Froschmuskeln gegen grössere Mengen einer für den frischen Froschmuskel indifferenten Flüssigkeit dialysiert, verliert der Press-

saft seine verkürzende Wirkung auf den frischen Muskel. Die die Verkürzung bewirkenden Stoffe gehen also offenbar in die indifferente Flüssigkeit über, sie sind dialysabel. In der Tat lassen sie sich auch darin nachweisen. Dialysiert man nämlich ein bestimmtes Volumen Presssaft gegen ungefähr dasselbe Volumen einer physiologischen Salzlösung (0,65 %ige Kochsalz- oder Ringer-Lösung), so wirkt auch diese ebenso stark kontrahierend auf den frischen Muskel wie der Presssaft.

Zur Dialyse verwendete ich Abderhalden's Diffusionshülsen Nr. 579 A (Schleicher & Schüll, Düren). Diese Hülsen wurden vor dem Gebrauch nach Abderhalden's Vorschrift auf ihre Durchlässigkeit für Peptone und Undurchlässigkeit für Eiweiss geprüft. Der Presssaft wurde stets gegen 0,65 %ige Kochsalzlösung dialysiert. Natürlich ergibt auch die Dialyse gegen Ringer-Lösung dieselben Resultate, wovon ich mich durch Kontrollversuche überzeugen konnte. Hier mögen zwei Versuche über die Wirkung mit verschiedenen Mengen 0,65 %iger Kochsalzlösung dialysierten Muskelpresssaftes Platz finden.

Versuchsprotokoll Nr. 44.

5 ccm frischen Muskelpresssaftes werden gegen 200 ccm 0,65 %iger Kochsalzlösung bei Zimmertemperatur (20° C.) 12 Stunden lang dialysiert. 5 ccm desselben Presssaftes werden gegen 5 ccm Kochsalzlösung dialysiert. Nun werden zwei Semitendinosi desselben Frosches jeder zuerst mit dem $\frac{5}{200}$ und darauf mit dem $\frac{5}{5}$ dialysierten Presssaftes umspült.

| | Länge | Verkürzung in $\frac{5}{200}$ Presssaft | Verkürzung in $\frac{5}{5}$ Presssaft | Belastung |
|----------------|-------|---|---------------------------------------|-----------|
| S ₁ | 31 mm | — | 5,7 mm = 18,4% | 4 g |
| S ₂ | 32 " | — | 6 " = 18,7% | 4 " |

Im Presssaft, der mit der 40fachen Menge 0,65 %iger Kochsalzlösung dialysiert worden war, zeigt der frische Froschmuskel keine Verkürzung; derselbe Muskel verkürzt sich jedoch bei Umspülung mit Presssaft, der mit derselben Menge 0,65 %iger Kochsalzlösung dialysiert wurde.

Versuchsprotokoll Nr. 43.

12 ccm frischen Presssaftes werden gegen 12 ccm 0,65 %iger Kochsalzlösung bei Zimmertemperatur (20° C.) 7 Stunden lang dialysiert. Mit dem dialysierten Presssaft und dem Kochsalzlösungs-

dialysat¹⁾ wird je ein frischer Semitendinosus desselben Frosches umspült und die Verkürzung registriert.

| | Länge | Verkürzung | Be- lastung | |
|----------------|-------|-----------------|----------------|-------------------------|
| S ₁ | 40 mm | 12,7 mm = 31,7% | 4 g | dialysierter Presssaft |
| S ₂ | 40 " | 12,5 " = 31,2% | 4 " | Kochsalzlösungsdialysat |

Wenn Muskelpresssaft mit derselben Menge 0,65 %iger Kochsalzlösung dialysiert wird, wirkt sowohl er als auch das Kochsalzlösungsdialysat ungefähr gleich stark verkürzend auf den frischen Froschmuskeln. Dasselbe Resultat wie am Presssaft frischer Froschmuskeln erhält man auch bei Dialyse von Presssäften des zeitstarren und wärmestarren Muskels, einerlei, ob der Muskel im starren Zustande oder nach Eintritt der Starrelösung gepresst wird.

Die Substanzen, welche die Verkürzung des frischen Froschmuskels im Muskelpresssaft bewirken, sind dialysabel, sie gehen durch Membranen hindurch, die für Eiweisskörper undurchlässig sind.

An dieser Stelle möchte ich einen Versuch über die Hitzebeständigkeit der Verkürzungstoffe im Presssaft anführen, der am Kochsalzlösungsdialysat leichter und bequemer auszuführen ist als am Presssaft selbst, da die Ausfällung der Eiweisskörper dabei wegfällt.

Versuchsprotokoll Nr. 46.

12 ccm frischen Presssaftes werden gegen 12 ccm 0,65 %iger Kochsalzlösung bei Zimmertemperatur 14 Stunden lang dialysiert. Das Kochsalzlösungsdialysat wird in zwei gleiche Teile geteilt, deren einer aufgeköcht wird. Zwei Semitendinosi desselben Frosches werden, einer mit der gekochten, der andere mit der nicht gekochten Hälfte des Dialysates umspült und die Verkürzungen registriert.

| | Länge | Verkürzung | Be- lastung | |
|----------------|-------|----------------|----------------|--------------------------|
| S ₁ | 34 mm | 7,7 mm = 22,6% | 4 g | gekochtes Dialysat |
| S ₂ | 35 " | 8 " = 22,8% | 4 " | nicht gekochtes Dialysat |

1) In der Folge sei, wenn von der Dialyse des Presssaftes gegen physiologische Kochsalzlösung gesprochen wird, der dialysierte Presssaft als Presssaftdialysat, die Kochsalzlösung als Kochsalzlösungsdialysat bezeichnet.

Die Verkürzungen der Semitendinosi sind in beiden Dialysathälften, in der gekochten wie in der nicht gekochten fast gleich. Siedehitze zerstört nicht die Verkürzungsstoffe im Presssaftdialysat.

3. Die Neutralisation des Presssaftes.

Die Eigenschaften der erwähnten, im Presssaft enthaltenen Stoffe, dialysabel und hitzebeständig zu sein, legten die Vermutung nahe, dass die Verkürzung und frühe Erregbarkeitsabnahme frischer Muskeln im Presssaft auf einer Säurewirkung beruhen könnte. Sowohl Presssaft frischer als auch totenstarrer Muskeln reagiert sauer, und es wäre immerhin möglich, dass diese beim Absterben des Muskelgewebes gebildete Säure — in erster Linie hätten wir an Milchsäure, eventuell an Phosphorsäure zu denken — chemisch reizend auf den Muskel wirke und seine Verkürzung bedinge.

Wenn man den frischen Froschsemitendinosus mit Milchsäure- oder Phosphorsäurelösungen umspült, zeigt er gleich nach dem Eintauchen eine Verkürzung. Dieselbe tritt innerhalb gewisser Grenzen um so rascher ein und ist um so stärker, je höher die Konzentration der Säure gewählt wird. Zu den Versuchen über die Verkürzung frischer Froschmuskeln in Milchsäurelösungen verwendete ich Acidum lacticum puriss. albiss. von Merck. Sowohl Milchsäure- als auch Phosphorsäurelösungen wurden mit 0,65 % iger Kochsalzlösung hergestellt, und es enthielt die 1 % ige Lösung 1 g Milchsäure bzw. 1 g Phosphorsäure in 100 g der Kochsalzlösung.

In Konzentrationen von ca. 1 % iger Milchsäure oder ca. 0,1 % iger Phosphorsäure verkürzt sich der frische Semitendinosus ungefähr so stark wie in Presssaft frischer Froschmuskeln. Die schwächste Konzentration, in der noch eine Verkürzung des Semitendinosus zu beobachten war, ist die einer 0,1 % igen Milchsäurelösung oder 0,01 % igen Phosphorsäurelösung. Manchmal tritt jedoch in diesen Lösungen keine Kontraktion mehr ein. In bezug auf die Grösse der Verkürzung frischer Froschmuskeln in den erwähnten Säurelösungen gilt auch das vorher über die Presssaftverkürzung Gesagte. Zwei symmetrische Muskeln desselben Tieres verkürzen sich in derselben Säurelösung selten um das gleiche Stück. Auch hier lassen sich aus kleinen Verkürzungsdifferenzen selbst sorgfältig präparierter, symmetrischer Muskeln desselben Tieres keine Schlüsse ziehen. Doch konnte beobachtet werden, dass die Kontraktion des frischen Semitendinosus in Milchsäurelösungen von 0,5 % oder Phosphorsäurelösungen

von 0,05 % stets und in 0,05 % igen Milchsäure- oder 0,005 % igen Phosphorsäurelösungen nicht auftritt. Um möglichst gleichmässige Verkürzungen, sei es im Presssaft, sei es in Säure, zu erhalten, empfiehlt sich die Verwendung von Semitendinosi grösserer Frösche. An Muskeln kleinerer Tiere sind die Verkürzungen bedeutend ungleichmässiger und die Semitendinosi, diese ohnehin zarten Muskeln, sehr schwer unverletzt zu präparieren. Die besten Ergebnisse erhielt ich mit grossen, kräftigen Tieren, die vor dem Töten möglichst wenig beunruhigt worden waren, so dass die Muskeln in unermüdetem Zustande zur Verwendung kamen.

Wenn im folgenden von Säurelösung oder Säure schlechthin gesprochen wird, ist darunter stets Milchsäure oder Phosphorsäure zu verstehen, da nur diese beiden Säuren zu den vorliegenden Untersuchungen verwendet wurden. Wenn Säurelösung neutralisiert wird, verliert sie die kontrahierende Wirkung auf den frischen Froschmuskel. 1 % ige Milchsäure resp. 0,1 % ige Phosphorsäure wurde mit Natronlauge unter Zusatz von Phenolphthalein als Indikator neutralisiert; der Laugenzusatz erfolgte bis zum Auftreten schwacher Rosafärbung. In dieser neutralen Lösung erfolgte keine Verkürzung des frischen Froschmuskels, wohl aber verkürzten sich die Muskeln sofort bei nachträglicher Umspülung mit nicht neutralisierter 1 % iger Milchsäure bzw. 0,1 % iger Phosphorsäure.

Versuchsprotokoll Nr. 27.

1 % ige Milchsäurelösung wird mit Natronlauge bis zu schwacher Rosafärbung (Phenolphthalein als Indikator) neutralisiert. Jeder Semitendinosus zweier Frösche wird zuerst mit dieser neutralisierten Milchsäurelösung und darauf mit nicht neutralisierter 1 % iger Milchsäurelösung umspült.

| | Länge | Verkürzung in neutr. 1 % iger Milchsäurel. | Verkürzung in 1 % iger Milchsäure | Be- lastung |
|----------------|-------|---|--------------------------------------|----------------|
| S ₁ | 36 mm | — | 6,3 mm = 17,5 % | 4 g |
| S ₂ | 36 " | — | 9,3 " = 25,8 % | 4 " |
| S ₃ | 33 " | — | 4,3 " = 13 % | 4 " |
| S ₄ | 33 " | — | 4,5 " = 13,6 % | 4 " |

Alle vier Muskeln zeigen keine Verkürzung in der neutralen Lösung, jedoch verkürzen sie sich in nicht neutralisierter 1 % iger Milchsäure.

Versuchsprotokoll Nr. 49.

Dasselbe Resultat erhält man bei Umspülung mit neutralisierter, resp. nicht neutralisierter 0,1 %iger Phosphorsäure.

| | Länge | Verkürzung in neutr. 0,1 %iger Phosphorsäure | Verkürzung in 0,1 %iger Phosphorsäure | Be- lastung |
|----------------|-------|---|--|----------------|
| S ₁ | 35 mm | — | 10,5 mm = 30 % | 4 g |
| S ₂ | 35 „ | — | 11,5 „ = 32,8 % | 4 „ |

In mit Natronlauge neutralisierten Säuren tritt nicht nur keine Verkürzung des frischen Froschmuskels ein, sondern derselbe nimmt darin auch im Verlauf einer Stunde nicht an Gewicht zu (vgl. Kap. II, 4, S. 424).

Um zu erfahren, ob auch die Verkürzung des frischen Froschmuskels im Froschmuskelpresssaft eine Wirkung der beim Absterben des Muskels gebildeten Säure sei, suchte ich festzustellen, ob Presssaft durch Neutralisation die Fähigkeit verliere, auf den frischen Muskel kontrahierend zu wirken, oder ob wenigstens eine Abschwächung der Wirkung dadurch zu erzielen sei. Zur Neutralisation wurde 25 %ige Natronlauge verwendet. Die Benutzung niederer Laugenkonzentrationen wurde vermieden, um die Konzentration des Presssaftes möglichst wenig zu verändern. Als Indikator diente Phenolphthalein in alkoholischer Lösung, und zwar 1 g in 100 ccm 96 %igen Alkohols. Da es nur auf die Neutralisation, nicht auf die Ermittlung der Säuremenge im Presssaft ankam, wurde derselbe nicht titriert. Vor der Neutralisation war der Presssaft stets durch Kochen enteiweißt worden, oder ich führte die Neutralisation am Kochsalzlösungsdialysate aus. Das zu untersuchende Dialysat wurde in zwei gleiche Teile geteilt, eine Hälfte neutralisiert, und nun mit der neutralisierten und der anderen zur Kontrolle dienenden Hälfte je ein frischer Semitendinosus desselben Frosches umspült und die Verkürzung registriert.

Die zahlreichen Neutralisationsversuche, die teils an durch Kochen enteiweisstem Presssaft, teils an Kochsalzlösungsdialysaten von Presssäften zeitstarrer, wärmestarrer und frischer Muskeln ausgeführt wurden, führten zu dem Ergebnisse, dass es nicht gelingt, die verkürzende Wirkung des Presssaftes auf den frischen Muskel durch Neutralisation abzuschwächen oder gar aufzuheben. Neutraler Presssaft behält ungefähr dieselbe verkürzende Wirkung wie nicht neutraler.

Versuchsprotokoll Nr. 37.

Wärmestarre Muskeln, die im Wasserbade bei 45 ° C. erstarrt waren, werden gepresst. Der Presssaft wird zur Enteiweissung gekocht und vom Eiweisskoagulum siedend abfiltriert. Das Filtrat wird in zwei Teile geteilt, die eine Hälfte mit Natronlauge (Phenolphthalein als Indikator) bis zu schwacher Rosafärbung neutralisiert. Mit der neutralisierten und der nicht neutralisierten Filtrathälfte wird je ein Semitendinosus desselben Frosches umspült.

| | Länge | Verkürzung | Belastung | |
|----------------|-------|---------------|-----------|-------------------------|
| S ₁ | 36 mm | 14 mm = 38,9% | 4 g | nicht neutral. Filtrat |
| S ₂ | 36 „ | 14 „ = 38,9% | 4 „ | neutralisiertes Filtrat |

Sowohl im neutralisierten als auch im nicht neutralisierten Filtrat treten dieselben Verkürzungen der beiden Semitendinosi desselben Frosches auf.

Versuchsprotokoll Nr. 43.

12 ccm frischen Presssaftes werden mit 12 ccm 0,65 % iger Kochsalzlösung 7 Stunden lang bei Zimmertemperatur (20 ° C.) dialysiert. Das Kochsalzlösungsdialysat wird in zwei gleiche Teile geteilt und einer davon mit Natronlauge (Phenolphthalein als Indikator) bis zu schwacher Rosafärbung neutralisiert. Mit der neutralisierten und der nicht neutralisierten Dialysathälfte wird je ein Semitendinosus desselben Frosches umspült.

| | Länge | Verkürzung | Belastung | |
|----------------|-------|-----------------|-----------|--------------------------|
| S ₁ | 36 mm | 11,5 mm = 31,9% | 4 g | neutralisiertes Dialysat |
| S ₂ | 34 „ | 10 „ = 29,4% | 4 „ | nicht neutral. Dialysat |

Im neutralisierten sowohl als auch im nicht neutralisierten Kochsalzlösungsdialysat des frischen Presssaftes verkürzen sich die beiden Semitendinosi desselben Frosches annähernd um dasselbe Stück.

Versuchsprotokoll Nr. 46.

12 ccm frischen Presssaftes werden gegen 12 ccm 0,65 % iger Kochsalzlösung 14 Stunden lang bei Zimmertemperatur (20 ° C.) dialysiert. Das Kochsalzlösungsdialysat wird in zwei gleiche Teile geteilt und eine Hälfte zuerst gekocht, dann noch mit Natronlauge — Phenolphthalein als Indikator — bis zu schwacher Rosafärbung neutralisiert. Mit der gekochten, neutralisierten Dialysathälfte sowie mit der anderen wird je ein Semitendinosus desselben Frosches umspült und die Verkürzung registriert.

| | Länge | Verkürzung | Belastung | |
|----------------|-------|-----------------|-----------|--|
| S ₁ | 40 mm | 11,7 mm = 29,2% | 4 g | gekocht., neutralis. Dialysat |
| S ₂ | 39 „ | 11,0 „ = 28,2% | 4 „ | nicht gekocht., nicht neutralisiertes Dialysat |

Sowohl im gekochten, neutralen Dialysat als auch im unveränderten Dialysat treten annähernd dieselben Verkürzungen frischer Semitendinosi desselben Tieres auf.

Der frische Froschmuskel verkürzt sich im neutralisierten Presssaft oder Kochsalzlösungsdialysat ebenso wie im unveränderten, sauren Presssaft. Die Verkürzung ist demnach zum mindesten nicht allein als Wirkung der im Presssaft vorhandenen Säure anzusehen, sondern wird hauptsächlich durch die Gegenwart anderer im Muskelsaft anwesender Substanzen hervorgerufen.

4. Die Verkürzung und Gewichtszunahme des Muskels im Presssaft frischer Muskeln und in Säurelösungen.

Jacques Loeb¹⁾ hatte im Jahre 1898 gezeigt, dass ein Muskel in einer 0,7%igen NaCl-Lösung in der ersten Stunde sein Gewicht nicht wesentlich ändert, dass er aber, wenn man nur eine Spur einer Säure zufügt, erheblich an Gewicht zunimmt.

Ich untersuchte nun die Gewichtszunahme des Semitendinosus im frischen Froschmuskelpresssaft und vergleichsweise in Milchsäure- und Phosphorsäurelösungen²⁾. Die Semitendinosi wurden sorgfältig präpariert, rasch mit Filtrierpapier an der Oberfläche abgetrocknet und gewogen. Hernach umspülte ich sie mit Presssaft oder Säurelösung und registrierte am Muskelhebel die Verkürzung; gleich darauf — ohne die Nachdehnung abzuwarten — wurde der Muskel vom Apparate abgenommen, abermals sorgfältig zwischen Filtrierpapier abgetrocknet, wieder gewogen und endlich in die Flüssigkeit eingelegt, mit der er umspült worden war. Vom Beginne der Muskelpräparation bis zu diesem Einlegen in die Flüssigkeit (Presssaft oder Säurelösung) vergingen ca. 15 Minuten.

Weder bei der Verkürzung in Presssaft noch in Säurelösungen (1—0,1% ige Milchsäure oder 0,1—0,01% ige Phosphorsäure) lässt sich eine Gewichtszunahme des Muskels nachweisen. Die Verkürzung selbst geht also nicht mit messbarer Flüssigkeitsaufnahme des Muskels einher, sondern die letztere setzt erst später ein. Im Presssaft frischer Froschmuskeln geht die Gewichtszunahme des frischen Semitendinosus viel langsamer vor sich als in Säurekonzentrationen, die noch keine Verkürzung des Muskels bewirken. Der

1) J. Loeb, Physiologische Untersuchungen über Ionenwirkung. Arch. f. d. ges. Physiol., I. Mitt., Bd. 69 S. 1—27 (S. 14). 1898.

2) Die Säurelösungen waren stets mit 0,65% iger Kochsalzlösung hergestellt.

frische Semitendinosus zeigt in frischem Presssaft, in dem er sich stark verkürzt, im Verlaufe einer Stunde noch keine Gewichtsänderung, während in Milchsäure von 0,05 % oder Phosphorsäure von 0,005 % keine Verkürzung, dafür aber im Zeitraum einer Stunde schon eine sehr deutliche Gewichtszunahme eintritt. Selbst nach drei- bis vierstündigem Liegen in frischem Presssaft erfährt der Semitendinosus eine bedeutend geringere Gewichtszunahme als nach einstündigem Verweilen in den erwähnten schwachen Säurekonzentrationen, die noch nicht verkürzend auf den Muskel wirken. Bei der Betrachtung von Muskeln, die in Presssaft gelegen haben, fällt sofort ihr verschiedenes Aussehen gegenüber Muskeln auf, die dieselbe Zeit in Säurelösungen, selbst von den erwähnten geringen Konzentrationen, verweilt hatten. Der in Säure gelegene Semitendinosus ist von weisser Farbe, weich, gallertig, durchscheinend, seine Sehnen sind gequollen, völlig durchsichtig und lassen sich leicht zerdrücken oder abreißen. Diese Veränderungen treten relativ rasch, oft schon nach einer halben Stunde in den oben erwähnten Säurelösungen ein.

Nach längerem Verweilen im Presssaft hingegen sind die Semitendinosi zäh, teigig, von rötlichweisser Farbe, undurchsichtig, die Sehnen bleiben fest, sehen nicht gequollen aus und halten einem beträchtlichen Zuge stand, ohne zu reißen. Diese Eigenschaften behalten die Muskeln nach selbst 24stündigem Liegen im Presssaft bei. Es seien nun einige Versuche über Verkürzung und Gewichtszunahme des Semitendinosus in frischem Muskelpresssaft und in Säurelösungen mitgeteilt.

Versuchsprotokoll Nr. 34 a.

Zwei frische Semitendinosi desselben Frosches werden herauspräpariert, gewogen, der erste mit frischem Presssaft, der zweite mit 0,05 % iger Milchsäurelösung umspült und die Verkürzungen registriert. Darauf werden sie abermals gewogen und sofort der erste in den Presssaft, der zweite in die Milchsäurelösung gelegt. Eine Stunde nach dem Einlegen werden die beiden Muskeln abermals gewogen.

| | Gewicht vor der Verkürzung g | Verkürzung in Längenprozenten | Gewicht sofort nach der Verkürzung g | 1 Stunde nach dem Einlegen | | |
|----------------|---------------------------------|-------------------------------|---|----------------------------|-----------------------------------|---|
| | | | | Gewicht g | Gewichtszunahme in Gew.-Prozenten | |
| S ₁ | 0,17 | 18,5 | 0,17 | 0,17 | 0 | frischer Presssaft Milchsäure 0,05 % |
| S ₂ | 0,17 | 0 | 0,17 | 0,19 | 11,8 | |

Der erste Semitendinosus verkürzt sich im Presssaft, nimmt in demselben jedoch im Verlaufe einer Stunde nicht an Gewicht zu. Der zweite Muskel verkürzt sich in der 0,05 % igen Milchsäure nicht, nimmt darin jedoch in derselben Zeit um 11,8 % an Gewicht zu.

Versuchsprotokoll Nr. 34 b.

Zwei Semitendinosi werden wie im vorigen Versuche behandelt, der erste mit frischem Presssaft, der zweite mit 0,1 % iger Milchsäurelösung.

| | Gewicht vor der Verkürzung g | Verkürzung in Längenprozenten | Gewicht sofort nach der Verkürzung g | 1 Stunde nach dem Einlegen | | |
|----------------|---------------------------------|-------------------------------|---|----------------------------|-----------------------------------|--|
| | | | | Gewicht g | Gewichtszunahme in Gew.-Prozenten | |
| S ₁ | 0,155 | 21,9 | 0,155 | 0,155 | 0 | frischer Presssaft Milchsäure 0,1 % |
| S ₂ | 0,155 | 3,1 | 0,155 | 0,18 | 16,1 | |

Der erste Muskel verkürzt sich im Presssaft ungefähr siebenmal so stark als der zweite in der Milchsäurelösung; der Presssaftmuskel zeigt nach einstündigem Verweilen im Presssaft keine Gewichtszunahme, der Milchsäuremuskel hat in der Milchsäure in derselben Zeit um 16,1 % seines Gewichtes zugenommen.

Versuchsprotokoll Nr. 31.

Von zwei Semitendinosi wird wie in den beiden vorhergehenden Versuchen der eine mit frischem Presssaft, der zweite aber mit 1 % iger Milchsäurelösung umspült, und es werden die Verkürzungen sowie Gewichtszunahmen verzeichnet.

| | Gewicht vor der Verkürzung g | Verkürzung in Längenprozenten | Gewicht sofort nach der Verkürzung g | 1 Stunde nach dem Einlegen | | |
|----------------|---------------------------------|-------------------------------|---|----------------------------|----------------------|--------------------------------------|
| | | | | Gewicht g | Gewichtszunahme % | |
| S ₁ | 0,18 | 28,1 | 0,18 | 0,18 | 0 | frischer Presssaft Milchsäure 1 % |
| S ₂ | 0,21 | 16,1 | 0,21 | 0,285 | 35,7 | |

Sowohl im Presssaft als auch in der 1 % igen Milchsäure verkürzen sich die Semitendinosi. Nach Ablauf einer Stunde hat der in der 1 % igen Milchsäure gelegene Muskel bereits 35,7 % an Gewicht zugenommen, während am Semitendinosus im Presssaft zu derselben Zeit keine Gewichtszunahme nachweisbar war.

Versuchsprotokoll Nr. 54.

Von zwei frischen Semitendinosus desselben Tieres wird der eine mit frischem Presssaft, der andere mit 0,005 % iger Phosphorsäure umspült und es werden die Verkürzungen sowie die Gewichtszunahmen verzeichnet.

| | Gewicht vor der Verkürzung g | Verkürzung in Längenprozenten | Gewicht sofort nach der Verkürzung g | 1 Stunde nach dem Einlegen | | |
|----------------|---------------------------------|-------------------------------|---|----------------------------|-----------------------------------|--|
| | | | | Gewicht g | Gewichtszunahme in Gew. Prozenten | |
| S ₁ | 0,21 | 32,9 | 0,21 | 0,21 | 0 | frischer Presssaft Phosphorsäure 0,005 % |
| S ₂ | 0,205 | 0 | 0,205 | 0,225 | 9,7 | |

Der erste Semitendinosus verkürzt sich im Presssaft stark, nimmt jedoch im Laufe einer Stunde in demselben nicht an Gewicht zu. Der zweite Muskel zeigt keine Verkürzung in der 0,005 % igen Phosphorsäure, erfährt aber darin in derselben Zeit eine deutliche Gewichtszunahme.

In den soeben beschriebenen Versuchen waren die Muskeln mit 4 g belastet; die Versuchstemperatur betrug 20° C.

Aus den geschilderten Versuchen geht hervor, dass der frische Froschmuskel (Semitendinosus) in schwachen Milchsäure- oder Phosphorsäurelösungen, die auf ihn noch nicht verkürzend wirken, im Laufe einer Stunde eine deutliche Gewichtszunahme erfährt. In konzentrierteren Säurelösungen, die ungefähr so stark kontrahierend auf den Muskel wirken wie frischer Presssaft, nimmt er noch bedeutend mehr Wasser auf. Im frischen Presssaft dagegen lässt sich — trotz dessen saurer Reaktion — im Verlaufe einer Stunde an eingelegten frischen Muskeln keine Gewichtsänderung nachweisen.

Muskelpresssaft hat stets höheren osmotischen Druck als Blutserum¹⁾. Fredericq²⁾ bestimmte die Gefrierpunktserniedrigung des Muskelpresssaftes von *Rana esculenta* mit $\Delta = 0,52-0,53^\circ$; der osmotische Druck dieses Presssaftes wäre also etwas niedriger als der einer 1 % igen Kochsalzlösung, deren Gefrierpunktserniedrigung

1) F. Bottazzi, Das Cytoplasma und die Körpersäfte. Winterstein, Handb. d. vergl. Physiol. Bd. 1 I. Hälfte (S. 407). 1912.

2) L. Frédéricq, Sur la concentration moléculaire des tissus solides de quelques animaux d'eau douce. Arch. intern. de physiol. t. 2 p. 127 tabl. 93. 1905. (Zitiert nach Bottazzi.)

3) W. Nagel, Handb. d. Physiol. d. Menschen Bd. 2 S. 779. Vieweg, Braunschweig 1907.

$\Delta = 0,589^{03}$) beträgt. Froschblutserum ist ungefähr isotonisch mit einer 0,6—0,7 %igen Kochsalzlösung.

Nun hat M. H. Fischer¹⁾ nachgewiesen, „dass Muskel desto weniger in einer Säurelösung quillt, je höher die Konzentration eines Salzes in der Lösung ist“. Wenn der höhere osmotische Druck des Muskelpresssaftes also durch eine höhere Salzkonzentration desselben bedingt wäre, könnte die langsame Quellung frischer Froschmuskeln im Presssaft vielleicht in der quellungsherabsetzenden Wirkung der Salze ihren Grund haben.

Gestützt auf Versuche Buglia's schliesst jedoch Bottazzi²⁾, dass die Erhöhung des osmotischen Druckes im Presssaft wenigstens teilweise von Nichtelektrolyten herrührt. Er sagt: „Also hat sich auch bei diesen Versuchen (Buglia's) der osmotische Druck des Muskelsaftes deutlich höher gezeigt als der des Blutserums, und da die elektrische Leitfähigkeit beider Flüssigkeiten fast dieselbe ist, muss man annehmen, dass die grössere molekulare Konzentration wenigstens teilweise von Nichtelektrolyten oder wenig elektrolytisch dissoziierbaren Stoffen herrührt.“ Nach M. H. Fischer³⁾ teilen jedoch Nichtelektrolyte nicht die bei Elektrolyten ausgesprochene Fähigkeit, die Wasserabsorption durch Muskeln in Säurelösungen zu beeinflussen. Neuerdings hat auch Beutner⁴⁾ bewiesen, dass gelöste Proteine den Wasseraustausch von Muskel und umgebender Lösung nicht in deutlich erkennbarer Weise beeinflussen. Es erscheint demnach zweifelhaft, ob die langsame Wasseraufnahme des Muskels im Presssaft durch eine quellungsherabsetzende Wirkung von Salzen erklärt werden könne.

Wie eigene Versuche beweisen, erfahren Muskeln im Verlaufe einer Stunde auch in 1 %iger Kochsalzlösung, der eine geringe Menge Säure zugesetzt wurde, so dass noch keine oder nur eine ganz geringe Verkürzung in diesen Lösungen eintritt, eine deutliche Gewichtszunahme. Der Salzgehalt einer 1 %igen Kochsalzlösung vermag demnach die quellungsbefördernde Wirkung noch nicht oder nur sehr schwach verkürzender Säurekonzentrationen nicht unschädlich zu machen.

1) Martin H. Fischer, Über die Analogie zwischen der Wasserabsorption durch Fibrin und durch Muskel. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 124 S. 69—99 (S. 76). 1908.

2) Bottazzi, l. c. S. 414.

3) M. H. Fischer, l. c. S. 96.

4) R. Beutner, Einige weitere Versuche, betreffend osmotische und kolloidale Quellung des Muskels. Bioch. Zeitschr. Bd. 48 H. 3 S. 217—224 (S. 224.) 1913.

Versuchsprotokoll Nr. 58 a.

Zwei Semitendinosi werden mit einer Lösung von 0,05 % Milchsäure und 1 % Kochsalz umspült und die Gewichtszunahmen in einer Stunde verzeichnet.

| | Gewicht vor der Verkürzung g | Verkürzung in Längenprozenten | Gewicht sofort nach der Verkürzung g | 1 Stunde nach dem Einlegen | | |
|----------------|---------------------------------|-------------------------------|---|----------------------------|----------------------------------|------------------------------------|
| | | | | Gewicht g | Gewichtszunahme in Gew-Prozenten | |
| S ₁ | 0,26 | 0 | 0,26 | 0,27 | 3,8 | } Milchsäure 0,05 % in NaCl 1 % |
| S ₂ | 0,26 | 0 | 0,26 | 0,27 | 3,8 | |

Keiner der beiden Muskeln verkürzt sich in der Säure-Kochsalzlösung, beide nehmen aber in einer Stunde an Gewicht zu.

Versuchsprotokoll Nr. 58 b.

Derselbe Versuch mit Phosphorsäure 0,005 % in 1 % iger Kochsalzlösung.

| | Gewicht vor der Verkürzung g | Verkürzung in Längenprozenten | Gewicht sofort nach der Verkürzung g | 1 Stunde nach dem Einlegen | | |
|----------------|---------------------------------|-------------------------------|---|----------------------------|------------------------------|--|
| | | | | Gewicht g | Gewichtszunahme in Prozenten | |
| S ₁ | 0,24 | 0 | 0,24 | 0,245 | 2 | } Phosphorsäure 0,005 % in NaCl 1 % |
| S ₂ | 0,24 | 0 | 0,24 | 0,245 | 2 | |

Keiner der zwei Muskeln verkürzt sich, doch nimmt jeder an Gewicht zu.

Versuchsprotokoll Nr. 59.

Von zwei Semitendinosi wird der eine mit Milchsäure 0,1 % in 1 % iger Kochsalzlösung, der andere mit Phosphorsäure 0,01 % in 1 % iger Kochsalzlösung umspült und es werden die Verkürzungen sowie die Gewichtszunahmen verzeichnet.

| | Gewicht vor der Verkürzung g | Verkürzung in Längenprozenten | Gewicht sofort nach der Verkürzung g | 1 Stunde nach dem Einlegen | | |
|----------------|---------------------------------|-------------------------------|---|----------------------------|------------------------------|--|
| | | | | Gewicht g | Gewichtszunahme in Prozenten | |
| S ₁ | 0,205 | 6,3 | 0,205 | 0,22 | 7,3 | } Milchsäure 0,1 % in NaCl 1 % Phosphorsäure 0,01 % in NaCl 1 % |
| S ₂ | 0,145 | 9,1 | 0,145 | 0,155 | 6,5 | |

Jeder der beiden Muskeln verkürzt sich nur schwach in der Säure-Kochsalzlösung, nimmt aber im Laufe einer Stunde deutlich an Gewicht zu.

An dieser Stelle mögen zwei Versuche Platz finden, auf die früher (S. 416) verwiesen wurde. Sie zeigen, dass der Muskel in mit Natronlauge (Phenolphthalein als Indikator) neutralisierter Milchsäure oder Phosphorsäure im Laufe einer Stunde sein Gewicht nicht nachweisbar ändert.

Versuchsprotokoll Nr. 51.

Von zwei Semitendinosi desselben Tieres wird einer mit 0,5 % iger Milchsäure, die mit Natronlauge (Phenolphthalein als Indikator) bis zur schwachen Rosafärbung neutralisiert wurde, der zweite mit nicht neutralisierter 0,5 % iger Milchsäure umspült, und es werden die Verkürzungen und Gewichtszunahmen verzeichnet.

| | Gewicht vor der Verkürzung g | Verkürzung in Längenprozenten | Gewicht sofort nach der Verkürzung g | 1 Stunde nach dem Einlegen | | |
|----------------|---------------------------------|-------------------------------|---|----------------------------|------------------------------|--|
| | | | | Gewicht g | Gewichtszunahme in Prozenten | |
| S ₁ | 0,205 | 0 | 0,205 | 0,205 | 0 | neutralisierte Milchsäure 0,5 % nicht neutralisierte Milchsäure 0,5 % |
| S ₂ | 0,21 | 31,6 | 0,21 | 0,27 | 28,6 | |

Versuchsprotokoll Nr. 50.

Von zwei Semitendinosi wird einer mit 0,1 % iger Phosphorsäure, die mit Natronlauge wie in Versuch Nr. 51 neutralisiert wurde, der zweite mit nicht neutralisierter 0,1 % iger Phosphorsäure umspült und es werden die Verkürzungen und Gewichtszunahmen registriert.

| | Gewicht vor der Verkürzung g | Verkürzung in Längenprozenten | Gewicht sofort nach der Verkürzung g | 1 Stunde nach dem Einlegen | | |
|----------------|---------------------------------|-------------------------------|---|----------------------------|------------------------------|--|
| | | | | Gewicht g | Gewichtszunahme in Prozenten | |
| S ₁ | 0,28 | 0 | 0,28 | 0,28 | 0 | neutralisierte Phosphorsäure 0,1 % nicht neutralisierte Phosphorsäure 0,1 % |
| S ₂ | 0,28 | 35,7 | 0,28 | 0,35 | 25 | |

In beiden Versuchen verkürzen sich die Semitendinosi in den neutralisierten Säuren nicht und nehmen darin im Verlaufe einer

Stunde nicht an Gewicht zu. In den nicht neutralisierten Säuren tritt starke Verkürzung und starke Gewichtszunahme ein.

In beiden Versuchen waren die Säurekonzentrationen mit 0,65 % iger Kochsalzlösung hergestellt.

Fletcher und Hopkins¹⁾ bestimmten die Milchsäuremenge im ruhenden Muskel mit 0,015 %. Sie steigt jedoch nach mechanischen Reizen sofort an und erreicht bei Erhitzung der Muskeln auf 40° (1 Stunde) oder auf 100° eine Konzentration von 0,4—0,5 %. Konzentrationen von 0,1—0,5 % Milchsäure reichen hin, am frischen Muskel eine Verkürzung zu bewirken; derselbe erfährt darin aber auch im Laufe einer Stunde eine deutliche oder starke Gewichtszunahme. Die lange dauernde Gewichtskonstanz frischer Muskeln im stets sauer reagierenden frischen Presssaft ist eine auffallende, aber durch vielfache Versuche bestätigte Tatsache, über deren Ursachen ich mir kein bestimmtes Urteil bilden konnte.

Da Säurelösungen, die selbst ganz geringe Verkürzungen am frischen Semitendinosus hervorrufen, eine starke Gewichtszunahme desselben in einer Stunde bewirken, müsste man wohl annehmen, dass eine solche auch an in Presssaft liegenden Muskeln bei gleich langer Einwirkung deutlich hervortreten würde, wenn die Wirkung des Presssaftes auf den Muskel volle Identität mit einer Säurewirkung erkennen liesse. Statt dessen finden wir: Verkürzung des Muskels in Presssaft und Säuren, Quellung nur in Säuren, nicht im Presssaft; Beseitigung der verkürzenden Wirkung durch Neutralisation nur bei Säuren, nicht bei Presssaft.

Es wäre immerhin denkbar, dass auch die im Presssaft vorhandene Säure verkürzend auf den frischen Muskel wirken könnte. Da aber durch Neutralisation nicht einmal eine Abschwächung der verkürzenden Presssaftwirkung zu erweisen ist, müsste man annehmen, dass sich der Muskel unter dem Einflusse der anderen, nicht säureartigen Substanzen schon so stark verkürzt, dass auch Säuren — in den physiologisch in Betracht kommenden Konzentrationen — keine Steigerung der Wirkung mehr zu erzielen imstande sind. Bei Wegschaffung dieser Säuren (Neutralisation) verkürzt sich trotzdem der Muskel gleich stark, da die anderen kontrahierenden Stoffe allein schon eine maximale Verkürzung erzeugen.

1) W. M. Fletcher und F. G. Hopkins, Lactic acid in amphibian muscle. Journ. of Physiol. vol. 35 H. 4 p. 247.

Wir haben zwei verschiedene Wirkungen der Säuren zu unterscheiden: erstens die Verkürzung, die am frischen Muskel gleich nach dem Eintauchen desselben in Säurelösungen auftritt, und zweitens die Quellung, die in der Gewichtszunahme resp. Wasseraufnahme der Muskelsubstanz in Säuren ihren Ausdruck findet. Die gleich nach der Säureeinwirkung einsetzende Verkürzung findet ungefähr in Milchsäurekonzentrationen von über 0,1 % oder Phosphorsäure von über 0,01 % statt und lässt sich nur am noch erregbaren, ausgeruhten, nicht geschädigten Muskel beobachten. Ein Muskel, der infolge Ermüdung bereits einen Verkürzungsrückstand zeigt, kontrahiert sich — auch wenn der Verkürzungsrückstand bereits rückgebildet, aber der Muskel noch nicht erholt ist — in Säurelösungen, die am frischen, unermüdeten, symmetrischen Muskel eine Verkürzung erzeugen, nicht mehr oder nur sehr wenig. Je grösser der Verkürzungsrückstand war, desto geringer ist im allgemeinen die Säureverkürzung. Ganz dasselbe gilt auch für die Kontraktion des Muskels im Muskelpresssaft. Ein ermüdeter Muskel, der bereits einen Verkürzungsrückstand zeigte, verkürzt sich auch im Presssaft nicht mehr oder nur sehr wenig im Vergleich zu dem symmetrischen, ausgeruhten Muskel desselben Tieres. Die Verkürzung des Froschmuskels, die sofort nach der Umspülung desselben mit Presssaft oder Säurelösungen auftritt, ist also nur an frischen, unverletzten, ausgeruhten Muskeln zu beobachten. Dies dürfte auch ein Grund sein, warum es trotz sorgfältiger Präparation sehr selten gelingt, an symmetrischen Muskeln desselben Tieres, selbst in demselben Presssaft oder derselben Säurelösung ganz gleiche Verkürzungen zu erzielen; denn jede Schädigung, wie Zerrung, Austrocknung usw., vermindert die Verkürzungsfähigkeit des Muskels in Presssaft oder Säurelösungen. Man erhält den Eindruck, als ob Schädigungen oder Ermüdung des Muskels auf seine Verkürzungsfähigkeit im Presssaft ebenso wirkten wie das Eintauchen des frischen Muskels in Presssaft, das auch nur das erstemal von einer Verkürzung gefolgt ist, ausser der Muskel hat Zeit, sich zwischen zwei Umspülungen mit Presssaft durch längeres Verweilen in einer physiologischen Salzlösung zu erholen. Im Presssaft verkürzte Muskeln kontrahieren sich auch nicht mehr bei der Umspülung mit Säurelösungen der erwähnten Konzentrationen (Milchsäure 0,1—1 %, Phosphorsäure 0,01—0,1 %), und umgekehrt ist Presssaft ohne Wirkung

auf säureverkürzte Muskeln. Sowohl die Säure- als auch die Presssaftverkürzung des Froschmuskels ist demnach an seine Erregbarkeit und Unversehrtheit gebunden.

Die zweite Wirkung der Säuren auf den Muskel, die Quellung, tritt sowohl in Konzentrationen ein, die auf den frischen Muskel gleich nach dem Eintauchen verkürzend wirken, als auch in niedriger konzentrierten Säurelösungen, die diese Kontraktion zu erzeugen nicht imstande sind. In Milchsäurekonzentrationen unter 0,1—0,05 % oder Phosphorsäure unter 0,01—0,005 % ist keine Verkürzung des frischen Semitendinosus zu beobachten, wohl aber quillt derselbe in diesen Lösungen viel rascher als etwa in neutraler 0,65 % iger Kochsalzlösung. Jacques Loeb¹⁾ betont, dass die Quellung des Muskels in Säuren keineswegs an seine Erregbarkeit gebunden ist. Er sagt: „Die Gewichtszunahme des Muskels unter dem Einfluss von verdünnten Säuren und Alkalien geht also auch dann noch weiter, wenn der Muskel seine Erregbarkeit schon verloren hat.“ Schwarz²⁾ hat nachgewiesen, dass der tätig gewesene Muskel in isotonischer Kochsalzlösung bedeutend rascher quillt als der ruhende. Ermüdung befördert und begünstigt also die Quellung, während sie die beschriebene Presssaft- und Säurekontraktion verhindert. Ebenso wirken Schädigungen erheblich beschleunigend auf die postmortale Milchsäurebildung im Muskel, wie Fletcher und Hopkins³⁾ sicher gestellt haben, und beschleunigen aus ebendemselben Grunde auch die Quellung. Säure- und Presssaftverkürzung treten jedoch am geschädigten Muskel nicht mehr oder in weit geringerem Masse auf als am unversehrten.

Zusammenfassend wäre demnach festzuhalten, dass der frische Muskel (Semitendinosus) in jeder der verwendeten Milchsäure- oder Phosphorsäurelösungen, die ihn verkürzen, im Verlaufe einer Stunde eine relativ starke Gewichtszunahme erfährt, selbst in Lösungen, die 1 % Kochsalz enthalten. Demgegenüber lässt sich im stark verkürzenden frischen Muskelpresssaft im Zeitraum einer Stunde keine Gewichtsänderung nachweisen. Diese Ergebnisse sowie die Tatsache, dass Presssaft oder dessen Kochsalzlösungsdialysat durch Neutrali-

1) J. Loeb, l. c. S. 14.

2) K. Schwarz, Über die Quellung und Entquellung ruhender und tätig gewesener Froschmuskeln in isotonischen Kochsalzlösungen. Bioch. Zeitschr. Bd. 37 S. 34—46 (S. 36). 1911.

3) Fletcher and Hopkins, l. c. p. 247.

sation mit Natronlauge die verkürzende Wirkung nicht verliert, ja, dass nicht einmal eine Abschwächung derselben zu beobachten ist, lässt die Behauptung berechtigt erscheinen, dass die Verkürzung des frischen Muskels im Presssaft zum mindesten nicht allein durch Säure bedingt ist, sondern dass sie vielmehr hauptsächlich durch die Einwirkung anderer Substanzen auf das intakte, nicht geschädigte Muskelgewebe veranlasst wird.

5. Der Presssaft unter Sauerstoffdruck abgestorbener Muskeln.

Wie schon eingangs erwähnt, beobachtete Winterstein, dass der Säugetiermuskel bei ausreichender Sauerstoffzufuhr nicht starr wird. Er betrachtet die Totenstarre des Muskels als Erstickungserscheinung, bedingt durch die bei ungenügender Sauerstoffversorgung erfolgende Anhäufung intermediärer Stoffwechselprodukte. In schöner Übereinstimmung mit diesen Tatsachen stehen die Beobachtungen von Fletcher und Hopkins¹⁾, nach denen in Sauerstoffatmosphäre die Neubildung von Milchsäure im absterbenden Muskel hintangehalten und sogar eine bereits erfolgte Milchsäureanhäufung beseitigt werden kann.

Anknüpfend an diese Beobachtungen suchte ich zu ermitteln, ob auch jene Substanzen, die die beschriebene Verkürzung des frischen Muskels im Presssaft erzeugen, nur in Muskeln auftreten, die bei ungenügender Sauerstoffversorgung absterben. Wenn sich diese Vorstellung als richtig erwiese, hätten wir auch diese Stoffe als unter den Bedingungen der Erstickung im Muskel sich anhäufende, intermediäre Stoffwechselprodukte anzusehen. Ebenso wie diese Stoffe bei ihrem Entstehen den seiner normalen Lebensbedingungen beraubten Muskel schädigen, entfalten sie bei plötzlicher Einwirkung auf den frischen Muskel ihre Wirkung auf denselben, als deren Ausdrück die rasche Verkürzung und Erregbarkeitsabnahme im Presssaft anzusehen wäre.

Zur Gewinnung von Presssaft unter Sauerstoffdruck unerregbar gewordener Muskeln konnten nicht ganze Froschschenkelpräparate benutzt werden, da dickere Muskeln auch in fast reiner Sauerstoffatmosphäre ersticken und erstarren. Die im Inneren dicker Muskeln gelegenen Fasern sind der Sauerstoffversorgung nicht zugänglich und

1) Fletcher and Hopkins, l. c. S. 247.

daher auch der Erstickung unterworfen. Am einwandfreiesten wäre wohl die Verwendung von Froschsartorien oder Semitendinosen. Sie ist aber leider nicht durchführbar, da zu grosse Mengen dieser zarten Muskeln erforderlich wären, um die für den Versuch nötige Presssaftmenge zu erhalten. Ich bediente mich daher der Gastrocnemien kleiner Frösche und erhielt damit bei genügend hohem Sauerstoffdrucke auch völlig einwandfreie Ergebnisse. Die Gastrocnemien mehrerer Frösche wurden sorgfältig, unter Vermeidung von Verletzungen, präpariert und in Ringer-Lösung eingelegt. Die Ringer Lösung hatte folgende Zusammensetzung:

| | | |
|--------|---|--------------------|
| 0,6 | % | NaCl |
| 0,1 | % | NaHCO ₃ |
| 0,02 | % | CaCl ₂ |
| 0,0075 | % | KCl. |

Der höhere Natriumkarbonatgehalt der Lösung (Ringer verwendet 0,01 % NaHCO₃) wurde nach Berg¹⁾ gewählt, der auf Grund von Versuchen über Ermüdung und Restitution des überlebenden *M. sartorius* beim Frosch diesen höheren Karbonatgehalt empfiehlt. Die in der Ringer-Lösung liegenden Gastrocnemien wurden nun in der Autoklave einem Sauerstoffdruck von 10 Atmosphären ausgesetzt. Nachdem völlige Unerregbarkeit auch für starke faradische Reize eingetreten war, presste ich die Muskeln aus. Mit diesem Presssaft wurden nun frische Froschsemitendinosi umspült. Sie zeigten keine Verkürzung. Zur Kontrolle untersuchte ich noch die Verkürzungsfähigkeit derselben Muskeln in frischem Presssaft; in diesem trat die Verkürzung stets ein. Zweifellos ist nicht nur die reichliche Sauerstoffversorgung des absterbenden Muskels eine Bedingung für die Wegschaffung intermediärer Stoffwechselprodukte, sondern auch die Wirkung der physiologischen Salzlösung, wie schon Winterstein²⁾ in seiner oben erwähnten Untersuchung über die physiologische Natur der Totenstarre bewiesen hat. Es gelang ihm nur den in Ringer-Lösung liegenden, oder wenigstens von derselben benetzten Säugetiermuskeln bei ausreichender Sauerstoffversorgung sehr lange erregbar zu erhalten. In einer mit Kochsalz- oder Ringer-Lösung isotonischen

1) F. Berg, Einige Untersuchungen über Ermüdung und Restitution des überlebenden *M. sartorius* beim Frosch. Skand. Arch. f. Physiol. Bd. 24 S. 345 bis 366 (S. 355). 1911.

2) Winterstein, l. c. S. 237.

Traubenzuckerlösung verliert der Muskel seine Erregbarkeit sehr rasch, gewinnt sie aber beim Übertragen in Ringer-Lösung wieder, woraus Winterstein schliesst, dass nicht das Vorhandensein von Flüssigkeit schlechthin die Rückkehr der Erregbarkeit unerregbar gewordener Muskeln bewirke, sondern dass die Anwesenheit von Salzen hierzu erforderlich sei.

Ich konnte beobachten, dass der Presssaft von Gastrocnemien, die in Ringer-Lösung bei Atmosphärendruck starr und unerregbar geworden waren, schwächer verkürzend wirkt als Presssaft frischer oder bei Abwesenheit physiologischer Salzlösungen abgestorbener Muskeln. Umspült man nämlich frische Semitendinosi zuerst mit dem erst erwähnten Presssaft, so tritt eine Verkürzung ein, die bei gleich darauffolgender Umspülung desselben Muskels mit dem Presssaft frischer Muskeln sich vergrössert.

Dass die Produkte des anoxydativen Zerfalles aber auch in die Salzlösung übergehen, lässt sich daraus vermuten, dass in Salzlösungen, in denen Muskeln erstarrt waren — wenn die Lösungsmengen im Verhältnis zu den eingelegten Muskelmengen nicht zu gross waren, — bedeutend früher Unerregbarkeit frischer Muskeln eintritt als in frischen Salzlösungen. Auch die Starreverkürzung des Gastrocnemius ist in diesen Starresalzlösungen viel früher zu beobachten als in reiner, frischer Salzlösung.

Hier mögen zwei Versuche zur Erläuterung des Gesagten Erwähnung finden.

Versuchsprotokoll Nr. 32.

Vier frische Gastrocnemii wurden in Ringer-Lösung in die Autoklave gelegt und einem Sauerstoffdrucke von zehn Atmosphären ausgesetzt. Nach 168 Stunden wurden sie herausgenommen. Sie waren selbst für starke faradische Reize unerregbar. Mit dem Presssaft dieser Muskeln werden vier frische Froschsemitendinosi umspült. Gleich darauf wurden dieselben mit Presssaft frischer Froschmuskeln umspült.

| | Länge | Verkürzung in Sauerstoff-Presssaft | Verkürzung in frischem Presssaft | Belastung |
|----------------|-------|------------------------------------|----------------------------------|-----------|
| S ₁ | 34 mm | — | 6,7 mm = 19,7% | 4 g |
| S ₂ | 34 " | — | 8 " = 23,5% | 4 " |
| S ₃ | 37 " | — | 9,2 " = 24,9% | 4 " |
| S ₄ | 35 " | — | 7 " = 20% | 4 " |

Im Presssaft der unter Sauerstoffdruck unerregbar gewordenen Muskeln verkürzen sich die frischen Semitendinosi gar nicht, dagegen alle bei darauffolgender Umspülung mit Presssaft frischer Muskeln.

Versuchsprotokoll Nr. 35.

Acht frische Gastrocnemii kleiner Frösche werden in 100 ccm Ringer-Lösung in die Autoklave gelegt und einem Sauerstoffdrucke von zehn Atmosphären ausgesetzt (Versuchstemperatur = 20° C.). Nach 120 Stunden werden die Muskel herausgenommen. Alle sind für selbst starke faradische Reize völlig unerregbar. Acht andere frische Gastrocnemii werden in 100 ccm Ringer-Lösung eingelegt (bei Atmosphärendruck). Nach 48 Stunden sind alle für starke faradische Reize unerregbar und starr.

Nun werden vier frische Semitendinosi, jeder zuerst mit dem Sauerstoffmuskel-Presssaft, darauf mit dem Starre-Presssaft und schliesslich mit Presssaft frischer Muskeln umspült und werden ihre Verkürzungen in den drei Presssäften registriert.

| | Länge | Verkürzung in Sauerstoff- Presssaft | Verkürzung in Starre-Presssaft | Verkürzung in frischem Presssaft | Be- lastung |
|----------------|-------|---|-----------------------------------|--|----------------|
| S ₁ | 30 mm | — | 2 mm = 6,7% | 4,5 mm = 15% | 4 g |
| S ₂ | 29 " | — | 3 " = 10,3% | 5,2 " = 17,6% | 4 " |
| S ₃ | 37 " | — | 4,5 " = 12,2% | 10 " = 27% | 4 " |
| S ₄ | 37 " | — | 2 " = 5,4% | 10 " = 27% | 4 " |

Im Presssaft der unter Sauerstoffdruck unerregbar gewordenen Muskeln zeigen die frischen Semitendinosi gar keine Verkürzung. Alle verkürzen sich jedoch im Presssaft der unter Atmosphärendruck in Ringer-Lösung erstarrten Muskeln. Eine weitere Verkürzung erfährt jeder Semitendinosus im Presssaft frischer Muskeln.

Aus den soeben geschilderten Versuchen geht hervor, dass die Substanzen, welche die Verkürzung des frischen Froschmuskels im Muskelpresssaft bewirken, beim Absterben des Muskelgewebes bei mangelhafter Sauerstoffversorgung entstehen. Die Verkürzung des frischen, ungeschädigten Froschmuskels, die gleich nach seiner Umspülung mit Froschmuskelpresssaft auftritt, wäre als Folge einer direkten chemischen Reizung der Muskelsubstanz unter der Einwirkung von Stoffwechselprodukten aufzufassen, die beim anoxydativen Zerfall des lebenden Muskelgewebes entstehen.

Zum Schlusse möchte ich noch erwähnen, dass sowohl Presssaft frischer Kaninchen- als auch Meerschweinchenmuskeln auf den frischen Froschmuskel (Gastrocnemius, Sartorius, Semitendinosus) verkürzend wirkt. Sogar im Presssaft von Kaninchenleber und Kaninchenlunge sah ich den frischen Froschmuskel sich verkürzen. Dagegen erzeugt Kaninchenblutserum ebensowenig wie Froschblut eine Verkürzung.

Auch in 96 Stunden altem Kaninchenblutserum war nicht die Spur einer Kontraktion des Froschmuskels zu beobachten. Peptonlösungen üben in den untersuchten Konzentrationen von 0,5—5 % keine verkürzende Wirkung auf den Froschmuskel aus. Ich begnüge mich mit dem Hinweise auf diese Tatsachen, ohne mich vorläufig näher darauf einzulassen, doch hoffe ich, später noch darüber berichten zu können.

Zusammenfassung.

Im Froschmuskelpresssaft verliert der frische, überlebende Froschmuskel sehr rasch seine Erregbarkeit, und zwar der Semitendinosus durchschnittlich in 25—45 Minuten.

Der frische, unverletzte, nicht geschädigte Froschmuskel (Gastrocnemius, Sartorius oder Semitendinosus) verkürzt sich sofort nach dem Eintauchen in Presssaft frischer, zeitstarrer oder wärmestarrer Froschmuskeln. Auch im Presssaft von Muskeln, deren Starre bereits gelöst ist, tritt die Verkürzung ein.

Die Verkürzung des frischen Muskels im Presssaft ist die Folge einer direkten Einwirkung desselben auf die kontraktile Substanz des Muskels, sie entsteht nicht unter Vermittlung des Nerven.

Die Substanzen, welche die Verkürzung des Froschmuskels im Presssaft bewirken, sind hitzebeständig: sie werden durch Siedehitze (kurzes Aufkochen) nicht zerstört.

Die eben erwähnten Stoffe gehen durch Membranen, die für Eiweisskörper undurchlässig sind, hindurch; sie sind dialysabel.

Durch Neutralisation des Presssaftes bzw. der Kochsalzlösung, gegen die derselbe dialysiert wurde, lässt sich die verkürzende Wirkung auf den frischen Muskel nicht beheben oder abschwächen. Milchsäure- oder Phosphorsäurelösungen, die auch verkürzend auf den frischen Muskel wirken, verlieren diese Fähigkeit durch Neutralisation. Daraus geht hervor, dass die Verkürzung frischer Muskeln im Presssaft nicht allein als Wirkung der in demselben vorhandenen Säure anzusehen ist, sondern dass sie hauptsächlich durch die Gegenwart anderer beim Absterben des Muskelgewebes gebildeter Stoffe hervorgerufen wird.

Der frische Froschmuskel (Semitendinosus) erfährt in frischem Presssaft im Laufe einer Stunde keine messbare Gewichtsänderung. In derselben Zeit zeigt er jedoch in Milchsäure- oder Phosphorsäurekonzentrationen, die noch nicht einmal verkürzend auf ihn wirken,

eine deutliche Gewichtsvermehrung. Dieselbe tritt sowohl in Säurekonzentrationen ein, die mit 0,65 % iger als auch in solchen, die mit 1 % iger Kochsalzlösung hergestellt sind.

Schädigungen und Ermüdung beeinträchtigen die Verkürzungsfähigkeit des Muskels im Presssaft oder in Säurelösungen. Je grösser der Verkürzungsrückstand ermüdeter Muskeln ist, desto geringer ist im allgemeinen ihre Presssaft- oder Säureverkürzung. Dieselbe ist an die Erregbarkeit des Muskels gebunden.

Presssaft unter Sauerstoffdruck abgestorbener Muskeln wirkt nicht verkürzend auf den frischen Muskel. Die Verkürzung des frischen, ungeschädigten Froschmuskels, die gleich nach seiner Umspülung mit Froschmuskelpresssaft zu beobachten ist, wäre demnach als Folge einer direkten chemischen Reizung der Muskelsubstanz unter der Einwirkung von hauptsächlich nicht säureartigen Stoffwechselprodukten aufzufassen, die beim Zerfall des lebenden Muskelgewebes unter den Bedingungen der Erstickung entstehen.

Auch Presssäfte von Meerschweinchen- oder Kaninchenmuskeln sowie Kaninchenorganpresssäfte verkürzen den frischen Froschmuskel.

Literatur.

- 1) F. Berg, Einige Untersuchungen über Ermüdung und Restitution des überlebenden *M. sartorius* beim Frosch. Skand. Arch. f. Physiol. Bd. 24 S. 345 bis 366. 1911.
- 2) R. Beutner, Einige weitere Versuche, betreffend osmotische und kolloidale Quellung des Muskels. Bioch. Zeitschr. Bd. 48 H. 3 S. 217—224. 1913.
- 3) F. Bottazzi, Das Cytoplasma und die Körpersäfte. Winterstein, Handb. d. vergl. Physiol. Bd. 1 1. Hälfte. 1912.
- 4) Martin H. Fischer, Über die Analogie zwischen der Wasserabsorption durch Fibrin und durch Muskel. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 124 S. 69 bis 99. 1908.
- 5) W. M. Fletcher and F. G. Hopkins, Lactic acid in amphibian muscle. Journ. of Physiol. vol. 35 (4) p. 247.
- 6) L. Frédéricq, Sur la concentration moléculaire des tissus solides de quelques animaux d'eau douce. Arch. intern. de physiol. t. 2 p. 127. 1905 (Zitiert nach Bottazzi).
- 7) Gaupp, Ecker und Wiedersheim, Anatomie des Frosches, 3. Aufl., 1. Abt. Vieweg, Braunschweig 1896.
- 8) W. Kühne, Untersuchungen über Bewegungen und Veränderungen der kontraktilen Substanzen. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859 S. 564—640 u. 748—835.

- 9) J. Loeb, Physiologische Untersuchungen über Ionenwirkung. Arch. f. d. ges. Physiol., I. Mitt., Bd. 69 S. 1—27. 1898.
 - 10) W. Nagel, Experimentelle Untersuchungen über die Totenstarre bei Kaltblütern. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 58 S. 279—307. 1894.
 - 11) W. Nagel, Handb. d. Physiol. d. Menschen Bd. 2. Vieweg, Braunschweig 1907.
 - 12) K. Schwarz, Über die Quellung und Entquellung ruhender und tätig gewesener Froschmuskeln in isotonischen Kochsalzlösungen. Bioch. Zeitschr. Bd. 37 S. 34—46. 1911.
 - 13) Tigerstedt, Handb. d. physiol. Methodik Bd. 2. Hirzel, Leipzig 1911.
 - 14) H. Winterstein, Über die physiologische Natur der Totenstarre des Muskels. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 120 S. 225—248. 1907.
-

Das Grundgesetz des Naturwirkens.

Von

Th. Schwartze, Berlin-Friedenau.

(Mit 4 Textfiguren.)

I.

Alles Geschehen ist in seiner elementarsten Form auf den elastischen Stoss zurückzuführen. Sehen, Hören und Tastgefühl werden durch Stösse gegen unser Nervensystem hervorgerufen. Die Stösse des Blutes sind das Zeichen des Lebens. Gehobene und wieder freigelassene Körper fallen unter den Stössen der Schwerkraft zur Erde zurück. Die Planeten werden durch die Stösse der Zentralkraft in bestimmten Bahnen um die Sonne getrieben. Der Stoss ist als der Ausgleichungsprozess zwischen dem relativen Maximum und Minimum zweier in Wirkung und Gegenwirkung befindlichen Kräfte anzusehen. Wenn demnach in dem Ausgleichungsprozess zwischen zwei Kräften einerseits ein Wachstum eintritt, so muss andererseits eine entsprechende Abnahme stattfinden, wenn das Gesetz der Erhaltung der Kraft zur Geltung kommen soll. Die herkömmliche Infinitesimalmethode krankt daran, dass bei ihr nur die sogenannte arithmetische Funktion behandelt wird. Hierbei wird nur das Wachstum der veränderlichen Grösse in Betracht gezogen; daher kommt man in der herkömmlichen Anwendung dieser Methode über die einseitig phoronomische Betrachtung der Bewegung, auf welcher alles Geschehen beruht, nicht hinaus. Deshalb kann man aber auch mittels der heutigen sogenannten höheren Mathematik die Naturgesetze nicht in genügend klarer Weise formulieren, sondern muss sich mit der empirischen Auffassung derselben begnügen. Man vernachlässigt dabei die bei den physikalischen Vorgängen mitwirkenden verborgenen Bewegungen und Massen, auf deren wesentliche Bedeutung für die wahre Erkenntnis dieser Vorgänge schon Anfang der dreissiger Jahre des verflossenen Jahr-

hundreds der berühmte Analytiker William Rowan Hamilton aufmerksam gemacht hat, obschon auch seine Formeln noch nicht zu der genügenden Klarheit in dieser Hinsicht führen. Auch Helmholtz, der berühmte deutsche Physiker, hat auf die Wichtigkeit dieser verborgenen Bewegungen und Massen hingewiesen¹⁾.

In der arithmetischen Funktion der Differentialrechnung, für welche wir als Beispiel die in der Dynamik zu benutzende Formel $y = x^2$ wählen, wird bei der üblichen Differentiation gesetzt $y + dy = (x + dx)^2$ und daraus unter Nullsetzung von dy und dx gefolgert $\frac{dy}{dx} = 2x$. Bei der Herleitung dieses unklaren gleich $\frac{0}{0}$ gesetzten

Ausdrucks ist übersehen, dass in einem physikalisch-mechanischen System, welches hier durch x^2 dargestellt ist, mit der Zunahme des einen Faktors des die Wirkungsgrösse eines Kraft symbolisierenden Produkts x^2 die gleichwertige Abnahme des anderen Faktors verbunden sein muss, wenn in dem relativ freien Wirken der Naturkräfte das Prinzip der Erhaltung der Kraft zur Geltung kommen soll. Folglich ist anstatt der obigen üblichen Differentialgleichung zu setzen $(x + dx)(x - dx) = x^2 - dx^2$. Wird hierbei noch berücksichtigt, dass der relativ kleinste Teil einer gegebenen Grösse doch immer nur die Maasseinheit sein kann, nach welcher der numerische Wert dieser Grösse bestimmt ist, so erhält man die Gleichung $(x + 1)(x - 1) = x^2 - 1^2$. Hierbei ist aber anzunehmen, dass die bei Ausführung der Multiplikation von $(x + 1)(x - 1)$ auftretende Differenz $x - x = 0$ die äussere Wirkung bedeutet, welche in die verborgene innere Wirkung $2x$ übergeht. Demnach ist $x^2 - 1^2 = 2x$ zu setzen. Zur Auflösung dieser Gleichung, d. h. zur Wertbestimmung von x , ist zu setzen

$$2x^2 = x^2 + 2x + 1^2,$$

und daraus folgt $x(\sqrt{2} - 1) = 1$, d. h. $x = \sqrt{2} + 1$, denn es ist $(\sqrt{2} + 1)(\sqrt{2} - 1) = 2 - 1 = 1 = (\sqrt{2})^2 - 1^2$. Daraus folgt $x^2 = 3 + 2\sqrt{2}$. Folglich ist $x^2 - 1^2 = 2(\sqrt{2} + 1)$. Hiernit wäre nun eigentlich schon das elementarste Grundgesetz des Naturwirkens formuliert, jedoch ist dasselbe noch etwas eingehender zu behandeln, wozu aber einige Vorbemerkungen nötig sind.

1) In einem Aufsatz: „Über die physikalische Bedeutung des Prinzips der kleinsten Wirkung“ im Journal für reine und angew. Mathematik 1886

Insofern die im statischen Zustande, also nur in zeiträumlicher Extensität sich darstellende Kraft bei eintretender, durch einen Widerstand veranlassten Wirkung in Intensität oder innere verborgene Wirkung übergeht, verschwindet sie. Deshalb wird die statische Kraft als Geschwindigkeit (Velocität) mit dem Symbol v bezeichnet. Hierbei ist aber zu berücksichtigen, dass in prinzipieller Hinsicht die begriffsmässige Einheit in bezug auf ihr Hervortreten im Ausgleichungsprozess zwischen Wirkung und Gegenwirkung einer Zweifelt entspricht, so dass dem relativen Werte nach $v = 2$ zu setzen ist, demnach besteht aber auch die Beziehung $v = \frac{v^2}{2}$. Mit Rücksicht auf die gebräuchliche Definition der geometrischen Beschleunigung $j = \frac{v}{t}$ ergibt sich für die Zeitkonstante des Ursprungs der Bewegung¹⁾, d. h. für $t = \tau = \sqrt{2}$, die Bestimmung $j = \frac{v}{\tau} = \sqrt{2}$.

Wenn ein Körper gegen einen Widerstand in Bewegung gesetzt wird, so muss erst dieser als Gegenwirkung auftretende Widerstand überwunden werden, bevor dem Körper eine freie Bewegung mit einer gewissen Geschwindigkeit mitgeteilt werden kann. Diese dem Körper mitgeteilte, in bezug auf seine absolute Masseneinheit als Geschwindigkeit bezeichnete Kraft besitzt im Moment ihres Entstehens den Maximalwert ihrer Extensität. Durch den kontinuierlich dagegen wirkenden Widerstand wird aber diese allmählich verringert und schliesslich zu Null. Es ist anzunehmen, dass hierbei der Körper eine der zu Null gewordenen Geschwindigkeit entsprechende dynamische Masse in sich aufgenommen hat, welche bei einem elastischen Körper einer als Gegenwirkung hervortretenden lebendigen Kraft entspricht. In bezug darauf ist anzunehmen, dass in dem Körper bei der Erzeugung der Geschwindigkeit ein dieser Geschwindigkeit gleichwertiges Vermögen zur Kraftaufnahme entstanden ist. Dieses Kraftaufnahmevermögen entspricht dem Begriffe der elektrostatischen Kapazität, welche bei Auslösung eine ihr entsprechende Gegenwirkung hervorbringt, indem der Kondensator die seiner Kapazität zugeführte Ladung in der Form eines elektrischen Stromes wieder abgibt. Wird nun diese Wirkungsweise der Substanz auf die Schwerkraft bezogen, so folgt daraus, dass diese Kraft

1) Vgl. den Aufsatz „Die Zeitkonstante des Ursprungs der Empfindung“ im Bd. 148 S. 523—534 dieses Archivs.

bei der Einwirkung auf den ruhenden Körper dessen Kapazität erfüllt und mit der dadurch hervorgerufenen Gegenwirkung gegen das äussere Kraftfeld reagiert. Demnach wird vorausgesetzt, dass die wirkende Kraft sich mit sich selbst in das Gleichgewicht setzt und ihre Wirkung aufhebt. Hierdurch wird das Körpergewicht erzeugt. Sobald aber der Körper der Wirkung der als Schwerkraft bezeichneten Zentripetalkraft des räumlichen Kraftfeldes ausweichen und in die freie positive Fallbewegung übergehen kann, wird von der Kapazität desselben die aufgezwungene Kraft wieder ausgestossen, so dass die Kapazität wieder frei wird, wodurch der Körper in entsprechender Weise an Gewicht verliert. Der Nachweis der Gewichtszunahme beim Steigen und der Gewichtsabnahme beim Fallen eines Körpers kann mittels der Atwood'schen Fallmaschine geführt werden¹⁾. Die als die relative Geschwindigkeit bezeichnete Stoss-
geschwindigkeit, welche bei dem Stoss zwischen zwei Körpern in Betracht zu ziehen ist, wird durch die Differenz der absoluten Geschwindigkeiten v_1 und v_2 bestimmt, ist aber die eine Geschwindigkeit im Sinne der Richtung relativ zur anderen negativ, durch die Summe. In bezug auf das Prinzip der Erhaltung der Kraft ist voranzusetzen, dass die Summe der den beiden Körpern beizulegenden Kapazitäten c_1 und c_2 der Stoss-
geschwindigkeit, also der Differenz $v_1 - v_2$ bzw. der Summe der absoluten Geschwindigkeiten, gleichwertig ist. Ferner ist in bezug auf das Prinzip der Erhaltung der Kraft voranzusetzen, dass die Differenz bzw. die Summe der nach dem elastischen Stoss hervortretenden resultierenden Geschwindigkeiten V_1 und V_2 gleich der Differenz bzw. der Summe der vor dem Stoss in Betracht kommenden Geschwindigkeiten ist. Demnach besteht die Gleichung

$$v_1 - v_2 + V_1 - V_2 = 2c_1 + 2c_2.$$

Wird diese Gleichung in entsprechender Weise in zwei Gleichungen zerlegt, so erhält man die beiden Grundformeln des Stoss-
gesetzes für elastische, bis zur Grenze ihrer Elastizität beanspruchte Körper, nämlich

$$v_1 - 2c_2 = V_1 \text{ und } v_2 + 2c_1 = V_2.$$

Hierbei ist ohne Rücksicht auf den numerischen Wert, ob grösser oder kleiner, die mit der Geschwindigkeit v_1 zu verbindende

1) Dieser Nachweis wurde in dem Aufsatz: „Die Zeitkonstante des Ursprungs der Empfindung“ im Bd. 148 S. 528 dieses Archivs geliefert.

Kapazität mit c_1 und die mit der Geschwindigkeit v_2 zu verbindende Kapazität mit c_2 bezeichnet. Setzt man nun voraus, dass gleiche Bewegungsgrößen $c_1 v_1 = c_2 v_2$ zum Stoss kommen, so besteht die Proportion $v_1 : v_2 = c_2 : c_1$ d. h. für v_1 grösser als v_2 muss c_2 grösser als c_1 sein. Wird nun in bezug auf die elementarsten Formeln $c_1 = 1$, und mit Rücksicht auf die Aufnahme der Anfangsgeschwindigkeit $v = 2$, die andere Kapazität $c_2 = 3$, die kleinste Geschwindigkeit $v_2 = 2$ gesetzt, so ist $v_1 = 6$ anzunehmen, um gleiche Bewegungsgrößen zu erhalten. Demnach bestehen die Formeln

$$6 - 2 = 4 \text{ und } 2 + 6 = 8.$$

Für den Zeitpunkt des Gleichgewichtes zwischen Wirkung und Gegenwirkung ist aber zu setzen

$$6 - 1 = 5 \text{ und } 2 + 3 = 5.$$

Setzt man aber $v_1 = 4$ und $v_2 = 2$, $c_1 = 2$ und $c_2 = 4$, und nimmt man an, dass die Körper gegeneinanderlaufen, so ist v_2 negativ zu nehmen. Daraus folgt

$$4 - 8 = -4 \text{ und } -2 + 4 = 2.$$

Für den Zeitpunkt des Gleichgewichtes ist aber

$$4 - 4 = 0 \text{ und } -2 + 2 = 0$$

zu setzen.

Es ist hierbei zu berücksichtigen, dass die in Betracht gezogenen Bewegungsgrößen zwar quantitativ gleich, qualitativ aber verschieden und gewissermassen von entgegengesetzter Natur in bezug auf Geschwindigkeit und Kapazität bzw. auf den aus der Gegenwirkung der Kapazität entstehenden Druck sind, wobei die Geschwindigkeit dem Begriff der Extensität und der Druck dem Begriff der Intensität entspricht.

Bei der herkömmlichen Betrachtungsweise des Stosses werden anstatt der Kapazitäten die wägbaren Massen unter der Voraussetzung vollkommener Elastizität in Betracht gezogen, welche durch m bezeichnet werden. Dabei geht man von der Formel

$$V = \frac{m_1 v_1 + m_2 v_2}{m_1 + m_2},$$

also von der Formel des Gleichgewichtes oder des sogenannten unelastischen Stosses aus, wobei weiche plastische Massen voraussetzen sind und als Axiom angenommen wird, dass die Bewegungsgrößen vor und nach dem Stoss die gleiche algebraische Summe ergeben. Bei der hier vorgenommenen Entwicklung der Stoss-

formeln ist dieser Satz aus den Formeln abzuleiten, indem man eine jede der beiden Formeln mit der in der anderen Formel in Betracht kommenden Kapazität multipliziert und alsdann die beiden Formeln addiert. Unter der Voraussetzung quantitativ gleicher, qualitativ aber in bezug auf Intensität und Extensität verschiedener Bewegungsgrößen $c_1 V_1$ und $c_2 V_2$ erhält man auf diese Weise die Gleichung

$$c_1 v_1 + c_2 v_2 = c_1 V_1 + c_2 V_2.$$

Demnach wird der herkömmlich als Axiom aufgestellte Satz: die algebraischen Summen der Bewegungsgrößen sind vor und nach dem Stoss einander gleich, aus den Formeln des Stossgesetzes abgeleitet. Da ferner nach dem System der relativen Werte in bezug auf zwei verschiedene Kräftesysteme $v_1 = \frac{v_1^2}{2}$ und $v_2 = \frac{v_2^2}{2}$ zu setzen ist, so ergibt sich aus der vorhergehenden Formel ohne weiteres die Formel

$$c_1 v_1^2 + c_2 v_2^2 = c_1 V_1^2 + c_2 V_2^2,$$

d. h. die Summen der lebendigen Kräfte sind vor und nach dem Stoss einander gleich.

II.

Die vorher aufgestellten Formeln des Stossgesetzes zeigen, dass gleichzeitig mit der einer Differentiation entsprechenden Kompensation $v_1 - 2 c_2 = V_1$ auch eine dem Begriff der Integration entsprechende Kombination $v_2 + 2 c_1 = V_2$ stattfindet. Setzt man nun voraus, es wäre $c_1 = v_1$ und $c_2 = v_2$, und man könnte mit demselben Recht, mit welchem Newton die Kraftfunktion durch die Multiplikation zweier dynamisch gedachter Massen symbolisiert hat, durch die Multiplikation der beiden Gleichungen, in prinzipieller Hinsicht, wieder eine Gleichung bilden, so würde man die Formel

$$\frac{v_1 v_2}{2} - \frac{V_1 V_2}{2} = 2 v_1 v_2$$

erhalten. Da es sich hierbei nicht um eine auf absolute Werte bezogene arithmetische Formel, sondern um eine auf relative Werte bezogene prinzipielle Formel, also um eine besondere Ausdrucksweise der Kraftfunktion handelt, so kann anstatt der so erhaltenen Formel auch ohne Bedenken gesetzt werden

$$v_1^2 - v_2^2 = 2 v_1 v_2.$$

Demnach werden durch die quadratischen und somit als statisch betrachteten Grössen numerisch oder quantitativ gleichwertige, qualitativ aber verschiedene Grössen ausgedrückt, für welche in dem entsprechenden Produkt die als Intensität und Extensität zu unterscheidenden beiden Faktoren nicht numerisch gleichwertig sind. In bezug auf lebendige, durch das halbe Produkt auszudrückende Kräfte kann eine derartige Grösse nach ihrem relativen numerischen Werte durch die Fläche eines rechtwinkligen Dreiecks geometrisch dargestellt werden, wobei die eine Kathete dem relativen Werte der Intensität, die andere Kathete dem relativen Werte der Extensität, die Fläche also dem relativen Werte einer im Produkt aus Dichte und Volumen bestimmten dynamischen Masse entspricht. Die Intensität bedeutet kinetischen Druck, die Extensität bedeutet statische Geschwindigkeit, d. h. in gleichförmige Bewegung übergegangene und daher als Intensität verschwundene Kraft. Beiläufig ist hier darauf hinzuweisen, dass absolut statischer, d. h. jede Bewegung ausschliessender Druck überhaupt nicht denkbar ist. Der Begriff des Druckes setzt das Bestreben nach Bewegung voraus. Ist dieses Bestreben Null, so ist auch der Druck Null. Dauert aber das Bestreben fort, so summieren sich seine Elemente zur Geschwindigkeit, die fortdauernd wachsen würde. Demnach kann der Druck nur in der Wechselwirkung molekularer Schwingungen bestehen, die nur nach der einen Seite hin in ihrer stossweisen Wirkung bemerkbar werden.

Wir nehmen nun an, dass sich zwei durch kongruente rechtwinklige Dreiecke, also durch die Hälften entsprechender rechteckiger Parallelogramme, nach der vorher gemachten Voraussetzung dargestellte Kräfte in der Weise zu einem mechanischen System zusammensetzen, dass die als Geschwindigkeiten zu betrachtenden, gegenseitig verschiedenen Katheten derselben in einer geraden, horizontalen Linie vereinigen, während die beiden anderen, die Intensitäten oder Druckwirkungen darstellenden Katheten parallel zueinander in gleichem Sinne gerichtet sind. In dieser Anordnung entspricht das gedachte System einem im Gleichgewicht befindlichen ungleicharmigen Hebel, der als das älteste und einfachste Beispiel der Zusammensetzung zweier in Wirkung und Gegenwirkung sich ausgleichender Kräfte zu betrachten ist.

Durch Fig. 1 wird ein solches System dargestellt. Die beiden rechtwinkligen, kongruenten, in verschiedenen Lagen angebrachten

und dadurch die verschiedenen Qualitäten der durch sie dargestellten Kräfte symbolisierenden Dreiecke sind mit abd und ace bezeichnet. Die Katheten ab und ac liegen in einer geraden Linie und entsprechen dem ungleicharmigen, im Punkte a gestützt gedachten Hebel, die Senkrechten an den Enden desselben, den zusammengesetzten Extensitäten der beiden durch die Flächen der Dreiecke nach ihren relativen Werten dargestellten Kräfte. Die Intensitäten dieser Kräfte sind nach ihren relativen Werten durch die beiden anderen Katheten bd und ce dargestellt und entsprechen den an den Enden der

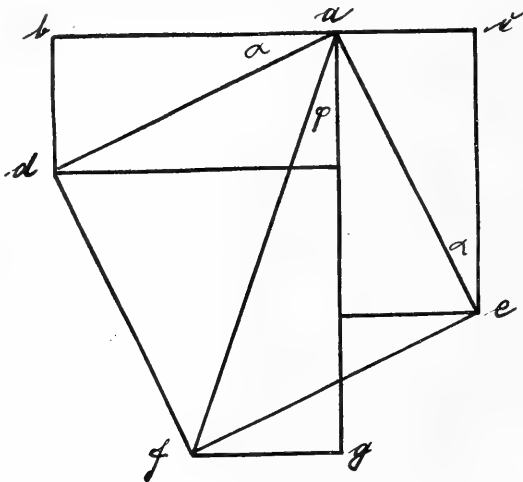


Fig. 1.

Hebelarme im umgekehrten Verhältnis dazu stehenden Gewichten. Bezeichnet man den grösseren Hebelarm ab mit r_1 , den kleineren ac [mit r_2 , so ist das grössere Gewicht auch durch r_1 und das kleinere durch r_2 bestimmt. Werden die Gewichte in der Bedeutung von Intensitäten durch Einklammerung von den die Extensitäten bedeutenden Hebelarmen unterschieden, so besteht für das Hebelgesetz die Gleichung $(r_1)r_2 = (r_2)r_1$. Die Hypotenusen der beiden Dreiecke sind durch $ad = ae = \sqrt{r_1^2 + r_2^2}$ bestimmt; sie sind als die den Schwer- oder Zentralpunkt des Systems stützenden Kräfte anzusehen. In bezug auf Wirkung und Gegenwirkung wird von diesen Stützkraften das Quadrat $adfe$ gebildet, dessen Fläche gleich $r_1^2 + r_2^2$ ist und als Ausdruck des relativen Wertes der statischen Stütz- oder Erhaltungskraft des Systems angesehen werden kann. Infolge der verschiedenen Qualität der in bezug auf Quantität gleich-

wertigen, durch die Dreiecke abd und ace nach den Flächen $\frac{r_1 r_2}{2}$

dargestellten Kräfte bildet die Diagonale $af = \sqrt{2(r_1^2 + r_2^2)}$ mit der vertikalen statischen Stützzlinie des Systems den Winkel $fa g = \varphi$, wodurch angedeutet wird, dass das System durch Schwingung um diesen Ausschlagwinkel sich im Gleichgewicht erhält. Dies ist bei der Übermacht der räumlichen Schwerkraft auf die im Verhältnis zum Erdball verschwindend kleinen Gewichtsmassen eines wirklichen Hebels unbemerkbar und ist als molekulare, den Schwerpunkt des Systems beeinflussende Bewegung zu denken.

Der Winkel φ entspricht der Phasendifferenz zwischen der Intensität und Extensität der an den Enden der Hebelarme angreifenden Kräfte und wird bestimmt durch die Beziehung $\cos \varphi = \frac{ag}{af} = \frac{r_1 + r_2}{\sqrt{2(r_1^2 + r_2^2)}}$. Für $\varphi = 0$ ist $\cos \varphi = 1$, folglich würde

$r_1 + r_2 = \sqrt{2(r_1^2 + r_2^2)}$ sein müssen, was nicht möglich ist. Für $r_1 = r_2$ ist $\cos \varphi = \frac{1}{\sqrt{2}}$, also der Ausschlagwinkel der voraus-

zusetzenden Schwingung gleich 45° . Wird die Fläche des dem Winkel φ entsprechenden Dreiecks als Ausdruck der dynamischen Stützkraft des Systems bzw. als die Zentripetalkraft einer natürlichen Zentralkraft betrachtet, so wird diese Fläche, wie sich leicht nachweisen lässt, durch die Gleichung

$$\frac{(r_1 + r_2)(r_1 - r_2)}{2} = \frac{r_1^2 - r_2^2}{2}$$

bestimmt, demnach ist für die dem doppelten Winkel entsprechende, in der Summation von Wirkung und Gegenwirkung bestehende Stütz- oder Zentripetalkraft des Systems der Ausdruck $r_1^2 - r_2^2$ in Betracht zu ziehen und mit den Hebelkräften in Beziehung zu bringen, welche mit Rücksicht auf die Zusammensetzung von Wirkung und Gegenwirkung beiderseits des Stützpunktes a wirkende Kraftkomponente $r_1 r_2$ in der Grösse $2 r_1 r_2$ zur Wirkung kommt. Hierbei ist vorausgesetzt, dass die beiderseits des Schwerpunktes a wirkende Kraft sich in Wirkung und Gegenwirkung aus zwei gleichen lebendigen Kräften $\frac{r_1 r_2}{2}$ zusammensetzt und somit einer durch das Produkt $r_1 r_2$

bestimmten Parallelogrammfläche entspricht. Demnach besteht für das stets als ein kinetischer bzw. dynamischer, mechanischer Zustand

eines Kräftesystems vorauszusetzende, also schwingende Gleichgewicht die Gleichung

$$r_1^2 - r_2^2 = 2 r_1 r_2$$

oder in bezug auf relative Werte die in üblicher Weise dargestellte Gleichung

$$v_1^2 - v_2^2 = 2 v_1 v_2$$

Daraus folgt:

$$v_1 = v_2 (\sqrt{2} + 1) = v_2 \cotang \frac{45^\circ}{2} \text{ und bzw.}$$

$$v_2 = v_1 (\sqrt{2} - 1) = v_1 \tang \frac{45^\circ}{2}.$$

Hiermit ist für das sogenannte statische Gleichgewicht eines mechanischen Systems in prinzipieller Hinsicht auf den einer Phasendifferenz entsprechenden Winkel der gedämpften Schwingung hingewiesen.

III.

Als ein Kreisprozess wird derjenige dynamische Vorgang bezeichnet, in welchem ein Körper seinen bei Beginn des Vorganges vorhandenen Zustand nach einer Reihenfolge von Zustandsänderungen wieder erreicht. Das ist zum Beispiel bei einem elastischen Körper der Fall, der durch eine zeitweise wirkende Kraft eine höchstens bis an seine Elastizitätsgrenze gehende Formveränderung erleidet. Abgesehen von der Einwirkung störender äusserer Kräfte ist ein schwingendes Pendel als der Repräsentant eines Kreisprozesses insbesondere zu betrachten. Die Schwingungen des Pendels sind auf einen Stoss zurückzuführen, durch den, wie bei jedem anderen Geschehen, der in Bewegung versetzten Substanz eine lebendige Kraft eingepflanzt wird, welche in einem mechanischen System unentwegt beharrt, solange sie nicht durch äussere, nicht zu dem System gehörige Kräfte eine Einbusse erleidet, was allerdings infolge des Zusammenhängens der Dinge nicht völlig zu umgehen ist. Von Galilei wurde der Durchgang des Schwerpunktes eines Pendels durch den tiefsten Punkt seiner Schwingungsbahn als ein von dem schwingenden Massenpunkte mit der von ihm erlangten Geschwindigkeit ausgeführter Stoss gegen das Schwerkräftfeld angesehen. Wir setzen hierbei voraus, dass die durch den vorhergehenden Antriebsstoss bzw. durch den diesen Antriebsstoss im Verlauf des dynamischen Vorganges ersetzenden Niederschwung die schwingende Substanz von der ihr im Ruhezustande aufgezwungenen Schwere

oder Raumkraft befreit und somit deren Kapazität zur Aufnahme von Raumkraft freigemacht wird. Bei dem Aufschwung wird diese Kapazität mit komprimierter Raumkraft erfüllt, welche gegen das äussere statische Raumkraftfeld reagiert und somit den positiven Widerstand hervorruft, durch den die vom Antriebsstoss erzeugte Steigkraft allmählich aufgehoben wird. Durch die noch fortdauernde Reaktion der mit Raumkraft überfüllten Kapazität der Substanz wird alsdann der Sinn der Bewegung umgekehrt und der die Fallbeschleunigung unter Mitwirkung der Beharrung erzeugende negative Widerstand hervorgerufen. Demnach wird die Kapazität der frei fallenden Substanz von der vorher ihr aufgezwungenen Raumkraft befreit, welche demnach durch die Kapazität der Substanz aus ihrem statischen Zustande teilweise in einen dynamischen oder kinetischen Zustand versetzt und gewissermaassen individualisiert wird. An der Wirkungsweise der Atwood'schen Fallmaschine lässt sich nachweisen, dass ein freies mechanisches System, d. h. ein System, welches infolge der ihm eingepflanzten lebendigen Kraft Wirkung und Gegenwirkung in sich selbst erzeugt, sich aus vier, in ihrer Summe die Gesamtintensität des Systems bildenden elementaren Kräften zusammensetzt, von denen zwei, nämlich der negative Widerstand der Kapazität der dabei in Betracht kommenden Substanz und der positive Widerstand des Raumkraftfeldes, als statische Kräfte und zwei, nämlich die Wirkung und Gegenwirkung der Kapazität der Substanz, als dynamische Kräfte zu betrachten sind ¹⁾. Demnach kommen für die Substanz drei elementare Kräfte und für das äussere Raumkraftfeld eine elementare Kraft in Betracht und die kleinste Wirkungsgrösse des Systems beträgt ein Viertel der Gesamtkraft oder der Intensität des Systems.

Von der Betrachtung der nur auf einen Teil des Kreisumfanges zu beziehenden Pendelbewegung gehen wir zur Betrachtung der kontinuierlichen, auf den ganzen Kreisumfang zu beziehenden Zentralbewegung über, von welcher die elliptische Bewegung und die geradlinige Schwingung abzuleiten ist.

In bezug auf die freie natürliche Kreisbewegung ist das Zusammenwirken einer Zentralkraft und einer substantiellen Masse vorauszusetzen. Die Zentralkraft ist aus zwei sich in Wirkung und

1) Man vgl. den Aufsatz: „Die Zeitkonstante des Ursprungs der Empfindung“ im Bd. 148 S. 528 dieses Archivs.

Gegenwirkung im Gleichgewicht befindlichen konzentrischen Kraftfeldern zusammengesetzt zu denken; sie wird geometrisch durch zwei konzentrische, mit dem Radiusverhältnis $1:\sqrt{2}$ beschriebene Kreise dargestellt, wie Fig. 2 zeigt. Die Kreisflächen stehen daher im Verhältnis $1:2$; von dem äusseren Kraftfelde wird die Hälfte überdeckt und somit die Kapazität des inneren Kraftfeldes von dem äusseren Kraftfelde ausgeglichen, so dass zur Ausgleichung der Rückwirkung des inneren Kraftfeldes ein dieser Rückwirkung quantitativ gleichwertiges ringförmiges äusseres Kraftfeld vorhanden ist, welches von dem universellen unendlichen Kraftfelde umgrenzt zu denken ist. Demnach ist anzunehmen, dass durch einen entsprechenden Teil des universellen Kraftfeldes das durch die zweiteilige Zentralkraft

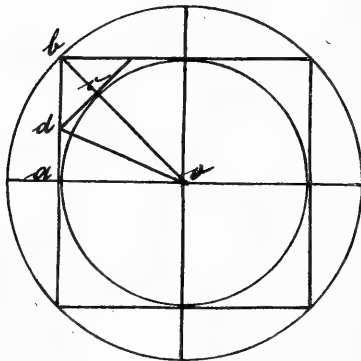


Fig. 2.

gebildete System in seinem Bestande erhalten wird. In bezug darauf ist also eigentlich ein dreiteiliges, aus drei gleichwertigen Kraftfeldern gebildetes zentrales System vorausgesetzt.

Wir nehmen nun an, dass in das zweiteilige, die eigentliche Zentralkraft bildende System eine relativ als Punkt zu betrachtende substantielle Masse eintritt, die mit einer gewissen Geschwindigkeit den Umfang des inneren Kraftfeldes bei a

tangiert und zufolge ihres Beharrungsvermögens ihre Bewegung weiter zu verfolgen strebt. Wenn in dem ringförmigen, das innere Kraftfeld umgebenden Kraftfelde kein Widerstand vorhanden wäre, so würde der bewegte Massenpunkt mit seiner ursprünglichen Geschwindigkeit bei b gegen das statische, relativ als stahlhart zu denkende universelle Kraftfeld stossen und, infolge der Elastizität, rechtwinklig zu seiner ursprünglichen Bewegungsrichtung, ohne Geschwindigkeitsverlust reflektiert werden. Wenn dieser Vorgang sich in gleicher Weise fortsetzt, so bewegt sich der träge Massenpunkt längs des Umfangs eines das innere kreisförmige Kraftfeld tangierenden Quadrats. Da aber dem das innere Kraftfeld gleich einer Atmosphäre umgebenden ringförmig dargestellten Kraftfelde ein elastischer Widerstand beizulegen ist, so wird der träge Massenpunkt aus seiner tangentialen geraden Bewegungsrichtung derartig abgelenkt, dass er sich in einer

Wurfparabel bewegt und in bezug auf den durch 45° bestimmten Zentriwinkel der vollkommenen Reflexion im Punkte c den Umfang des inneren Kraftfeldes wieder erreicht. Die radiale Strecke bc entspricht demnach, relativ zum Radius des inneren Kraftfeldes, dem auf den trägen Massenpunkt vom äusseren Kraftfelde bzw. von der Zentripetalkraft ausgeübten Druckmaximum, insofern der Vorgang geometrisch, d. h. phoronomisch betrachtet wird. Dynamisch wird die dabei zur Wirkung kommende Kraft durch die Differenz der von den Radien ob und oc in bezug auf die Bewegung des trägen Massenpunktes beschriebenen Sektoren, also durch die Differenz zweier quadratischer, als Kräfte zu betrachtender Grössen dargestellt. Wird nun aber, um zu einer bequemen Formulierung des Vorganges zu gelangen, angenommen, dass der gedachte Massenpunkt sich in den an die Endpunkte der seine Bahn darstellenden Wurfparabel gelegten Tangenten ad und dc bewegt, so wird die diesen trägen Punkt bewegende Kraft durch die Fläche des Tangentenvierecks $adco$ symbolisiert. In bezug auf ihre beiden, im Zeitpunkte der Ausgleichung identischen, der Wirkung und Gegenwirkung entsprechenden Komponenten, wird diese Kraft in die beiden kongruenten rechtwinkligen, dem Zentriwinkel von $\frac{45^\circ}{2}$ entsprechenden Dreiecke aod und dco zerlegt. Bezeichnet man nun, in bezug auf die relativen Werte, die linearen geometrisch dargestellten, der Extensität und Intensität entsprechenden Faktoren dieser Kräfte durch $oa = \varrho$ (in bezug auf den Trägheitsradius des inneren Kraftfeldes) und durch $ad = dc = i$ (in bezug auf die einer Geschwindigkeit entsprechende Tangentialkraft), so erhält man die Beziehungen

$$\frac{i}{\varrho} = \tan \frac{45^\circ}{2} \text{ und } \frac{\varrho}{i} = \cotang \frac{45^\circ}{2}$$

oder, in bezug auf die relativen numerischen Werte dieser Winkel-funktionen

$$i = \varrho (\sqrt{2} - 1) \text{ und } \varrho = i (\sqrt{2} + 1).$$

Multipliziert man nun die erste Gleichung mit ϱ , die zweite mit i , so erhält man die Gleichung

$$i^2 (\sqrt{2} + 1) = \varrho^2 (\sqrt{2} - 1).$$

Diese Gleichung kann aber aus der Gleichung

$$\varrho^2 - i^2 = 2 \varrho i$$

abgeleitet werden. Zu dieser Gleichung gelangt man auf die folgende Weise:

In bezug auf ein rechtwinkliges Dreieck, dessen Katheten mit a und b , dessen Hypotenuse mit c und dessen durch die Hypotenuse und grössere Kathete a eingeschlossener Winkel mit α bezeichnet wird, gelten die Gleichungen

$$c^2 = a^2 + b^2 = \frac{a \cdot b}{\cos \alpha \cdot \sin \alpha} = \frac{2 a b}{\sin 2 \alpha}.$$

Demnach besteht die Gleichung

$$a^2 + b^2 = \frac{2 a b}{\sin 2 \alpha}.$$

Erhebt man das durch diese Gleichung dargestellte mechanische System durch Quadrierung auf ein System der nächst höheren Ordnung, so erhält man

$$a^4 + 2 a^2 b^2 + b^4 = \frac{4 a^2 b^2}{\sin^2 2 \alpha}.$$

Um die Kapazität dieses Systems zu befreien und somit das System für das Maximum der Kraftaufnahme empfänglich zu machen, wird beiderseits die Gesamtintensität $4 a^2 b^2$ subtrahiert. Hieraus folgt

$$a^4 - 2 a^2 b^2 + b^4 = \frac{4 a^2 b^2}{\sin^2 2 \alpha} - 4 a^2 b^2 = 4 a^2 b^2 \cotang^2 2 \alpha.$$

Wird nun der Winkel $2 \alpha = 45^\circ$, also gleich dem Winkel der im Zeitpunkte des elastischen Gleichgewichts zwischen Wirkung und Gegenwirkung in Betracht kommenden Winkel der vollkommenen Reflexion gesetzt und dann die Gleichung zurückradiziert, so erhält man

$$a^2 - b^2 = 2 a b.$$

In bezug auf relative Werte kann also im allgemeinen gesetzt werden

$$v_1^2 - v_2^2 = 2 v_1 v_2$$

und hieraus ist wieder die Gleichung

$$v_2^2 (\sqrt{2} + 1) = v_1^2 (\sqrt{2} - 1)$$

abzuleiten.

Betrachtet man die Tangentialstrecke $ad = dc = i$ als die geometrische Darstellung einer elementaren Stosskraft, so kann diese, nach Fig. 2, 16 mal im Kreisumfang herumgelegt werden.

IV.

Um zu einer noch allgemeineren Formel zu gelangen, aus der die vorhergehenden Formeln abzuleiten sind, wird nun ein in seiner Flächengrösse einer lebendigen Kraft entsprechendes beliebiges, vorerst spitzwinklig und ungleichseitiges Dreieck abc (Fig. 3) in Betracht gezogen. Wird die Basis dieses Dreiecks als eine konstante

Grösse angesehen und der gegenüberliegende Punkt c derartig bewegt gedacht, dass die beiden anderen Dreieckseiten eine konstante Summe bilden, so beschreibt der Punkt c eine Ellipse, deren Brennpunkt durch die Endpunkte a und b der konstanten Basis gebildet werden. Die konstante Summe der beiden anderen Dreieckseiten ist aber gleich der Länge der grossen Achse dieser Ellipse. Die konstante Strecke ab entspricht der doppelten Exzentrizität der Ellipse bzw. der Kompensationsresultante des Systems. Die Mittellinie dc des Dreiecks entspricht der halben Kombinationsresultante des durch das dem Dreieck entsprechende Parallelogramm gebildeten Systems.

Um zu der gesuchten Formel zu gelangen, hat man sich von den Punkten a und b Senkrechte auf die entsprechend verlängerte Mittellinie dc gefällt zu denken. Wir bezeichnen die als die längere Diagonale eines entsprechenden Parallelogramms zu denkende doppelte Strecke der Mittellinie, in der Bedeutung der Kombinationsresultante des Systems, mit R_1 und die der doppelten Exzentrizität der gedachten Ellipse entsprechende Basis ab des gegebenen

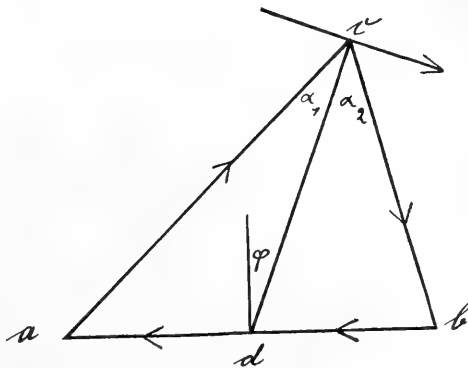


Fig. 3.

Dreiecks, in der Bedeutung der Kompensationsresultante des Systems mit R_2 . Ferner wird der Winkel an der Spitze c des Dreiecks mit α und, in bezug auf die beiderseits der Mittellinie ad liegenden Teilwinkel dieses Zusammensetzungswinkels, der an der Seite ac anliegende Winkel mit α_1 , der an der Seite bc anliegende Winkel mit α_2 bezeichnet. Ferner ist noch der von den beiden Resultanten R_1 und R_2 eingeschlossene spitze Winkel $bdc = \omega$, sowie dessen Komplementswinkel φ , unter der Bezeichnung Kompensationswinkel, in Betracht zu ziehen. Unter diesen Voraussetzungen bestehen die Gleichungen

$$\tan \alpha_1 = \frac{R_2 \sin \omega}{R_1 + R_2 \cos \omega}, \quad \tan \alpha_2 = \frac{R_2 \sin \omega}{R_1 - R_2 \cos \omega}.$$

In bezug auf die Gleichung

$$\tan (\alpha_1 + \alpha_2) = \tan \alpha = \frac{\tan \alpha_1 + \tan \alpha_2}{1 - \tan \alpha_1 \tan \alpha_2}$$

erhält man durch Einsetzen der betreffenden Werte

$$\operatorname{tang} \alpha = \frac{2 R_1 R_2 \sin \omega}{R_1^2 - R_2^2}$$

oder

$$R_1^2 - R_2^2 = 2 R_1 R_2 \operatorname{cotang} \alpha \cos \varphi$$

unter der Voraussetzung $\sin \omega = \cos \varphi$. Hiermit ist die gesuchte allgemeine, für freie und unfreie mechanische Systeme geltende Gleichung formuliert. Zu ihrer Diskussion sind die bekannten beiden Gleichungen des herkömmlichen Parallelogrammgesetzes der Kräfte

$$R_1^2 = v_1^2 + v_2^2 + 2 v_1 v_2 \cos \alpha$$

und

$$R_2^2 = v_1^2 + v_2^2 - 2 v_1 v_2 \cos \alpha$$

in Betracht zu ziehen. Dieselben ergeben

$$R_1^2 - R_2^2 = 4 v_1 v_2 \cos \alpha \text{ und } 2 R_1 R_2 = \sqrt{(v_1^2 + v_2^2)^2 - 4 v_1^2 v_2^2 \cos^2 \alpha}.$$

Multipliziert man die erste dieser Gleichungen mit $\frac{\sin \alpha}{\sin \alpha} = 1$, so erhält man $R_1^2 - R_2^2 = 4 v_1 v_2 \operatorname{cotang} \alpha \sin \alpha$

und, wenn $\sin \alpha = \cos \varphi$ gesetzt wird,

$$\frac{R_1^2}{2} - \frac{R_2^2}{2} = 2 v_1 v_2 \operatorname{cotang} \alpha \cos \varphi.$$

Wird dann ferner $\frac{R_1^2}{2} - \frac{R_2^2}{2} = v_1^2 - v_2^2$ gesetzt, so erhält man

$$v_1^2 - v_2^2 = 2 v_1 v_2 \operatorname{cotang} \alpha \cos \varphi,$$

d. h. in einem freien Kräftesystem sind die inneren, den beiden Resultanten entsprechenden Kräfte durch die äusseren Kräfte bestimmt, indem die Beziehungen bestehen

$$R_1 = v_1 \sqrt{2} \text{ und } R_2 = v_2 \sqrt{2}.$$

Demnach ist in einem, ein freies Kräftesystem darstellenden Parallelogramm die Kombinationsresultante R_1 und die äussere Kraft v_1 als relativ konstant anzusehen. Man kann ein solches Parallelogramm leicht mittels zweier konzentrischer Kreise konstruieren, deren Radien dem Verhältnis $1: \sqrt{2}$ entsprechen, und dabei annehmen, dass die elementaren Kräfte v_1 und v_2 mit der Zeitkonstanten des Ursprungs der Bewegung oder des Geschehens zu multiplizieren sind, um die resultierenden Kräfte hervorzubringen. Wird in den beschriebenen konzentrischen Kreisen ein Radius des grössten Kreises, also ein Radius, der dem relativen Werte $\sqrt{2}$ entspricht, angenommen und dazu ein Radius des kleineren Kreises, der die absolute Einheit darstellt, unter einem Winkel zwischen 0° und 45° gezogen, so ist das gesuchte Parallelogramm des freien Systems bestimmt; die das der Hälfte des Parallelogramms ent-

sprechende Dreieck abschliessende Seite v_2 liegt in dem ringförmigen, den inneren Kreis umgebenden Raum. Die beiden anderen Seiten des Parallelogramms sind von den Endpunkten der Kombinationsresultante parallel zu den bereits bestimmten beiden Seiten v_1 und v_2 zu ziehen. Die Kompensationsresultante R_2 schneidet die Kombinationsresultante R_1 auf dem Umfange des inneren Kreises, auf dem sich der so bestimmte Schwerpunkt des freien Systems bewegt, wenn der Zusammensetzungswinkel der elementaren Kräfte v_1 und v_2 verändert wird. In diesem Parallelogramm ist der Zusammensetzungswinkel α der elementaren Kräfte gleich dem Zusammensetzungswinkel $\omega = 90^\circ - \varphi$, d. h. die äusseren und inneren Kräfte des Systems arbeiten mit gleicher Phasendifferenz und also mit dem kleinsten Zwange. Demnach ist in dem freien System $\sin \alpha = \cos \varphi$ zu setzen und daher bestehen die Gleichungen

$$R_1^2 - R_2^2 = 2 R_1 R_2 \cos \alpha$$

und

$$v_1^2 - v_2^2 = 2 v_1 v_2 \cos \alpha,$$

wodurch das freie System gekennzeichnet ist.

Unter Berücksichtigung der Formeln

$$R_1^2 = v_1^2 + v_2^2 + 2 v_1 v_2 \cos \alpha$$

$$R_2^2 = v_1^2 + v_2^2 - 2 v_1 v_2 \cos \alpha$$

des Parallelogrammgesetzes sind die Gleichungen

$R_1^2 - R_2^2 = 4 v_1 v_2 \cos \alpha$ und $R_1 R_2 \sqrt{(v_1^2 + v_2^2)^2 - 4 v_1^2 v_2^2 \cos^2 \alpha}$ aufzustellen. Wird die erste dieser beiden Gleichungen mit $\frac{\sin \alpha}{\sin \alpha} = 1$ multipliziert, so bleibt die Gleichung in quantitativer Hinsicht unverändert, aber die Gleichung nimmt die folgende Form an:

$$R_1^2 - R_2^2 = 4 v_1 v_2 \cotang \alpha \sin \alpha,$$

wobei $\sin \alpha = \cos \varphi$ gesetzt werden kann und somit der Zusammensetzungswinkel α der elementaren Kraft durch den auf den Zusammensetzungswinkel ω der Resultanten zu beziehenden Kompensationswinkel, als Symbol der Kapazität des inneren Systems bezogen wird. Zur Bestimmung dieses Kompensationswinkels sind demnach die Gleichungen aufzustellen.

$$\cos \varphi = \frac{2 v_1 v_2 \sin \alpha}{\sqrt{(v_1^2 + v_2^2)^2 - 4 v_1^2 v_2^2 \cos^2 \alpha}}$$

und

$$\sin \varphi = \frac{v_1^2 - v_2^2}{\sqrt{(v_1^2 + v_2^2)^2 - 4 v_1^2 v_2^2 \cos^2 \alpha}}.$$

Quadiert man diese Formeln, so erhält man die Ausdrücke für die relativen Wirkungsgrade der beiden Komponenten des freien Systems, in welchem $\cos \varphi = \sin \alpha$ ist. Wird $\cos \varphi = 1$, also $\sin \varphi = 0$ gesetzt, so folgt daraus $v_1 = v_2$ und ebenso $R_1 = R_2$. Die Gleichung der Ellipse, welche in bezug auf ein freies System der Projektion eines unter 45° gegen die Projektionsebene geneigten Kreises entspricht, geht unter der gemachten Voraussetzung $\cos \varphi = 1$ über in die Gleichung eines Kreises, für welchen die Beziehung $\frac{a}{b} = v^2 = R^2$ zur Geltung kommt, d. h. für die relativ freie Bewegung auf einem Kreisumfange ist die Geschwindigkeit gleich dem Radius (Radiusvektor) der Kreisbahn zu setzen. Wir haben vorher in bezug auf Fig. 3 im dritten Abschnitt darauf hingewiesen, dass diese freie Geschwindigkeit durch den Widerstand des äusseren Kraftfeldes nicht zum Ausdruck kommen kann, sondern dass diese Geschwindigkeit nur als der Ausdruck der wirksamen Stosskraft zu betrachten ist, welche im Ursprung der Bewegung zur Geltung kommt, und dass demnach dieser Ursprung der Bewegung auf $\sin \alpha = \cos \varphi = 0$, also auf $\cos \alpha = 1$, zu beziehen ist, woraus sich die Gleichung

$$v_1^2 - v_2^2 = 2 v_1 v_2 \text{ bzw. } R_1^2 - R_2^2 = 2 R_1 R_2$$

für den Ursprung der freien Bewegung ergibt. Diese Gleichung kann sowohl auf die Bewegung in der Kreisbahn wie auch auf die daraus abgeleitete geradlinige Schwingung bezogen werden und ergibt das für den Ursprung der Bewegung in Betracht kommende Maximum und Minimum zwischen Intensität und Extensität des Systems. Zu der allgemeinen Gleichung für die Bewegung in der Kreisbahn gelangt man, wenn in der für die Bewegung in der elliptischen Bahn die der Kompensationsresultante R_2 entsprechende Exzentrizität gleich Null gesetzt wird, wobei aber zu berücksichtigen ist, dass zwar in der Differenz $R_1^2 - R_2^2$ in Grösse $R_2^2 = 0$, ein Produkt $2 R_1 R_2$ aber R_2 gleich einer unbegrenzt klein anzusehenden Einheit zu setzen ist. Daraus folgt $R_1 = 2$, d. h. R_1 entspricht der Anfangsgeschwindigkeit.

V.

Um zur allgemeinsten Herleitung der Gleichung für das Grundgesetz des Naturwirkens zu gelangen, ist in bezug auf Fig. 4 ein beliebiges Parallelogramm $abcd$ der Kräfte vorzusetzen. In bezug darauf ist vorzusetzen, dass die sich kombinierenden Kräfte

eines mechanischen Systems sowohl auf ihre gegenseitigen Richtungen wie auch rechtwinklig zu diesen Richtungen Momente, d. h. elementare Stosswirkungen, entwickeln. Die Momente der ersten Art sind als zwangläufige, innere (intensive), dem Begriff des kinetischen Druckes entsprechende Wirkungsgrößen, die Momente der zweiten Art als freie, äussere, statische und daher dem Begriff der Geschwindigkeit entsprechende Wirkungsgrößen zu betrachten.

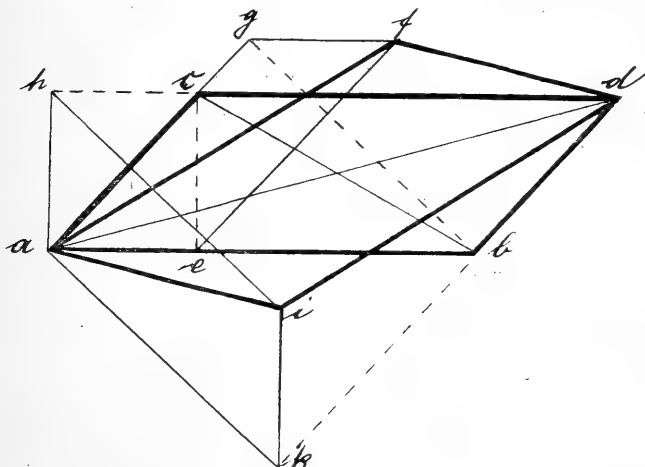


Fig. 4.

Bezeichnet man in Fig. 4 die Parallelogrammseiten $ab = v_1$ und $ac = v_2$, den von ihnen eingeschlossenen Winkel $bac = \alpha$, so erhält man für die inneren, dem kinetischen Druck entsprechenden Momente

$$ae = v_2 \cos \alpha \text{ und } ag = v_2 \cos \alpha,$$

für die freien äusseren, als Geschwindigkeiten betrachteten Momente

$$ah = v_2 \sin \alpha \text{ und } ak = v_1 \sin \alpha.$$

In bezug auf die Formeln

$$R_1^2 = v_1^2 + v_2^2 + 2 v_1 v_2 \cos \alpha$$

$$\text{und } R_2^2 = v_1^2 + v_2^2 - 2 v_1 v_2 \cos \alpha$$

erhält man also für die Resultanten af und ai der diesen Momenten entsprechenden Parallelogramme $ae fg$ und $ah ik$ die Ausdrücke $R_1 \cos \alpha$ und $R_2 \sin \alpha$. Die Resultanten ergeben ein Parallelogramm $aifd$. Da dieses Parallelogramm auch von dem anderen Endpunkt d der Diagonale ad des ursprünglich gegebenen Parallelogramms $abcd$ konstruiert werden kann, so fällt die Kombinationsresultante des Parallelogramms $aifd$ mit derjenigen des Parallelogramms $abcd$,

also mit der Kombinationsresultante R_1 zusammen. Bezeichnet man den Winkel iaf des Parallelogramms $aidf$ mit φ , so besteht für dasselbe die Gleichung

$$R_1^2 = R_1^2 \cos^2 \alpha + R_2^2 \sin^2 \alpha + 2 R_1 R_2 \cos \alpha \sin \alpha \cos \varphi$$

und daraus folgt die früher entwickelte allgemeine Gleichung

$$R_1^2 - R_2^2 = 2 R_1 R_2 \cotang \alpha \cos \varphi,$$

welche schon vorher diskutiert worden ist.

Aus dieser Gleichung wurde in bezug auf die elementaren Kräfte die Gleichung

$$v_1^2 - v_2^2 = 2 v_1 v_2 \cos \alpha$$

des freien Systems abgeleitet. Aus dieser Gleichung wieder ergeben sich die Beziehungen

$$v_1 = v_2 (\sqrt{2} + 1) = v_2 \cotang \frac{45^\circ}{2}$$

$$\text{und } v_2 = v_1 (\sqrt{2} - 1) = v_1 \tang \frac{45^\circ}{2}.$$

Multipliziert man die erste Gleichung mit v_2 , die zweite mit v_1 , so erhält man

$$(v_2) v_1 = (v_1) v_2 = v_2^2 \cotang \frac{45^\circ}{2} = v_1^2 \tang \frac{45^\circ}{2}.$$

In den durch die Multiplikation der Grössen v_1 und v_2 erhaltenen, dynamischen Grössen entsprechenden Produkten, welche zwei quantitativ gleiche, qualitativ aber verschiedene Wirkungsgrössen zum Ausdruck bringen, sind die den Intensitäten entsprechenden Faktoren eingeklammert. Aus der den Ursprung der Bewegung oder des Geschehens symbolisierenden Gleichung

$$v_1^2 - v_2^2 = 2 v_1 v_2$$

lässt sich daher die Gleichung

$$v_2^2 \cotang \frac{45^\circ}{2} = v_1^2 \tang \frac{45^\circ}{2}$$

entwickeln, deren kosmologische Bedeutung wir schon früher¹⁾ nachgewiesen haben.

Wird in dieser Gleichung v_2 gleich der theoretisch geltenden grössten Fallgeschwindigkeit von 11000 bis 11200 Sekundenmeter gesetzt, so ergibt diese Gleichung 300 Millionen Sekundenmeter, also einen Wert, welcher der Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Lichtes und

1) In dem Aufsatz: „Die Zeitkonstante des Ursprungs der Empfindung“ im Bd. 148 S. 522—534 dieses Archivs.

demnach auch der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Schwerkraft oder kosmischen Gravitation entspricht.

In der Fig. 4 ist die Zusammensetzung zweier Kräfte in der Form von Parallelogrammen dargestellt; damit dürfte die Lehre von der Zusammensetzung der Kräfte wesentlich vervollkommenet worden sein. Um diese Parallelogramme nach ihren relativen Flächengrößen F zu bestimmen, sind die folgenden Gleichungen aufzustellen:

Parallelogramm

$$abcd = F_1 = v_1 v_2 \sin \alpha,$$

$$aefg = F_2 = v_1 \cos \alpha \cdot v_2 \cos \alpha \cdot \sin \alpha = v_1 v_2 \cos^2 \alpha \sin \alpha,$$

$$ahik = F_3 = v_1 \sin \alpha \cdot v_2 \sin \alpha \cdot \sin \alpha = v_1 v_2 \sin^2 \alpha \sin \alpha,$$

$$aidf = F_4 = R_1 \cos \alpha \cdot R_2 \sin \alpha \cdot \cos \varphi = R_1 R_2 \cos \alpha \sin \alpha \cos \varphi.$$

Daraus folgt, dass das Parallelogramm F_2 der inneren latenten Kräfte addiert mit dem Parallelogramm F_3 der äusseren freien Kräfte eine Summe ergibt, welche dem Parallelogramm F_1 gleichwertig ist, so dass die Gleichung $F_2 + F_3 = F_1$ besteht.

Zur näheren Bestimmung des Parallelogramms F_4 ist die vorher zur Bestimmung des Kompensationswinkels φ , für dessen Sinus geltende Gleichung und der auch vorher angegebene Wert des Produktes $R_1 R_2$ zu berücksichtigen. Danach ist $F_4 = (v_1^2 - v_2^2) \cos \alpha \sin \alpha$. Wird nun der einer Phasendifferenz zwischen Intensität (motorische Kraft) und Extensität (Entwicklungsschnelligkeit) entsprechende Winkel α gleich 45° , also gleich dem für den Ursprung der Bewegung in Betracht kommenden Winkel der vollkommenen Reflexion gesetzt und F_1 mit der Zeitkonstanten $\tau = \sqrt{2}$ des Ursprungs der Bewegung multipliziert, so ist die Gleichung

$$v_1^2 - v_2^2 = 2 v_1 v_2$$

aufzustellen, indem $\cos 45^\circ = \sin 45^\circ = \frac{1}{\sqrt{2}}$ zu setzen ist. Damit

st wieder die schon auf sehr verschiedenen Wegen abgeleitete Formel für den Ursprung der Bewegung oder des Geschehens bestimmt. In ihrer allgemeinen Bedeutung ist diese Formel einer Funktion auch für die in physiologisch-psychologischer Hinsicht bemerkenswerte Beziehung zwischen Reiz und Empfindung in Anwendung zu bringen und es ist zu versuchen, zwischen dieser Funktion und der Funktion, durch welche das die Beziehung zwischen Reiz und Empfindung symbolisierende Weber'sche Gesetz: „Reiz = Logarithmus der Empfindung“ zum

Ausdruck gebracht ist, auffindig zu machen. Hierbei ist die im Ausdruck des Weber'schen Gesetzes benutzte, auf die jeder realen Bedeutung entbehrende sogenannte Konstante e der herkömmlichen Differentialrechnung begründete Basis des sogenannten natürlichen Logarithmensystems durch die in rationeller Weise entwickelte und als eine dynamische Grösse charakterisierte Zeitkonstante des Ursprungs der Bewegung zu benutzen.

Bezeichnet man den Reiz mit x und die Empfindung mit y , die Zeitkonstante des Ursprungs der Empfindung mit $\tau = \sqrt{2}$ und die absolute Zeiteinheit mit $t^0 = 1$, so besteht die Proportion

$$x : y = \tau : 1,$$

woraus folgt $xt^0 = y\tau$ oder, da $t^0 = 1$ ist, $x = y\tau$. In bezug auf unser System der relativen Werte¹⁾ wird nun x als die Anfangsgeschwindigkeit $v_0 = 2$ gesetzt, d. h. die Einwirkung des Reizes muss erst diese der elementaren lebendigen Kraft $\frac{v_0^2}{2}$ entsprechenden, als Geschwindigkeit bezeichnete und als Geschwindigkeit gemessene Wirkungsgrösse annehmen, bevor die den Reiz im Sinnesorgan erzeugende Wirkung der Aussenwelt auf das empfindende Bewusstsein hervorgerufen und somit die Schwelle des Reizes bzw. die Schwelle der Empfindung erreicht wird. Wird nun in der Gleichung $x = y\tau$ die den Reiz erzeugende Wirkung $x = v_0 = 2$ gesetzt und berücksichtigt, dass die Zeitkonstante des Ursprungs der Empfindung durch $\tau = \sqrt{2}$ bestimmt ist, so folgt daraus $y = \sqrt{2}$, d. h. die in der Entstehung begriffene Empfindung wird als eine Beschleunigung und somit als ein negativer Widerstand angesehen, welche durch die Kapazität des Sinnesorgans gegeben ist. Das Sinnesorgan muss also erst die der elementaren Wirkungsgrösse $x = v_0 = \frac{v_0^2}{2}$ entsprechende Wirkungsmenge oder Wirkungsmasse in sich aufnehmen, bevor diese Wirkungsgrösse als Empfindung zum Bewusstsein kommt oder, mit anderen Worten: der negative Widerstand der Kapazität des Sinnesorgans muss vorerst ausgeglichen bzw. nullifiziert werden, damit ein positiver, die bewusste Empfindung hervorrufender Widerstand entsteht. Die Periode dieses Ausgleichs zwischen der den Reiz hervorbringenden äusseren Einwirkung und der Kapazität des Sinnesorgans

1) Man vergleiche unseren Aufsatz: „Die Zeitkonstante des Ursprungs der Empfindung“ im Bd. 148 S. 522—534 dieses Archivs.

wird aber nach der einer irrationalen Zahl entsprechenden Zeitkonstante $\tau = \sqrt{2}$ des Ursprungs der Empfindung gemessen. Demnach besteht zwischen dem Zusammenwirken von Reiz, Empfindung und Bewusstsein eine Analogie mit der elektrischen Kraftübertragung, zu welcher ein Elektrogenerator, ein Elektromotor und ein die lebendige Kraft erzeugendes Element, sei es Dampf- oder Wasserkraft, vorhanden sein muss. Durch den mittels der lebendigen Kraft in Bewegung gesetzten Elektrogenerator wird elektrischer Strom erzeugt, der dem Elektromotor zugeführt wird, um in dessen mit einem Nervensystem zu vergleichenden Drähten Spannung und somit eine elektromotorische Gegenkraft hervorzubringen, durch welche erst der Elektromotor seine Wirkung nach aussen erlangt. Bevor dieses geschieht, muss erst durch Ausgleichung der Kapazität des Elektromotors dessen negativer Widerstand überwunden und positiver Widerstand, d. h. elektromotorische Gegenkraft erzeugt werden. Demnach kann die als Empfindung zum Bewusstsein kommende Reizung eines Sinnesorgans als die Differenz zweier lebendiger Kräfte, die wir als Reizkraft und Empfindungskraft mit $\frac{x^2}{2}$ und $\frac{y^2}{2}$ bezeichnen wollen, angesehen werden. Ferner ist die begriffsmässige Einheit der zum Bewusstsein kommenden Empfindung, welche dieser Differenz gleichwertig zu setzen ist, durch das Produkt der Extensität x der Reizkraft und der Intensität y der Empfindungskraft zu symbolisieren. In diesem Sinne stellen wir die Gleichung auf

$$\frac{x^2}{2} - \frac{y^2}{2} = xy \text{ oder } x^2 - y^2 = 2xy.$$

Daraus folgt

$$y = x(\sqrt{2} - 1) \text{ und } x = y(\sqrt{2} + 1).$$

Multipliziert man die erste dieser beiden Gleichungen mit x , die zweite mit y , so erhält man

$$y^2(\sqrt{2} + 1) = x^2(\sqrt{2} - 1)$$

$$\text{oder } y^2 \cotang \frac{45^\circ}{2} = x^2 \tang \frac{45^\circ}{2}.$$

Die kosmische Bedeutung dieser elementaren Formel des Naturwirkens haben wir schon in dem vorher erwähnten Aufsätze über die Zeitkonstante des Ursprungs der Empfindung nachgewiesen. In bezug darauf dürfte wohl der vorliegende Aufsatz als ein Ausdruck der Einheit des Kosmos mit Einschluss des physisch-psychischen Geschehens zu betrachten sein.

Wird in der oben aus der Proportion $x:y = \tau:t^0$ für $t^0 = 1$ abgeleiteten Gleichung $x = y\tau$ in bezug auf den Ursprung der Empfindung $x = 2$ und $y = \tau = \sqrt{2}$ gesetzt, so ergibt sich in bezug auf die relativen Werte die Gleichung $x = y^2 = \tau^2$ und daraus folgt $x = \log y$ in bezug auf die Basis τ . Diese logarithmische Gleichung entspricht dem Weber'schen Gesetz, welches als die Grundlage zur exakten Gestaltung der Physiologie zu betrachten ist.

Nach unserem System der relativen Werte kann aber $x = \frac{x^2}{2}$ und die zur Schwelle des Reizes führende, weil die Kapazität des Sinnesorgans ausgleichende Einheit der Empfindungskraft durch $\frac{y^2}{2}$ ausgedrückt werden. Wird ferner die an der Schwelle des Reizes durch das Zusammenwirken von Reiz und Bewusstsein hervortretende bewusste Empfindung in ihrer begriffsmässigen Einheit durch das Produkt xy symbolisiert, so ergibt sich die Gleichung

$$\frac{x^2}{2} - \frac{y^2}{2} = xy$$

und daraus folgt, wie schon nachgewiesen wurde, $y = x(\sqrt{2} - 1)$ oder $x = y(\sqrt{2} + 1)$. Aus dieser Gleichung ergibt sich aber die Formel

$$y^2 \cotang \frac{45^\circ}{2} = x^2 \tang \frac{45^\circ}{2},$$

durch welche das kosmische Grundgesetz zum Ausdruck kommt.

Das aus dem Geschehen hervorgehende Sein und wiederum das das Geschehen bedingende Sein ist mechanisch als das Produkt aus Geschwindigkeit und Druck, in bezug auf die lebendige Welt als das Produkt aus Freiheit und Notwendigkeit anzusehen. Dieses Produkt entspringt aus der Differenz zweier lebendiger Kräfte. Wir haben versucht, den Zusammenhang zwischen Geschehen und Sein durch mechanische Analogien nach Möglichkeit zu erklären.

(Aus dem physikal. Institut der kaiserl. techn. Hochschule zu Moskau.)

Theorie der Lichtreizung der Netzhaut beim Dunkelsehen.

Von

Professor Dr. **P. Lasareff.**

In meiner Arbeit über die Ionentheorie der Reizung¹⁾ habe ich theoretisch nachgewiesen, dass die Entstehung der Erregung irgendeines reizempfindlichen Gewebes mit dem Vorhandensein der erregenden und erregungshemmenden Ionen in solcher Weise verknüpft ist, dass die Beziehung

$$\frac{C_1}{C_2} = A \dots \dots \dots (I)$$

erfüllt sein muss. C_1 ist die Konzentration der erregenden, C_2 die der erregungshemmenden Ionen und A eine Konstante (C_1 und C_2 sind sehr klein angenommen).

Dieses Gesetz wollen wir das Loeb'sche nennen, da dieses für Muskel- und Nervenreizung zuerst von Loeb²⁾ experimentell entdeckt wurde. Für kontraktile Gewebe (Protoplasma) wurde dieses Gesetz von mir³⁾ aus Bernsteins⁴⁾ Vorstellungen über die Rolle der Oberflächenspannung bei der Kontraktion theoretisch abgeleitet, wobei man annahm, dass die Oberflächenspannung eine lineare Funktion der Ionenkonzentration ist⁵⁾.

1) P. Lasareff, Pflüger's Arch. Bd. 135 S. 196. 1910.

2) J. Loeb, Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen S. 112. Leipzig 1906.

3) P. Lasareff, Biol. Zeitschr. Bd. 2 S. 168. 1911. (Russisch.)

4) J. Bernstein, Die Kräfte der Bewegung in der lebenden Substanz. Braunschweig 1902.

5) Die nach meiner Anregung ausgeführten Versuche von Srebnitzki haben nachgewiesen, dass diese Annahme für kleine Ionenkonzentrationen gilt. W. Srebnitzki, Journ. d. russisch. physik.-chem. Gesellsch. Bd. 44 S. 145. 1912. (Russisch.)

Wie meine weiteren Berechnungen zeigen ¹⁾, lassen sich aus der Formel (I) alle von Nernst ²⁾ für elektrische Reizungen gefundenen Gesetze ableiten. Es wäre deshalb interessant, diese Formel (I), welche die Bedingungen der minimalen Erregung definiert, auch auf andere Erregungsvorgänge auszudehnen, und daher bezweckt vorliegende Arbeit gerade die Anwendung der Iontheorie der Erregung auf die Erscheinungen des Dämmerungssehens.

Allgemeine Theorie.

Wir setzen im weiteren voraus, dass bei jeder Gesichtsempfindung in den lichtempfindlichen Stoffen der Netzhaut eine photochemische Reaktion verläuft, und dass gewisse Produkte derselben (Ionen) reizend auf die Endorgane der Sehnerven wirken können.

Beim Dunkelsehen ist dieser Prozess mit dem Vorhandensein des lichtempfindlichen Pigments (Sehpurpur), welcher die Stäbchen färbt, engstens verbunden, und fällt das Gesetz der Zersetzung dieses Pigments durch das Licht, wie es aus Trendelenburg's Untersuchungen ³⁾ klar hervorgeht, mit dem von mir ⁴⁾ an lichtempfindlichen Farbstoffen gefundenen Gesetze ⁵⁾ zusammen.

Nach diesem Gesetz besteht zwischen der absorbierten Energiemenge und der Reaktionsgeschwindigkeit des Ausbleichens eine einfache Proportionalität ganz unabhängig davon, welche Strahlen auf die lichtempfindlichen Substanzen einwirken.

Wie von mir ⁶⁾ weiter nachgewiesen wurde, ist dieses einfache Gesetz nur für die Farbstoffe mit einem Absorptionsband gültig.

1) P. Lasareff, Pflüger's Arch. Bd. 135 S. 198—201. 1910.

2) W. Nernst, Göttinger Nachrichten. Mathem.-physik. Kl. 1899 S. 104. — W. Nernst, Sitzungsber. d. Berl. Akad. Bd. 1 S. 3. 1908. — W. Nernst, Pflüger's Arch. Bd. 122 S. 275. 1908.

3) W. Trendelenburg, Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorgane Bd. 37 S. 2. 1904. — W. Trendelenburg, Abhandlungen zur Physiologie der Gesichtsempfindungen Bd. 3 S. 6. Herausgegeben von J. v. Kries. Leipzig 1908.

4) P. Lasareff, Annalen der Physik Bd. 24 S. 661. 1907.

5) Vgl. P. Lasareff, Journ. d. russisch. physik.-chem. Gesellsch. Bd. 40 S. 19. 1908. (Russisch.) — W. Trendelenburg, Ergebn. d. Physiol. Bd. 11 S. 1. Wiesbaden 1911. — Victor Henri et J. Languier des Bancels, Journ. de physiol. et de pathol. générale t. 13 p. 841. 1911. — J. v. Kries, Zeitschr. f. Elektrochemie Bd. 18 S. 465. 1912.

6) P. Lasareff, Annalen der Physik. Bd. 37 S. 812. 1912.

Haben Farbstoffe zwei oder mehrere übereinandergelagerte Absorptionsstreifen, so kann das Ausbleichen in jedem dieser Bänder mit einer konstanten, aber von derjenigen in den anderen Bändern verschiedenen Geschwindigkeit vor sich gehen. Deshalb kann das Verhältnis der zersetzten Farbstoffmengen zu den absorbierten Energiemengen innerhalb des Absorptionsgebietes nicht konstant sein. Die Anwendung des Gesetzes des Ausbleichens ist deshalb nur auf das Ausbleichen des Sehpurpurs, welches ein Absorptionsband hat, zulässig. Beim fovealen Sehen, für welches die Pigmente noch nicht gefunden sind, und deren optische Eigenschaften deshalb noch nicht bekannt sind, können diese Gesetze nur annähernd erfüllt sein.

Bei jeder photochemischen Reaktion als erstes Stadium derselben muss eine Ausscheidung von Elektronen stattfinden¹⁾, und wenn die darauffolgende Reaktion in einem flüssigen Medium verläuft, so müssen die freigewordenen Elektronen sich mit den Neutralmolekülen verbinden und auf solche Weise die Ionen bilden.

Nach unserer fundamentalen Voraussetzung bedingen diese Ionen bei ihrer Bildung den Erregungszustand der Nerven.

Die Reaktionsgleichung kann auf folgende Weise erhalten werden. Es sei C die Konzentration des Sehpurpurs in der lichtempfindlichen Schicht der Netzhaut, J die Intensität des darauffallenden Lichtes und C_1' die Konzentration der Reaktionsprodukte der photochemischen Zersetzung des Purpurs. Die Geschwindigkeit der Produktenbildung unter dem Einfluss des Lichtes muss der vom Sehpurpur absorbierten Energiemenge proportional sein. Die auf solche Weise gebildeten Produkte müssen schnell entfernt werden, und dies geschah teilweise durch Fortdiffusion und hauptsächlich auf rein chemischem Wege. Die Geschwindigkeit dieses Prozesses muss von C_1' abhängen, und im weiteren wollen wir diese Geschwindigkeit proportional C_1' setzen²⁾.

1) P. Lasareff, Annalen d. Phys. Bd. 37 S. 820. 1912. — P. Lasareff, Das Ausbleichen von Farbstoffen und Pigmenten im sichtbaren Spektrum. (Ein Versuch, die Grundgesetze der chemischen Wirkung des Lichtes zu untersuchen.) Moskau 1911. (Russisch.)

2) Die photochemische Reaktion im Sehpurpur ist vom chemischen Standpunkte aus keine umkehrbare und gehört zu solcher Klasse der Reaktionen, welche als scheinbar umkehrbare bezeichnet werden können. (Vgl. R. Luther und J. Plotnikow, Zeitschr. f. physik. Chemie Bd. 61 S. 513. 1908.) Die vollständige Wiederherstellung des Pigments in vivo rührt von den biologischen Prozessen in den Zellen her.

Unter diesen Annahmen bekommen wir ¹⁾

$$\frac{dC_1'}{dt} = \alpha_1 J (1 - e^{-kC}) - \alpha_2 C_1',$$

worin α_1 und α_2 Konstante und k Absorptionskonstante sind, und $J (1 - e^{-kC})$ die vom Sehpurpur absorbierte Energiemenge bedeutet. Diese Gleichung lässt sich vereinfachen, wenn wir annehmen, dass die Konzentration des Purpurs C sehr klein (theoretisch verschwindend klein) ist. In diesem Falle geht die Reaktionsgleichung in die folgende

$$\frac{dC_1'}{dt} = \alpha_1 k J C - \alpha_2 C_1' \quad \dots \quad \text{(II)}$$

über.

Wir setzen im weiteren voraus, dass die Bildung der Produkte im lebenden Auge der Gleichung $C = C_0 - C_1'$ genügen muss, worin C_0 die anfänglich im Dunkeln bestehende Konzentration des Pigmentes ist ²⁾. Wenn wir diesen Wert C in die Gleichung II einsetzen, so bekommen wir

$$\frac{dC_1'}{dt} + C_1' (\alpha_1 k J + \alpha_2) - \alpha_1 k J C_0 = 0$$

Für das Integral dieser Differentialgleichung haben wir

$$C_1' = M e^{-(\alpha_1 k J + \alpha_2)t} + \frac{\alpha_1 k J C_0}{\alpha_1 k J + \alpha_2}$$

Die willkürliche Konstante M kann aus den anfänglichen Bedingungen gefunden werden. Am Anfang der Lichtwirkung ($t = 0$) muss die Produkthenkonzentration C_1' gleich Null sein, d. h.

$$0 = M + \frac{\alpha_1 k J C_0}{\alpha_1 k J + \alpha_2}$$

und daher

$$M = - \frac{\alpha_1 k J C_0}{\alpha_1 k J + \alpha_2}$$

1) Vgl. W. Nernst, Theoretische Chemie. Stuttgart 1913.

2) Es ist dabei vorausgesetzt, dass bei der Berücksichtigung der Prozesse der Pigmentwiederherstellung in den Zellen, der Vorgang bei kleinen Produkthenkonzentrationen C_1' nach der Gleichung einer umkehrbaren Reaktion vor sich geht. Bei dieser Annahme lässt sich der ganze Ausbleichungsprozess des Sehpurpurs nur summarisch darstellen, da wir die Reaktion dabei ausser Acht lassen, welche den ganzen Wiederherstellungsvorgang irreversibel macht und darin besteht, dass die Produkte photochemischer Reaktion mit anderen Stoffen auf nicht umkehrbarem Wege reagieren. (Vgl. R. Luther und J. Plotnikow, l. c.)

Setzen wir diesen Wert von M in die obige Gleichung ein, so erhalten wir

$$C_1' = C_0 \frac{\alpha_1 k J}{\alpha_1 k J + \alpha_2} [1 - e^{-(\alpha_1 k J + \alpha_2) t}] \quad . \quad . \quad (III)$$

Diese Gleichung stellt den allgemeinen Ausdruck der Produktendigung für homogenes Licht vor.

Wirkt ein gemischtes (z. B. weisses Licht) auf den lichtempfindlichen Stoff ein, so kann die Intensität der homogenen Strahlengattung, welche im Schwingungsintervalle von n bis $n + dn$ liegt, durch die Gleichung:

$$J_n = q_n J_g \cdot dn$$

dargestellt werden, worin q_n eine von der Energieverteilung im Spektrum abhängige Konstante und J_g die Intensität des auffallenden gemischten Lichtes sind. Die absorbierte Energiemenge muss in diesem Falle gleich

$$Q = \int_a^b k_n q_n J_g C dn = J_g C \int_a^b k_n q_n dn$$

sein; k_n ist die bezügliche Absorptionskonstante, a und b sind der kleinste und der grösste Wert von n . Für die Wirkung des gemischten Lichtes erhalten wir daher die Differentialgleichung:

$$\frac{dC_1'}{dt} = \alpha_1 J_g C \int_a^b k_n q_n dn - \alpha_2 C_1' \quad . \quad . \quad (IV)$$

Wie leicht zu sehen ist, sind die Differentialgleichungen (II), (IV) der Form nach identisch, und kann deshalb das Integral der Gleichung (IV) erhalten werden, wenn wir in der Formel (III) k und

J durch $k_g = \int_a^b k_n q_n dn$ und J_g ersetzen; wir erhalten dadurch

$$C_1' = C_0 \frac{\alpha_1 k_g J_g}{\alpha_1 k_g J_g + \alpha_2} [1 - e^{-(\alpha_1 k_g J_g + \alpha_2) t}] \quad . \quad . \quad (V)$$

Was die Bedingung der Erregungsentstehung anbetrifft, so können wir voraussetzen, dass die Konzentration der bei der photochemischen Reaktion sich bildenden Ionen (sowohl erregenden C_1 als auch erregungshemmenden C_2) von der Konzentration der Reaktionsprodukte C_1' abhängt; daher können wir

$$\frac{C_1}{C_2} = F(C_1')$$

setzen; $F(C_1')$ ist eine nicht näher zu definierende Funktion von C_1' . Da bei der minimalen Erregung die Gleichung $\frac{C_1}{C_2} = A$ erfüllt

ist, so muss für diesen Fall $A = F(C_1')$ sein; wenn wir die Wurzel der obigen Gleichung durch B bezeichnen, so ist für die Erregungsentstehung bei gewissen äusseren Bedingungen

$$C_1' = B \dots \dots \dots (VI)$$

notwendig.

Die allgemeinen Gleichungen für die minimale Erregung müssen deshalb folgende Form annehmen. Für homogenes Licht bekommen wir aus der Gleichung (III)

$$C_1' = B = C_0 \frac{\alpha_1 k J}{\alpha_1 k J + \alpha_2} [1 - e^{-(\alpha_1 k J + \alpha_2)t}] \dots (VII)$$

und für gemischtes Licht erhalten wir aus der Formel IV

$$C_1' = B = C_0 \frac{\alpha_1 k_g J_g}{\alpha_1 k_g J_g + \alpha_2} [1 - e^{-(\alpha_1 k_g J_g + \alpha_2)t}] \dots (VIII)$$

worin $k_g = \int_a^b k_n q_n dn$ ist.

Alle oben besprochenen Ergebnisse sind, wie schon oben gesagt wurde, streng nur auf das Dämmerungssehen anwendbar, aber als Annäherungsformeln dürften diese in manchen Fällen auch für das foveale Sehen dienen.

Über die Beziehung des Schwellenwertes und Helligkeitswertes der verschiedenen Strahlen des Spektrums zu der vom Sehpurpur absorbierten Energiemenge.

In diesem Kapitel wollen wir die Reizschwelle für dauernde Belichtung suchen. In diesem Falle muss t als sehr gross (theoretisch unendlich gross) angenommen werden, und die Formel (III) für homogenes Licht geht in die folgende

$$C_1' = C_0 \frac{\alpha_1 k J}{\alpha_1 k J + \alpha_2}$$

oder

$$C_1' = \frac{\alpha_1}{\alpha_2} k J (C_0 - C_1')$$

über.

$C_0 - C_1'$ ist die Sehpurpurkonzentration in dem Zeitmoment $t = \infty$, und wir wollen dieselbe mit C bezeichnen; dann ist

$$C_1' = \frac{\alpha_1}{\alpha_2} k J C \dots \dots \dots (IX)$$

Für gemischtes Licht erhalten wir aus der Formel (IV):

$$C_1' = \frac{\alpha_1}{\alpha_2} k_g J_g C \dots \dots \dots (X)$$

Bei der Reizschwelle müssen nach der Formel (VI) folgende Beziehungen erfüllt sein:

$$\text{(Homogenes Licht) } C_1' = B = \frac{\alpha_1}{\alpha_2} k J C \quad \text{ (XI)}$$

$$\text{(Gemischtes Licht) } C_1' = B = \frac{\alpha_1}{\alpha_2} k_g J_g C \quad \text{ (XII)}$$

Bei sehr kleiner Konzentration (theoretisch verschwindend kleiner), wie es in unserem Auge der Fall ist, drückt $k J C$ die vom Sehpurpur absorbierte Energiemenge aus, und die Formel (XI) zeigt folgendes: wenn für eine homogene Lichtgattung bei der Absorption einer bestimmten Energiemenge eine eben merkliche Empfindung entsteht, so muss für jede andere Lichtart auch eine eben merkliche Empfindung bestehen, falls die absorbierte Energiemenge dieselbe Grösse hat.

Diese Resultate stimmen vollkommen mit denjenigen überein, die Trendelenburg¹⁾ bei seinen Untersuchungen über das Dämmerungssehen gefunden hat.

Aus der allgemeinen Theorie können wir auch die Helligkeitswerte der verschiedenen Strahlen des Spektrums berechnen, obgleich es hier sich nicht um eine minimale Erregung handelt.

Wie wir oben gesehen haben, ist die Konzentration der Reaktionsprodukte durch die Gleichungen (IX) und (X) gegeben. Diese Gleichungen sind auch für die überschwelligen Reize gültig, also auch für Helligkeitsvergleichen der verschiedenen Teile des Spektrums. Zwei überschwellige Lichtreize können uns von derselben Intensität erscheinen, wenn die entsprechende Konzentration der Reaktionsprodukte und folglich die Ionenkonzentration in beiden Fällen dieselben sind.

Wenn deshalb ein homogenes und ein gemischtes Licht gleiche Empfindungen hervorrufen, so müssen die aus der Formel (IX) und aus der Formel (X) genommenen Werte für C_1' gleich sein, d. h.

$$k J = k_g J_g$$

daher

$$J_g = \frac{k J C_0}{R} \quad \text{ (XIII)}$$

worin $R = k_g C_0$ eine Konstante bedeutet. J_g stellt eine Intensität des gemischten Lichtes vor, welche in ihren physiologischen

1) W. Trendelenburg, l. c.

Wirkungen der Intensität J des homogenen Lichtes äquivalent ist. J_g ist deshalb der Helligkeitswert des spektralen Lichtes J .

Wenn für die betreffende Vergleichung ein homogenes Licht zur Anwendung kommt, so geht in diesem Falle die Formel (XIII) in folgende

$$J_1 = \frac{k J C_0}{k_1 C_0} = \frac{k J C_0}{R_1} \dots \dots \dots \text{(XIV)}$$

über, worin J_1 die Intensität des zur Vergleichung angewandten homogenen Lichtes (Dämmerungswert), k_1 die dementsprechende Absorptionskonstante und R_1 eine Konstante sind.

Da bei kleinen C_0 $k J C_0$ der vom Sehpurpur absorbierten Energiemenge gleich ist, so müssen nach obigen Gleichungen die Helligkeitswerte der homogenen Strahlen beim Dämmerungssehen (Dämmerungswerte) der vom Sehpurpur absorbierten Energiemenge proportional sein.

Da ausserdem nach dem Grundgesetze der Photochemie die Reaktionsgeschwindigkeit des Sehpurpurausbleichens (in vitro) der absorbierten Energie proportional ist, so müssen die Dämmerungswerte, absorbierte Energiemenge und Reaktionsgeschwindigkeiten des Sehpurpurausbleichens sich proportional ändern.

Diese Resultate stimmen vollkommen mit den von Trendelenburg¹⁾ experimentell erhaltenen überein.

Ist die Intensität der Strahlen in den verschiedenen Bezirken des Spektrums die gleiche ($J = \text{Konst.}$), so drückt die Formel (XIV) aus, dass die Helligkeitswerte der verschiedenen homogenen Strahlen der Absorptionskonstante des Sehpurpurs für diese Strahlen k proportional sind. Wir erhalten dadurch das Resultat, welches König²⁾ schon früher experimentell gefunden hatte.

Reizschwelle bei kurzdauernder Belichtung.

Wir gehen nun dazu über, die Gesetze der Reizschwelle bei kurzdauernder homogener Belichtung (während der Zeit t) zu unter-

1) W. Trendelenburg, Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 37 S. 30—45. 1904. — W. Trendelenburg, Abhandlungen zur Physiologie der Gewichtsempfindungen Bd. 3 S. 35—50.

2) A. König, Gesammelte Abhandlungen zur physiologischen Optik S. 338 Leipzig 1903.

suchen. Die Konzentration der Reaktionsprodukte kann auf folgende Weise geschrieben werden (Gleichung III).

$$C_1' = C_0 \frac{\alpha_1 k J}{\alpha_1 k J + \alpha_2} [1 - e^{-(\alpha_1 k J + \alpha_2) t}]$$

bei der Reizschwelle muss ausserdem $C_1' = B$ sein.

Wir entwickeln $e^{-(\alpha_1 k J + \alpha_2) t}$ in eine Reihe und behalten wegen der Kleinheit von t nur die Glieder mit t und t^2 bei; dann erhalten wir

$$C_1' = B = C_0 \frac{\alpha_1 k J}{\alpha_1 k J + \alpha_2} \left[(\alpha_1 k J + \alpha_2) t - \frac{(\alpha_1 k J + \alpha_2)^2 t^2}{2} \right]$$

daraus bekommt man für Jt

$$Jt = \frac{B}{C_0 \alpha_1 k} \frac{1}{\left[1 - \frac{(\alpha_1 k J + \alpha_2) t}{2} \right]}$$

Wegen der Kleinheit des t kann obige Formel annäherungsweise durch folgende

$$Jt = \frac{B}{C_0 \alpha_1 k} \left[1 + \frac{(\alpha_1 k J + \alpha_2) t}{2} \right]$$

ersetzt werden, oder endlich

$$Jt \left[1 - \frac{B}{2 C_0} \right] = \frac{B}{C_0 \alpha_1 k} \left[1 + \frac{\alpha_2 t}{2} \right]$$

Macht man die Substitution

$$\frac{B}{C_0 \alpha_1 k} \cdot \frac{1}{\left(1 - \frac{B}{2 C_0} \right)} = a, \quad \frac{B \alpha_2}{2 C_0 \alpha_1 k} \cdot \frac{1}{\left(1 - \frac{B}{2 C_0} \right)} = b$$

[worin a und b immer positiv sind], so erhält man aus obiger Gleichung folgende

$$Jt = a + bt \quad (XV).$$

Die Formel für gemischtes Licht erhält man aus der Formel (XV), wenn man k und J durch k_g und J_g ersetzt.

Die lineare Beziehung zwischen Jt und t ist deshalb sowohl für homogenes als auch für jedes gemischte Licht bewiesen. Wenn B nicht die Konzentration der Reaktionsprodukte bei dem Schwellenwert bedeutet, sondern diejenige Konzentration, die unter der Wirkung dauernder überschwelliger Belichtung in der Netzhaut erzeugt wird, so muss die Formel (XV) auch für beliebige intensivere Reize gelten und gibt deshalb die Beziehung zwischen der Einwirkungszeit t solcher Reize und deren Intensität, falls diese

Reize im Vergleich mit einer konstanten Lichtquelle dieselbe scheinbare Intensität aufweisen. Ist t verschwindend klein (praktisch sehr klein), so bleibt das Produkt Jt gleich der Konstanten a . Dieses Resultat wurde von Bloch¹⁾, Charpentier²⁾ und Max Dougall³⁾ für sehr kleine t experimentell nachgewiesen. Genauere Versuche der Schwellenwertsbestimmung bei kurzdauernder Belichtung von Blondel und Rey⁴⁾, welche in grossem t -Intervall gearbeitet haben, zeigen, dass die Beziehung J und t eine kompliziertere sein muss als diejenige, die von den obengenannten Forschern vermutet wurde, und zwar wächst Jt , wie es aus ihren Messungen hervorgeht, linear mit t^5), so dass die Versuche und die oben entwickelte Theorie sehr genau übereinstimmen.

Die Resultate dieser Arbeit können folgendermaassen zusammengestellt werden:

1. Aus der Annahme, dass bei der Wirkung des Lichtes auf die Netzhautpigmente (Sehpurpur) ein photochemischer Prozess verläuft, wurde die Konzentration der Reaktionsprodukte abgeleitet.

2. Es wurde aus dem allgemeinen, früher von mir theoretisch gefundenen Gesetz der Erregung (Loeb'sches Gesetz) und aus der Gleichung der photochemischen Reaktion in den Netzhautzellen die Bedingung für den minimalen Erregungszustand der Netzhaut gefunden.

3. Die allgemeine Formel der Erregung wurde auf die Wirkung der verschiedenen Strahlen auf die Netzhaut angewandt, wobei sich ein einfaches Gesetz herausgestellt hat, nach welchem der Reizschwelle beim Dunkelsehen gleiche vom Sehpurpur absorbierte Energiemengen entsprechen. Dieses Gesetz stimmt vollkommen mit den experimentellen Untersuchungen überein.

Es wurden auch die Helligkeitswerte der verschiedenen Strahlen des Spektrums berechnet, wobei die Resultate die von König und Trendelenburg experimentell gefundenen Ergebnisse bestätigen.

1) Bloch, Compt. rend. de la Soc. de Biol. t. 2 p. 495. 1885.

2) Charpentier, Compt. rend. de la Soc. de Biol. t. 2 p. 5. 1887.

3) MacDougall, Journ. of Psychol. vol. 1 Abt. 2. Juni 1904.

4) A. Blondel et J. Rey, Journ. de Physique sér. 5 t. 1 p. 530. 1911.

5) Vgl. auch J. L. Hoorweg, Journ. de Physique sér. 5 t. 2 p. 177. 1912.

4. Die Anwendung der allgemeinen Formel der Erregung auf die Empfindungen bei kurzdauernder Belichtung (während der Zeit t) gibt dabei die Beziehung

$$Jt = a + bt.$$

(J ist die Lichtintensität bei der Reizschwelle, a und b sind Konstante.)

Diese theoretische Formel gilt für homogenes und für gemischtes Licht und stimmt mit den Beobachtungen von Blondel und Rey vollkommen überein.

Der Einfluss des Schilddrüsenapparates auf die Wärmeregulierung bei Hunden.

Die Methode der Hervorrufung und Heilung der krankhaften Anfälle, die bei Hunden nach Exstirpation der Schild- und Nebenschilddrüsen typisch sind¹⁾.

Von

W. N. Boldyreff (Russland, Kasan).

Nach Versuchen, teilweise gemeinsam ausgeführt mit
stud. **S. A. Pissemsky** und stud. **G. W. Anrep**.

Dem Gedächtnis meines geliebten Lehrers **J. R. Tarchanoff**.

Vor 5 Jahren wurden von mir in der Woronesher Medizinischen Gesellschaft zuerst Versuche mit Störung der Wärmeregulation an Hunden vorgeführt, die des vollständigen Schilddrüsenapparates beraubt waren, d. h. der beiden Gl. thyreoideae und aller vier parathyreoideae (internen und externen Epithelialkörperchen).

Seit jener Zeit haben sich unsere Untersuchungen bedeutend vorwärts bewegt; gegenwärtig erstreckt sich unser Material auf einige Dutzend Hunde, und ausserdem wurden auch noch einige Versuche an anderen Tieren (Katzen und Kaninchen) angestellt.

Wie bekannt, haben die Hunde zwei völlig abgesonderte Schilddrüsen. Jede dieser Drüsen hat zwei Nebenschilddrüsen — zwei kleine Körperchen von gelber Farbe, in der Grösse etwas kleiner als Linsen. Die zwei erwähnten Drüsen bilden bei den Hunden sozusagen mit dem Körper der Schilddrüse ein anatomisches Ganzes, wobei das „innere“ Körperchen in das eigentliche Gewebe der

1) Demonstriert in den Sitzungen der Woronesher medizinischen Gesellschaft am 19. Mai 1908 (in Woronesh) und der physiologischen Sektion des elften Pirogowsker Kongresses am 23. April 1910 (in Petersburg). Die vorläufigen Mitteilungen über diese Versuche wurden in deutscher Sprache im Zentralblatt für Physiologie Bd. 22 Nr. 10. 1908 und in russischer Sprache im „Russki Wratsch“ 1908 Nr. 27 veröffentlicht.

Schilddrüse eingeschlossen ist und in deren Tiefe liegt; das „äussere“ dagegen befindet sich auf deren Oberfläche, jedoch unter der Kapsel (Kohn). Bei der gewöhnlichen Operation der Schilddrüsenexstirpation bei Hunden ist die Entfernung auch sämtlicher Nebenschilddrüsen unvermeidlich. (Die Nebenschilddrüsen [Gl. parathyreoideae] dürfen nicht mit den bisweilen angetroffenen Ergänzungsschilddrüsen [Gl. thyreoideae successoriae] verwechselt werden; letztere sind ihrem histologischen Bau nach den Schilddrüsen analog, während die ersteren sich durchaus von ihnen unterscheiden. Dasselbe lässt sich, wie es scheint, auch von der physiologischen Rolle aller dieser Drüsen sagen.)

Alle erwähnten Drüsen (sechs an der Zahl) zusammengenommen werden wir den Schilddrüsenapparat nennen. In ähnlicher Weise wie bei den Hunden ist dieser Apparat auch bei einigen anderen Vertretern des Tierreiches konstruiert, bei Karnivoren und Omnivoren, z. B. bei den Katzen und beim Menschen; bei den Nagetieren dagegen (z. B. Kaninchen) und Grasfressern (Ziegen) sowie einigen anderen Tieren befinden sich die Nebenschilddrüsen nicht in einer solchen innigen Verbindung mit den Schilddrüsen und sind manchmal von diesen bedeutend entfernt gelegen.

Darum geht bei einer Schilddrüsenexstirpation an pflanzenfressenden Tieren nicht der ganze Schilddrüsenapparat verloren, sondern nur ein Teil desselben, und augenscheinlich können dieselben infolge dieses Umstandes wieder genesen. Die Karnivoren und Omnivoren dagegen verlieren bei der genannten Operation den ganzen Apparat und gehen nach derselben in den ersten Tagen oder Wochen zugrunde.

Ich werde hier keine Literaturangaben über die Funktionen der Schilddrüsen und Nebenschilddrüsen anführen. Diese Angaben sind zu umfangreich und bisweilen sehr widerspruchsvoll¹⁾; die

1) Die physiologische Charakteristik der Schilddrüsen und Nebenschilddrüsen sowie Literaturangaben können Interessenten unter anderem in folgenden Arbeiten finden: 1. M. Schiff, Gesammelte Beiträge zur Physiologie, drei Bände. Lausanne 1874. — 2. J. Sandström, Über eine neue Drüse. Referat. Schmidt's Jahresbücher 1880 Nr. 114. — 3) J. A. Reverdin, Note sur 22' opérations du goître. Rev. méd. Suisse rom. 1883 et Contribution à l'étude du myxœdema. II. Congr. Chir. Franç. 1886. — 4) Th. Kocher, Über Kropfexstirpation und ihre Folgen. Arch. f. klin. Chir. Bd. 29. 1883 und andere Artikel. — 5) Viktor Horsley, F.R.S., Die Funktion der Schilddrüse. Internationale Beiträge zur wissenschaftl. Med. Festschr. R. Virchow Bd. 1 S. 401. Berlin 1891. —

Besprechung derselben würde uns zu lange von unserer Hauptaufgabe, der experimentellen Untersuchung der Funktion des Schilddrüsenapparates, ablenken.

Da bei unseren Versuchen dieser Apparat vollständig entfernt wurde, so ist vorläufig bei Besprechung unseres Materials nicht die unbedingte Notwendigkeit vorhanden, auf die Einzelheiten der Literatur einzugehen und den Versuch zu machen, die Funktionen aller genannten Drüsen abzugrenzen. Eine derartige Aufgabe käme eher der zukünftigen als der gegenwärtigen Physiologie zu, die noch nicht über genügendes Material verfügt, um diese Aufgabe erfüllen zu können.

Hunde, die auf operativem Wege aller Schild- und Nebenschilddrüsen beraubt werden, leiden bekanntlich an Störungen vieler wichtiger Funktionen des Organismus: bei ihnen wird vor allem die Atmung, dann der Blutkreislauf, die Verdauung, der Stoffwechsel und die Wärmeregulierung gestört.

Solche Tiere gehen dann bald nach der Operation zugrunde (durchschnittlich nach ungefähr 2 Wochen), unter Erscheinungen starker Erschöpfung und subnormaler Temperatur, wobei während des Verlaufes der Krankheit sich nicht selten Anfälle der sogenannten Tetanie (Krämpfe) entwickeln.

Sehr oft tötet ein solcher Anfall das Tier schon in den ersten Tagen nach der Operation. Was die Temperaturschwankungen bei den in der obenbeschriebenen Weise operierten Tieren angeht, so finden wir in der Literatur fortwährende Hinweise auf das Sinken der Temperatur der Tiere in den letzten Lebenstagen; bisweilen wird noch erwähnt, dass die starken Krampfanfälle die Temperatur merklich erhöhen, was schon a priori zu erwarten war. Im allgemeinen aber wurde eine sorgfältige und systematische Temperaturuntersuchung bei solchen Tieren nicht ausgeführt.

6) E. Gley, Eine Reihe von Artikeln in „Archives de Physiologie normale et pathologique“ und „Comptes Rendus de la Société de Biologie“. — 7) A. Kohn, Die Epithelkörperchen. Sammelreferat. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte 1899 und 1900. — 8) W. W. Paschutin, Kursus der allgemeinen und experimentellen Pathologie Bd. 1. St. Petersburg 1901. (Russisch.) — 9) P. W. Petrowski, Zur Physiologie der Schilddrüse. Über den Einfluss der Thyreodektomie auf den Stoffwechsel. 1904. (Russisch.) — 10) H. Boruttau, Innere Sekretion. Nagel's Handb. der Physiol. d. Menschen. Bd. 2 Teil 1. Braunschweig 1906. — 11) Arthur Biedl, Innere Sekretion S. 29—107. Berlin 1910.

Einige Autoren [Horsley¹⁾, Eiselsberg²⁾, Smith³⁾] haben gefunden, dass die operierten Tiere gewissermaassen die Fähigkeit der Wärmeregulation verlieren und gegen die für sie äusserst schädliche Abkühlung nicht ankämpfen können. Die Erwärmung solcher Tiere aber hilft nach der Meinung dieser Autoren den krankhaften Folgen der Entfernung des Schilddrüsenapparates zu widerstehen. Ohne Zweifel ist eine solche Anschauung mehr auf klinische Beobachtungen als auf experimentelle Ergebnisse gegründet. Die Kliniker kennen schon längst die Störungen der Wärmeökonomie bei Personen, die an Krankheiten des Schilddrüsenapparates leiden, oder die auf operativem Wege desselben beraubt wurden. So haben Prof. N. A. Weljaminoff (ich berichte nach seinen Worten und nach den Worten seines Assistenten Dr. W. N. Tomaschewski) und später einige andere schon seit langer Zeit und ziemlich häufig scharfe und durch nichts zu erklärende Temperaturschwankungen beobachtet an Personen, bei denen die Schilddrüsen entfernt worden waren.

Unserer Überzeugung nach können sich die Untersuchungen in dieser Richtung sowohl an Menschen als auch an Tieren sehr fruchtbringend erweisen.

Ich gehe nun zur Besprechung unserer Ergebnisse über. Wir hatten uns zur Aufgabe gestellt, in möglichst sorgfältiger Weise Hunde zu beobachten, die des Schilddrüsenapparates beraubt waren, und bald bemerkten wir bei den Tieren Temperaturschwankungen, die mit den typischen krankhaften Anfällen in Verbindung stehen (klonische Krämpfe), die bei solchen Tieren willkürlich entstehen.

Bei Beobachtung des Verlaufs des Anfalles überzeugten wir uns bald, dass in dem Maasse, wie seine Stärke zunimmt, auch die Temperatur steigt; wir kamen auf den Gedanken, ob nicht eine solche Temperaturerhöhung bei den Tieren nicht deren allgemeinen Krankheitszustand verschlimmert, und ob nicht diese Temperaturerhöhung allein Krampfanfälle hervorrufen kann, wenn man die operierten Tiere bei anscheinend vollkommenem Wohlbefinden erhitzt.

Die Versuche bestätigten bald unsere Vermutung. Es folgen hier die Ergebnisse einiger derartiger Versuche.

1) V. Horsley, l. c.

2) A. F. Eiselsberg, Wiener klin. Wochenschr. Nr. 5 S. 81. 1892. — A. F. Eiselsberg, Die Krankheiten der Schilddrüse S. 31. Wien 1901.

3) J. L. Smith, The Journal of Physiologie vol. 12 p. 379. 1894.

Tabelle I.

Übermäßige Temperaturerhöhung bei Hunden, die des Schilddrüsenapparates beraubt waren (bei deren Erwärmung).

| Versuch I. | | | Versuch II. | | |
|-------------------------------|-----------------------|-----------------------|-------------------------------|-----------------------|-----------------------|
| Erwärmung im warmen Zimmer | | | Erwärmung im warmen Zimmer | | |
| Zeit in Min. | Operierter Hund Nr. 1 | Veränderung der Temp. | Zeit in Min. | Operierter Hund Nr. 2 | Veränderung der Temp. |
| Vor dem Versuche | | | Vor dem Versuche | | |
| — { Temp. in recto 38,1 } — | | | — { Temp. in recto 37,4 } — | | |
| Temperatur nach der Erwärmung | | | Temperatur nach der Erwärmung | | |
| 25 | 40,2 Krämpfe | + 2,1 | 10 | 37,6 | + 0,2 |
| | | | noch 10 | 37,9 | + 0,3 |
| | | | „ 15 | 38,3 | + 0,4 |
| | | | „ 12 | klonische Krämpfe | + 0,6 |
| | | | „ 13 | 39,9 | + 0,8 |
| | | | Im ganzen 60 | | + 2,3 |

| Versuch III | | | | | Versuch IV | | | | |
|---|---------------------|-----------------------|---------------------------|-----------------------|---|---------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|
| Erwärmung im warmen Zimmer (Temperatur + 35° C.) | | | | | Erwärmung im warmen Zimmer | | | | |
| Zeit in Min. | Normaler Hund Nr. 1 | Veränderung der Temp. | Operierter Hund Nr. 3 | Veränderung der Temp. | Zeit in Min. | Normaler Hund Nr. 2 | Veränderung der Temp. | Operierter Hund Nr. 4 | Veränderung der Temp. |
| Vor dem Versuche | | | | | Vor dem Versuche | | | | |
| — { Temp. in recto 39,2 } — { Temp. in recto 37,5 } — | | | | | — { Temp. in recto 38,4 } — { Temp. in recto 37,7 } — | | | | |
| Temperatur nach der Erwärmung | | | | | Temperatur nach der Erwärmung | | | | |
| 50 | 39,2 | 0 | 40,2 klonische Krämpfe | + 2,7 | 20 | 38,5 | + 0,1 | 38,9 | + 1,2 |
| noch 35 | 39,2 | 0 | 40,3 | + 0,1 | noch 20 | 38,4 | - 0,1 | 39,8 | + 0,9 |
| „ 20 | 39,2 | 0 | 40,3 | 0 | „ 20 | 38,4 | 0 | 40,1 | + 0,3 |
| Im ganzen 105 | | 0 | | + 2,8 | Im ganzen 60 | | 0 | | + 2,4 |

Tabelle 1 (Fortsetzung).

| Versuch V | | | | | Versuch VI | | | | |
|--|---------------------------|--------------------------|----------------------------------|--------------------------|--|---------------------------|--------------------------|----------------------------------|--------------------------|
| Erwärmung im warmen Zimmer (Temperatur + 37° C.) | | | | | Erwärmung im warmen Zimmer (Temperatur + 37° C.) | | | | |
| Zeit in Min. | Normaler Hund Nr. 3 | Veränderung der Temp. | Ope- rierter Hund Nr. 5 | Veränderung der Temp. | Zeit in Min. | Normaler Hund Nr. 4 | Veränderung der Temp. | Ope- rierter Hund Nr. 6 | Veränderung der Temp. |
| Vor dem Versuche | | | | | Vor dem Versuche | | | | |
| — {Temp. in } — {Temp. in } — { recto 38,8 } — { recto 38,9 } — | | | | | — {Temp. in } — {Temp. in } — { recto 38,1 } — { recto 38,6 } — | | | | |
| Temperatur nach der Erwärmung | | | | | Temperatur nach der Erwärmung | | | | |
| 15 | 38,8 | 0 | 39,8 | + 0,9 | 15 | 38,3 | + 0,2 | 39,2 | + 0,6 |
| noch 25 | 38,8 | 0 | 40,2 | + 0,4 | noch 20 | 38,3 | 0 | 39,9 | + 0,7 |
| „ 15 | 38,8 | 0 | 40,5 | + 0,3 | „ 25 | 38,3 | 0 | 40,3 | + 0,4 |
| „ 15 | 38,8 | 0 | 40,5 | 0 | — | — | — | — | — |
| Im ganzen 70 | | 0 | | + 1,6 | Im ganzen 60 | | + 0,2 | | + 1,7 |

| Versuch VII | | | | | Versuch VIII | | | | |
|--|---------------------------|--------------------------|----------------------------------|--------------------------|--|---------------------------|--------------------------|----------------------------------|--------------------------|
| Erwärmung im warmem Zimmer (Temperatur + 35° C.) | | | | | Erwärmung im warmen Zimmer | | | | |
| Zeit in Min. | Normaler Hund Nr. 5 | Veränderung der Temp. | Ope- rierter Hund Nr. 7 | Veränderung der Temp. | Zeit in Min. | Normaler Hund Nr. 6 | Veränderung der Temp. | Ope- rierter Hund Nr. 8 | Veränderung der Temp. |
| Vor dem Versuche | | | | | Vor dem Versuche | | | | |
| — {Temp. in } — {Temp. in } — { recto 38,6 } — { recto 37,6 } — | | | | | — {Temp. in } — {Temp. in } — { recto 38,6 } — { recto 38,0 } — | | | | |
| Temperatur nach der Erwärmung | | | | | Temperatur nach der Erwärmung | | | | |
| 15 | 38,6 | 0 | 38,6 | + 1,0 | 20 | 38,8 | + 0,2 | 38,6 | + 0,6 |
| noch 15 | 38,6 | 0 | 39,8 | + 1,2 | noch 30 | 38,7 | - 0,1 | 39,8 | + 1,2 |
| „ 20 | 38,6 | 0 | 40,1 | + 0,3 | „ 20 | 38,7 | 0 | 42,5 | + 2,7 |
| | | | | | | | | Krämpfe und Tod | |
| im ganzen 50 | | 0 | | + 2,5 | im ganzen 70 | | + 0,1 | | + 4,5 |

Tabelle 1 (Fortsetzung).

Durchschnittsziffern aus allen acht Versuchen.

| Erwärmung im warmem Zimmer (Temperatur + 36° C.) | | | |
|--|-----------------------|-----------------------|--|
| Zeit in Minuten | Norm (normale Hunde) | Nach der Operation | Bemerkungen über die operierten Hunde |
| Vor dem Versuche | | | |
| — | { Temp. in recto 38,6 | { Temp. in recto 37,9 | { Dem Anschein nach vollkommen gesund |
| Veränderungen der Temperatur nach der Erwärmung | | | |
| 20 | + 0,1 | + 1,2 ... | Atemnot und Herzklopfen gewöhnlich starke Krämpfe gewöhnlich starke, häufige Krämpfe und Tod |
| noch 20 | + 0,05 | + 0,8 ... | |
| „ 20 | + 0,05 | + 0,6 ... | |
| Im ganzen 60 | + 0,2 | + 2,6 | |

Der Kontrollhund bot während der ganzen Versuchszeit keine Abweichung von der Norm dar.

Wie wir sehen, wurden fast alle Versuche gleichzeitig an zwei Hunden, einem operierten und einem Kontrollhunde, ausgeführt; beide wurden zusammen unter völlig gleichen Bedingungen in einem warmen Zimmer untergebracht. Bei den (normalen) Kontrolltieren erhob sich die Temperatur nach dem Durchschnitt aller in der Tabelle angeführten Versuche nach einer einstündigen Erwärmung um nur 0,2° C., während bei den operierten Hunden die Temperaturerhöhung die gewaltige Ziffer + 2,6° C. erreichte. In den meisten Fällen entwickelte sich gleichzeitig mit der Temperaturerhöhung bei den operierten Hunden auch ein typischer Krampfanfall (in der Tabelle ist dies nicht überall angegeben); in einigen Versuchen aber erhob sich die Temperatur so hoch, dass das Tier gleich auf der Stelle zugrunde ging. Manchmal, wengleich verhältnismässig sehr selten, rief die Erwärmung nur schwache Krämpfe hervor; eine übermässige Erhöhung der inneren Temperatur aber war bei den operierten Tieren immer vorhanden. Dies wurde schon in den ersten Tagen nach der Operation beobachtet. Als Kontrollhunde wurden Tiere von ungefähr gleichem Gewicht, Körperbau und Alter wie die operierten Hunde gewählt. Während des Verlaufs der Versuche wurden an den normalen Hunden nicht ein einziges Mal irgendwelche Abweichungen von der Norm beobachtet.

Wir sehen also aus der Tabelle 1 erstens, dass die Erhöhung der äusseren Temperatur des das operierte Tier umgebenden Mediums jedesmal auch eine Erhöhung der inneren Temperatur des Tieres hervorruft, d. h. dass eine Überhitzung des Tieres stattfindet, und ausserdem zweitens, dass eine solche Überhitzung von typischen Krampfanfällen begleitet wird.

Anfänglich erwärmten wir die Tiere mit warmer Luft, indem wir sie in einen Raum mit hoher Temperatur brachten. Dann arbeiteten wir eine geeignetere Erwärmungsmethode aus, indem wir das Tier in ein warmes Bad tauchten, und erhielten noch bessere und demonstrativere Resultate.

Die Krampfanfälle erscheinen oft als Todesursache der operierten Tiere. Unstreitig wirken sie immer in der vernichtendsten Weise auf ihre Gesundheit und beschleunigen das Nahen des Todes.

Nachdem wir nun auf diese Weise eine der Ursachen für die Entstehung solcher Anfälle gefunden hatten, wäre zu erwarten gewesen, dass man auf dieser Basis das Leben der operierten Tiere leichter unterstützen und es auf längere Zeit im Vergleich mit der gewöhnlichen, oben angegebenen Dauer ihres Lebens¹⁾ nach der operativen Entfernung des Schilddrüsenapparates verlängern könnte.

Tatsächlich gelang es uns, gestützt auf die erhaltenen Ergebnisse, bereits den ersten operierten Hund 1 $\frac{1}{2}$ Monat lang zu erhalten (statt 2 Wochen, unsere frühere Durchschnittszeit); vielleicht würde er noch bedeutend länger gelebt haben, wenn er nicht durch eine zufällige Ursache zugrunde gegangen wäre, und zwar infolge der Unachtsamkeit der Person, welche mit der Beobachtung des Hundes betraut war²⁾.

Die mit diesem Hunde angestellten Versuche überzeugten uns, dass sogar 1 Monat nach der Operation die Fähigkeit der Wärmeregulation in der früheren Weise gestört blieb.

(Tabelle 2 siehe auf S. 478.)

Ich wiederhole also, die Erwärmung der in der oben erwähnten Weise operierten Hunde kann das Auftreten eines starken Krampf-anfalles hervorrufen und die Tiere sogar töten; allem Anschein nach ist bei solchen Hunden ein spezielles physiologisches Werkzeug verdorben, mit dessen Hilfe sich bei normalem Zustande die schädlichen Folgen der Erwärmung vermindern.

Die des Schilddrüsenapparates beraubten Hunde aber verlieren die Fähigkeit, nicht nur gegen hohe Temperatur anzukämpfen, sondern auch gegen niedrige wird die Fähigkeit der Ankämpfung in

1) Ich berühre hier nicht die Ausnahmefälle (mit Ergänzungsdrüsen), wo die Tiere fast 1 Jahr und noch länger nach der Operation lebten.

2) Ausserdem lebten noch drei Hunde dank der von uns angewandten Maassregeln je zwei Monate. Länger konnten wir sie nicht erhalten, alle gingen ein.

Tabelle 2.

Einfluss der Erwärmung auf einen des Schilddrüsenapparates beraubten Hund, an welchem der Versuch einen Monat nach der Operation an- gestellt wurde.

| Erwärmung im Wannenbad (Temperatur + 40° C.) | | | |
|--|------------------------|--------------------------|---|
| Zeit in Minuten | Temperatur in recto | Veränderung der Temp. | Anmerkungen |
| Vor dem Versuche | | | |
| — | 38,4 | — | { Der Hund ist dem Anschein nach völlig gesund |
| Nach der Erwärmung | | | |
| 3 | — | — | Atemnot Zuckungen in einzelnen Muskeln starke Krämpfe in den Schläfenmuskeln und in den Vorder- und Hinterbeinen zeitweilig leichte Krämpfe, Aussehen munter |
| noch 7 | — | — | |
| „ 15 | 40,5 | + 2,1 | |
| „ 20 | 40,5 | — | |
| Im ganzen 45 | — | + 2,1 | |

Vorstehende Tabelle zeigt, dass auch nach Verlauf eines Monats nach der Operation das Tier, wie früher, in den ersten Tagen nach derselben nicht fähig war, gegen die hohe Temperatur anzukämpfen; unter ihrem Einfluss entwickeln sich bei dem Tier in der früheren Weise typische Krampfanfälle, und die innere Temperatur steigt rapid (Störung der Wärmeregulation).

gleichem Maasse aufgehoben. Wenn wir unsere Hunde in kaltes Wasser brachten, konnten wir sie leicht dadurch töten. Jedoch traten hierbei gewöhnlich (Ausnahmen siehe unten) keine Krampfanfälle auf; vielmehr hörten vorher vorhandene Krampfanfälle bei der Abkühlung des Tieres sofort auf.

(Tabelle 3 siehe auf S. 479.)

Wir sind auf diese Weise berechtigt, folgende Schlüsse zu ziehen: 1. Die des Schilddrüsenapparates beraubten Hunde verlieren die Fähigkeit der Wärmeregulation, und folglich steht dieser Apparat mit der genannten Fähigkeit in irgendeinem engen Zusammenhange. 2. Die während eines Krampfanfalles vorgenommene Abkühlung ist für das operierte Tier nützlich, da sie fähig ist, einen derartigen Anfall aufzuheben.

Ferner untersuchten wir, wie bald nach der Operation die Hunde die Fähigkeit verlieren, mit Erfolg gegen hohe und niedrige Temperatur anzukämpfen.

Tabelle 3.

Gleichzeitige Erwärmung und dann Abkühlung eines Kontrollhundes und dreier operierter Hunde.

| Zeit in Min. | Normaler Hund Nr. 7 | Veränderung der Temp. | Operierter Hund Nr. 9 | Veränderung der Temp. | Anmerkungen | Operierter Hund Nr. 10 | Veränderung der Temp. | Operierter Hund Nr. 11 | Veränderung der Temp. | Anmerkungen |
|--|-------------------------|-----------------------|-------------------------|-----------------------|--------------------------|-------------------------|-----------------------|-------------------------|-----------------------|--------------------------|
| Vor dem Versuche | | | | | | | | | | |
| - | { Temp. in recto 38,6 } | - | { Temp. in recto 37,7 } | - | - | { Temp. in recto 38,4 } | - | { Temp. in recto 38,2 } | - | - |
| Nach Erwärmung im gemeinsamen Bade (Temperatur + 40° C.) | | | | | | | | | | |
| 30 | 39,5 | +0,9 | 40,9 | +3,2 | Krämpfe | 39,7 | +1,3 | 39,9 | +1,7 | Krämpfe |
| Nach Abkühlung im Freien (Temperatur + 7,5° C.) | | | | | | | | | | |
| 15 | 38,6 | -0,9 | 34,0 | -6,9 | { d. Krämpfe hören auf } | 34,0 | -5,7 | 37,4 | -2,5 | { d. Krämpfe hören auf } |

Die Tabelle zeigt, dass bei dem normalen Hunde Nr. 7 sowohl die Erwärmung als auch die Abkühlung wenig Einfluss auf seine Temperatur haben (Temperaturschwankung = 0,9° C.), während bei allen drei operierten Tieren die Erwärmung die Temperatur sehr stark steigert und bei zweien Krämpfe hervorruft: die Abkühlung dagegen setzt sie scharf herab (Temperaturschwankung bei Hund Nr. 9 = 6,9° C., bei Hund Nr. 10 = 5,7° C., bei Hund Nr. 11 = 2,5° C.) und lässt die früher entwickelten Krampfanfälle zum Stillstand kommen.

Es ergab sich, dass sie sich schon in den ersten Stunden nach der Operation leicht überhitzten und sich ebenso leicht abkühlten.

Im Verlaufe der Zeit, vom Moment der Operation an gerechnet, leidet die Wärmeregulation mehr und mehr. Wiederholte Erwärmungen und Abkühlungen werden von den operierten Tieren augenscheinlich schlechter als vorher ertragen¹⁾.

Wir gehen jetzt zu den Versuchen mit dem Einfluss hoher und niedriger Temperatur auf die Krampfanfälle über und werden uns direkt an die Zahlen halten.

1) Es darf jedoch hier nicht unerwähnt bleiben, dass in einem Erwärmungsversuche das Tier manchmal die hohe Temperatur im Anfang des Versuches schlechter ertrug als am Ende. So brauchen sich die sich im Anfang entwickelnden Krampfanfälle später nicht zu wiederholen. Dieser scheinbare Widerspruch mit dem soeben Besprochenen ist mir vorläufig noch unverständlich.

Tabelle 4.

Vergleichende Wirkung der Erwärmung und Abkühlung auf einen des Schilddrüsenapparates beraubten Hundes in den ersten Stunden und Tagen nach der Operation (ohne krankhafte Anfälle und während derselben).

| Versuch I | | | | | | | | |
|---|---|--------------------------|--------------------------------------|------------------------------------|--|-------------------------------|--------------------------------------|---|
| Zeit in Min. | Normaler Hund Nr. 8 Temperatur vor dem Versuche in recto 39,4 | | | | Operierter Hund Nr. 12 (4 Stunden nach der Operation) Temp. vor dem Versuche in recto 38,7 | | | |
| | Temperatur | Veränderung der Temp. | Zahl der Pulschläge pro 1 Min. | Zahl der Atemzüge pro 1 Min. | Temperatur | Ver- änderung der Temp. | Zahl der Pulschläge pro 1 Min. | Zahl der Atemzüge pro 1 Min. |
| Erwärmung im gemeinsamen Bade (Temperatur + 42° C.) | | | | | | | | |
| Temperatur nach der Erwärmung | | | | | | | | |
| 20 | 39,6 | + 0,2 | — | — | 39,8 | + 1,1 | — | — |
| noch 20 | 39,6 | + 0,0 | 120 | 80 | 40,0 | + 0,2 | 200 | } sehr be- schleunigt, nicht zu zählen |
| Abkühlung im Freien (Temperatur + 2° C.) | | | | | | | | |
| Temperatur nach der Abkühlung | | | | | | | | |
| 30 | 39,1 | - 0,5 | — | — | 38,8 | - 1,2 | — | — |

| Versuch II | | | | |
|--|---|----------------------------------|---|----------------------------------|
| Zeit in Min. | Normaler Hund Nr. 8 Temperatur vor dem Versuche in recto 39,1 | | Operierter Hund Nr. 12 (12 Stunden nach der Operation) Temperatur vor dem Versuche in recto 38,9 | |
| | Temperatur | Veränderung der Temperatur | Temperatur | Veränderung der Temperatur |
| Erwärmung im gemeinsamen Bade (Temperatur + 42° C.) | | | | |
| Temperatur nach der Erwärmung | | | | |
| 20 | 39,5 | + 0,4 | 39,6 | + 0,7 |
| noch 15 | 39,6 | + 0,1 | 40,3 | + 0,7 |
| Abkühlung im gemeinsamen Bade (Temperatur + 7,5° C.) | | | | |
| Temperatur nach der Abkühlung | | | | |
| 30 | 39,0 | - 0,6 | 35,8 | - 4,5 |

Tabelle 4 (Fortsetzung).

| Versuch III | | | | | |
|--|--|------------------------------|--|------------------------------|--|
| Zeit in Min. | Normaler Hund Nr. 8 Temperatur vor dem Versuche in recto 38,8 | | Operierter Hund Nr. 12 (24 Stunden nach der Operation) Temperatur vor dem Versuche in recto 38,8 | | |
| | Tem- peratur | Ver- änderung derTemp. | Tem- peratur | Ver- änderung derTemp. | Anmerkungen |
| 65 | — | — | 40,8 | + 2,0 | Unwillkürliche Krämpfe |
| Erwärmung im gemeinsamen Bade (+ 40° C.) | | | | | |
| 20 | 39,0 | + 0,2 | 41,6 | + 0,8 | } Krämpfe verstärken sich Krämpfe dauern zeitweilig fort |
| noch 15 | 39,0 | + 0,0 | 42,0 | + 0,4 | |
| „ 15 | 39,2 | + 0,2 | 42,2 | + 0,2 | |
| Im ganzen 50 | — | + 0,4 | — | + 1,4 | |
| Abkühlung im gemeinsamen Bade (+ 9° C.) | | | | | |
| 5 | 39,0 | — 0,2 | 38,9 | — 3,3 | } Krämpfe hören auf |
| noch 8 | 38,7 | — 0,3 | 34,8 | — 4,1 | |
| Im ganzen 13 | — | — 0,5 | — | — 7,4 | |

Versuch IV (Heilung eines unwillkürlich entwickelten Krampfanfalles)

| Zeit in Min. | Operierter Hund Nr. 12 (42 Stunden nach der Operation) Temperatur vor dem Versuche in recto 38,3 | | Anmerkungen |
|--|---|---------------------------------------|---|
| | Tem- peratur | Ver- änderung der Temperatur | |
| 30 | — | + 3,7 | } Speichelfluss, starke Krämpfe, Puls und Atmung nicht zu zählen; Hund kann nicht stehen |
| Abkühlung im gemeinsamen Bade (+ 10° C.) | | | |
| 5 | 39,3 | — 2,7 | } Krämpfe hören auf, Puls und Atmung kehren fast zur Norm zurück (Puls 130, Atmung 18 in der Minute); Hund steht ruhig |
| noch 5 | 36,2 | — 3,1 | |
| Im ganzen 10 | — | — 5,8 | |

Wie wir aus dieser Tabelle sehen, erhöht die Erwärmung des operierten Hundes dessen Temperatur übermässig und kann einen Krampfanfall nach sich ziehen; die Abkühlung dagegen erniedrigt die Temperatur übermässig; wird die Abkühlung während des Anfalles angewendet, so bringt sie diesen zum Aufhören. Einen solchen Einfluss zeigt die hohe und niedrige Temperatur schon in den ersten Stunden nach der Entfernung des Schilddrüsenapparates.

Also sogar die nicht sehr starke und schon in den ersten Stunden nach der Operation vorgenommene Erwärmung zieht ein übermässiges Steigen der Temperatur bei den operierten Tieren nach sich, sowie die Entstehung von Krampfanfällen (oder eine Verstärkung derselben, wenn sie schon früher aufgetreten waren).

Die Abkühlung dagegen ruft eine umgekehrte Wirkung hervor. Es muss noch darauf hingewiesen werden, dass die Abkühlung bedeutend rascher wirkt. Es ist merkwürdig, dass die Abkühlung fähig ist, nicht nur die durch die Überhitzung der Tiere künstlich hervorgerufenen Anfälle aufzuheben, sondern auch solche Anfälle, die sich unwillkürlich von selbst entwickelt hatten. Wir erwarben auf diese Weise ein wirksames Heilverfahren gegen Krampfanfälle.

Es ist verständlich, dass die Überhitzung und starke Abkühlung bei den operierten Tieren nicht nur die Wärmeregulierung allein stört. Wir sprechen schon nicht von Krämpfen, die sich in einigen Fällen — bei der Erhitzung — verstärkten oder neu entstehen, wenn vorher keine vorhanden waren, während sie sich in anderen Fällen — bei der Abkühlung — verloren, nachdem sie bis zur Anwendung der Abkühlung bestanden hatten.

In beiden Fällen wirkt die Wärme und die Kälte in hohem Grade auf die Arbeit des Herzens und auf die Atmung. Bei der Erwärmung wird sowohl diese als jene unregelmässig beschleunigt, sogar wenn keine Krämpfe vorhanden sind; bei einer mässigen Abkühlung dagegen werden diese beiden Funktionen zur Norm zurückgeführt, wenn vorher aus irgendwelchen Gründen Abweichungen von derselben vorhanden waren.

(Tabelle 5 siehe auf S. 483.)

Nicht nur die äussere Erwärmung der des Schilddrüsenapparates beraubten Tiere führt die oben beschriebene Wirkung herbei. Auch andere Einflüsse, die fähig sind, die Temperatur ihres Körpers zu erhöhen, wirken durchaus analog. Die Tabelle 6 (S. 484) liefert hierfür augenscheinliche Beweise.

Tabelle 5.

Der Einfluss starker Erwärmung und Abkühlung auf die Temperatur, den Puls und die Atmung eines des Schilddrüsenapparates beraubten Hundes und eines Kontrollhundes.

| Zeit in Min. | Normaler Hund Nr. 9 Gewicht = 15 kg | | | Operierter Hund Nr. 13 (48 Stunden nach der Operation) Gewicht = 14 kg | | | Anmerkungen |
|---|--|---------------------------------------|------------------------------------|--|--|------------------------------------|--|
| | Temperatur in recto | Zahl der Pulsschläge pro 1 Min. | Zahl der Atemzüge pro 1 Min. | Temperatur in recto | Zahl der Pulsschläge pro 1 Min. | Zahl der Atemzüge pro 1 Min. | |
| Vor dem Versuche | | | | | | | |
| — | 33,8 | 100 | 16 | 33,7 | 120 | 20 | { Dem Anschein nach völlig gesund |
| Schwache Erwärmung durch Luft (Temperatur des Zimmers + 30° C.) | | | | | | | |
| 15 | 38,9 | 140 | 24 | 40,1 | 250 | 230 | { Häufige Zuckungen der Schläfenmuskeln |
| noch 15 | 39,3 | 144 | 26 | 42,6 | { nicht zu zählen, sehr weich u. klein | { ungf. 250 | { Häufige u. starke Krämpfe im ganzen Körper |
| Abkühlung im Freien (Temperatur + 1° C.) | | | | | | | |
| 15 | 39,6 | 140 | 20 | 41,0 | 170 | 180 | { Zeitweilig Krämpfe Seltene, schwache Zuckun- gen, nur im Schläfen- muskel |
| noch 15 | 39,4 | 120 | 20 | 39,3 | 140 | 36 | |
| „ 15 | 39,2 | 110 | 18 | 37,4 | 130 | 24 | |
| Aufenthalt im Zimmer (Temperatur + 19° C.) | | | | | | | |
| 60 | 39,4 | 110 | 17 | 36,8 | 112 | 16 | keine Krämpfe |
| Schwache Erwärmung durch Luft (Temperatur des Zimmers + 26,5° C.) | | | | | | | |
| 5 | — | 140 | 24 | — | 180 | 100 | { Beginn von Zuckungen im Schläfenmuskel |

Ähnlich wie bei der Temperatur vollziehen sich auch in der Häufigkeit der Pulsschläge und der Atmung starke Schwankungen durch Erwärmung und Abkühlung bei den operierten Tieren, während bei den (normalen) Kontrolltieren diese Grössen wenig schwanken. So ergab bei dem operierten Hund die Temperatur in der kurzen Zeit des Versuches eine Schwankung von 5,8° C., bei dem Kontrollhund dagegen nur von 0,8; die Häufigkeit der Pulsschläge wuchs bei dem ersteren von 90 bis zu unzählbaren Ziffern an (über 250—300), die Atmung von 15 bis zu 250, während sich bei dem letzteren der Puls nur von 100 auf 144 und die Atmung von 16 auf 26 beschleunigte.

Also wird bei den des Schilddrüsenapparates beraubten Hunden ausser den Störungen in der Wärmeregulation auch eine hochgradige Unbeständigkeit in der Funktion der Apparate des Blutkreislaufs und

der Atmung beobachtet. Die warmblütigen Tiere verwandeln sich gewissermassen in kaltblütige, die nicht fähig sind, ihre Temperatur in den Grenzen der Norm zu halten; dabei tritt eine deutliche Affektion der Apparate des Blutkreislaufs und der Atmung ein, d. h. der wichtigsten Organe der Wärmeregulation (auch die Wärmeregulation der Haut wird gestört; siehe weiter unten Tabelle Nr. 6).

Tabelle 6.

Einfluss der Muskelarbeit (inneren Erwärmung) auf einen des Schilddrüsenapparates beraubten Hund.

| Zeit in Min. | Normaler (Kontroll-) Hund Nr. 10 | | | Operierter Hund Nr. 14 | | | Anmerkungen |
|-------------------------|----------------------------------|-------------------------------------|-----------------------------------|------------------------|--------------------------------------|------------------------------------|---|
| | Temperatur in recto | Zahl der Pulschläge in 1 Min. | Zahl der Atemzüge in 1 Min. | Temperatur in recto | Zahl der Pulschläge pro 1 Min. | Zahl der Atemzüge pro 1 Min. | |
| — | 38,3 | 110 | 16 | 38,4 | 132 | 22 | Dem Anschein nach völlig gesund |
| Vor dem Versuche | | | | | | | |
| 15 | 39,3 | 120 | 25 | 39,7 | 180 | 76 | Leichte Krämpfe in den Schläfenmuskeln |
| 10 | Ruhe | | | Ruhe | | | |
| Wieder Gehen und Laufen | | | | | | | |
| 15 | 39,3 | 120 | 24 | 40,4 | 250 | 150 | Wieder Krämpfe in den Schläfenmuskeln und in den Hinterbeinen |
| 20 | Ruhe | | | Ruhe | | | |
| Wieder Gehen und Laufen | | | | | | | |
| 10 | 39,0 | 110 | 22 | 39,8 | 200 | 120 | Die Krämpfe erneuern sich |

Wie aus dieser Tabelle ersichtlich, sind die des Schilddrüsenapparates beraubten Hunde auch nicht imstande, gegen die innere Erhitzung, die durch mässige Arbeit hervorgerufen wurde, anzukämpfen. Während bei dem Kontrolltier die Temperatur um $1,0^{\circ}$ C. stieg und die Geschwindigkeit des Pulses und der Atmung sich fast nicht veränderte (der Puls beschleunigte sich von 110 auf 120, die Atmung von 16 auf 23), stieg die Temperatur des operierten Tieres um $2,0^{\circ}$ C., der Puls beschleunigte sich fast um das Doppelte (von 132 auf 250), und die Atmung beinahe um das Siebenfache (von 22 auf 150); während der Muskelarbeit erschienen bei dem operierten Hunde jedesmal Krämpfe; bei dem gesunden Kontrollhunde dagegen wurde, wie zu erwarten war, etwas Derartiges nicht beobachtet¹⁾. Es ist interessant,

1) Diese Versuche wurden im Winter bei Zimmertemperatur ausgeführt; als ich aber versuchte, sie an einem anderen operierten Hunde im Sommer zu

zu bemerken, dass die Temperatur der Haut bei dem normalen Hund um $2,0^{\circ}$ C. stieg, während sie bei dem operierten Hund fast unverändert blieb (sie stieg um nicht mehr als $0,2^{\circ}$ C.). Dies weist auf eine Störung der durch die Haut vermittelten Wärmeregulation hin.

Wir haben Versuche mit Erhitzung und Abkühlung nicht nur an Hunden, sondern auch an Katzen und Kaninchen ausgeführt.

In der Tabelle 7 (S. 486) sind unsere an Katzen erhaltenen Ergebnisse angeführt. Wie ersichtlich, stimmen dieselben fast ganz mit den bei den Versuchen mit Hunden erhaltenen überein. Dies ist auch verständlich, denn der Schilddrüsenapparat der Katzen und Hunde ist im allgemeinen sehr ähnlich gebaut. Was nun die Kaninchen angeht, deren Schilddrüsenapparat von dem der Hunde bedeutend abweicht, so stehen unsere allerdings nicht zahlreichen Versuche in vollem Einklang mit den Literaturangaben und weisen darauf hin, dass die Kaninchen beim Verlust der Schilddrüsen (ihnen verbleiben hierbei die Nebenschilddrüsen) gleich den normalen die Erhitzung und die Abkühlung leicht ertragen, wobei die Erhitzung bei ihnen keine typischen Krampfanfälle hervorrufft¹⁾.

wiederholen, zu heisser Zeit, erschienen jedesmal schon nach 3 Minuten so starke Krämpfe, dass der Hund hinfiel und keinen Schritt mehr ausführen konnte. Es ist merkwürdig, dass sich in der heissen Zeit bei dem Hunde oft örtliche Krämpfe in denjenigen Muskeln entwickelten, mit denen er zu arbeiten begonnen hatte, und zwar nach den leichtesten und kurzandauerndsten Bewegungen. Wenn er z. B. versuchte, Wasser zu trinken, so erschienen bei ihm nicht selten schon nach den ersten Schlucken Krämpfe in den Muskeln der unteren Kinnlade. Wird nicht diese Beobachtung zur Erklärung des Mechanismus der eigentlichen Entstehung der allgemeinen Krampfanfälle, die bei normaler Temperatur des Tieres entstehen, dienen?

Es kann sein, dass schon die ersten Kontraktionen irgendwelcher willkürlichen oder einiger glatten Muskeln auf Grund gestörter Wärmeregulation und besonderer Sensibilität des operierten Tieres den Temperaturschwankungen gegenüber nochmals klonische örtliche Krämpfe nach sich ziehen können (weil sich die Muskeln überhitzen); dies aber ruft eine weitere Erwärmung des Tieres und die damit verbundenen Folgen hervor. Es versteht sich, dass ich die eben ausgesprochene Ansicht nur als eine Vermutung, als einen ersten Versuch zur Aufklärung ansehe und dabei keineswegs vergesse, dass bei den operierten Hunden noch eine beständige Quelle ihrer Überhitzung vorhanden ist, die aus den an ihnen beobachteten ausgebreiteten fibrillären Zuckungen in den Muskeln entspringt.

1) Weder der Blutverlust bei der Operation noch die Eiterung in der Wunde nach derselben, noch das Nahrungsregim wirkten in merklicher Weise (bei Hunden) auf die Resultate unserer Versuche ein. Ich weise darauf hin, dass einige Autoren sehr geneigt waren, derartigen Momenten einen zu wichtigen Einfluss auf den Verlauf der Krankheitsprozesse bei Hunden, die der Schilddrüsen beraubt waren, zuzuschreiben.

Tabelle 7.

Einfluss der hohen und niederen Temperatur auf des Schilddrüsenapparates beraubte Katzen.

| Zeit in Min. | Normale Katzen Nr. 1 u. 2 | Veränderung der Temp. | Anmerkungen | Operierte Katzen Nr. 1 u. 2 | Veränderung der Temp. | Anmerkungen |
|---|--------------------------------|-----------------------|---|--------------------------------|-----------------------|--|
| Vor dem Versuche | | | | | | |
| | Normale Katze Nr. 1 | | | Operierte Katze Nr. 1 | | |
| | — { Temp. in } — recto 39,5 | | | — { Temp. in } — recto 39,2 | | |
| Erwärmung im gemeinsamen Bade (Temperatur + 38° C.) | | | | | | |
| 30 | 39,6 | + 1,0 | | 40,0 | + 0,8 | |
| Vor dem Versuche | | | | | | |
| | Normale Katze Nr. 2 | | | Operierte Katze Nr. 2 | | |
| | — { Temp. in } — recto 39,3 | | | — { Temp. in } — recto 38,4 | | |
| Erwärmung im gemeinsamen Bade (Temperatur + 40° C.) | | | | | | |
| 30 | 39,7 | + 0,4 | | 40,1 | + 1,7 | { Nach 9 Minuten die ersten Krämpfe, die sich dann fünfmal wiederholen |
| Aus dem Wasser genommen und im Zimmer gelassen (bei 19° C.) | | | | | | |
| 40 | 38,4 | - 1,3 | | 37,1 | - 3,0 | { Die Krämpfe hören auf |
| Abgekühlt im Freien (Temperatur + 1° C.) | | | | | | |
| 15 | 36,0 | - 2,4 | { keine Abweichungen von der Norm; lebte nach dem Versuche noch üb. einen Monat und wurde dann vernichtet | 24,0 | - 13,1 | { Ging einige Stunden nach dem Versuch zugrunde |

Die angeführten Versuche bezeugen, dass auch die Katzen, gleich den Hunden, mit dem Verlust des Schilddrüsenapparates die Fähigkeit der Wärmeregulation verlieren. Ferner ruft die Überhitzung auch bei ihnen Krampfanfälle hervor. Die Abkühlung aber ist, ebenso wie bei den Hunden, fähig, solche Anfälle zu heilen.

Die beschriebenen Versuche empfehlen wir warm als Unterrichtsdemonstrationen für die Studenten bei Vorlesungen (oder für die praktischen Übungen) über Physiologie oder Pathologie.

Der Versuch gelingt verhältnismässig leicht; er erfordert nicht viel Zeit und keine komplizierten Einrichtungen oder lange Vorbereitungen; für die Studenten aber ist es äusserst wichtig, die typischen Krampfanfälle selbst zu sehen und sich persönlich von der

Tabelle 8.

Einfluss hoher Temperatur auf des Schilddrüsenapparates berabte Hunde. (Resultate zweier öffentlicher Demonstrationen.)

| Zeit in Min. | Normale Hunde Nr. 11 und 12 Gewicht: Nr. 11 = 6,0 kg Nr. 12 = 7,5 kg | Veränderung der Temperatur | Anmerkungen | Operierte Hunde Nr. 15 und 16 (Drüsen waren vor 2 Tagen entfernt worden) Gewicht: Nr. 15 = 7,2 kg Nr. 16 = 8,1 kg | Veränderung der Temperatur | Anmerkungen | Ort und Zeit der Demonstrationen |
|---------------|--|----------------------------|---------------------------------|--|----------------------------|--|---|
| — | Hund Nr. 11 Temp. in recto 39,0 | — | | Hund Nr. 15 Temp. in recto 37,8 | — | | In der Sitzung der Woronesher Medizinischen Gesellschaft (19. Mai 1908) |
| 40 | 38,9 | — 0,1 | Keine Abweichungen von der Norm | 41,7 | + 3,9 | Nach 3 Min. Atemnot, nach 10 Min. scharfe Zuckungen der Schläfenmuskeln, nach 25 Min. starke Krämpfe in den Hinterbeinen | |
| — | Hund Nr. 12 Temp. in recto 38,8 | — | | Hund Nr. 16 Temp. in recto 38,6 | — | | In der Sitzung der physiologischen Sektion des XI. Pirogowsker Kongresses in St. Petersburg (23 April 1910) |
| 20 noch 15 | 39,0 — | + 0,2 — | Keine Abweichungen von der Norm | 40,5 — | + 1,9 — | Sehr schwache Zuckungen in den Schläfenmuskeln und den Muskeln d. Hinterbeine Aufhören der Atmung u. Tod | |

Resultate der Demonstration vom 19. Mai 1908: Der Kontroll- und der operierte Hund wurden in einem gemeinsamen Bade von 38° C. erwärmt. Vor der Erwärmung betrug die Temperatur des ersteren $39,0^{\circ}$, des letzteren $37,8^{\circ}$. Nach 40 Minuten Erwärmung war die Temperatur des normalen Hundes fast ohne Veränderung geblieben ($-0,1^{\circ}$), während sie bei dem operierten Hund stark gestiegen war, nämlich bis auf $41,7^{\circ}$ (d. h. um $3,9^{\circ}$); schon gleich am Anfang des Versuches (nach im ganzen 3 Minuten) wurde an ihm Atemnot beobachtet, dann (nach 10 Minuten) erschienen starke Zuckungen in den Schläfenmuskeln und endlich (nach 25 Minuten) sehr starke, im ganzen Auditorium sichtbare Krämpfe der Hinterbeine. Nach Aufhebung der Erwärmung verschwanden bei dem operierten Hunde die Krämpfe schnell, worauf auch seine Temperatur zur Norm zurückkehrte.

Resultate der Demonstration vom 23. April 1910: Der Kontroll- und der operierte Hund wurden gemeinsam in einem Bade in gläserner Wanne bei 40° C. erwärmt. Vor der Erwärmung betrug die Temperatur des ersteren $38,8^{\circ}$, des letzteren $38,6^{\circ}$. Nach 20 Minuten Erwärmung stieg die Temperatur des normalen Hundes nur bis zu $39,0^{\circ}$ (d. h. im ganzen um $0,2^{\circ}$), bei dem operierten Hunde dagegen bis auf $40,5^{\circ}$ (d. h. um $1,9^{\circ}$). Bei letzterem wurden Zuckungen der Schläfenmuskeln und der Muskeln der hinteren Extremitäten beobachtet, aber in ziemlich schwachem Grade. Nach 15 Minuten der Erwärmung krepitierte der operierte Hund an Überhitzung (Aufhören der Atmung); der Kontrollhund dagegen zeigte keine Abweichung von der Norm.

Die weiteren, von mir mehrfach angestellten ähnlichen Vorlesungsdemonstrationen gaben immer ungefähr dasselbe Bild und machten auf die Anwesenden einen sehr starken Eindruck.

gewaltigen Macht des Experimentators, dieselben nach seinem Belieben hervorzurufen und zu heilen, zu überzeugen.

(Tabelle 8 siehe auf S. 487.)

In euigem Widerspruch mit den Resultaten der angeführten Versuche stehen die Ergebnisse Horsley's und Eiselberg's, die sich auf den Menschen, den Affen, die Katze und das Schaf beziehen. Nach diesen Autoren, wie auch nach vielen anderen, wirkt die Erwärmung auf die thyreoidektomierten Tiere günstig, die Abkühlung aber vernichtend.

Dieser Widerspruch jedoch, mehr scheinbar als wirklich, ist schon zum Teil durch die Arbeiten Smith's, der im Sinne von Horsley arbeitete, aufgeklärt worden. Nach Smith ist bei mässigem Grade von Wärme und Kälte die erstere nützlich und die letztere schädlich; bei starken Graden aber ist sowohl die Erwärmung als auch die Abkühlung von ungünstigem Einfluss. Wir wollen hoffen, dass auch die übrigen Punkte der Meinungsverschiedenheiten mit der Zeit analysiert und beseitigt werden.

Über die nützliche Wirkung der Kälte, in welchen Fällen es auch sein möge (ich bemerke dies besonders), spricht Smith nicht. Doch ist er, wie es scheint, der erste, der sich über die wärme-regulierende Funktion der Schilddrüsen ausgesprochen hat.

Was nun die obenerwähnten Meinungsverschiedenheiten der Autoren hinsichtlich des Schilddrüsenapparates angeht, so hoffen wir, dass weitere Versuche die in der Literatur vorhandenen Widersprüche ausgleichen und dass sie erklären werden, um was es sich bei diesen Widersprüchen eigentlich handelt. Vorläufig aber werden wir uns erlauben, das von uns angegebene Verfahren der Hervorrufung und Heilung der Krämpfe der Aufmerksamkeit sowohl der Physiologen als auch der Kliniker zu empfehlen. Den ersteren kann es bei ihren experimentellen Untersuchungen von Nutzen sein; den letzteren bringt es vielleicht insofern einigen Gewinn, indem es etwas Licht auf die Ursachen der Krampferscheinungen oder der Entstehung übermässiger Temperatursprünge, wenn hierzu keine anderen Gründe vorliegen, wirft, und indem es den Weg zeigt, auf welchem es in einer mehr oder weniger entfernten Zukunft gelingen wird, die Krampfanfälle zu beruhigen und die Hyperthermie zu bekämpfen.

Hauptschlussfolgerungen.

1. Die vollkommene Thyreoidektomie führt die warmblütigen Tiere (Hunde und Katzen) auf den Grad der kaltblütigen zurück, oder mit anderen Worten: der Schilddrüsenapparat spielt eine wichtige Rolle in der Wärmeregulation.

2. Durch Erwärmung ist es möglich, einen typischen Krampfanfall bei den thyreoidektomierten Hunden (und Katzen) hervorzurufen.

3. Durch Abkühlung kann man einen solchen oder auch einen unwillkürlich entstandenen Anfall heilen.

Ergänzung.

Die auf meinen Vorschlag und unter meiner Anteilnahme angeestellten und noch nicht veröffentlichten Versuche des Studenten G. W. Anrep, die als Fortsetzung meiner früheren Untersuchungen dienten, geben auch einige Hoffnung, die Ursache des Widerspruches zwischen den Ergebnissen Eiselberg-Horsley's und anderer Autoren einerseits und unseren Versuchen andererseits aufzuklären. Indem diese Versuche G. W. Anrep's unsere Ergebnisse hinsichtlich

des schädlichen Einflusses hoher und des nützlichen niederer Temperaturen auf die des Schilddrüsenapparates beraubten Tiere durchaus bestätigen, weisen sie ferner noch einige uns früher nicht bekannte Eigentümlichkeiten auf; wenn wir nämlich das Tier aus der für dasselbe vernichtend wirkenden hohen Temperatur in niedrige Temperatur überführen, so beeinflussen wir es günstig; wenn die übermässige Wärme vorher bei dem Tiere den gewöhnlichen Krampfanfall hervorgerufen hatte, so wurde derselbe durch die Kälte abgebrochen, worauf ich schon früher (siehe oben) hingewiesen hatte.

Hiermit ist jedoch die Sache noch nicht abgetan. Wie die Versuche G. W. Anrep's zeigen, bemerkt man bei dem Tiere, wenn es stark abgekühlt wird, nach der ersten günstigen Phase der Abkühlung (mässiger Grad im Vergleich zu der Temperatur des Mediums oder nach der Dauer des Versuches) eine zweite schädliche Phase (bei übermässiger Abkühlung), wobei eine Erstarrung zuerst der einzelnen Muskeln der Extremitäten, dann der Rumpfmuskeln und schliesslich des ganzen Körpers eintritt, was bei andauernder und starker Abkühlung ein Aufhören der Atmung und den Tod des Tieres nach sich zieht. Ausserdem kamen auch bisweilen tatsächlich seltene und schwache klonische und stark ausgeprägte tonische Krämpfe vor. Diese Erscheinungen treten auch schon bei subnormaler Temperatur ein. Wahrscheinlich wurden dieselben auch von Horsley, Eiselsberg, Smith und anderen Autoren beobachtet, die von einem schädlichen Einfluss der Kälte sprechen; der nützliche Effekt aber der letzteren, besonders beim Abkühlen des Tieres im Moment des eigentlichen Eintretens der Krämpfe und der damit verbundenen übermässigen Temperaturerhöhung wurde von diesen Autoren anscheinend als ein anfängliches Übergangsstadium der Abkühlung des Tieres und der durch dieselbe hervorgerufenen Erscheinungen nicht bemerkt.

So wiederhole ich denn, diese anfängliche Phase der Abkühlung ist nützlich (unsere Versuche), sie kann aber in eine weitere, schon schädliche und sogar für das Tier durchaus tödliche Phase übergehen (Versuche von G. W. Anrep).

Ich halte es für erlaubt, in Verbindung mit dem hier Erörterten folgende Fragen zu stellen:

1. Hängt nicht die bei einigen Tieren und Menschen beobachtete Unfähigkeit des Ertragens einer hohen Temperatur von der Unzulänglichkeit der Funktion ihres Schilddrüsenapparates ab?

2. Stehen nicht auch mit dieser ungenügenden Tätigkeit dieses Apparates einige krankhafte Erscheinungen in Verbindung, die bisweilen an Menschen bei Erhöhung der Temperatur des umgebenden Mediums beobachtet werden? Kann nicht besonders der Sonnenstich (oder Ohnmacht infolge eines heissen Wannen- oder Dampfbades usw.) eine Folge der ungenügenden Funktion dieses Apparates sein?

3. Liegt nicht ferner der Eklampsie der Kinder ebenfalls irgendeine Unregelmässigkeit in der Entwicklung und Arbeit dieses Apparates zugrunde¹⁾?

4. Wird nicht endlich die Eklampsie der Gebärenden auch durch die angegebene Ursache bedingt? — Eine solche Vermutung hat auch das für sich, dass man in den letzten Jahren versucht hat, und mit Erfolg, die Eklampsie der Gebärenden mit Schilddrüsenpräparaten zu heilen.

Wenn die hier gestellten Fragen auch nur zum Teil im positiven Sinne entschieden werden, so muss doch auch die Therapie in den aufgezählten Krankheitsfällen mit den von uns angeführten physiologischen Ergebnissen rechnen. Auch die Hygiene ist nicht behindert, diese Ergebnisse im Auge zu behalten, denn wenn hohe äussere Temperatur schädlich und sogar vernichtend für manche Leute sein kann, so ist es an öffentlichen Orten, bei grossen Menschenansammlungen, Soldatenmanövern, öffentlichen Arbeiten usw. erforderlich, Maassregeln zu treffen nicht nur hinsichtlich der erforderlichen Reinheit der Luft, sondern auch gleichermaassen gegen die Überhitzung der Räumlichkeiten oder der Leute, die sich in heisser Zeit in zu grossen Gruppen, wenngleich unter freiem Himmel, ansammeln.

Wir wollen hoffen, dass bei weiteren experimentellen und klinischen Untersuchungen diese Seiten der Frage nicht unbeachtet gelassen werden. Die Wichtigkeit ihrer Aufklärung liegt für die theoretische und klinische Medizin zu klar auf der Hand, als dass sie noch weiterer Beweise bedürfte.

1) Ein Kinderarzt teilte mir mit, dass er vor kurzer Zeit in einem Falle von schwerer Eklampsie bei einem Kinde mit gutem Erfolg die Abkühlung des Kindes angewandt habe; der Anfall hörte sogleich auf.

(Aus der medizinischen Poliklinik der Universität Freiburg i. Br.)

Über die Beziehungen der Nervi vagi zu Sinus- knoten und Atrioventrikularknoten.

Von

Georg Ganter und **Alfred Zahn.**

(Mit 13 Textfiguren.)

Einleitung.

Die Literatur über die Wirkung der N. vagi auf die Tätigkeit des Herzens ist eine ausserordentlich grosse. Die anatomische Entdeckung der spezifischen Muskelgewebe des Säugetierherzens und die Ergebnisse der experimentellen Untersuchung ihrer Funktion haben indessen für zwei Grundeigenschaften des Herzens die Fragestellung wesentlich eingeengt, nämlich was den Einfluss der Vagi auf Reizbildung und Reizleitung anlangt. Es dürfte nämlich nunmehr dieses Problem für das Säugerherz in der Weise fassbar sein, dass man die Beziehung der N. vagi zu den spezifischen Muskelgeweben des Herzens zu ermitteln sucht.

Die neueren Untersuchungen auf diesem Gebiete sind denn auch unter den genannten Gesichtspunkten angestellt und verwertet worden. So erklären Einthoven und Wieringa¹⁾ die ungleichartigen Wirkungen des Vagus bei Morphinreizung, die sich in Frequenzabnahme, partiellem oder totalem Block und Auftreten von abnormen Kammererregungen äussern, mit der Annahme, „dass im Stamm des Herzvagus verschiedene Gruppen von efferenten Fasern vorhanden sind, von denen einige mit den Vorhöfen, andere mit dem Aschoff-Tawara'schen Knoten und wieder andere mit je einem Schenkel des atrioventrikulären Bündels in Verbindung stehen“.

1) W. Einthoven und J. H. Wieringa, Ungleichartige Vaguswirkungen auf das Herz, elektrokardiographisch untersucht. Pflüger's Arch. Bd. 149 S. 48. 1912.

Von besonderem Interesse sind vor allem die Untersuchungen von Rothberger und Winterberg¹⁾ sowie von A. Cohn²⁾. Diese Autoren fanden nämlich im Experiment Differenzen in den Angriffspunkten beider Vagi in dem Sinne, dass der rechte Vagus vorwiegend den Sinusknoten, der linke überwiegend den Atrioventrikularknoten beeinflusst.

Definitive anatomisch-histologische Untersuchungen über die Beziehung der Vagi zu den spezifischen Geweben des Herzens, speziell mit Berücksichtigung des Verlaufs der Fasern des rechten und linken Vagus, liegen bislang nicht vor. Differenzen in dem Verteilungsgebiet beider Nerven sind entwicklungsgeschichtlich zu erwarten (vgl. hierzu Aschoff, Sitzung der Freiburger med. Gesellsch. vom 21. Mai 1913, Deutsche med. Wochenschr. 1912 Nr. 25).

Wir haben daher bei unseren Untersuchungen, die die Feststellung der Beziehung der N. vagi zu den spezifischen Muskelgeweben des Herzens, in erster Linie des Sinusknotens und Atrioventrikularknotens, zum Gegenstand hatten, stets auf das Verhalten des rechten und linken Nerven geachtet.

Versuchsordnung.

Die einfache Reizung der N. vagi, wie sie Rothberger und Winterberg, A. Cohn u. a. in ihren Versuchen benutzt haben, gestattet an sich, je nach ihrem Effekt auf Schlagzahl und Schlagfolge, eine Reihe von Schlüssen auf den genaueren Angriffspunkt dieser Nerven. Wir haben uns dieser einfachen Reizung ebenfalls bedient, haben sie aber in den meisten Versuchen in Kombination mit der Methode³⁾ der lokalisierten Erwärmung und Abkühlung angewandt. Dies bedeutet nun nicht nur eine Erweiterung der Ver-

1) J. Rothberger und H. Winterberg, Über die Beziehung der Herznerven zur atrioventrikulären Automatie. Pflüger's Arch. Bd. 135. 1910. — J. Rothberger und H. Winterberg, Über die Beziehung der Herznerven zur automatischen Reizerzeugung und zum plötzlichen Herztode. Pflüger's Arch. Bd. 141. 1911.

2) A. Cohn, On the differences in the effects of stimulation of the two vagus nerves on rate and conduction of the dog's heart. Journ. of exp. Med. vol. 16 p. 732. 1912.

3) Zur Methodik vgl. G. Ganter und A. Zahn, Pflüger's Arch. Bd. 145 S. 337. 1912. — G. Ganter und A. Zahn, Sitzungsber. der Freiburger med. Gesellsch. Deutsche med. Wochenschr. 1912 Nr. 25. — A. Zahn, Pflüger's Arch. Bd. 151 S. 247. 1913.

suchsbedingungen und somit der Versuchsergebnisse, sondern bietet auch in willkommener Weise die Möglichkeit, die Effekte der einfachen Reizung zu verschärfen und, was noch wichtiger ist, die aus diesen Effekten gefolgerten Schlüsse direkt zu kontrollieren.

Einige Beispiele dürften dies am besten erläutern. Wenn die Reizung des rechten Vagus Frequenzverlangsamung des ganzen Herzens ohne Änderung des As.-Vs.-Intervalles hervorruft, so liegt es nahe, anzunehmen, dass der gereizte Nerv vorwiegend an der normalen Reizbildungsstätte hemmend einwirkt, also am Sinusknoten. Wird nun durch gleichzeitige Erwärmung der Sinusknotengegend die Frequenzabnahme wieder völlig kompensiert und tritt dabei trotz der eventuell erhöhten Frequenz keine Überleitungsstörung auf, so kann die obengemachte Annahme als richtig gelten. Ergibt ferner beispielsweise Reizung des linken Vagus eine geringe Frequenzabnahme des Vorhofs und gleichzeitig eine Überleitungsstörung, so ist daraus zu folgern, dass der linke Vagus ebenfalls am Sinusknoten einwirkt, in erster Linie aber am Atrioventrikularknoten. Dieser Schluss ist richtig, wenn Erwärmung des Sinusknotens die Frequenzabnahme wieder auf die Norm oder darüber bringt, und ferner, wenn die Überleitungsstörung sich durch Erwärmung des Atrioventrikularknotens völlig wieder aufheben lässt.

Nach Ausschaltung des Sinusknotens mittels Kälte oder nach seiner definitiven Zerstörung durch Abklemmen war es weiterhin möglich, die Einwirkung der Vagi auf die Reizbildung der übrigen Zentren, speziell des Atrioventrikularknotens, schärfer hervortreten zu lassen.

In einigen Versuchen haben wir auch den Einfluss der Vagi auf die Leitung von Reizen untersucht, die den Atrioventrikularknoten in entgegengesetzter Richtung passieren als in der Norm. Wir haben zu diesem Zwecke an der Kammer (meist nach Ausschaltung des Sinusknotens) einen faradischen Dauerreiz von einer solchen Intensität gegeben, dass ihn die Kammer mit rhythmischen Kontraktionen beantwortete.

Wir haben unsere Versuche an Hunden, Katzen, Kaninchen und Ziegen angestellt und haben die Tätigkeit von Vorhof und Kammer in üblicher Weise mit Marey'schen Kapseln und Luftübertragung auf ein Castagna'sches Schleifenkymographion registriert.

Die Resultate unserer Versuche haben wir in den Tabellen I—V zusammengestellt. Tabelle V diene als Beispiel für die Durchführung der Versuche im einzelnen.

Erklärung der in den Tabellen gebrauchten Abkürzungen.

Q: Verhältnis der Vorhofsfrequenz zur Kammerfrequenz, wobei die Kammerfrequenz = 1 gesetzt ist. — N: Normal, d. h. nicht beeinflusst. — W: Wärme (50—60° C.). — K: Kälte (0—5° C.). — KaR: Faradischer Dauerreiz an der Kammer. — VoR: Faradischer Dauerreiz am Vorhof. — S: Gegend des Sinusknotens. — T: Gegend des Tawara'schen Knotens.

Es bedeuten: >: einen erhöhten, <: einen verminderten, =: einen unveränderten Wert der Frequenz bzw. des As.-Vs.-Intervalls im Vergleich zur Norm, +: positives As.-Vs.-Intervall, -: negatives As.-Vs.-Intervall, 0: Nullintervall.

Tabelle I.

Versuche an Hunden. Narkose: Morphin-Urethan.

| Versuch | Vagus rechts | | | Vagus links | | | Bemerkungen |
|-------------------------------|----------------------|-----------------------|---------------------------------|----------------------|--|--|---|
| | Vorhofs- frequenz | As.-Vs.- Intervall | Q | Vorhofs- frequenz | As.-Vs.- Intervall | Q | |
| 1. Mai 1912 SW SK | < | 0 Kammer +; = | 1 Kammer steht still 1 | < | +; = Kammer + = | 1 steht still 1 | |
| | > | Kammerstillstand | | > | +; > od. = | 1; 3; gelegentlich Kammer- stillstand 20 bzw. Kammer- stillstand | |
| 2. Mai 1912 SW | < | Kammerstillstand | | > | | | Herzendskopiermethode ein- gebunden (Fig. 7) |
| | > | | | > | | | |
| 3. Juli 1912 SK N TW | < | Kammerstillstand | | < | Kammerstillstand Kammerstillstand 0 oder — | Kammerstillstand Kammerstillstand 1 | |
| | > | | | > | Dissoziation | 2 | |
| 3. Juli 1912 SW SK | < | +; = bzw. Dissoz. | 2 | > | + +; = | 12 2 1 | |
| | > | + +; = | 20; 2 2 | a) = b) < | | | |

Tabelle I (Fortsetzung).

| Versuch | Vagus rechts | | | Vagus links | | | Bemerkungen |
|---------------------|----------------------|----------------------------------|------------------------|----------------------|--|---|---------------------------------------|
| | Vorhofs- frequenz | As.-Vs.- Intervall | Q | Vorhofs- frequenz | As.-Vs.- Intervall | Q | |
| 4. 6. Juli 1912 | \checkmark ! | + - | 1; selten 2 1 | \equiv | + | 2 1 | Sinusknoten abgeklemt |
| 5. 17. Juli 1912 | \checkmark | +; \equiv Dissoziation + | 5; 4 ca. 25 3; 2 | \checkmark | + \equiv Dissoziation Dissoziation +; (0) | 17 17 7 | |
| 6. 12. Aug. 1912 | \checkmark ! | +; \equiv +; \equiv | 1 1; 3 | \checkmark ! | +; \equiv + (>?) | 2 4; 2 | |
| 7. 26. Aug. 1912 | \checkmark ! | +; \equiv - | 3; 2; 1 1 | \checkmark | 0; + | 2; 1 | Hervendoskopthermode ein- gebunden |
| 8. 27. Aug. 1912 | \checkmark ! | 0; + > | 1 | \checkmark | + >; + \equiv | 4; 2 selten Kammer- stillstand | |
| | \checkmark | + | 1; (3) | \checkmark ! | + > (?) | 7; 6 Kammer- stillstand | |
| | \checkmark | + <; - | 1 | \checkmark ! | + \equiv ; 0 | 4; 2; 1 | |

Tabelle I (Fortsetzung).

| Versuch | Vagus rechts | | | Vagus links | | | Bemerkungen |
|---------------|----------------------|-----------------------|---------|----------------------|-----------------------|---------|---|
| | Vorhofs- frequenz | As.-Vs.- Intervall | Q | Vorhofs- frequenz | As.-Vs.- Intervall | Q | |
| 9. Aug. 1912 | N | | 1 (?) | V V V V | | 7; 2 | Herzendskopthermode ein- gebunden (Fig. 8) |
| | SW | 0; (-) | 9; 7; 2 | V V V V | 0; - | 7; 4 | |
| | N TW | 0; - | 1 | V V V V | 0; - | 1 | |
| 10. Aug. 1912 | N | + | 1; (2) | V V V V | + | 2; (1) | Sinusknoten abgeklemmt, Coronarsinusrhythmus |
| | SW | + | 1 | V V V V | + | 5; 3; 2 | |
| | SK N | + > 0 | 1 (7) | V V V V | ? + > 0 | 2; 1 | |
| 11. Okt. 1912 | SN | + | 1 (3?) | V V | + | 1 | Sinusknoten abgeklemmt, Coronarsinusrhythmus |
| | N | + | 1 (3?) | V V | + | 1 (3?) | |

Tabelle II.

Versuche an Katzen. Narkose: Urethan.

| | | | | | | | |
|--------------|-----------------|-----------|----------|-------|-----------|-----|--------------|
| 1. Mai 1912 | N | | | V V V | | | Fig. 5 und 6 |
| | SW | | | V V V | | | |
| | TK | | | V V | | | |
| 2. Mai 1912 | SK | | | V V | | | Fig. 13 |
| | KaR | | | V V | | | |
| 13. Mai 1912 | N ^{a)} | 0; (+; -) | 1/2; 1/4 | | 0; (+; -) | 1/2 | 6-2 4-2 |
| | N ^{b)} | + | 6-2 | | + | | |
| 14. Mai 1912 | N ^{a)} | + | 1 | | + | | 6-2 4-2 |
| | N ^{b)} | + > | 1 | | + | | |

Tabelle II (Fortsetzung).

| Versuch | Vagus rechts | | | Vagus links | | | Bemerkungen |
|----------------------|----------------------|--------------------------|--------------------------------|-------------------------------|----------------------------------|--------------------------------|---|
| | Vorhofs- frequenz | As.-Vs.- Intervall | Q | Vorhofs- frequenz | As.-Vs.- Intervall | Q | |
| 4. 13. Juni 1912 | N SW SK | 0; $\overline{=}$ + 0 | 1 1 1 | $\wedge \vee$ | + = 0 | 1 1 | Fig. 1 |
| 5. 14. Juni 1912 | N SW SK | + >; + = + - | 1 3-2-1 1 | $\overline{\vee} \wedge \vee$ | + ? - | 1 2-8 1 | |
| 6. 6. Aug. 1912 | N SW SK KaR | + = + = 0 | 1 3-2 1 $1/2$; $1/6$ | $\vee \wedge \vee \vee$ | + = + = 0 | 1 3-2 1 $1/2$; $1/6$ | Fig. 9 |
| 7. 8. Aug. 1912 | N SW SK KaR | -; 0 -; + > - | 1 1 1 $1/2$ - $1/12$ | $\vee \wedge \vee$ | $\wedge \wedge$ + + 0; (+) | 1 3; 2 1 | Fig. 10 |
| 8. 15. Aug. 1912 | N SK | + > 0 | 1 (2) 1 | $\vee \vee$ | + 0 | 6-2 1 | |
| 9. 29. Aug. 1912 | N CoN | ? + | 1 2 | $\vee =$ | ? + | 4; 2 6; 3 | Sinusknoten abgeklemmt, Coronarsinusrhythmus. Fig. 12 |
| 10. 30. Aug. 1912 | N SW SK | - - | $1/2$!; 1 1 1; $1/2$ | $\vee \wedge \vee$ | - 0 (-) | $1/2$!; 1 1 1 | Fig. 4 |

Tabelle III.

Versuche an Kaninchen. Narkose: Urethan.

| Versuch | Vagus rechts | | | Vagus links | | | Bemerkungen |
|-------------------|--|--|--|--|--|---|-------------------------|
| | Vorhofs- frequenz | As.-Vs.- Intervall | Q | Vorhofs- frequenz | As.-Vs.- Intervall | Q | |
| 1. 29. April 1912 | $\checkmark \wedge$ | $\wedge \wedge$ + + | 1 1 | $\checkmark \wedge$ | \wedge + + | $\frac{3}{4}; 2$ | Fig. 2 und 3 Fig. 11 |
| 2. Mai 1912 | $\checkmark \wedge \wedge$ | $\equiv \equiv$ + + Dissoziation | 1 1 $\frac{1}{2}; \frac{1}{3}$ | $\checkmark \wedge \wedge$ | \equiv ; + \wedge Dissoziation | $\frac{3}{7}; 1$ $\frac{2}{1/2}; \frac{1}{3}$ | |
| 3. Mai 1912 | $\checkmark \wedge$ | 0 (+ \equiv) + | 1 1 | $\checkmark \wedge$ | $\equiv \equiv$ | $\frac{3}{8}; 1$ 2 | |
| 4. Mai 1912 | $\checkmark \wedge \wedge \equiv \wedge$ | 0; + \equiv + 0 | 1 1 $\frac{3}{3}; 2; 1$ $\frac{4}{3}; \frac{1}{4}$ | $\checkmark \wedge \wedge \equiv \wedge$ | \equiv ; (0) + 0 | $\frac{1}{8}; 2$ 1 10 $\frac{1}{2}; \frac{1}{4}$ | |
| 5. Mai 1912 | $\checkmark \wedge \wedge$ | $\wedge \wedge$ + + 0 | 1 1 1 | $\checkmark \wedge \wedge$ | $\wedge \wedge$ 0 | 1 1 1 | |
| 6. Aug. 1912 | $\checkmark \wedge$; \checkmark | + (\wedge ?) | 1 1 | $\checkmark \wedge \wedge$ | + ? $\wedge \wedge$ | 1 1 $\frac{3}{3}; 2; 1$ 1 | |

Tabelle IV.

Versuche an Ziegen¹⁾. Narkose: Urethan.

| Versuch | Vagus rechts | | | Vagus links | | | Bemerkungen |
|--------------------|----------------------|-----------------------|-------------|----------------------|-----------------------|---------|-------------|
| | Vorhofs- frequenz | As.-Vs.- Intervall | Q | Vorhofs- frequenz | As.-Vs.- Intervall | Q | |
| 1. 11. Mai 1911 | N | 0 | 1 | ∨ | + | 1 | |
| | SW | +? | 2; 1 | > | + (?) | 2! | |
| 2. 24. Mai 1911 | N a) | | 3; 2 | ∨ | | 2 | |
| | b) | + > | 1 | <! | + > | 1 | |
| | SW | + > | 6; 4; 3; 2; | > | + > | 5; 4; 2 | |
| | SK | | | > | + | 1 | |

1) Diese beiden Versuche haben wir gelegentlich unserer früheren Untersuchungen über die Funktion der spezifischen Muskelgewebe des Herzens (Pflüger's Arch. Bd. 145. 1912) im physiologischen Institut Freiburg i. B. angestellt. Herrn Geheimrat von Kries, der uns gestattet, die beiden Experimente an dieser Stelle zu verwerthen, sprechen wir hierfür unseren verbindlichsten Dank aus.

Tabelle V.

Versuch am Kaninchen 3. 3. Mai 1912. Dieses Versuchsprotokoll diene zur Illustration, in welcher Weise die Versuche im einzelnen ausgeführt wurden. Es stellt gleichzeitig ein typisches Beispiel einer ausgeprägten Differenz in der Wirkung beider Vagi dar.

| | Vagus rechts | | | | | | Vagus links | | | | | |
|----|---------------|--|-----------------------|----------------------|-----------------------|--------|---------------|--|-----------------------|----------------------|-----------------------|---------------|
| | N Frequenz | Vagus- reizung m. Rollen- abstand | SW Tempera- tur | Vorhofs- frequenz | As.-Vs.- Intervall | Q | N Frequenz | Vagus- reizung m. Rollen- abstand | SW Tempera- tur | Vorhofs- frequenz | As.-Vs.- Intervall | Q |
| 1. | 180 | 20 | | 40—60 | 0; + | 1 | 180 | 20 | | 120 | + | 1 |
| 2. | 270 | 27,5 27,5 | 59° | 270 480 | + + | 1 1 | 260 | 27,5 27,5 | 59° | 260 510 | + + | 1 1 |
| 3. | 270 | 25 25 | 57° | 150 330 | + + | 1 1 | 270 | 25 25 | 57° | 140 420 | + + | 2 5 |
| 4. | 270 | 20 20 | 56° | 60 420 | 0 + | 1 1 | 240 | 20 20 20 | 12 56° | 120 360 110 | + + + | 2 5-3 3 |
| 5. | 210 | 15 15 | 58° | 40 170 | 0 + | 1 1 | 240 | 15 15 | 58° | 120 480 | + (+) | 3; 2 9-2 |
| 6. | 210 | 10 10 | 60° | 80 250 | 0 + | 1 1 | 240 | 10 10 10 | 60° | 70 420 170 | + + + | 2 8-4 2 |

Ergebnisse.

Die einfache Reizung der N. vagi zeigt eine beträchtliche Mannigfaltigkeit der Effekte auf Frequenz, As.-Vs.-Intervall und Schlagfolge. Diese verschiedenartigen Wirkungen können nun alle, sowohl bei Reizung des rechten wie des linken Vagus, zur Beobachtung kommen, doch lässt sich zweifellos für einzelne Effekte eine deutliche Prävalenz für die eine oder andere Seite feststellen, was bei einzelnen Tieren gelegentlich in fast schematischer Weise hervortreten kann (vgl. Tab. V.).

Die Verlangsamung der Frequenz (und zwar soll hier zunächst die Vorhofsfrequenz berücksichtigt werden) ist bei Reizung des

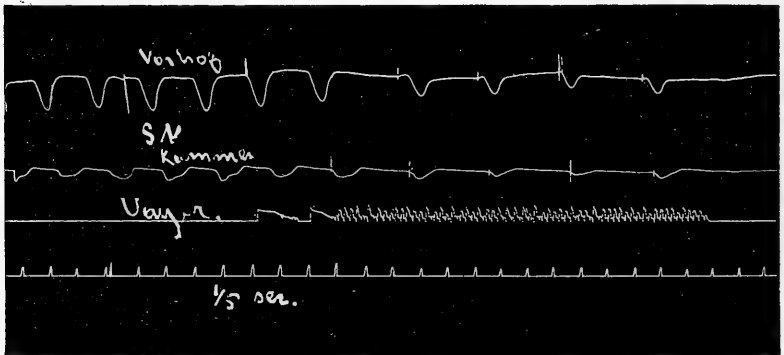


Fig. 1. Katze Nr. 3. SN + Vagus rechts: As.-Vs.-Intervall negativ.

rechten Vagus weitaus häufiger eine intensivere als bei Reizung des linken. In 27 Versuchen mit einfacher Vagusreizung wurde die Vorhofsfrequenz 21 mal stärker durch den rechten Vagus, nur einmal stärker durch den linken und fünfmal von beiden Nerven in annähernd gleicher Weise verändert. Ebenso tritt bei Reizung des rechten Vagus häufiger synchrones Schlagen von Vorhof und Kammer in die Erscheinung, was auf eine Ausschaltung der normalen Reizbildungsstätte zurückzuführen ist. [Das Auftreten von atrioventrikulärem Rhythmus durch Vagusreiz ist bekanntlich für das Säugerherz zuerst von Hering¹⁾ und Lohmann²⁾ nachgewiesen worden.] Auch in den an sich seltenen Fällen, wo das As.-Vs.-Intervall negativ wird (Fig. 1), scheint der rechte Vagus zu prävalieren.

1) H. E. Hering, Prager med. Wochenschr. Bd. 123 S. 109. 1902.

2) Lohmann, Zur Automatie der Brückenfaser und der Ventrikel des Herzens. Engelmann's Arch. 1904 S. 431.

Eine weitere Veränderung des As.-Vs.-Intervalls, die bei Vagusreizung auftreten kann, ist seine Verlängerung. Sie erfolgt in der Regel in der Weise, dass im Beginn der Reizung Vorhof- und

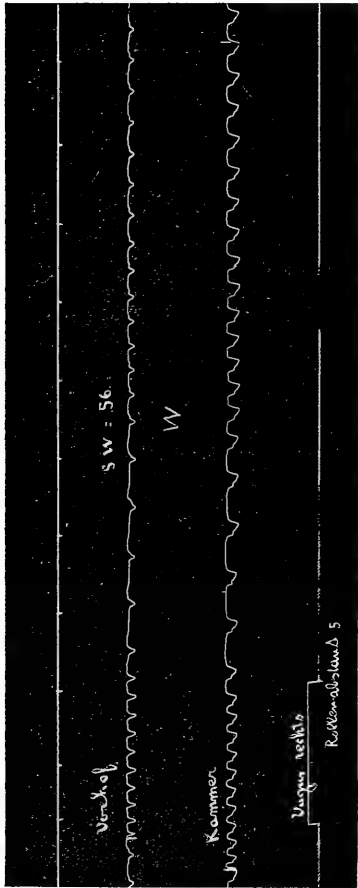


Fig. 2. Kaninchen Nr. 2. SN + Vagus rechts: kein Block; Vagus rechts + SW: Frequenzerhöhung ohne Block! (Auf $\frac{2}{3}$ verkleinert.)

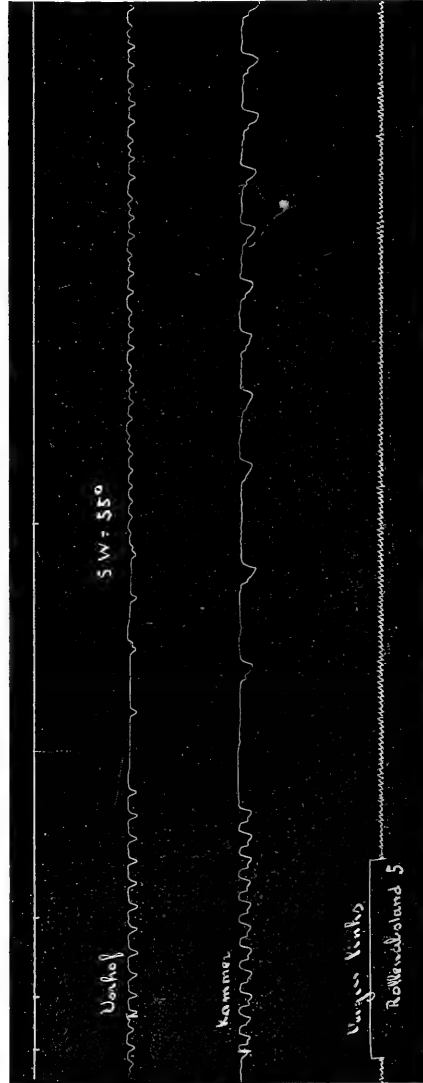


Fig. 3. Kaninchen Nr. 2. SN + Vagus links: Halbrhythmus; Vagus links + SW: sehr starke Frequenzerhöhung mit verstärkter Überleitungsstörung! (Auf $\frac{3}{4}$ verkleinert.)

Kammerkontraktionen sukzessive auseinanderrücken. Dieses Größerwerden des As.-Vs.-Intervalls hat A. Cohn in der erwähnten Arbeit eingehend verfolgt. Er fand es vorwiegend bei Reizung des linken

Vagus. Wir konnten diese Erscheinung relativ häufig auch bei Reizung des rechten Vagus feststellen.

Unter 27 Versuchen mit einfacher Vagusreizung wurde in 17 Versuchen die Erscheinung des Blocks beobachtet. Der linke Vagus war in allen 17, der rechte nur in zehn Versuchen in diesem Sinne wirksam. In den zehn Versuchen, in denen beide Nerven Block erzeugten, war fünfmal der Effekt beider Vagi annähernd

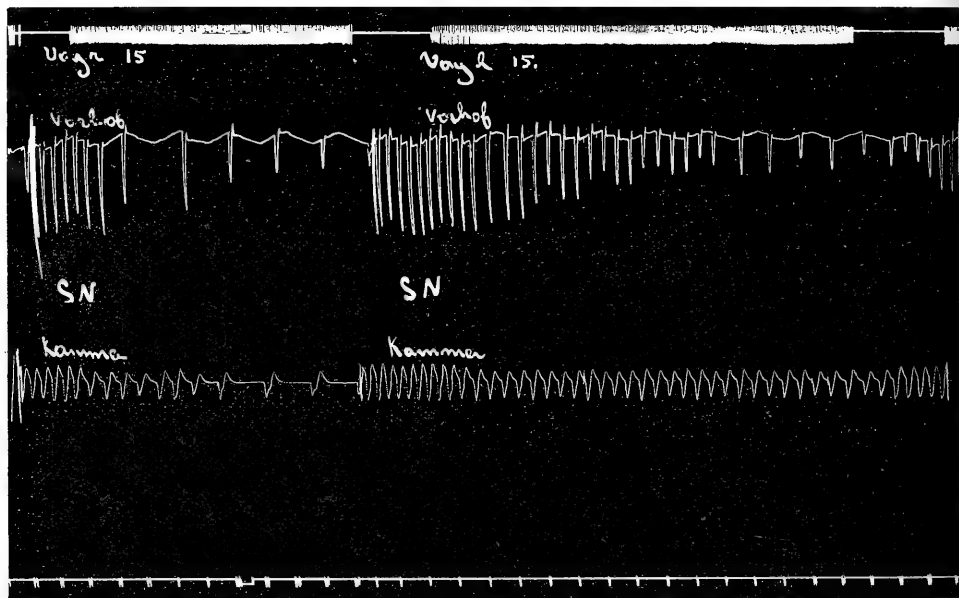


Fig. 4. Katze Nr. 10. Die Vorhöfe schlagen seltener wie die Kammern, aber abhängig von diesen.

derselbe; dreimal zeigte der linke, zweimal der rechte eine intensivere Blockwirkung (vgl. Fig. 2 und 3).

Reizung der Vagi mit gleichzeitiger Erwärmung des Sinusknotens wurde in 22 Versuchen durchgeführt. Dabei trat in 14 Versuchen Block auf. Auch hier war der linke Vagus in allen diesen 19 Versuchen wirksam, der rechte in 14 Fällen. In diesen 19 Versuchen war nun wiederum die Überleitungsstörung siebenmal bei linker, nur zweimal bei rechter Vagusreizung eine intensivere; in fünf Versuchen war ein sicherer Unterschied in dem Effekt beider Nerven nicht nachzuweisen.

Hinsichtlich des Grades der erzeugten Überleitungsstörung lässt sich sagen, dass meistens die verschiedenen Formen des unvoll-

kommenen Blocks (Halb-, Drittel-, Viertel- usw. -Rhythmus) seltener vollkommene Aufhebung der Reizleitung eintrat. Besonderes Interesse beanspruchen diejenigen Fälle, wo die Vorhöfe seltener schlugen als die Kammern. So schlägt in Versuch Katze Nr. 10 (Fig. 4) sowohl bei Reizung des rechten wie des linken Nerven die Kammer bei den ersten sechs Reizungen zwei- bzw. dreimal so oft wie die Vorhöfe bei umgekehrter Schlagfolge. Dann kontrahieren sich beide

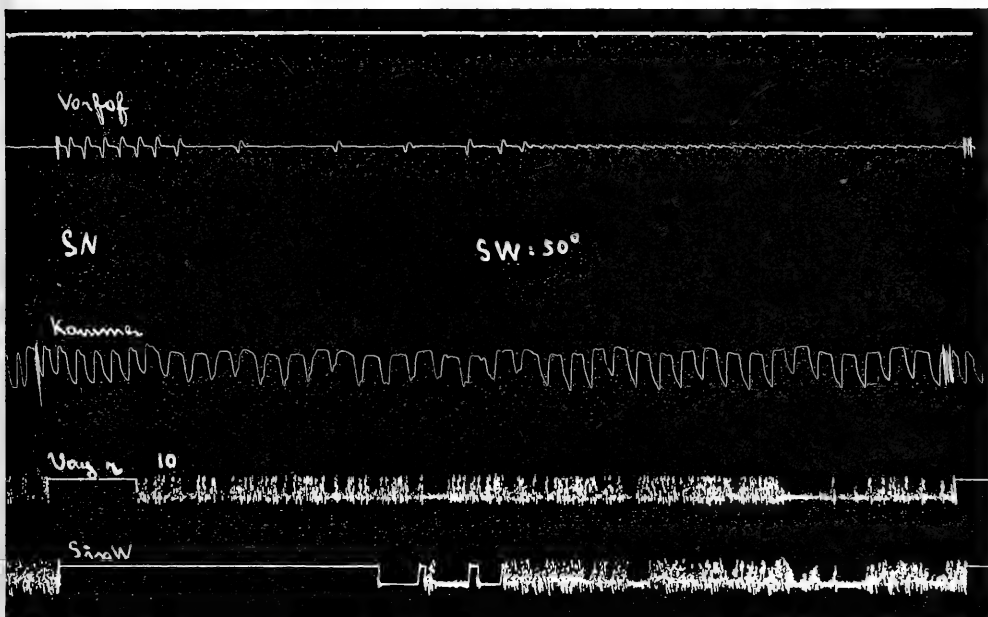


Fig. 5. Katze Nr. 1. SN + Vagus rechts: Dissoziation; der Vorhof schlägt seltener wie die Kammer. Hohe Kammerfrequenz.

Herzabschnitte unter Beibehaltung des negativen As.-Vs.-Intervalls gleich häufig. Anders liegen die Verhältnisse in Versuch Katze Nr. 1 (Fig. 5 und 6). Hier bedingen Reizungen des rechten wie des linken Vagus eine vollkommene Dissoziation. Vorhof und Kammern schlagen völlig unabhängig voneinander. Die Vorhofsfrequenz ist dabei bei rechter Vagusreizung stärker vermindert als bei linksseitiger. Auffallend ist ferner die relativ hohe Schlagzahl der Ventrikel. Bei Abkühlung des Atrioventrikularknotens trat in diesem Versuche ebenfalls vollkommene Dissoziation zwischen Vorhof und Kammer auf. Auch unter diesen Bedingungen blieb die Kammerfrequenz eine merkwürdig hohe (Fig. 6).

Durch lokale Erwärmung des Sinusknotens bei gleichzeitiger Vagusreizung konnte die Frequenz des Vorhofs, je nach der Temperatur, die angewandt wurde, mehr oder weniger gesteigert werden, so dass unter Umständen die die Frequenz herabsetzende Vaguswirkung nicht nur völlig aufgehoben, sondern auch überkompensiert werden konnte. Die Frequenzerhöhung durch Sinuserwärmung war nun meist ausgiebiger bei Reizung des linken Vagus, was mit der obenbeschriebenen Beobachtung, dass dieser Nerv die

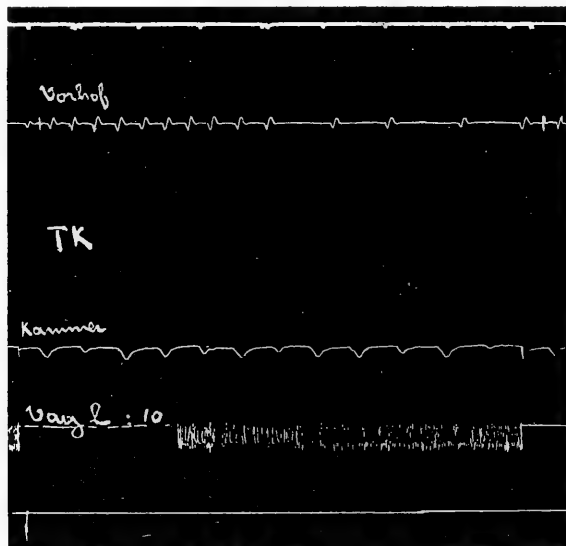


Fig. 6. Katze Nr. 1. TK: Dissoziation; relativ hohe Kammerfrequenz; TK + Vagus links: geringere Frequenzverminderung im Vorhof wie rechts.

Vorhofsfrequenz weniger herabsetzt, in bestem Einklang steht (Fig. 2 und 3). In den 22 Versuchen dieser Art rief die Erwärmung des Sinusknotens zwölfmal bei Reizung des linken Vagus eine deutlich stärkere Frequenzerhöhung hervor als bei Reizung des rechten; in den übrigen zehn Fällen hatte sie bei beiden Nerven den gleichen Effekt. Bedingte die Nervenreizung schon normalerweise eine Überleitungsstörung, so wurde dieselbe bei Erwärmung des Sinusknotens aus naheliegenden Gründen verstärkt, was in den Fällen von Wert sein konnte, wo die einfache Reizung nur andeutungsweise eine Blockwirkung erkennen liess.

Überleitungsstörungen jeden Grades konnten nun völlig behoben werden durch Erwärmung des Atrioventrikularknotens. In der Regel

übernahm dabei der Tawarase Knoten die Führung des Herzens, da der Sinusknoten ja unter Vaguseinfluss verblieb. So ist es verständlich, dass das As.-Vs.-Intervall gewöhnlich nicht den normalen Wert zeigte, sondern gleich Null oder negativ wurde, je nachdem ob die Thermode mehr in der Mitte oder auf die unteren Teile des Knotens einwirkte (Fig. 7 u. 8).

Nach Ausschaltung des Sinusknotens durch Kälte übernahm der Atrioventrikularknoten die Führung des Herzens, was aus den Veränderungen des As.-Vs.-Intervalles hervorgeht.

Vagusreizung hatte nun fast stets eine Frequenzverminderung zur Folge, was mit den Beobachtungen von Rothberger und Winterberg,

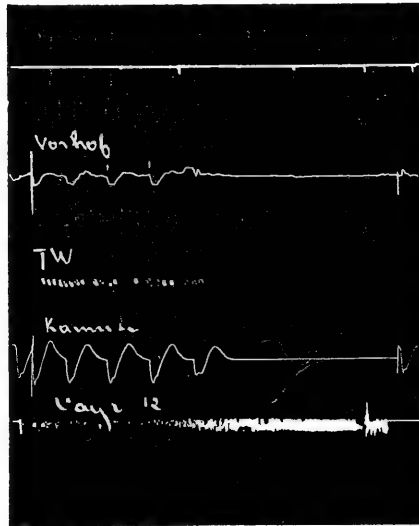


Fig. 7. Hund Nr. 2. Vaguswirkung durch T W kompensiert; As.-Vs.-Intervall 0.

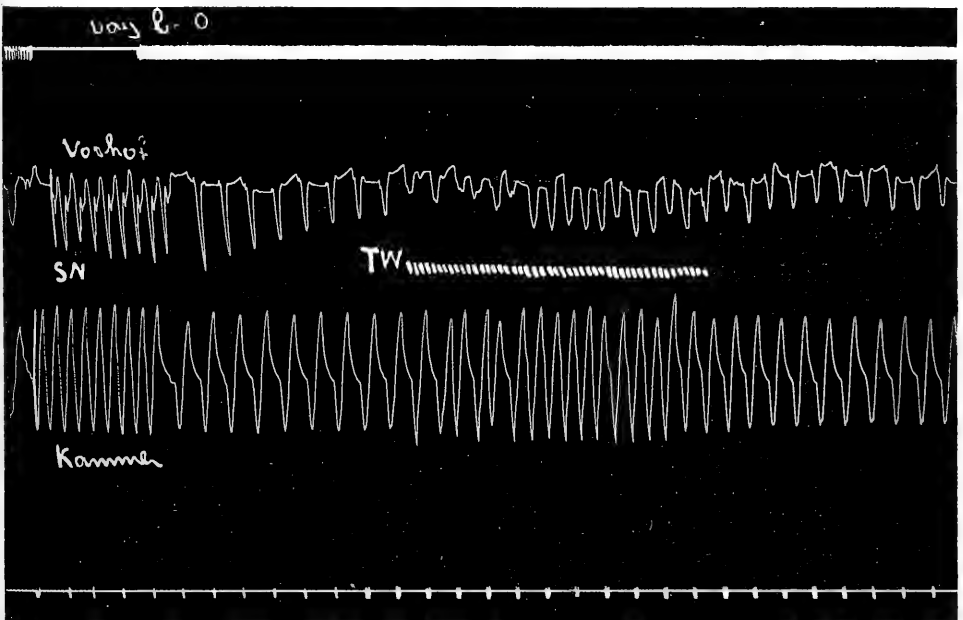


Fig. 8. Hund Nr. 9. Vaguswirkung durch T W kompensiert.

wonach der Vagus die atrioventrikuläre Automatie hemmend beeinflusst, in Übereinstimmung steht. Das As.-Vs.-Intervall konnte dabei unverändert bleiben (Fig. 9) (meist Null), oder es wurde positiv oder nahm negative Werte an (Fig. 10). In einzelnen Fällen, auch nach definitiver Zerstörung des Sinusknotens, trat bei Vagusreizung eine Überleitungsstörung auf. Bemerkenswert erscheint es, dass gerade dann, wenn Block resultierte, die Vorhofsfrequenz nicht oder nur kaum beeinflusst wurde.

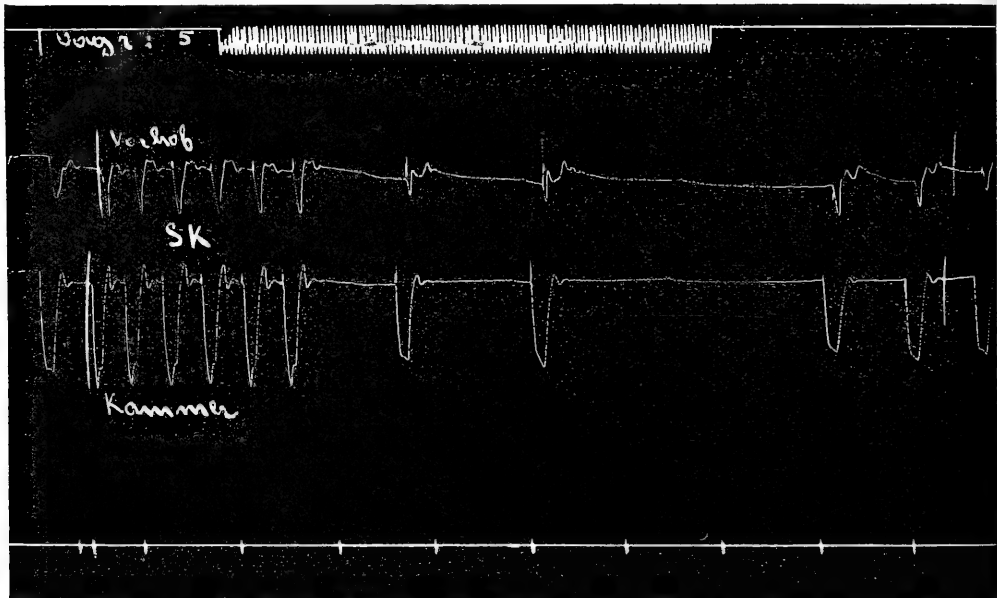


Fig. 9. Katze Nr 6. S K + Vagus rechts: Frequenzabnahme mit Nullintervall.

In den allerdings nur wenigen Fällen, wo wir den Einfluss der Vagusreizung auf die Leitung der Reize in umgekehrter Richtung untersuchten, haben wir stets für beide Nerven eine hemmende Wirkung konstatieren können (Fig. 11). Eine Beeinflussung der künstlichen Reizstelle im Sinne einer Verminderung ihrer Anspruchsfähigkeit haben wir indessen nie gesehen.

Aus allen diesen Befunden geht hervor, dass der chronotrope Einfluss der Vagi auf ihrer direkten Einwirkung auf die spezifischen Muskelsysteme beruht.

Schon die Effekte der einfachen Vagusreizung finden die ungezwungenste Erklärung in der Annahme, dass die Vagi am Sinus-

knoten und Atrioventrikularknoten angreifen, was ja von Rothberger und Winterberg, A. Cohn u. a. bereits entwickelt wurde. Diese Vorstellung wird unseres Erachtens dadurch einwandfrei bewiesen, dass einmal die Wirkung der Vagi auf die Vorhöfe

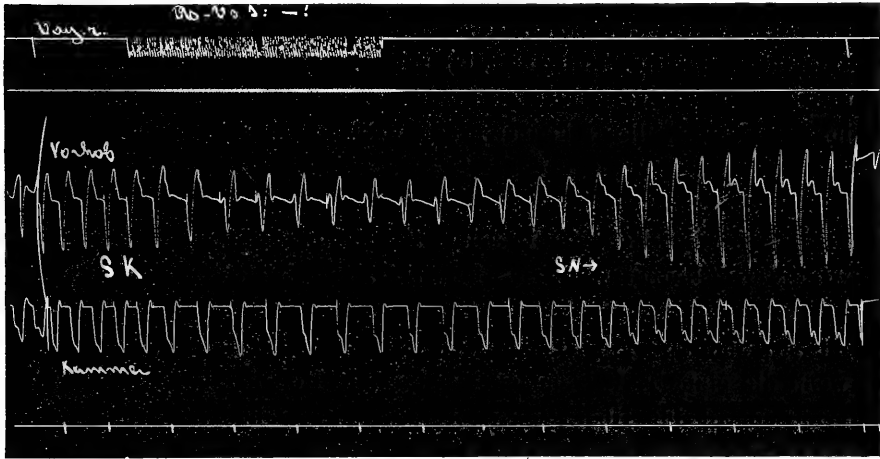


Fig. 10. Katze Nr. 7. SK + Vagus rechts: Frequenzabnahme mit negativem As.-Vs.-Intervall. (Auf $\frac{2}{3}$ verkleinert.)

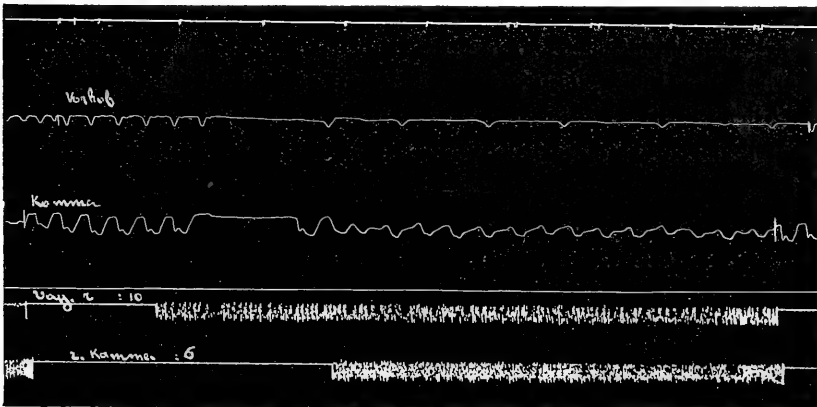


Fig. 11. Kaninchen Nr. 2. Vagus rechts + Dauerreiz an der rechten Kammer: negativer Block. (Auf $\frac{2}{3}$ verkleinert.)

von einem einzigen umschriebenen Gebiete aus vollkommen aufgehoben werden kann, nämlich durch Erwärmung des Sinusknotens, und zweitens dadurch, dass die durch Vagusreiz bedingten Änderungen in der Koordination der Herzabschnitte sich ebenfalls

von einem bestimmten Bezirke aus beseitigen lassen, nämlich durch Erwärmung des Atrioventrikularknotens.

Die Ergebnisse der Vagusreizung bei vorübergehender oder definitiver Ausschaltung des Sinusknotens gestatten nun mit grösserer Sicherheit Rückschlüsse auf die Angriffspunkte der Vagi innerhalb des Atrioventrikularknotens. Die wechselnden Werte des As.-Vs.-Intervalles (positiv, Null, negativ) zeigen, dass der Reiz innerhalb des Knotens an verschiedenen Stellen entstehen kann, und lassen im einzelnen Falle erkennen, auf welchen Abschnitt des atrioventrikulären Systems der gereizte Vagus den geringsten Einfluss hat. Denn es muss notwendigerweise derjenige Teil die Führung des Herzens behalten, der in seiner Reizbildungsfähigkeit relativ am wenigsten gehemmt wird. Es fand sich, dass beide Vagi die Reizbildung und Atrioventrikularknoten fast stets zu vermindern vermögen, und zwar, was besondere Beachtung verdient, auch dann, wenn die einfache Reizung oder selbst ihre Kombination mit Sinuserwärmung keine Überleitungsstörung zur Folge hatte. Ob dies zu dem Schlusse berechtigt, dass die Hemmung der Reizbildung und der Reizleitung durch differente Vagusfasern bewirkt wird, müssen weitere Versuche entscheiden.

Diejenigen Versuche, in denen Vagusreizung nach Ausschaltung des Sinusknotens noch Überleitungsstörungen zwischen Kammer und Vorhof zur Folge hatte, demonstrieren besonders anschaulich die funktionelle Sonderstellung der einzelnen Abschnitte des atrioventrikulären Systems. Der Vagusreiz bewirkt hier denselben Effekt, wie er bei bestehendem Coronarsinusrhythmus durch lokalisierte Abkühlung des mittleren oder unteren Abschnittes des Atrioventrikularknotens zu erzielen ist. Von Interesse dürften vor allem die Fälle sein, in denen Überleitungsstörung ohne Verminderung der Vorhofs-frequenz resultiert (Fig. 12). Diese Erscheinung hat H. E. Hering¹⁾ bereits im Jahre 1910 an Katzenherzen beschrieben, und zwar war in diesem Versuch ebenfalls die Gegend des Sinusknotens verschorft, so dass wohl auch hier der oberste Abschnitt des Atrioventrikularknotens die Vorhofs-frequenz angab.

Wo die Reize bei negativem As.-Vs.-Intervall entstehen, ob im unteren Teil des Atrioventrikularknotens (Stamm) oder noch tiefer, das lässt sich unseres Erachtens bei lediglich mechanischer Registrierung

1) H. E. Hering, Über sukzessive Heterotopie. Pflüger's Arch. Bd. 136. 1910.

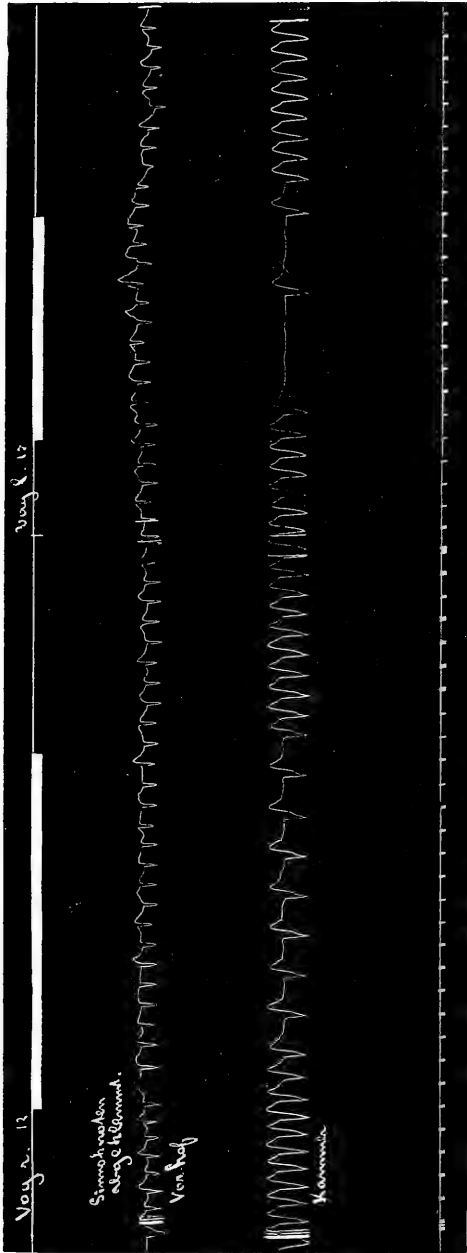


Fig. 12. Katze Nr. 9. Coronarsinusrhythmus + Vagusreiz: Block ohne Änderung der Vorhofsfrequenz. (Auf $\frac{3}{4}$ verkleinert.)

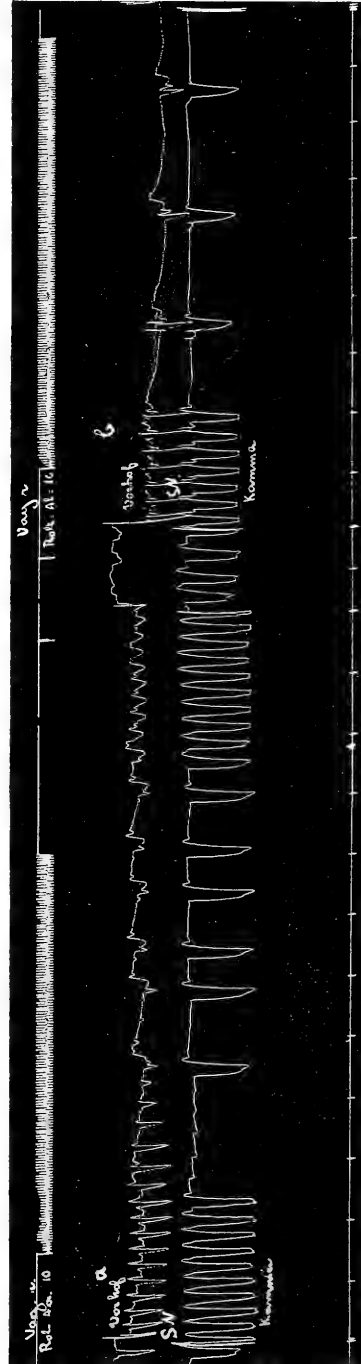


Fig. 13. Katze Nr. 3. SN + Vagus rechts: a) Block; allmähliche Abnahme der Blockwirkung! b) kein Block; dabei starke Frequenzverminderung.

der Herztätigkeit nicht ohne weiteres entscheiden. Ken Kuré¹⁾, der dieses Negativwerden des As.-Vs.-Intervalles infolge Vagusreizung während des Bestandes der atrioventrikulären Automatie vor kurzem ebenfalls beschrieben hat, nimmt an, dass dabei der Ausgangspunkt der atrioventrikulären Reizbildung eine Änderung erfährt „in dem Sinne, dass diese mehr nach der Kammer zu liegen kommt“. In Fällen von totalem Block haben Einthoven und A. Cohn atypische Kammerelektrokardiogramme erhalten, die bald auf eine Reizentstehung im rechten, bald im linken Schenkel des Reizleitungssystems hinwiesen.

Auch über den Grad der Vagushemmung auf diese tertiären Zentren lässt sich vorerst noch wenig aussagen. Ein Einfluss dürfte im Experiment wohl da anzunehmen sein, wo die Kammer unabhängig vom Vorhof abnorm verlangsamt schlägt, während in den Fällen von relativ hoher Kammerfrequenz bei vollkommener Dissoziation eine Hemmung fraglich erscheint. Auch hier dürfte in individuellen Differenzen die Erklärung dieser wechselnden Befunde zu suchen sein.

In den Übereinstimmungen mit den Befunden von Rothberger und Winterberg sowie A. Cohn ergibt sich aus unseren Versuchen, dass beide Vagi die spezifischen Knotengewebe in der Regel in ungleichen Graden beeinflussen, und zwar in der Weise, dass der rechte Vagus stärker als der linke auf die Reizbildung im Sinusknoten und umgekehrt der linke intensiver auf den Atrioventrikulärknoten einwirkt, vor allem was die Hemmung der Überleitung anlangt. Diese Scheidung der Angriffspunkte beider Nerven findet sich nun keineswegs immer in scharf ausgeprägter Weise; es kommen vielmehr, wie aus den Tabellen hervorgeht und was hier ausdrücklich hervorgehoben sei, recht erhebliche individuelle Unterschiede hervor.

Ferner ist bei der Beurteilung des Angriffspunktes beider Nerven die Tatsache zu berücksichtigen, dass die Reizung desselben Vagus unter denselben äusseren Bedingungen gelegentlich verschiedene

1) Ken Kuré, Über die Pathogenese der heterotopen Reizbildung unter dem Einflusse der extrakardialen Herznerven. Zeitschr. f. experim. Pathol. und Therap. Bd. 12 H. 3 S. 389. 1912. — Ken Kuré hat in seinen Versuchen, wie er selbst hervorhebt, fast immer nur die Reizung des rechten Vagus vorgenommen.

Effekte haben kann. Als typisches Beispiel diene der Versuch an Ziege Nr. 2. Hier ergibt die erste Reizung (beider Nerven) geringe Vorhofsverzögerung mit dauerndem Halbrhythmus, die zweite dagegen starke Vorhofsverzögerung ohne Block oder höchstens mit Ausfall eines Kammerschlages (vgl. auch Katze Nr. 3, Fig. 13 a u. b). Es handelt sich hier somit um ein funktionelles Überwiegen der einen oder anderen Fasergruppe, dessen Ursache sich vorerst wohl noch nicht mit Bestimmtheit angeben lässt. Möglicherweise stehen diese Befunde in Beziehung zu der als „Ermüdung des Vagus“ bekannten Erscheinung, die darin besteht, dass trotz andauernder Vagusreizung die frequenzhemmende Wirkung abnimmt. Hierher gehört wohl auch die Beobachtung, dass die Blockwirkung der Vagi meistens in dem ersten Stadium einer Reizung am intensivsten ist (vgl. Fig. 13 a). Dasselbe gilt auch für die Verlängerung des As.-Vs.-Intervalles durch Vagusreiz.

Endlich ist noch eine Beobachtung näher zu erörtern, auf die sich ein grosser Teil der vorliegenden Ergebnisse gründet, nämlich die Tatsache, dass die Wirkung des Vagus auf die reizbildenden Stellen durch Erwärmung dieser Gebiete aufgehoben werden kann. In ähnlicher Weise fand Clark¹⁾ am Froschherzen, dass durch lokale Erwärmung der Sinusgegend und ihrer unmittelbaren Umgebung die hemmende Vaguswirkung sich ganz oder teilweise beseitigen liess. Alle übrigen Stellen waren ohne Effekt. Stewart²⁾, der selbst eine Förderung der Vaguswirkung durch Erhöhung der Herztemperatur annimmt, fasst die Clark'schen Befunde als eine „Störung der Ganglienzellen oder deren Synapsen auf, die in die Bahn der Hemmungsnerven eingeschaltet sind (vorübergehende Lähmung durch Hitze)“. Diese Deutung erscheint uns indes nicht sehr wahrscheinlich, einmal weil es sich in unseren Versuchen nicht um einen Block innerhalb der Vagusbahn, sondern um eine Beeinflussung der Endapparate dieses Nerven handelt, und fernerhin weil die von uns angewandten Wärmegrade stets nur ausgesprochen fördernde Wirkungen erkennen liessen.

Nach unseren Versuchen erscheint die Wirkung der Vagi auf eine reizbildende Stelle vollkommen analog der Wirkung der Ab-

1) G. H. Clark, The influence of increase of temperature upon the inhibitory mechanisme of the heart of the frog. Journ. of physiol. vol. 44 p. 169. 1912.

2) G. N. Stewart, Einfluss der Herztemperatur auf die Tätigkeit der Hemmungsnerven des Herzens. Zeitschr. f. Biol. Bd. 59 S. 531. 1913.

kühlung dieser Stelle. Das Wesen der Kältewirkung besteht nun zweifellos in einer Verzögerung der Reaktionsgeschwindigkeit der normalen Prozesse, und es liegt nahe, dieses Prinzip auch für die hemmende Wirkung der Vagi anzunehmen. Ob diese Verzögerung speziell die Restitutionsprozesse nach der Systole betrifft, wie F. B. Hofmann¹⁾ meint, dafür geben unsere Befunde keinen entscheidenden Anhalt. Dagegen scheinen sie uns gegen die Vorstellung Gaskell's²⁾ zu sprechen, der das Wesen der Vaguswirkung in einer Begünstigung der „anabolen Prozesse“ (Assimilierung) erblickt.

Herrn Professor Morawitz sprechen wir für das rege Interesse an unseren Untersuchungen und die vielfache Unterstützung, die er uns zuteil werden liess, unseren aufrichtigsten Dank aus.

1) F. B. Hofmann in Nagel's Handb. d. Physiol. Bd. 1 S. 274. 1909.

2) Gaskell, Journ. of Physiol. vol. 4 p. 105. 1883, and vol. 7 p. 410. 1887.

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Utrecht.)

Über den Hauptton des gesungenen oder laut gesprochenen Vokalklanges.

Die Kundt'sche Röhre in der Phonetik.

Von

Dr. C. E. Benjamins,

Ohren-, Hals- und Nasenarzt. Assistent für experimentelle Phonetik.

(Mit 16 Textfiguren.)

Als Hauptton eines (im Sinne des Ohm-Helmholtz'schen Gesetzes) zusammengesetzten Klanges kann man denjenigen partiellen Ton betrachten, der die grösste Energie besitzt.

Für die Vokalfrage wichtig ist die Ermittlung des Haupttons eines Vokals.

Alle die in dieser Richtung bis jetzt angewandten objektiven Methoden haben den Nachteil, dass entweder die komplizierte Fourier'sche oder eine andere mehr oder weniger willkürliche Methode der Analyse angewandt werden musste. Dazu kommt noch, dass, mit Ausnahme von Versuchen von Raps und Peters, wovon später die Rede sein wird, immer schwingende Membranen zur Registrierung der Stimmvibrationen benutzt worden sind. In diesem Aufsätze möchte ich die Ergebnisse einer einfachen Methode mitteilen, mit der man ohne Vermittlung von Membranen den energetisch stärksten Ton registrieren kann, wobei es sich herausgestellt hat, dass die Kundt'schen Staubfiguren herangezogen werden können. Bevor ich jedoch zur Beschreibung meiner Versuche übergehe, scheint es mir zweckmässig, zum richtigen Verständnis namentlich mit Rücksicht auf Fehlerquellen einige physikalische Betrachtungen vorzuschicken.

I. Physikalisches.

Die 1866 von Kundt¹⁾ publizierte Methode der Staubfiguren wurde von ihm angewandt zur Bestimmung der Schallgeschwindigkeit

1) Kundt, Über eine neue Art akustischer Staubfiguren und über die Anwendung derselben zur Bestimmung der Schallgeschwindigkeit in festen Körpern und Gasen. Poggendorf's Annalen Bd. 127. 1866.

in festen Körpern und Gasen. Das Prinzip ist bekanntlich folgendes: In einer gut getrockneten Glasröhre von bestimmter Länge und Durchmesser, worin man ein sehr leichtes und trockenes Pulver, z. B. Lycopodium, gebracht und durch Schütteln über die ganze innere Fläche verteilt hat, lässt man einen Ton klingen. Das Pulver fällt dabei auf den Boden und bildet schöne Figuren, wobei in den Schwingungsbäuchen das heftig bewegte Pulver sich in langen Rippungen quer auf die Längsachse der Röhre legt, während in den Knotenpunkten das Pulver in ziemlicher Ruhe geblieben ist. In späterer Zeit hat man das Verfahren ein wenig geändert, indem das Pulver nicht über die ganze Oberfläche, sondern in einem dünnen Streifen regelmässig über die ganze Längsachse der Röhre verteilt wird. Die Röhre wird dann um ihre Längsachse ein wenig gedreht, damit der Pulverstreifen etwas neben der Mittellinie zu liegen kommt. Geht der Ton durch, so fällt das Pulver in den Schwingungsbäuchen herab und bleibt in den Knotenpunkten liegen. Man bekommt so eine schöne gefranste Figur (siehe Fig. 9 S. 536).

Nun kann man bequem den Abstand zwischen zwei Knotenpunkten oder zwei Schwingungsbäuchen, also die halbe Wellenlänge des Tones bestimmen. Ist n die Schwingungszahl, λ die Wellenlänge des Tones und v die Schallgeschwindigkeit, so folgt aus der bekannten Formel $v = n\lambda$, dass man mit der Bestimmung von λ aus den Staubfiguren entweder v aus der bekannten Schwingungszahl des Tones oder n aus der bekannten Schallgeschwindigkeit berechnen kann. Für unseren Zweck brauchen wir die Formel nur zur Bestimmung der Schwingungszahl des registrierten Tones, da die Schallgeschwindigkeit in der Luft und in Röhren bekannt ist und die Wellenlänge in unserer Röhre direkt zu messen ist.

Kundt¹⁾ machte schon in seinen ersten Publikationen auf die verschiedenen Einflüsse aufmerksam, die zu Fehlern Veranlassung geben können; auch andere Autoren haben die Faktoren zum Zustandekommen der Figuren näher studiert; es folge hier eine Zusammenfassung der bekannten Tatsachen.

1. Einfluss der Röhrenweite.

Diese kann sich auf zwei Weisen zeigen.

a) In dem direkten Einfluss auf das Zustandekommen der Figuren. Es ist leicht verständlich, dass in weiten

1) A. Kundt, Untersuchungen über die Schallgeschwindigkeit der Luft in Röhren. Poggendorf's Annalen Bd. 135. 1868.

Röhren wegen der grösseren Energieforderung die Figuren schwerer zustande kommen wie in engeren. Dagegen wird die Wahrnehmung in engeren Röhren für kompliziertere Töne, wie in unserem Falle, öfters durch ein Zuviel an Rippungen gestört.

Die ganze Luftmenge gerät dabei in Schwingung, und an Stellen, wo sonst beinahe Ruhe herrscht, wie in den Knotenpunkten, treten jetzt Schwingungsfiguren auf. Die engeren Röhren sind also nur für relativ leise Töne geeignet. Einen Einfluss auf die Form der Figuren werden wir später kennen lernen.

Die Länge der Figuren steht zu der Weite der Röhren in Beziehung, weil:

b) die Schallgeschwindigkeit damit zusammenhängt. Bei den Untersuchungen von Regnault und le Roux¹⁾ wurde die Schallgeschwindigkeit in Röhren von 7 bis 110 cm Weite auf annähernd 330 m pro Sekunde gefunden. Schon Regnault und später Kundt haben festgestellt, dass die Schallgeschwindigkeit in Röhren abnimmt, wenn die Weite der Röhre abnimmt.

Für jede beliebige Röhre wäre die Schallgeschwindigkeit c zu bestimmen nach der Helmholtz-Kirchhoff'schen Formel¹⁾:

$$c = C \left(1 - \frac{\gamma}{2 r \sqrt{\pi n}} \right) \text{ wobei } C = \text{Schallgeschwindigkeit im freien}$$

Raum, r = Radius der Röhre, n = die Schwingungszahl des benutzten Tones und γ = eine Konstante, bestimmt durch die Reibung und Wärmeleitung der die Röhre füllenden Luft, die elastische Nachgiebigkeit und die äussere Reibung der Röhrenwand, die für normale Luft und für Glasröhren auf 0,00742 bestimmt wurde.

Aus der Formel geht hervor, dass sowohl beim Steigen der Röhrenweite als bei Zunahme der Schwingungszahl des benutzten Tones, c grösser wird, und zwar ist die Vergrösserung der Schallgeschwindigkeit direkt proportional zum Röhrendurchmesser und zur Wurzel aus der Schwingungszahl. Von den experimentell gewonnenen Zahlen werde ich nur die von Kundt²⁾ erwähnen, weil andere Autoren nur mit engeren Röhren und höheren Tönen gearbeitet haben.

1) Nach Auerbach's Akustik im Handbuch der Physik von Winkelmann. 1909.

2) Kundt, l. c. 1868.

| Durchmesser der Röhren in Millimetern | Halbe Wellenlänge des benutzten Tones | | | |
|---|---------------------------------------|-------|-------|---|
| | 90 mm | 45 mm | 30 mm | |
| 55 | 332,8 | 332,8 | 332,8 | } Schall- geschwindigkeit in der Röhre bei 0° C. |
| 26 | 332,7 | 332,6 | 333,4 | |
| 13 | 329,4 | 329,8 | 330,8 | |
| 6,5 | 323 | 327,1 | 328,1 | |
| 5,5 | 305 | 318,8 | | |

Man sieht, dass bei tieferen Tönen der Einfluss der Röhrenweite auf die Schallgeschwindigkeit grösser ist als bei höheren Tönen. Kundt bemerkt dazu: „Zuerst ist zu beachten, dass eine Verringerung der Schallgeschwindigkeit schon merklich wird, wenn der Durchmesser des Rohres nahe gleich der Viertelwelle des benutzten Tones ist.“ (Z. B. Durchmesser 13 mm, bei einer halben Wellenlänge von 30 mm, gibt schon eine Verringerung bis 330,8 m.) „Ist aus diesen Versuchen mit kurzen Wellenlängen zu schliessen auf Töne mit grösseren, so mussten für tiefere Töne die Röhren ausserordentlich weit sein, wenn die Schallgeschwindigkeit nicht geändert werden soll.“

Diese Extrapolierung seiner Befunde hat Veranlassung gegeben zu der Annahme, dass für tiefere Töne die Methode der Kundt'schen Staubfiguren ungeeignet sei, weshalb sie zum Studium der menschlichen Stimme nicht herangezogen worden ist.

Auf dem italienischen Kongresse für Laryngologie, Otol. und Rhinol. September 1912¹⁾ wurde von Stefanini über die „Tubi de Kundt“ erklärt, dass sie nur geeignet wären für hohe und sehr musikalische Laute. Wir werden später sehen, dass dies nicht zutrifft. In der Literatur findet man hier und da doch auch schon, dass die Methode für tiefere Töne Anwendung gefunden hat, z. B. ein Versuch von Klimpert²⁾, wo er bei der von Melde³⁾ zur Erzeugung von transversalen Schwingungen angegebenen Versuchsanordnung Töne bis zu 328 Schwingungen in einer Röhre von 1,8 m Länge und 17 mm Durchmesser leitete. Dann erwähnt Klimpert in seinem Buche auch die Versuche von Oosting, wobei Töne von

1) Atti del XV Congresso della Soc. Ital. di Laryngologia otol. e Rhinol. Venezia 17—21. Sept. 1912.

2) R. Klimpert, Lehrbuch der Akustik.

3) Melde, Über Klangfiguren, durch Luftvibrationen gebildet. Poggen-dorf's Annalen 1870.

256 Schwingungen in einer Röhre von 1 m Länge und 35 mm Durchmesser registriert wurden.

Man wird später sehen, dass in meinen Versuchen Töne bis zu 130 v. d. registriert wurden, ohne störende Beeinträchtigung der Schallgeschwindigkeit, allerdings war dazu eine grosse Intensität erforderlich.

2. Einfluss der Röhrenlänge.

Experimentell und theoretisch ist nachgewiesen worden, dass die Länge der Röhre keinen Einfluss haben kann auf die Länge der registrierten Wellen, dass also keine Resonanz der Röhre im Spiele ist. Doch hat, wie schon Kundt zeigte, die Röhrenlänge einen gewissen Einfluss auf das Zustandekommen der Figuren. Was geschieht nämlich in der Röhre?

Die Schallwellen werden am geschlossenen Ende reflektiert, und durch Interferenz der hin und zurück laufenden Wellen wird die fortlaufende Wellenbewegung in eine stehende verwandelt. Es entstehen Bäuche und Knoten. Am geschlossenen Ende einer Röhre muss annähernd Ruhe sein und demzufolge immer ein Knotenpunkt gefunden werden. Soll nun die Interferenz der ankommenden und der reflektierten Wellen eine vollkommene sein, so müssen auch erstere ihren Knotenpunkt am Ende der Röhre finden, was geschieht, wenn die Länge der Röhre ein Vielfaches der Viertelswellenlänge des erregenden Tones ist. Es tritt dann, wie Tyndall¹⁾ es ausdrückt, „complete addition of impulses“ auf, und der Staub wird kräftigst fortbewegt, um sich manchmal ganz plötzlich nach den bekannten Figuren zu ordnen.

Natürlich treten bei nicht so günstigem Verhältnis zwischen Tonhöhe und Tubuslänge die Figuren doch auf, aber schwerer und öfters unregelmässig, wovon später noch die Rede sein wird.

Durch diesen Einfluss der Länge der Röhren werden wir bei unseren Versuchen einigermaassen beschränkt. Vor allem auch durch die Tatsache, dass wir es mit sehr grossen Wellenlängen zu tun haben, wodurch möglichst lange Röhren gefordert sind und die von Kundt angegebene Methode zum Variieren der Länge mittelst eines Stempels für unseren Zweck von wenig Nutzen ist, da Verkürzung der Röhre schädlich auf das Messungsergebnis wirkt.

Doch können wir uns bisweilen helfen, wenn eine Röhre für einen bestimmten Ton nicht ganz geeignet ist. Durch das Offen-

1) John Tyndall, Sound. 1867.

lassen des Röhrenendes wird nämlich die theoretische Länge der Röhre vergrößert. Helmholtz¹⁾ hat für offene Röhren nachgewiesen, dass „die offenen Enden einer schwingenden Luftsäule nicht die Grenzen sind, von denen aus die Lage der Knoten und Bäuche eigentlich berechnet werden muss, sondern diese Grenzen um ein Stück über die Enden hinaus liegen“.

Öffnet man also das vorher verschlossene Ende der Versuchsröhre, so wird die theoretische Länge vergrößert.

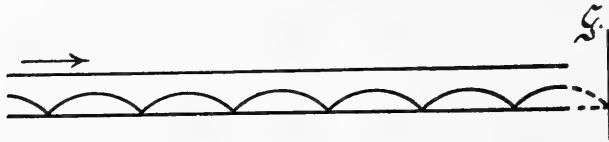


Fig. 1. Staubfiguren in einer offenen Röhre. G = Grenze der Wellenbewegung nach Helmholtz.

Dazu kommt dann, wie aus vorstehender Figur 1 ersichtlich, am Ende ein Bauchteil statt des Knotens zu liegen.

Allerdings ist für offene Röhren ein stärkerer Ton erforderlich, weil der Rückprall der Wellen nicht so vollkommen ist wie beim geschlossenen Ende.

3. Beschaffenheit der Röhrenwand.

Da es sich für uns nur um Glasröhren handelt und schon von Kundt nachgewiesen wurde, dass die Dicke der Wandung keinen Einfluss hat, so ist nur die Beschaffenheit der Innenwand zu berücksichtigen.

Bei Röhren von 25 mm an aufwärts hat Kundt keinen Einfluss nachweisen können; bei engeren dagegen hat ein Rautmachen der Wand eine deutliche Verzögerung der Schallgeschwindigkeit, bis zu 20—25 m, zur Folge. Kundt erklärt diesen Einfluss aus einer grösseren Reibung und einem Wärmeaustausch, wodurch die Konstante γ der Kirchhoff-Helmholtz'schen Formel grösser wird.

Ein anderer Einfluss bei den weiten Röhren, so wie ich sie für meine Versuche brauchte, besteht in dem schwereren Zustandekommen der Figuren, wenn die Innenwand zum grössten Teil von Pulver bedeckt ist. Ich kam dazu, denselben Staub nur zwei-, höchstens dreimal zu benutzen, dann die Röhre erst mit einem Wattepfropfen gut auszuwischen und mit einem neuen Lycopodiumstreifen zu versehen.

1) Nach Melde, Akustik. 1883.

4. Einfluss der Menge und Beschaffenheit des Pulvers.

Die Pulvermenge hat nur in engen Röhren einen verzögernden Einfluss (bis 9 m in einer 6,5 mm weiten Röhre (Kundt)). Doch ist es anzuraten, immer so wenig wie möglich Pulver zu benutzen, da erstens die Figuren dann leichter und schöner entstehen und zweitens die Röhre länger rein bleibt.

Kundt und andere Autoren haben verschiedene Pulverarten durchgeprüft. Lycopodium, Korkfeilicht und feine Kieselsäure haben sich als leichte Pulver am meisten bewährt. Auch Dämpfe, wie z. B. Salmiakdampf, sind angewandt worden; diese formen aber keine Figuren, sondern verschwinden aus den Bäuchen, um sich an den Knotenpunkten abzusetzen.

Einen nennenswerten Einfluss auf die Resultate hat die Art des Pulvers nicht gehabt.

5. Die Intensität des benutzten Tones

hat nach Kundt keinen Einfluss auf die Schallgeschwindigkeit in den Röhren, eine Erscheinung, die von vielen Seiten bestätigt worden ist. Für uns hat die Intensität insofern Bedeutung, als weite Röhren erst auf starke Töne reagieren und damit bei der Beurteilung der Resultate der Vokalanalyse Rechnung getragen werden muss. Weiter sieht man öfters folgendes: Bei ziemlich schwachem Ton treten in dem Bauche nur kurze Figuren auf, während der Rest der Staublinie in Ruhe bleibt. Schwillt der Ton an, so kommen immer mehr Rippungen zum Vorschein. Der Bauchteil scheint sich nach den Knotenpunkten zu vergrössern, bis bei sehr starken Tönen die Luft in den Knotenpunkten in genügend starke Bewegung gerät, um auch dort Rippungen zu geben, wodurch das Messen der Wellenlängen sehr erschwert wird. Es empfiehlt sich also, nur mittelstarke Töne zu benutzen.

6. Die Tonhöhe.

Wie schon früher bemerkt und aus der Kundt'schen Tabelle auf S. 518 ersichtlich ist, steht der Einfluss der Tonhöhe, obwohl Resonanz dabei ausgeschlossen ist, doch mit dem der Röhrenweite in verwickelter Weise in Zusammenhang.

Früher haben wir gesehen, dass die Kirchhoff'sche Formel zeigt, dass die Schallgeschwindigkeit direkt proportional ist zur Wurzel der Schwingungszahl. Wird der Ton tiefer, so tritt Verzögerung ein,

Was die Röhrenweite dabei betrifft, so kann man im allgemeinen sagen, dass nur bei engeren Röhren eine deutliche Verzögerung der Schallgeschwindigkeit auftritt, was auch ersichtlich ist aus folgender Tabelle von Webster Low¹⁾.

| Röhre Millimeter | $n = 256$ | $n = 320$ | $n = 384$ | $n = 512$ | $n = 1023$ |
|---------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|------------|
| 28,0 | 327,3 | 327,5 | 327,7 | 328,3 | 328,7 |
| 17,1 | 325,2 | 325,5 | 328,0 | 326,7 | 327,8 |
| 9,35 | 320,6 | 321,2 | 321,9 | 323,6 | 325,3 |

Kundt hatte aus seinen Ergebnissen geschlossen, dass die Schallgeschwindigkeit schon geändert wird, wenn der Durchmesser der Röhre nahe gleich der Viertelswelle des benutzten Tones ist.

Ist sie viel kleiner, so würde eine beträchtliche Verzögerung eintreten. Für weite Röhren scheint aber diese Regel nicht zutreffend zu sein. Schon aus den Kundt'schen Zahlen ist dies ersichtlich. In seinen Röhren von 26 mm Durchmesser geht ein Ton von 90 mm halber oder 45 mm Viertelswelle unverzögert durch!

Nach der Kirchhoff'schen Formel kann man berechnen, dass, wenn ein Ton von 90 mm halber Wellenlänge, also von ungefähr 1830 v. d. durch einen Tubus von 26 mm Durchmesser ungehindert durchgeht, Töne von 250—350 v. d., wie ich sie benutzte, Röhren von ungefähr 5—7 cm Durchmesser brauchen, um unverzögert durchzugehen. Wir werden später sehen, dass ich bei meinen Versuchen, wo das Verhältnis zwischen Röhrenweite und Viertelwellenlänge z. B. 28 : 5 war, von dieser im Kundt'schen Sinne ungünstigen Sachlage nicht gestört worden bin.

7. Einfluss des Druckes

kommt für unsere Versuche nicht in Betracht; er ist übrigens nicht vorhanden.

8. Die Temperatur

hat auch auf die Schallgeschwindigkeit in Röhren den Einfluss, der in dem Faktor $\sqrt{1 + at}$ ausgedrückt ist. $\sqrt{t} = \sqrt{t_0} \cdot \sqrt{1 + at}$. Da unsere Versuche aber annähernd bei derselben Temperatur vorgenommen wurden, können wir diesen Einfluss vernachlässigen.

1) Zitiert nach Auerbach's Akustik.

9. Schliesslich ist die Art und Weise, wie der Ton in die Röhren eintritt, von Kundt studiert worden. Dabei hat sich gezeigt, dass die Grösse der gemessenen Wellen ungeändert bleibt, ob der Ton durch den ganzen Querschnitt oder durch einen Teil derselben in die Röhre tritt, und dass es gleichgültig ist, ob der Schall erst durch eine Röhre von anderem Durchmesser geführt ist. Diese Tatsache ist deshalb von Bedeutung, weil wir dadurch imstande sind, eventuell einen Schalltrichter mittels Gummiröhren mit der Glasröhre zu verbinden.

10. Das Entstehen von unregelmässigen Figuren.

Kundt machte die Erfahrung, dass eine bis zwei den Enden der Röhre nächstliegende Figuren immer unregelmässig und für Messungen nicht zu verwerten sind. Die anderen Figuren waren bei seiner primitiven Versuchsanordnung auch nicht ganz regelmässig, so dass er für seine Bestimmungen immer einen Mittelwert nehmen musste. Er schreibt diese Unregelmässigkeiten den Erschütterungen der Glasröhre zu, wodurch die Staubkörner sich im Sinne der Savart'schen spiralförmigen Knotenlinie am Boden der Röhre zu bewegen bemühen.

Er gibt an, dass man dies dadurch vermeiden kann, dass man die Schallquelle von der Versuchsröhre mittels Gummieinschaltung getrennt hält. Bei meinen Versuchen kam diese Erklärung nur in Betracht beim sehr kräftigen Hineinsingen in die Röhren; aber unregelmässige Figuren kamen auch vor bei mässiger Tonbildung, wenn nämlich die Tonhöhe für die betreffende Röhre ungeeignet war. Hier könnte vielleicht eine ungünstige Interferenz der ankommenden und zurückkehrenden Wellen zur Erklärung dienen.

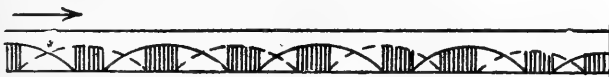


Fig. 2.

In vorstehender Figur 2 stellen die ausgezogenen Linien die ankommenden Wellen, die gestrichelten die reflektierten dar. Durch den Phasenunterschied wird in den sich bedeckenden Bauteilen die Bewegung aufgehoben.

Sie ist allein in genügender Weise vorhanden an den Stellen, wo in den beiden Wellen Knotenpunkte sind. Die schraffierten

Stellen zeigen die in dem Falle entstehenden unregelmässigen Staubfiguren.

Auf eine besondere Abweichung macht J. Müller¹⁾ aufmerksam, nämlich einen Schiefstand der Figuren. Dabei treten in bestimmter Reihenfolge schiefe und gerade Figuren auf. (Fig. 3.)

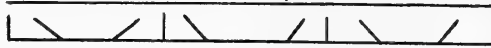


Fig. 3.

Er versucht dies zu erklären durch ein Mitschwingen der Röhren in einen Unterton von $\frac{1}{3} n$ -Anzahl Schwingungen.



Fig. 4.

Die Erklärung folgt aus der Figur 4. In meinen engeren Röhren habe ich diesen Schiefstand öfters gesehen; er war aber nicht störend für die Messungen. Schliesslich sei noch erwähnt, dass in engen Röhren ein lauter Stimmtönen manchmal ganz unregelmässige Figuren geben kann.

Kayser²⁾ macht aufmerksam auf das Auftreten von sehr starken Obertönen, wodurch die Staubfiguren verzerrt erscheinen und eine sichere Messung nicht möglich ist. Das dürfte sich auch in unseren engeren Röhren abspielen. Die schwächeren Partialtöne, die sonst nicht zur Geltung kommen, werden in diesen Röhren bei zu lautem Singen mitregistriert. Auch kommt es dabei vor, dass in den Knotenpunkten, wo sonst zwar nicht absolute Ruhe herrscht, aber doch so viel, dass der Staub ruhig bleibt, auch genügend starke Bewegung entsteht, um kleine Figuren zu erzeugen, die für die Schärfe der Messung schädlich sind. So kann es sogar vorkommen, dass die ganze Röhrenlänge eine unabgebrochene Reihe Rippungen zeigt, worin die einzelnen Wellen durch seichte Einkerbungen am Rande der Figur angedeutet sind.

1) J. Müller, Über Schallgeschwindigkeit in Röhren. Wiedemann's Annalen Bd. 11. 1903.

2) H. Kayser, Bestimmung des Verhältnisses der spezifischen Wärmen usw. durch Schallgeschwindigkeit. Wiedemann's Annalen Bd. 2. 1877.

Es bleibt mir nur noch übrig auf eine Erklärung der Entstehung der Rippungen in den Staubfiguren etwas näher einzugehen, weil hieraus die für uns wichtige Folgerung zu ziehen ist, dass aus einem zusammengesetzten Ton immer der energetisch Stärkste in den Staubfiguren am klarsten zum Ausdruck kommt. Um diese Erklärung, welche grosse Schwierigkeiten bereitet, haben sich verschiedene Physiker bemüht.

Kundt¹⁾ zeigte schon in seinen ersten Versuchen, dass es die bewegte Luft ist, die das Semen lycopodii in die schönen bekannten Formen legt, und nicht die Schwingungen der Röhre selbst. Zwei Versuche zeigen es unzweideutig an: erstens ändert sich die Zahl der Staubfiguren, wenn die Röhre statt mit Luft mit irgendeinem anderen Gase gefüllt war, und zweitens bildeten sich die Figuren nicht in einer luftleeren Röhre, sondern das Pulver legte sich beim Tönen in die Punkte der Savart'schen Spirale, die am Boden der Röhre liegen.

Dvořák²⁾ weist in seinem Erklärungsversuch darauf hin, dass „je stärker die Impulse des Mittels sind, in dem sich der Staub befindet, desto weniger Stellen sich finden werden, wo der Staub ruhig liegen bleibt.“

Der Abstand der Rippen wird also im Mittel grösser werden, darum sind auch in verdünnter Luft die Rippenabstände verhältnissmässig kleiner als in dichteren, ebenso sind die Rippenabstände im Schwingungsbauche grösser als nahe beim Knoten“.

Er gibt folgende Erklärung für die Höhenzunahme der Rippungen und das Zusammenschmelzen von nahe beieinanderliegenden Rippungen (Fig. 5). Der nach dem Lumen der Röhre zugekehrte Gipfel der Rippungen macht eine Pendelbewegung zwischen b und b' . Ist die Form $ab'c$, so entsteht ein aufwärtsgerichteter Gegendruck d , der im nächsten Moment, wenn b' sich wieder nach b hin bewegt, zur Geltung kommt und die Teilchen aufwärts treibt. Stehen zwei Rippungen so nahe beieinander, dass

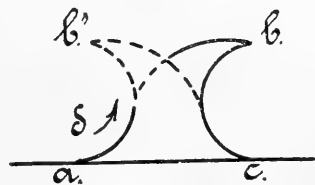


Fig. 5.

1) Kundt, l. c. 1866.

2) Dvořák, Über die Entstehungsweise der Kundt'schen Staubfiguren. Poggendorff's Annalen 1874.

ihr Abstand kleiner ist als die Amplitude der Pendelbewegung, so verschmelzen die beiden, die kleinere geht in der grösseren auf.

Eine theoretische Untersuchung von Bourget erwähnt Melde in seinem Lehrbuch¹⁾, wonach die Streifen ihre Entstehung dem Mitauftreten von hohen Obertönen verdanken sollen.

Die erste grundlegende und jetzt allgemein akzeptierte Erklärung stammt von Walter König²⁾.

Von der Annahme ausgehend, dass die Schallbewegung in einer idealen Flüssigkeit stattfindet, was auch in der Kundt'schen Röhre möglich ist, weil die Staubteilchen im Verhältnis zu der Wellenlänge des Tones sehr klein sind, hat König die Sätze der Hydrodynamik auf sie angewandt.

Theoretisch und experimentell hat König gezeigt, dass die Strömung einer idealen Flüssigkeit um zwei Kugeln herum hauptsächlich zwei Kräfte erzeugt, die eine, parallel der Strömungsrichtung, hat auf den Staubkügelchen eine abstossende, die andere, senkrecht zur Strömungslinie, hat eine anziehende Wirkung.

Es resultiert aus der Kombination dieser Kräfte eine Rotation, die das Bestreben hat, z. B. eine kleine Scheibe zu drehen in einer Ebene senkrecht zur Strömungsrichtung, wie es in der Tat bei den Versuchen mit dem Rayleigh'schen Spiegelchen geschieht.

Durch einen einfachen Versuch ist das Bestreben der beiden Kräfte zu demonstrieren (Fig. 6). Man hängt in einer Röhre zwei feine Kügelchen in geringer Entfernung voneinander auf, zunächst hintereinander (1) in der Längsachse, dann stossen sie

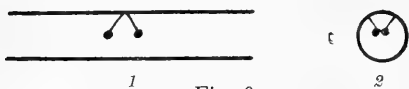


Fig. 6.

sich während des Tönens ab, und danach nebeneinandergestellt (2), senkrecht zur Achse, ziehen sie sich an. Befinden sich nicht zwei, sondern viele Körperchen in einer schwingenden Luftmasse, so haben sie ebenso das Bestreben, sich in Ebenen aneinanderzulegen, die senkrecht zur Schwingungsrichtung stehen und die sich gegeneinander in einem bestimmten Abstände halten. Die Rippungen der Staubfiguren sind demnach nichts anderes als solche Anordnungen des Staubes in Flächen, die auf der Schwingungsrichtung senkrecht stehen.

1) Melde, Akustik. 1883.

2) Walter König, Hydrodynamisch akustische Untersuchungen. Wiedemann's Annalen Bd. 42. 1891.

König bestimmt die Grösse der beiden Kräfte durch folgende Formeln:

$$x = - \frac{\frac{3}{2} \pi \varphi R^3 R_1^3 W_0^2}{r_0^4} \sin \Theta (1 - 5 \cos^2 \Theta) \text{ und}$$

$$z = - \frac{\frac{3}{2} \pi \varphi R^3 R_1^3 W_0^2}{r_0^4} \cos \Theta (3 - 5 \cos^2 \Theta)$$

worin R und R_1 den Radius der Kugelchen, r_0 den Abstand zwischen beiden, W_0 die Geschwindigkeit des Stromes, φ die Dichte des Mediums und Θ den Winkel zwischen Verbindungslinie der Mittelpunkte der Kugeln und Strömungsrichtung vorstellen.

Aus den Formeln ist ersichtlich, dass die wirkenden Kräfte dem Quadrat der Geschwindigkeit proportional sind.

Hiermit ist in Übereinstimmung, dass die Rippen im Schwingungsbauche am stärksten ausgebildet sind. Später hat König¹⁾ mit neueren Methoden die Kräfte direkt gemessen, wobei sich die Richtigkeit seiner Theorie herausstellte. Auch von anderer Seite, z. B. von J. Robinson²⁾, ist die König'sche Theorie als richtig anerkannt und erweitert worden. Eine Ergänzung hat diese Theorie durch Cook³⁾ erfahren, der zeigte, dass ausser den hydrodynamischen Kräften einer Flüssigkeit noch andere im entgegengesetzten Sinne arbeitenden Kräfte, die mit der Reibung zusammenhängen, wirksam sein können. In unserem Fall bleiben alle Faktoren der König'schen Formel gleich, bloss W , die Strömungsgeschwindigkeit, ändert sich und demgemäss die Kräfte, und zwar im geraden Verhältniss zu dem Quadrat dieser Geschwindigkeit. Und da dieses Quadrat ein Faktor der Energie des Tones ist, so ist daraus zu schliessen, dass die Bildung der Rippungen der Schallenergie gerade proportional ist, und dass aus einer Reihe von Tönen derjenige Ton die besten Figuren geben wird, der die grösste Energie besitzt. Der Partialton eines

1) W. König, Neuere Untersuchungen zur Theorie der Kundt'schen Staubfiguren. Physiol. Zeitschr. Bd. 12 S. 991. 1911.

2) J. Robinson, Bemerkungen zur König'schen Theorie über die Bildung der Rippen usw. Physiol. Zeitschr. Bd. 9 S. 807. 1908. — J. Robinson, On König's Theory of the Ripple formation. Phil. Mag. 1909 and 1910.

3) S. R. Cook, On Flutings in a Sound Wave and the Forces due to a Flux of Viscous Fluid round Spheres. Phil. Mag. 1902.

Vokales, der in der Kundt'schen Röhre zum Vorschein kommt, ist also der energetisch stärkste, ist der Hauptton des Vokales.

II. Methodik.

1. Die Röhren.

In der Auswahl der Röhren wurde ich beeinflusst durch den Umstand, dass die käuflichen Röhren, wenigstens in den weiteren Sorten, nie länger als 1,55 m waren. Wir haben in der physikalischen Einleitung gesehen, dass gerade für die tieferen Töne, die eine grosse Wellenlänge geben, längere Röhren erwünscht sind. Dadurch kam es auch, dass der von Kundt angegebene verschiebbare Stempel nur probeweise im Anfang gebraucht wurde.

Der Übersichtlichkeit wegen werde ich im folgenden die Maasse der Röhren immer durch einen Bruch angeben, wovon der Zähler den Innendurchmesser, der Nenner die Länge bezeichnet, alles in Zentimeter.

Meine Röhren hatten nun folgende Maasse: $0,7/155$,

| | | | | | | | |
|------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|--|-------------|
| | | | | | | | |
| | | | | | | | $1,1/155$, |
| $1,8/49$, | $1,8/100$, | $1,8/148$, | $1,8/155$, | $1,8/188$, | $1,8/200$, | | |
| $4/60$, | | | | | | | $4/155$, |
| | $5,5/100$, | $5/148$, | $5,5/155$, | | | | |
| $6,5/70$, | | | | | | | $7,8/155$. |

Es stellte sich heraus, dass die Röhren $5/148$ und $5,5/155$ ziemlich leicht die schönsten Figuren gaben und die Röhre $1,8/188$ am leichtesten anspricht. Allerdings war bei dieser letzten, wie bei allen engen Röhren, ein Papptrichter mit möglichst weiter Resonanzbreite und Gummiverbindung nötig, um die ganze Schallmasse in die Röhre zu bekommen.

Im vorigen Abschnitt haben wir gesehen, dass dieses erlaubt ist, und dass die Gummiverbindung nötig ist, um Erschütterungen der Röhre zu vermeiden. Man hat durch diese relativ enge Röhre den Vorteil, etwas leiser sprechen zu können, dagegen den Nachteil, bei lauterem Tönen eher unregelmässige Figuren zu bekommen. Es lässt sich übrigens auch so ungefähr bestimmen, welche Röhrenlänge am besten passt für eine gegebene Stimmhöhe; denn die Länge soll, wie wir im vorigen Abschnitt gesehen haben, ein Vielfaches der Viertelwellenlänge sein, wobei zu bedenken ist, dass relativ selten der Stimmtton bei den verschiedenen Vokalen registriert wird.

Die beiden engsten Röhren sind untauglich, weil selbst beim leiseren Sprechen zu viel Rippungen erscheinen und die Figuren immer unregelmässig sind. Die weitesten Röhren von 6,5 und 7,8 cm Durchmesser geben wunderschöne Figuren, aber sie fordern eine zu grosse Kraft der Stimme, wodurch die Aussprache der Vokale unnatürlich wird und die Stimme schnell ermüdet.

2. Die Versuchsanordnung.

Die gut mit einem Wattebausch ausgeputzte trockene Röhre wurde in der früher beschriebenen Weise von einem sehr schmalen Streifen trockenen Lykpodiums versehen und auf zwei Klümpchen Klebewachs auf einem Tisch horizontal gestellt; zunächst mit dem Streifen in der Mitte, dann wurde die Röhre um einen kleinen Winkel in der Längsachse gedreht, bis der Pulverstreifen sich ein wenig neben der Mittellinie befand.

Der besseren Sichtbarkeit der Figuren wegen wurde die Röhre auf ein schwarzes Tuch gestellt. Das Ende der Röhre wurde entweder ganz geschlossen oder mittels eines kleinen Röhrchens in der Mitte des Korken mit der Aussenluft in Verbindung gelassen und bei einer dritten Versuchsreihe ganz offen gelassen.

Auf der Länge der gemessenen Wellen hatte dies gar keinen Einfluss; nur für das leichtere Zustandekommen der Figuren war ein Öffnen der sonst immer geschlossenen Röhre bisweilen von Nutzen. Über das öftere Reinigen der Röhre nach einem oder zwei Versuchen und über die Papptrichter-Gummiverbindung bei engeren Röhren ist schon vorher alles mitgeteilt. In die Röhren von 4 cm Durchmesser hinauf wurde direkt hineingesprochen oder gesungen. Alle Versuche, die Bildung der Staubfiguren zu erleichtern, z. B. durch fest schliessende Mundtrichter, Membranen usw., haben keinen Erfolg gehabt. Nur sollen die Hände an die Seiten des Mundes gehalten werden, um den Schallverlust möglichst gering zu machen, jedoch ohne Berührung der Röhre.

3. Die Höhenbestimmung des Stimmtones

fand auf verschiedene Weise statt. Erstens wurde der Ton einer Edelmann'schen Stimmgabel nachgesungen, dann wurde ein Kehltenschreiber benutzt, wobei der Apparat von Krueger-Wirth mit dem von Rosapelly-Zwaardemaker abgewechselt wurde. Beide Instrumente wurden zuvor miteinander und mit dem Phonographen verglichen, sie gaben dabei gleiche Resultate. Wurde der Kehlt-

schreiber von Krueger-Wirth benutzt, so registrierte ich die Zeit mit derselben Kapsel nach der von H. Gutzmann¹⁾ empfohlenen Methode, die eine zierliche gezackte Wellenlinie gibt, wobei die Stimmbandschwingungen bequem auszuzählen sind (s. Fig. 10 auf S. 538).

Schliesslich wurde zur Kontrolle einige Male der Grundton auf dem Phonographen bestimmt. Zugleich wurde dann zum Vergleich die Vokalperiode nach Fourier analysiert, wovon später noch die Rede sein wird. Bei der phonographischen Aufnahme wurde der Phonograph auf den Boden aufgestellt.

4. Die Messungen.

Kundt gibt an, dass die Wellen an den Enden der Röhre nicht mitzumessen sind, und dass möglichst viel Halbwellen gemessen werden müssen. In meinen Röhren war ich bei den langen Wellen immer auf zwei oder drei Halbwellen, bei der längsten sogar auf eine nur beschränkt. Es wurden die Mittelpunkte zweier Schwingungsbäuche mit Kreide auf dem schwarzen Tuch markiert und so die Halbwelle mittels Messstab gemessen, oder es wurde bei den kürzeren Wellen einfach die ganze Welle abgepasst. Die Messung des Abstandes zwischen zwei Knotenpunkten ist schwer, weil in unserer Röhre keine Ruhepunkte, sondern Ruhestrecken vorkommen. Wenn mit dem Kehltonschreiber eine wechselnde Tonhöhe bestimmt wird, so soll man nur die erstkommenden Schwingungen zur Berechnung benutzen; denn die Staubfiguren entstehen meistens schon im Anfange des Tönens.

Die Genauigkeit des Messens ist ziemlich gross. Natürlich darf man für diese grossen Figuren Exaktheit bis zu 1 mm nicht verlangen, wie dies in den kleinen Röhren bei hohen Tönen der Fall ist. Ein Fehler von 1 cm gibt in der Berechnung der Schwingungszahl bei Wellenlängen von ungefähr 50 cm einen Fehler in der Schwingungszahl von ca. 13 v. d., und bei den grösseren Wellen, z. B. von ungefähr 80 cm ein Fehler von 5 v. d., was auf die Ergebnisse keinen grossen Einfluss haben kann. Doch ist meistens das Messen mit ziemlich grosser Genauigkeit möglich, vor allem bei sehr reinen Röhren (man vergleiche dazu die photographischen Abbildungen). Um aus der gemessenen Wellenlänge die Schwingungszahl des registrierten Tones zu bekommen, war es nötig, die Schallgeschwindigkeit in den

1) H. Gutzmann, Physiologie der Stimme und Sprache. 1909.

Röhren zu wissen. In der physikalischen Einleitung ist darüber Genügendes mitgeteilt.

Da die Zahlen höchstens um 1 oder 2 m Differenz geben würden, und daraus bei der Berechnung nur ein Unterschied von wenigen Schwingungen entstehen, was für unseren Zweck gleichgültig ist, so habe ich es für erlaubt gehalten, immer die Regnault'sche Zahl für die Schallgeschwindigkeit in Röhren, nämlich 330 m pro Sekunde, zu benutzen, wobei mit einer leichten Verzögerung Rechnung getragen wird.

5. Die Versuchsergebnisse.

Es stellt sich heraus, dass die Röhren für meine Stimme nur bis zu g^0 (193 v. d.) herab verwendbar waren; deshalb habe ich versucht, ob auch tiefere Töne in der Röhre sichtbar zu machen wären, auch deshalb, um zu beweisen, dass die Registrierung der Obertöne nicht eine künstliche, eine gezwungene war.

Die Orgelpfeifen des Laboratoriums waren nicht imstande, Staubfiguren in den weiten Röhren zu geben. Es stand aber noch ein grosses Nebelhorn mit tiefem Ton zur Verfügung, bestehend aus einer metallenen Zunge und einem grossen, langen Metalltrichter. Der Grundton wurde auf zwei Weisen bestimmt. Erstens wurden die Erschütterungen der Wand am Ende des Hornes mittels eines Kehltonschreibers registriert, dessen Ansatzstück im Inneren des Hornmundes luftdicht aufgeklebt war, und zweitens wurde in einen Papptrichter hineingeblasen, an dessen Ende der Ansatz des Kehltonschreibers verklebt war. Beide Male hatte der Grundton 130 v. d. Das zweitemal wurde auch der dritte Partialton mitregistriert (Fig. 7).

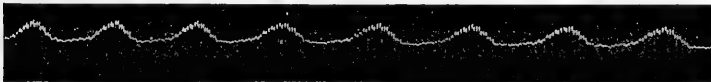


Fig. 7. Zeitmarkierung in der von Gutzmann angegebenen Weise.

Bei leisem Anblasen erschien nun in der Röhre $L^{3/200}$
 der Grundton mit einer Wellenlänge von . . 260—264 cm,
 bei härterem Anblasen der zweite Partialton mit
 einer Wellenlänge von 130 „
 und bei festem Anblasen der dritte Partialton mit
 einer Wellenlänge von 88 „

Die weiteren Röhren reagierten gar nicht auf leises Anblasen; nur bei festem Blasen erschienen dann immer Staubfiguren mit

$\lambda = 88$ cm. Es war hiermit bewiesen, dass die Röhre $1^{18}/_{200}$ einen tiefen Ton von 130 v. d. registrierte und die weiteren Röhren eine viel grössere Energie beanspruchen, wobei allerdings das Horn den dritten Partialton sehr intensiv gab.

Von den Vokalen wurde nur die Reihe *A*, *O* und *U* untersucht. Die anderen werden später an die Reihe kommen.

Mit meiner eigenen Stimme fand ich folgendes. Die Versuche sind zusammengenommen, wobei der Stimmtone nur mit dem Gehör bestimmt wurde durch Vergleich mit einer Edelman'schen Stimmgabel. Die Schwingungszahl des Grundtones ist hierbei natürlich nicht ganz sicher. In einer anderen Reihe wurde deshalb ein Kehlschreiber benutzt.

(Siehe Tabelle I auf S. 533 und Tabelle II auf S. 534.)

Bei der ersten Tabelle waren zwei Fehlerquellen möglich, erstens beim Nachsingen der Tonhöhe und dann beim Ausmessen der Halbwellen, bei der zweiten Tabelle nur letztere. Doch stimmen die Resultate ziemlich überein.

Als erstes Resultat zeigt sich, dass der stärkste Ton ein harmonischer Oberton des Stimmtones ist.

Ferner ist auffallend, dass bis zu einem Stimmtone von 210 v. d. der dritte Partialton in die Röhre kommt und beim Steigen des Grundtones zuerst der zweite Partialton erscheint, während endlich bei den höchsten Tönen meiner Stimme, nämlich *d'* und *e'*, sich eine Neigung zeigt zum Hervorbringen des Grundtones. Man hat also ein Sinken der Ordnungszahl des Haupttones beim Steigen des Stimmtones, ein Verhalten, das nicht auf einer in engen Breiten schwankenden festen Tonhöhe des Haupttones beruht, sondern auf einem eigentümlichen Verlauf seiner Schwingungszahlen. Diese zeigen nämlich beim Steigen des Grundtones von *g*⁰ bis *e'* über gewisse Strecken ein regelmässiges Ansteigen, um jedesmal beim Ordnungszahlwechsel wieder stark abzufallen. Bei dem nächsten Vokal werden wir das gleiche sehen.

(Siehe Tabelle III auf S. 534.)

Bei *A* sieht man wieder den eigentümlichen Verlauf der absoluten Schwingungszahlen des Haupttones, nämlich das jedesmalige schroffe Herabsinken beim Ordnungszahlwechsel, und das allmähliche Wiederansteigen bis zum nächsten Wechsel. Bei *b*⁰ scheint eine Übergangsstelle zu sein; meistens wird der vierte Partialton registriert, aber ein paarmal kam der dritte zum Vorschein.

Tabelle I. Vokal „o“

| Röhre | Tonhöhe des Stimmtones mit Schwingungszahl n in v. d. | 2 n oder 3 n | Wellenlänge λ des registrierten Tones in Zentimetern | Berechnete Schwingungszahl des registrierten Tones n' in v. d. | Ordnungszahl des registrierten Partialtones | Bemerkungen |
|---------|---|--------------------------------|--|--|---|---|
| 1,8/183 | f° (172) | keine Staubfiguren zu bekommen | keine Staubfiguren zu bekommen | 3 | 3 | Bei den tieferen Tönen ist es schwer, den Vokal o ganz rein zu sagen oder zu singen, es entsteht ein ä-Klang. Die meisten Experimente sind mehrfach wiederholt, es ist jedesmal nur ein Versuch in der Tabelle eingetragen. |
| | g° (193) | 3 n = 579 | 59 | 559 | 2 | |
| | a° (217) | 2 n = 434 | 72 | 458 | 2 | |
| | b° (244) | 2 n = 488 | 67 | 492 | 2 | |
| | c' (258) | 2 n = 516 | 62 | 532 | 2 | |
| | d' (290) | 2 n = 580 | 58 | 569 | 2 | |
| 4/165 | f° (172) | keine Staubfiguren zu bekommen | keine Staubfiguren zu bekommen | 3 | 3 | |
| | g° (193) | 3 n = 579 | 58 | 568 | 2 | |
| | a° (217) | 2 n = 434 | 76 | 434 | 2 | |
| | b° (244) | 2 n = 488 | 75 | 440 | 2 | |
| | c' (258) | 2 n = 516 | 64 | 515 | 2 | |
| | d' (290) | 2 n = 580 | 57 | 578 | 2 | |
| 5,5/155 | e' (325) | 2 n = 650 | 50 (100) | 660 (330) | 2 (1) | |
| | f° (172) | keine Staubfiguren zu bekommen | keine Staubfiguren zu bekommen | 3 | 3 | |
| | g° (193) | 3 n = 579 | 58 | 568 | 2 | |
| | a° (217) | 2 n = 434 | 75 | 440 | 2 | |
| | b° (244) | 2 n = 488 | 70 | 471 | 2 | |
| | c' (258) | 2 n = 516 | 64 | 515 | 2 | |
| 5/148 | d' (290) | 2 n = 580 | 56 (114) | 591 (284) | 2 (1) | |
| | e' (325) | 2 n = 650 | 54 (104) | 611 (317) | 2 (1) | |

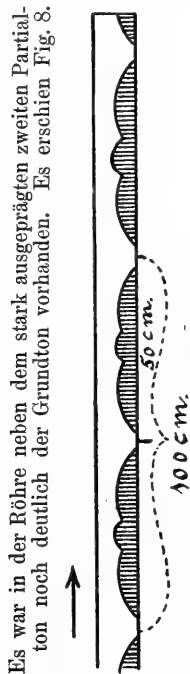


Fig. 8.

Bisweilen tritt auch hier schon der Grundton auf (siehe Fig. 15 auf S. 550)

Tabelle II. Vokal „o“.

| Röhre | Schwingungszahl des Stimmtones bestimmt mit Kehltonschreiber n in v. d. | 2 n oder 3 n | Wellenlänge λ des registrierten Toness in Zentim. | Berechnete Schwingungszahl des registrierten Toness n' in v. d. | Ordnungszahl des registrierten Partialtones | Bemerkungen |
|-----------|---|---------------------|---|--|---|--|
| $1,8/200$ | 100 | 3 $n = 540$ | 62 | 532 | 3 | |
| $1,8/155$ | 200 | 3 $n = 600$ | 56 | 590 | 3 | |
| $5/148$ | 210 | 3 $n = 630$ | 54 | 611 | 3 | |
| $1,8/155$ | 250 | 2 $n = 500$ | 64 | 500 | 2 | |
| $1,8/100$ | 260 | 2 $n = 520$ | 62 | 532 | 2 | |
| $1,8/155$ | 270 | 2 $n = 540$ | 62 | 532 | 2 | |
| $6,5/70$ | 280 | 2 $n = 560$ | 62 | 532 | 2 | |
| $1,8/49$ | 290 | 2 $n = 580$ | 58 | 570 | 2 | |
| $1,8/200$ | 300 | 2 $n = 600$ | 56 | 590 | 2 | |
| $4/155$ | 310—320 | 2 $n = 620/40$ | 54 | 611 | 2 | |
| $7,8/155$ | 360—370 | 2 $n = 720/40$ | 48 | 687 | + 2 | Es wurde sehr hart und unnatürlich geschrien |

Tabelle III. Vokal „A“.

| Röhre | Tonhöhe des Stimmtones n in v. d. | 2 n oder 3—4 n | Wellenlänge λ des registrierten Toness in Zentim. | Berechnete Schwingungszahl des registrierten Toness n' in v. d. | Ordnungszahl des registrierten Partialtones | Bemerkungen |
|-------|---|-----------------------|---|--|---|-------------|
|-------|---|-----------------------|---|--|---|-------------|

Vokal „A“.

| | | | | | | |
|-----------|--|--|--|--|----------------------------|--|
| $1,8/183$ | b° (244) c' (258) | 4 $n = 976$ 3 $n = 774$ | 36 42 | 916 785 | 4 3 | |
| $5/148$ | g° a° (217) b° (244) b° (244) c' (258) d' (290) e' (325) | keine Staubfiguren zu bekommen | | | | |
| | | 4 $n = 868$ 4 $n = 976$ 3 $n = 732$ 3 $n = 774$ 3 $n = 870$ 2 $n = 650$ | 37—38 34 45 43 38 49—51 | 868—891 970 733 767 868 647—673 | 4 4 3 3 3 2 | Meistens kommt der vierte Partialton, ein paarmal wurde der dritte regi- striert |
| $5/148$ | mit Kehlton- schreiber auf- genommen 310 | 3 $n = 930$ | 35 | 942 | 3 | |

Vokal „ \hat{a} “ (wie in „Kopf“).

| | | | | | |
|---------|------------|----------------------------|----------|------------|--------|
| $5/148$ | 250 270 | 3 $n = 750$ 3 $n = 810$ | 46 40 | 717 825 | 3 3 |
|---------|------------|----------------------------|----------|------------|--------|

Es wurden ein paar orientierende Versuche gemacht mit \hat{A} (wie in „Kopf“), um zu sehen, ob mehr der O- oder A-Charakter sich dabei zeigt.

Der $\overset{\circ}{A}$ verhält sich hiernach wie A . Der $\overset{\circ}{A}$ -Charakter der tieferen O - Klänge könnte so vielleicht die Ordnungszahl 3 erklären.

Tabelle IV. Vokal „ Oe “ (deutsch „ U “).

| Röhre | Tonhöhe des Stimmtones n in v. d. | $2n$ | Wellenlänge λ des registrierten Tones in Zentim. | Berechnete Schwingungszahl des registrierten Tones n in v. d. | Ordnungszahl des registrierten Partialtones | Bemerkungen |
|-----------|-------------------------------------|---------------------------|--|---|---|-------------|
| $1,8/188$ | f° | keine Figuren zu bekommen | | | | |
| | g° (193) | $2n = 386$ | 84—88 | 375—392 | 2 | |
| | b° (244) | $2n = 488$ | 70 | 471 | 2 | |
| | c° (258) | $2n = 516$ | 60 | 500 | 2 | |
| | d' (290) | $2n = 580$ | 58—59 | $568/59$ | 2 | |
| $5/148$ | g° | keine Figuren zu bekommen | | | | |
| | a° (217) | $2n = 434$ | 75—78 | 423—444 | 2 | |
| | b° (244) | $2n = 488$ | 67 | 492 | 2 | |
| | c' (258) | $2n = 516$ | 66—68 | 500—532 | 2 | |
| | d' (290) | — | $114/116$ | $288/284$ | 1 | |
| | mit Kehltenschreiber bestimmt | | | | | |
| | 200 | $2n = 400$ | 85 | 388 | 2 | |
| | 260 | — | 124 | 266 | 1 | |
| | 270 | — | 124 | 266 | 1 | |
| | 300 | — | 114 | 290 | 1 | |

Aus dieser Tabelle geht wieder dasselbe hervor, was wir bei A und O gesehen haben, nur liegen hier die Stellen der Ordnungszahlverschiebung 2 : 1 tiefer. Ferner ist die Strecke, worauf Grundton mit zweitem Partialton sich abwechseln, ziemlich gross, was wohl daran liegen mag, dass das U nicht immer gleich dunkel ausgesprochen wird. Man hört oft einen deutlichen O -Charakter, vor allem bei den tieferen Tönen.

Um nun den Unterschied zwischen den drei Vokalen zu zeigen, stelle ich die Ordnungszahlen in einer Tabelle zusammen.

| Tonhöhe n des Stimmtones | A | O | Oe (deutsch U) |
|----------------------------|-------|-------|---------------------|
| g° (198) | — | 3 | 2 |
| a° (217) | 4 | 2 | 2 |
| b° (244) | 4 (3) | 2 | 2 |
| c' (258) | 3 | 2 | 2 (1) |
| d' (290) | 3 | 2 (1) | 1 (2) |
| e' (325) | 2 | 2 (1) | 1 |

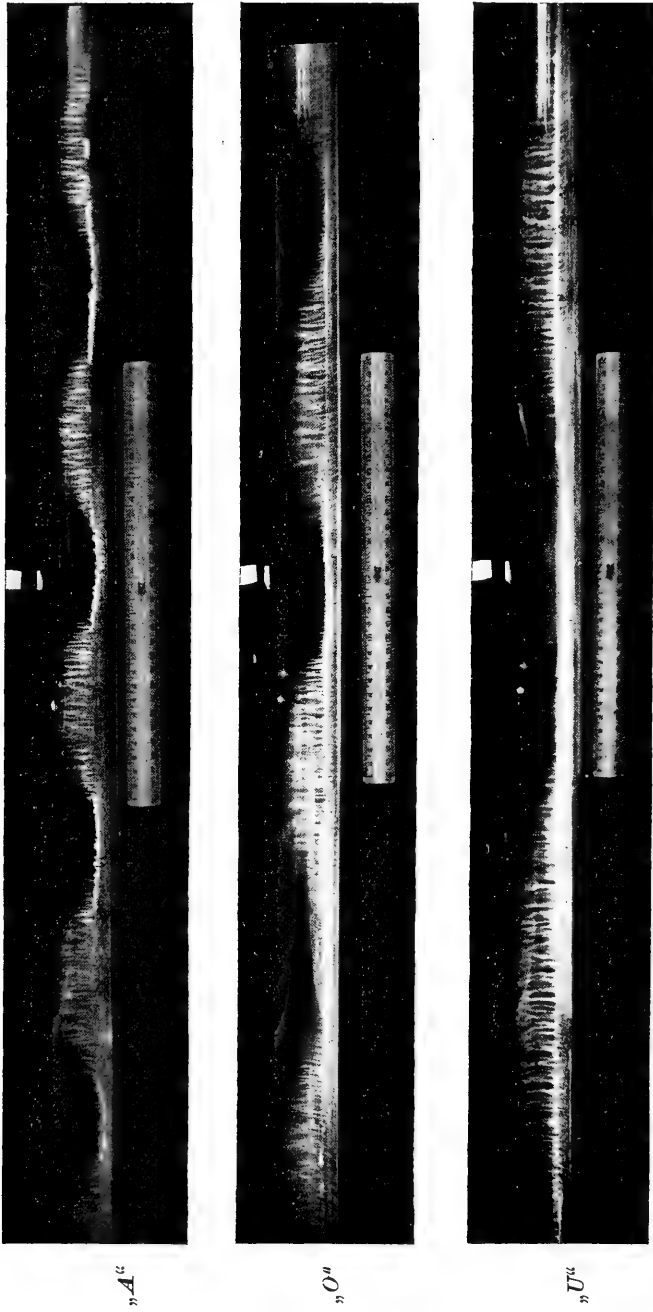


Fig. 9. Die Vokale in der Röhre $\frac{5}{148}$ gesprochen auf d' in derselben Entfernung photographiert (Zentimetermaass beigegeben).

Man sieht, dass auf a^0 und b^0 ein Unterschied zwischen o und u nicht besteht. Auf den drei höheren Tönen meiner Stimme besteht beim „ oe “ immer die Neigung, den Grundton rein, d. h. ohne Markierung anderer Partialtöne in die Röhre zu bringen, während dies beim „ o “ selten und nur auf d' und e' der Fall ist, wobei dann immer der zweite Partialton auch deutlich markiert ist. Der Unterschied zwischen A und den beiden anderen ist ohne weiteres klar, nur auf den höchsten Ton meiner Stimme wird der Unterschied weniger markant, was merkwürdigerweise auch für das Gehör der Fall ist.

Im allgemeinen kann man sagen, und auf der Kurve auf S. 540 ist dies zu sehen, dass die Ordnungszahl des Haupttones der Reihe nach von A über O nach U immer kleiner wird.

Bei den zwei Tönen, in denen meine Stimme am intensivsten ist, e' und d' , ist das Verhältnis der Ordnungszahl $A-O-U$ fast immer 3—2—1, wodurch mir die Demonstration sehr leicht fällt.

Die drei Photographien (Fig. 9), gemacht von demselben Abschnitt der Röhre $\frac{5}{148}$ mit den Staubfiguren meiner drei Vokale auf d' , gesprochen und in vollkommen derselben Vergrößerung aufgenommen, zeigen das Verhalten aufs unzweideutigste.

Jetzt werde ich die Befunde bei einzelnen Versuchspersonen tabellarisch mitteilen. Sie sind leider nicht vollständig, da ich die Gäste des Laboratoriums immer nur kurze Zeit zur Verfügung hatte. Um auch eine Kinderstimme zu registrieren, habe ich mein Töchterchen von 11 Jahren, welches eine kräftige Stimme hat, veranlasst, in die Röhren zu sprechen.

(Siehe Tabelle V auf S. 538.)

Auch bei den Versuchspersonen sieht man denselben Gang des Ordnungszahlwechsels. Es ist mir gelungen, einen tiefen Bariton, Herrn G., und einen hohen Tenor, Herrn de R., heranzuziehen, um meine eigenen, ziemlich engen Grenzen erweitern zu können.

Beim O hat sich als Regel gezeigt, dass ganz in der Höhe der Stimme der Stimmtön vorherrschend wird. Ich konnte selbst nicht höher als e' (321 v. d.) kommen. Herr de R. hat es bis 460 v. d. gebracht. Allerdings hat er dabei sehr laut geschrien.

(Siehe Tabelle VI und VII auf S. 539.)

Wir finden also im grossen und ganzen eine Bestätigung der Befunde mit meiner eigenen Stimme. Stellen wir z. B. die drei Vokale meines Töchterchens auf g' nebeneinander, dann bekommt man als Hauptton für A , O , OE den dritten, zweiten resp. ersten Partialton.

Tabelle V. Vokal „o“.

| Versuchsperson | Röhre | Tonhöhe des Stimmtones <i>n</i> in v. d. | 2 <i>n</i> oder 3 <i>n</i> | Wellenlänge λ des registrierten Tones in Zentim. | Berechnete Schwingungszahl des registrierten Tones <i>n'</i> in v. d. | Ordnungszahl des registrierten Partialtones | Bemerkungen | |
|--|-------------------|--|--------------------------------|--|---|---|--|---|
| Herr G., tiefe Baritonstimme | $\frac{5}{148}$ | <i>e</i> ^o (162) | 3 <i>n</i> = 486 | 66 | 500 | 3 | Herr A. hat grössere Mühe, den Ton der Stimmgabel richtig nachzusingen. Mit dem Kehltonschreiber sind die Ergebnisse genauer. Auch gelang es ihm nicht immer, ein reines <i>o</i> zu sagen. Auf <i>b</i> ^o z.B. sagte er öfters <i>a</i> und bekam dann $\lambda = 46$ oder <i>n'</i> = 717, also den dritten Partialton in der Röhre | |
| | | <i>f</i> ^o (172) | 3 <i>n</i> = 516 | 70 | 471 | 3 | | |
| | | <i>g</i> ^o (193) | 2 <i>n</i> = 386 | 90 | 366 | 2 | | |
| Herr A., schwache Stimme, mangelhafte Artikulation | $\frac{5}{148}$ | <i>a</i> ^o (217) | keine Staubfiguren zu bekommen | | | | | 2 |
| | | <i>b</i> ^o (244) | 2 <i>n</i> = 488 | 62 | 532 | 2 | | |
| | | <i>c</i> ^o (258) | 2 <i>n</i> = 516 | 62 | 532 | 2 | | |
| | | <i>d</i> ^o (290) | 2 <i>n</i> = 580 | 60 | 550 | 2 | | |
| | | <i>e</i> ^o (325) | 2 <i>n</i> = 650 | 52 | 634 | 2 | | |
| | | <i>a</i> ^o (217) | 2 <i>n</i> = 434 | 72 | 458 | 2 | | |
| Mein Töchterchen, 11 Jahre alt | $\frac{1,8}{183}$ | <i>c</i> ^o | keine Staubfiguren zu bekommen | | | | | 2 |
| | | <i>d</i> ^o (290) | 2 <i>n</i> = 580 | 59 | 559 | 2 | | |
| | | <i>e</i> ^o (325) | 2 <i>n</i> = 650 | 50 | 660 | 2 | | |
| | | <i>f</i> ^o (345) | 2 <i>n</i> = 690 | 48 | 687 | 2 | | |
| | | <i>g</i> ^o (387) | 2 <i>n</i> = 774 | 45 | 733 | 2 | | |
| | | <i>a</i> ^o (435) | 2 <i>n</i> = 870 | 37 | 891 | 2 | | |
| | | <i>b</i> ^o (480) | 2 <i>n</i> = 960 | 72 (36) | 458 916 | 1 2 | | |
| Herr de R., hoher Tenor, ungenaues Nachsingen der Stimmgabel | $\frac{5}{148}$ | <i>g</i> ^o (193) | 2 <i>n</i> = 386 | 78 | 423 | 2 | Hier scheint wieder die Grenze zu sein der Ordnungszahlwechsel. In den Figuren sind Grundton und zweiter Partialton gleich schön markiert | |
| | | <i>b</i> ^o (244) | 2 <i>n</i> = 488 | 67 | 492 | 2 | | |
| | | <i>c</i> ^o (258) | 2 <i>n</i> = 516 | 63 | 523 | 2 | | |
| Herr de R., hoher Tenor, | $\frac{1,8}{200}$ | 260 | 2 <i>n</i> = 520 | 62 | 532 | 2 | | |
| | | 310 | 2 <i>n</i> = 620 | 54 | 611 | 2 | | |
| | | $\frac{870}{80}$ | | 92 | 369 | 1 | | |
| | | 436 | | 76 | 434 | 1 | | |
| | | 460 | | 70—72 | 458—471 | 1 | | |
| Herr A. | $\frac{4}{155}$ | 220 | 2 <i>n</i> = 440 | 69 | 422 | 2 | | |
| | $\frac{5}{148}$ | $\frac{300}{10}$ | 2 <i>n</i> = 600/20 | 54 | 611 | 2 | | |
| Herr v. L. | $\frac{1,8}{200}$ | 250 | 2 <i>n</i> = 500 | 66 | 500 | 2 | Kurve als Beispiel der Methode des Stimmtonschreibers beigefügt (s. Fig. 10) | |
| Herr v. d. H. | $\frac{5}{148}$ | 250 | 2 <i>n</i> = 500 | 66 | 500 | 2 | | |
| Herr P., Tenor | $\frac{1,8}{200}$ | 310 | 2 <i>n</i> = 620 | 54 | 611 | 2 | | |
| | $\frac{5}{148}$ | 360 | 2 <i>n</i> = 720 | 46 | 717 | 2 | | |



Fig. 10.

Tabelle VI. Vokal „A“.

| Versuchsperson | Röhre | Tonhöhe des Stimmtones <i>n</i> in v. d. | 2 <i>n</i> oder 3 <i>n</i> | Wellenlänge λ des registrierten Tones in Zentimetern | Berechnete Schwingungszahl des registrierten Tones in v. d. | Ordnungszahl des registrierten Partialtones | Bemerkungen |
|---|-----------------|--|----------------------------|--|---|---|---|
| Herr G., tiefer Bariton Herr de R., hohe Tenorstimme, ziemlich ungenaue Wiedergabe der Tonhöhe | 5/148 | <i>g</i> ^o (193) | 3 <i>n</i> = 579 | 55 | 600 | 3 | |
| | 5/148 | <i>b</i> ^o | 3 <i>n</i> = 774 | keine Figuren zu bekommen | | 3 | |
| | | <i>d'</i> (258) | 3 <i>n</i> = 870 | 38 | 733 | 3 | |
| | | <i>d'</i> (290) | 3 <i>n</i> = 1035 | 32 | 868 | 3 | |
| | | <i>f'</i> (345) | 2 <i>n</i> = 774 | 43 | 1031 | 3 | |
| Herr v. d. H. Herr v. L. Mein Töchterchen | 1,5/183 | <i>g'</i> (387) | 3 <i>n</i> = 1230 | 80 | 412 | 1 | Es trat hierbei der Grundton, hervor aber auch deutlich der dritte Partialton |
| | | <i>g'is'</i> (410) | 3 <i>n</i> = 975 | (26) | (1269) | (3) | |
| | | <i>c'</i> (258) | 3 <i>n</i> = 774 | 44 | 750 | 3 | |
| | | <i>c'</i> (258) | 3 <i>n</i> = 774 | 43 | 767 | 3 | |
| | | <i>d'</i> | 3 <i>n</i> = 1035 | 36 | 916 | 3 | |
| | <i>e'</i> (325) | 3 <i>n</i> = 1085 | 34 | 970 | 3 | | |
| | <i>f'</i> (345) | 3 <i>n</i> = 1161 | 30 | 1100 | 3 | | |
| | <i>g'</i> (387) | 2 <i>n</i> = 970 | 36 | 916 | 2 | | |
| | <i>a'</i> (435) | | | | | | |

weiter geht es nicht

Tabelle VII. Vokal „Oe“ (deutsch „U“).

| | | | | | | | |
|---|-----------------|-----------------------------|---------------------------|---------|---------|---|--|
| Herr G. Herr de R. | 5/148 | <i>g</i> ^o (193) | 2 <i>n</i> = 386 | 87 | 360 | 2 | |
| | 5/148 | <i>g</i> ^o (193) | 2 <i>n</i> = 386 | 84/85 | 392/385 | 2 | |
| Herr v. d. H. Herr v. L. Mein Töchterchen | | <i>a</i> ^o (217) | 2 <i>n</i> = 434 | 82/84 | 392/402 | 2 | |
| | | <i>d'</i> (290) | | 114/116 | 288/284 | 1 | |
| | | <i>g'</i> (387) | | 84 | 392 | 1 | |
| | | <i>g</i> ^o (193) | 2 <i>n</i> = 386 | 90 | 366 | 2 | |
| | | <i>d'</i> (290) | | 112 | 294 | 1 | |
| | <i>f'</i> | | keine Figuren zu bekommen | | | | |
| | <i>g'</i> (387) | | 85 | 388 | 1 | | |
| | <i>a'</i> | | keine Figuren zu bekommen | | | | |

Der einzige Unterschied zwischen den Stimmen ist, dass der Ordnungszahlwechsel bei den verschiedenen Personen nicht auf derselben Tonhöhe stattfindet. Beim Bassbariton Herrn G. fand der Wechsel 3:2 auf einem tieferen Ton, beim Tenor der Wechsel 2:1 auf einem höheren Ton statt, was sich auch nicht schwer verstehen lässt aus einer verschiedenartig gebauten Ansatzröhre. Es ist aus den Versuchen weiter ersichtlich, dass für *A*, *O* und *U* der Grundton in der niederen Tonhöhe energetisch schwächer ist wie einer der nächstliegenden Partialtöne, dass beim Steigen der Tonhöhe die Ordnungszahl so weit sinkt, dass der Grundton mit mehr Energie zum Vorschein tritt, um schliesslich zum Hauptton zu werden.

Stellen wir dies jetzt graphisch dar, wobei die Tonhöhe des Grundtones in der Abszisse, diejenige des Haupttones in der Ordinate steht, so kann ich die Befunde bei meiner eigenen Stimme mit denen des Herrn de R. und nach unten zu mit denen des Herrn G. erweitern.

Die Ordnungszahlen sind in den betreffenden Abschnitten durch römische Ziffern angedeutet.

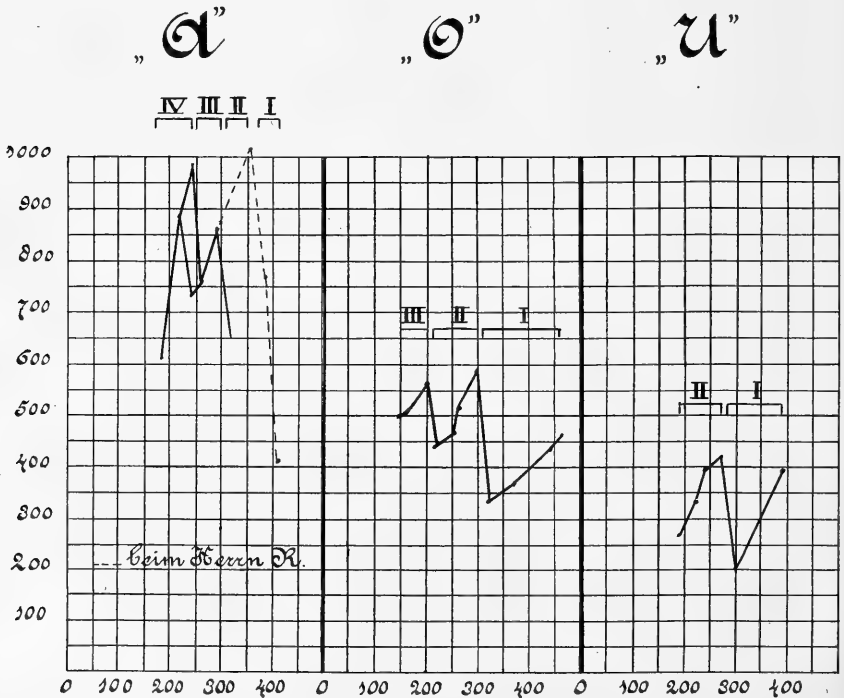


Fig. 11.

Der eigentümliche Gang der absoluten Schwingungszahlen des Haupttones bei den drei Vokalen ist daraus ohne weiteres ersichtlich: das allmähliche Steigen dieser Zahl mit dem Grundton, um jedesmal beim Ordnungszahlwechsel in schroffer Weise herabzusinken.

III.

Es ist nach zwei Seiten hin interessant, die bevorstehenden Befunde zu vergleichen mit denen früherer Untersucher. Erstens sind die nach subjektiver Methode gewonnenen Zahlen auf ihre Richtigkeit zu prüfen, denn wenn auch Auerbach¹⁾ mit Recht betont, dass bei einem Vergleich von sub- und objektiven Methoden mit dem psychophysischen Faktor Rechnung getragen werden muss, so ist anderseits der gefundene Wert des stärksten Tones der Vokale so viel grösser als die der anderen Partialtöne, dass ein direkter Vergleich wohl gestattet ist, vor allem, wo es sich nur um relative Grössen handelt.

Mit den Resultaten der objektiven Methoden ist ein Vergleich von vornherein möglich. Was nun die auf subjektivem Wege gewonnenen Resultate anbelangt, so müsste man an erster Stelle den epochemachenden Brief von Donders²⁾ an Brücke nennen, wobei zum ersten Male die Tatsache gezeigt wurde, dass die Mundhöhle bei verschiedenen Vokalen auf verschiedene Tonhöhen abgestimmt ist. Aber Donders hat nur die Flüstervokale untersucht, und weil dabei der Einfluss der wechselnden Tonhöhe auf den Mundstand wegfällt, so ist ein Vergleich mit Versuchen, wobei der Stimmtön benutzt wird, nicht gut möglich.

Auch Helmholtz³⁾ hat grösstenteils stumme Vokale mittels seiner Stimmgabelresonanzmethode untersucht. Doch scheint mit den Resonatoren auch die laute Stimme auf verschiedene Tonhöhen untersucht zu sein, obwohl man in seiner Arbeit vergebens nach einer präziseren Angabe der desbetreffenden Versuche sucht. Bekanntlich kam Helmholtz zu der Annahme, dass die Vokalklänge sich dadurch von den Klängen der meisten anderen musikalischen

1) Auerbach, Akustik, I. c S. 698.

2) Donders, Über die Natur der Vokale. Arch. f. d. holl. Beitr. z. Natur- u. Heilk. Bd. 1. 1858.

3) Helmholtz, Die Lehre von den Tonempfindungen, 3. Aufl., 1870.

Instrumente unterscheiden, „dass die Stärke ihrer Obertöne nicht von der Ordnungszahl derselben, sondern von deren absoluter Tonhöhe abhängen“.

So fand er für die Reihe *A, O, U* als feste verstärkte Partialtöne *b'', b'* und *f*. Beim Steigen des Grundtones wird also die Ordnungszahl des verstärkten Partialtones kleiner werden. Helmholtz erwähnt: „Übrigens ist es gerade beim *A* besonders auffallend, wie kleine Verschiedenheiten in der Tonhöhe beträchtlichen Abänderungen in dem Klange des Vokals entsprechen.“ In seinem Laboratorium hat Auerbach¹⁾ seine bekannten Untersuchungen gemacht, die eine Erweiterung der Helmholtz'schen Befunde in quantitativer Richtung darstellen, wobei es sich zeigte, dass wohl beim Steigen des Grundtones ein Fallen der Ordnungszahl des am meisten verstärkten Teiltones auftrat, jedoch derart, dass dessen absolute Tonhöhe mit dem Stimmtone steigt! Also keine feste Lage des sogenannten Haupttones!

Die betreffenden Tabellen für *A, O, U* mögen hier folgen, sie enthalten die Verteilung der Gesamtintensität 100 auf die einzelnen Partialtöne.

| Tonhöhe | I | II | III | IV | V | VI | VII |
|-------------------|----|----|-----|----|----|----|-----|
| Dumpfes U. | | | | | | | |
| <i>c</i> | 27 | 25 | 14 | 22 | 7 | 4 | 1 |
| <i>g</i> | 33 | 30 | 16 | 14 | 5 | 1 | — |
| <i>c'</i> | 40 | 28 | 10 | 19 | 3 | — | — |
| <i>g'</i> | 49 | ? | ? | — | — | — | — |
| Helles U. | | | | | | | |
| <i>c</i> | 20 | 31 | 23 | 16 | 5 | 3 | 2 |
| <i>g</i> | 18 | 45 | 24 | 8 | 3 | 2 | — |
| <i>c'</i> | 39 | 39 | 18 | 3 | 1 | — | — |
| <i>g'</i> | 61 | 28 | 9 | 2 | — | — | — |
| O. | | | | | | | |
| <i>c</i> | 9 | 16 | 36 | 14 | 12 | 9 | 4 |
| <i>g</i> | 19 | 46 | 17 | 11 | 6 | 1 | — |
| <i>c'</i> | 25 | 42 | 21 | 10 | 2 | — | — |
| <i>g'</i> | 42 | 38 | 16 | 3 | — | — | — |
| A. | | | | | | | |
| <i>c</i> | 5 | 7 | 12 | 20 | 15 | 30 | 7 |
| <i>g</i> | 8 | 13 | 17 | 30 | 22 | 8 | 2 |
| <i>c'</i> | 11 | 21 | 36 | 22 | 8 | 2 | — |
| <i>g'</i> | 19 | 42 | 25 | 10 | 2 | — | — |

1) Auerbach, Untersuchungen über die Natur des Vokalklages. Poggendorf's Annalen Erg.-Bd. 8. 1876.

Setzen wir nun die Ordnungszahlen der am meisten verstärkten Töne aus diesen Tabellen untereinander und daneben eine ähnliche Reihe aus meinen Zahlen, so bekommt man folgendes (*c* kommt bei mir nicht vor):

| Tonhöhe | Auerbach, Ordnungszahl des am meisten verstärkten Tones bei | | | | Benjamins und Versuchspersonen, Ordnungszahl des Haupttones bei | | |
|-----------|--|--------------------|----------|----------|---|----------|----------|
| | dumpfes <i>U</i> | helles <i>U</i> | <i>O</i> | <i>A</i> | <i>U</i> | <i>O</i> | <i>A</i> |
| <i>g</i> | 1 | 2 | 2 | 4 | 2 | 3 | 4 |
| <i>c'</i> | 1 | 1 | 2 | 3 | 2(1) | 2 | 3 |
| <i>g'</i> | 1 | 1 | 1 | 2 | 1 | 1 | 2 |

Daraus ist die merkwürdige Übereinstimmung dieser auf zwei so ganz verschiedene Weisen erlangten Zahlen ersichtlich.

Die kleinen Unterschiede können der verschiedenen Nationalität der Untersucher zugeschrieben werden. Da Auerbach seine Bestimmungen durch Schätzung mittels des mit Resonatoren bewaffneten Gehörs machte, so legt die Bestätigung seiner Resultate mittels einer reinen physikalischen Methode wohl ein Zeugnis ab von der grossen Ausbildung und Feinheit seines Gehörsinnes.

Von den mit objektiven Mitteln bearbeiteten Versuchen stehen zum Vergleiche natürlich obenan diejenigen, bei welchen auch die Schwingungen freier Luft, ohne Zwischenschaltung einer Membran studiert wurden. Es sind dies die Arbeiten von Raps¹⁾ und neuerdings von Peters²⁾. Letzterer hat leider noch keine näheren Resultate veröffentlicht. Was Raps betrifft, so stimmen seine Versuche in vielen Hinsichten mit den meinigen überein. Erstens benutzt er keine Membran, sondern er lässt die Strahlen einer intermittierenden Lichtquelle zur Hälfte durch ruhende, zur anderen durch die von der Stimme tönende Luft gehen; beide Hälften werden vereint, also zur Interferenz gebracht und die stattfindende, schwingende Bewegung der Interferenzstreifen photographiert, wobei Raps schöne Kurven bekommen hat. Nur die Vokale *A*, *O*, *U* wurden untersucht, und zwar musste ziemlich laut gesungen werden, um brauchbare

1) A. Raps, Über Luftschwingungen, Wiedemann's Annalen Bd. 50. 1893.

2) W. E. Peters, A new and accurate Method of photographing speech.

Amplituden zu bekommen. Weiter hatte seine Stimme denselben brauchbaren Umfang wie die meinige, von *fis* oder *gis* bis *e'*. Mit seiner Schlussfolgerung stimmen meine Ergebnisse vollkommen überein. Sie lautet: „Aus den hier vorliegenden Versuchsergebnissen geht hervor, dass die kräftig gesungenen Vokale *A*, *O*, *U* einen besonders stark ausgeprägten Oberton enthalten. Derselbe hat keine feste Ordnungszahl, sondern bei steigender Tonhöhe sinkt seine Ordnungszahl. Der Ton ist auch nicht von absolut fester Tonhöhe, sondern nimmt eine solche Höhe innerhalb eines gewissen Bereiches an, dass er harmonisch zum Grundton ist.“

Jetzt bin ich zu den vielen Resultaten gekommen, die durch Vermittlung von Membranen erhalten sind, und da möchte ich sofort betonen, dass es sich in meinem Falle nur um den Hauptton, den energetisch stärksten Ton der Vokale handelt, während wir die Zusammensetzung der Vokale aus weiteren Partialtönen vorläufig nicht in Betracht ziehen. Es dürfte zu weit führen, wenn ich alle diesbezüglichen Arbeiten zum Vergleich heranziehen würde. Die entweder mittels Fourier'scher Analyse (eventuell mit der Hermann'schen Schwerpunktsbestimmung) oder mittels der von Hermann angegebenen Proportionalausmessung und bei kleinen äquidistanten Zacken mit der einfachen Auszählung gefundenen Tatsachen haben gelehrt, dass es bei jedem Vokal ein mehr oder weniger ausdehnbares Gebiet von Obertönen gibt, die besonders verstärkt sind. Die engsten Grenzen sind dabei von Hermann¹⁾ gefunden. Ich werde mich hauptsächlich an seine Arbeiten halten. Natürlich sind die verdienstvollen Arbeiten von Boeke, Hensen, Pipping, Scripture, Lloyd, Samojloff, Struycken, Poirot und vieler anderen nicht weniger wert, herangezogen zu werden, aber es handelt sich hier darum, das Prinzip zu vergleichen, und nicht um Einzelheiten.

Hermann, der bekanntlich hauptsächlich den Edison'schen Phonographen benutzte, hat als Resultat seiner Forschungen gefunden: erstens eine annähernd feste Lage des charakteristischen Tones oder Formanten, zweitens, dass dieser Ton auch unharmonisch zum Stimmtone sein kann, drittens, dass der Grundton der Vokale, den man doch mit dem Ohre am stärksten wahrnimmt, in den Kurven schlecht ausgeprägt ist.

1) L. Hermann in vielen Arbeiten in diesem Archiv.

1. Aus dem ersten Satze folgt, dass die Ordnungszahl des Formanten beim Steigen des Grundtones fallen muss. Setzen wir die vergleichbaren Werte der Ordnungszahl von Hermann und die mit meiner Stimme gewonnenen nebeneinander, so bekommen wir:

| Stimm- note | Hermann | | | Benjamins | | |
|----------------|----------|----------|------------|-----------|----------|----------|
| | <i>A</i> | <i>O</i> | <i>U</i> | <i>A</i> | <i>O</i> | <i>U</i> |
| <i>g</i> | 4 | 3 | 3 (1) | 4 | 3 | 2 |
| <i>a</i> | 3 | 3 | — | 4 | 2 | — |
| <i>b</i> | 3 | 2—3 | 2—3 | 3 | 2 | 2 |
| <i>c'</i> | 3 | 2 | (später 1) | 3 | 2 | 2 (1) |
| <i>d'</i> | 2 | 2 | 2 | 3 | 2 (1) | 1 |
| <i>e'</i> | — | 2 | — | 2 | 1—2 | — |

Was *A* anbelangt, ist der Unterschied nicht gross, etwas grösser bei *O* und *U*, wobei auch die Schwingungszahlen folgendermaassen mehr oder weniger abweichen:

Für *A* findet Hermann einen Formant zwischen e^2-gis^2 und ich e^2-ais^2 (650—970 v. d.),

und für *O* findet Hermann einen Formant zwischen e^2-dis^2 und ich e^2-dis^2 (330—611 v. d.),

für *U* findet Hermann einen Formant zwischen $c'-f'$ und d^2-e^2 und ich $c'-cis^2$ (256—546 v. d.).

Obwohl bis jetzt bei meinen Versuchen also nur für *A* von einer annähernd festen Lage des Formanten die Rede sein kann, so wird es noch schwerer, davon zu sprechen, wenn die Zahlen der Stimme des hohen Tenors Herrn de R. und die meines Töchterchens herangezogen werden.

Herr de R. hat z. B. für *A* einen Hauptton zwischen $gis'-c^3$ (412—1031 v. d.),

mein Töchterchen hat für *A* einen Hauptton zwischen $ais'-cis^3$ (916—1100 v. d.).

Für *O* sind die Zahlen von Herrn de R. $fis'-dis^2$ (369—611 v. d.) und von meinem Töchterchen ais^1-ais^2 (458—916 v. d.).

Für *U* hat Herr de R. einen Hauptton zwischen $d'-gis'$ (288 bis 402 v. d.),

und für *U* hat das Mädchen auf der einzigen Note, die sie kräftig genug sagen konnte, g' (388 v. d.).

Bei viel Widersprechendem ist erfreulicherweise doch auch etwas Übereinstimmendes. Die Gegend des Haupttones nämlich

liegt bei allen Autoren, so auch bei mir, für *U* am tiefsten, dann kommt *O*, und schliesslich ist sie beim *A* noch höher.

2. Was nun die Möglichkeit eines zum Grundtone unharmonischen Formanten anlangt, so haben bekanntlich mehrere Autoren, wie Auerbach¹⁾ und Pipping²⁾, das Vorkommen eines unharmonischen Partialtones für unmöglich erklärt.

Natürlich widerlegen meine Versuche dieses Vorkommen keineswegs, jedoch will ich betonen, dass sich in meinen Röhren nur harmonische Partialtöne gezeigt haben (wobei natürlich nur die Versuche, welche unter Benutzung des Kehltonschreibers ausgeführt sind, berücksichtigt werden können).

3. Das Zurücktretten des Grundtones ist auch bei meinen Röhren wieder deutlich. Nur bei den höheren Tönen des *A* und *O* besteht die Neigung zum Überwiegen des Stimmtones, während beim *U* eher der Grundton zum Hauptton wird, was auch Hermann in seiner vierten Arbeit beschrieben hat.

Zum Schluss dieses Abschnittes möchte ich noch die Ergebnisse meiner vergleichenden Versuche zwischen Röhre und Phonographen erwähnen, während ich auch imstande bin, die in unseren Laboratoriumsbüchern eingetragenen Zahlen der vielen Fourier'schen Analysen, die Herr de Rochemont (in meinen Tabelle als Herr de R. angedeutet) früher von seiner eigenen Stimme gemacht hat, wiederzugeben.

Beim Vokal *A*, auf einen Stimmtone von 279 v. d. gesprochen, wurde in der Röhre eine Wellenlänge von 38 cm gemessen, was einem Hauptton von 868 v. d. entspricht, also annähernd dem dritten Partialton.

Die Fourier'sche Analyse ergab nun folgende Amplituden:

| C_1 | C_2 | C_3 | C_4 | C_5 | C_6 | C_7 | C_8 | C_9 | C_{10} | C_{11} | C_{12} |
|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|----------|----------|----------|
| 2 | 3,1 | 17,1 | 38,2 | 4,1 | 0 | 2,8 | 1 | 1,4 | 2,8 | 2,2 | 2,2 |

was nach den Intensitäten umgerechnet $\sqrt{n^2 I^2}$ gibt:

| I_1 | I_2 | I_3 | I_4 | I_5 | I_6 | I_7 | I_8 | I_9 | I_{10} | I_{11} | I_{12} |
|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|----------|----------|----------|
| 2 | 6 | 51 | 152 | 20 | 0 | 14 | 8 | 12 | 28 | 24 | 26 |

Der vierte Partialton wird also nach der Analyse der stärkste Ton sein, was nicht ganz mit der direkten physischen Registrierung in der Röhre stimmt

1) Auerbach, Akustik, I. c.

2) Pipping, Über die Theorie der Vokale. Acta soc. scient-Fenniae 1894. — Zur Lehre von den Vokalklängen. Zeitschr. f. Biol. Bd. 27. 1890, und Bd. 31. 1895.

Für *O* bekam ich folgendes: Stimmtton 258 v. d. In der Röhre kam eine Wellenlänge $\lambda = 64/65$ cm oder $n' = 507/515$ v. d., was dem zweiten Partialton entspricht. Die Analyse gab:

| | | | | | | | | | | | |
|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|----------|----------|----------|
| C_1 | C_2 | C_3 | C_4 | C_5 | C_6 | C_7 | C_8 | C_9 | C_{10} | C_{11} | C_{12} |
| 2,2 | 80,6 | 5,6 | 12,2 | 4 | 1 | 2 | 2,2 | 2,8 | 2 | 1 | 1 |

oder in Intensitätszahlen:

| | | | | | | | | | | | |
|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|----------|----------|----------|
| I_1 | I_2 | I_3 | I_4 | I_5 | I_6 | I_7 | I_8 | I_9 | I_{10} | I_{11} | I_{12} |
| 2 | 161 | 16 | 36 | 20 | 6 | 14 | 17 | 23 | 20 | 11 | 12 |

Der zweite Partialton ist hiernach der stärkste, was vollkommen mit dem in der Röhre registrierten Ton stimmt.

Für „*U*“ wurde auf dem Stimmtton von 287 v. d. ein $\lambda = 114$ cm in der Röhre gefunden oder $n' = 288$, was mit dem Grundton übereinkommt.

Bei der Analyse ergab sich:

| | | | | | | | | | | | |
|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|----------|----------|----------|
| C_1 | C_2 | C_3 | C_4 | C_5 | C_6 | C_7 | C_8 | C_9 | C_{10} | C_{11} | C_{12} |
| 5,3 | 9,4 | 17,4 | 4,1 | 9 | 1 | 1,4 | 1 | 2 | 1,4 | 1 | 0 |

was folgende Intensitäten gibt:

| | | | | | | | | | | | |
|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|----------|----------|----------|
| I_1 | I_2 | I_3 | I_4 | I_5 | I_6 | I_7 | I_8 | I_9 | I_{10} | I_{11} | I_{12} |
| 5 | 18 | 52 | 16 | 45 | 6 | 9 | 8 | 18 | 13 | 11 | 0 |

Hier soll der dritte Partialton der Hauptton sein, was nicht übereinstimmt mit der Röhre.

Nach diesen Kontrollversuchen können wir also sagen, dass die Ergebnisse der Röhrenversuche sich auch bei direktem Vergleich nicht mit der Analyse der Phonographenglyphyk decken. Die Ordnungszahlen der Formanten, die Herr de Rochemont früher bei der Analyse bekam, werde ich jetzt neben die Befunde der Staubfiguren stellen.

| | Grundton v. d. | Ordnungszahl des Haupttones | |
|--------------------------|-------------------|-----------------------------|--------------|
| | | Glyphyk | Staubfiguren |
| Vokal <i>A</i> | 203 | 4 | — |
| | 253 | 4 | 3 |
| | 304 | 3 | 3 |
| | 390 | 2 | 2 |
| Vokal <i>O</i> | 254 | 4 | 2 |
| | 274 | 3 | 2 |
| Vokal <i>U</i> | 293 | 3 | 1 |
| | 304 | 2 | 1 |

Vor allem besteht beim *O* und *U* wieder keine Übereinstimmung.

Wenn es erlaubt ist, aus dem Vorangehenden eine Schlussfolgerung zu ziehen, so darf sie sich natürlich nicht über die Natur der Vokale aussprechen, da doch nur eine Teilerscheinung des Vokalklanges dabei untersucht ist; diese bildet aber einen so wichtigen Anteil bei den üblichen Betrachtungen, dass doch eine Berechtigung vorliegt, um aus der Fülle von Theorien eine als die mir am meisten sympathische auszuwählen, und so möchte ich mich folgender Zusammenfassung aus Auerbach's Akustik anschließen: „Der Klang der Vokale beruht auf dem Tableau der Intensitäten der Partialtöne, und zwar zunächst für einen bestimmten Sington, für einen anderen Sington ist das Tableau ein anderes.

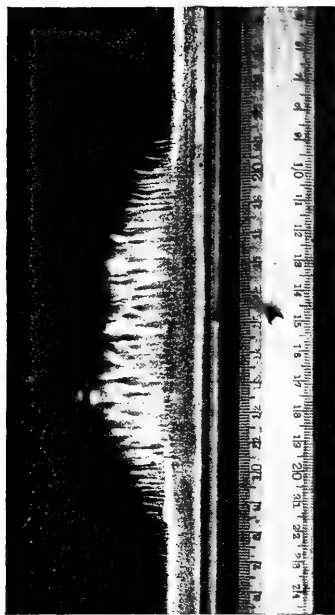
Man kann das so ausdrücken, dass der Klang in erster Linie von der absoluten Lage des Verstärkungsgebietes bzw. des charakteristischen Tones abhängt, in zweiter aber von der relativen Verteilung, wobei die Anpassung an das harmonische Verhältnis erfolgt, unharmonische Töne also ausgeschlossen erscheinen. Man kann aber — und das ist viel einfacher und der Gesamtheit des Phänomens entsprechender — auch sagen: der Klang hängt nur vom relativen Verteilungsgesetz ab, mit veränderter Singhöhe ändert sich dieses Gesetz und damit der Klang des Vokals. In der Tat kann niemand behaupten, dass es einen von der Tonhöhe durchaus unabhängigen Vokalklang gibt, ja, in manchen Fällen wird die Änderung so stark, dass sie von der Grössenordnung der Verschiedenheit des Klanges zweier verschiedener Vokale wird.“

VI.

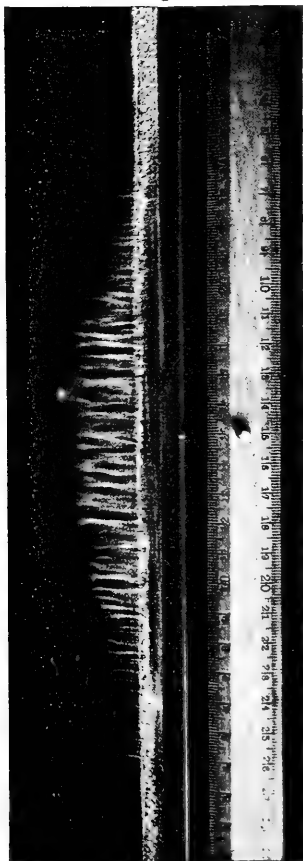
Ohne tiefer auf die Sache einzugehen, will ich jetzt schon erwähnen, dass man zum Studium der Zusammensetzung der Vokale auch wohl die Staubfiguren benutzen kann. Es war in dieser Arbeit hauptsächlich die Aufgabe, den Hauptton der Vokale zu untersuchen, doch kam dabei schon einiges über das Vorkommen anderer Partialtöne in den Figuren zum Vorschein, das ein näheres Studium hiervon wünschenswert erscheinen lässt.

Obertöne in den Staubfiguren sind schon ein paarmal erwähnt worden. So finden wir bei Schwendt¹⁾ erwähnt, dass in seinen

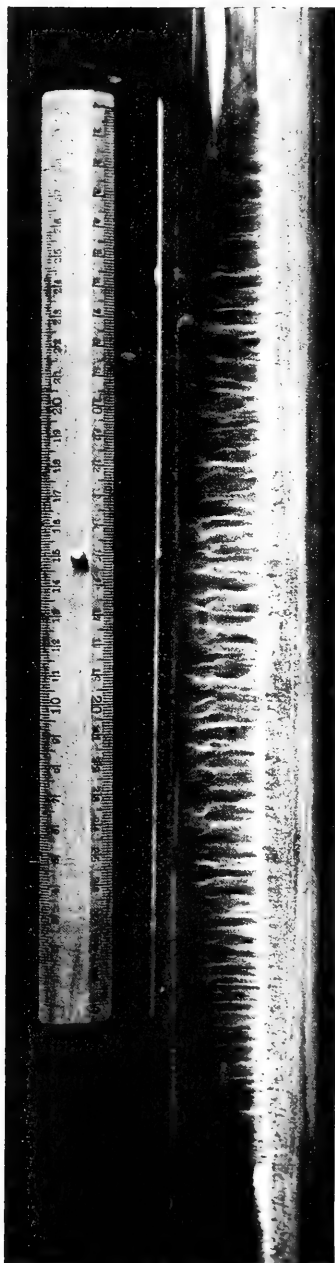
1) Schwendt, Experimentelle Bestimmungen der Wellenlänge usw. Pflüger's Arch. Bd. 75. 1899.



"a"



"o"



"u"

Fig. 12. Schwingungsbänder der drei Vokale. Röhre $\frac{5}{14}$ s, Tonhöhe d' . Es wurde annähernd mit derselben Kraft gesprochen.

weiteren Röhren niemals Obertöne in Form kleiner Bäuche zum Vorschein kamen, aber wohl sah er dieselben, wenn er sich einer zu engen Röhre bediente.

Stets war dabei die Wellenlinie ganz regelmässig, nur einen einzigen Ton darstellend.

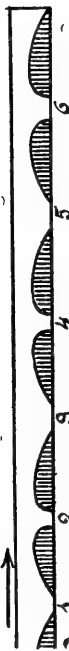


Fig. 13.

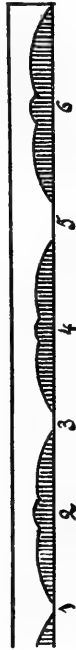


Fig. 14.

Bei Kayser¹⁾ finde ich, dass das Auftreten von starken Obertönen wohl einmal die sichere Messung seiner Staubfiguren unmöglich machte. Es ist begreiflich, dass bei dem bisherigen Gebrauch der Kundt'schen Röhre die Obertonfrage sich nicht oft

1) M. Kayser, Bestimmung des Verhältnisses der spezifischen Wärmen usw. durch Schallgeschwindigkeit Bd. 2. 1877.

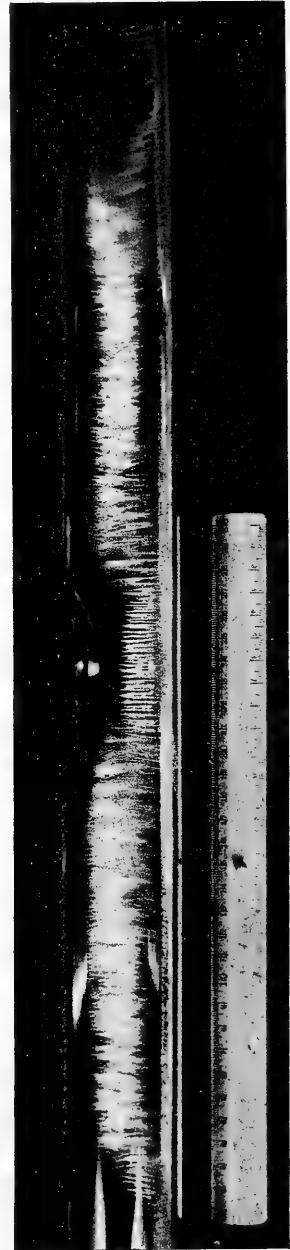


Fig. 15. Vokal „O“ auf e' gesprochen. Röhre $\frac{5}{148}$ cm. Registrierter Grundton, nebst zweitem Partialton. Zum Vergleich ein Zentimetermaass.

in den Vordergrund drängte. Die untersuchten Töne wurden fast stets musikalisch und auch physisch möglichst rein genommen.

Bei der zusammengesetzten Schwingungsform der Vokale liegt die Sache einigermaassen anders. Die Betrachtung der Photographien (Fig. 12) zeigt den Unterschied in der Gestalt der Schwingungsbäuche der auf derselben Tonhöhe in derselben Röhre gesprochenen drei Vokale. *A* gibt immer kürzere, verhältnismässig hohe Figuren, *O* längere und *U* die längsten. Dabei bedenke man wohl, dass, je lauter man in den Röhren spricht oder singt, je länger die Figuren im Schwingungsbauche werden. Sieht man die Figuren genauer an, so wird man öfters sehen, dass nur je der Zweite sich vollkommen gleich ist. Dies hängt damit zusammen, dass die zwei zu einer Welle gehörigen Schwingungsbäuche eine entgegengesetzte Phase vorstellen. Bei den Messungen sind sie aber alle einander vollkommen gleich. (Fig. 13.)

Wird nun in den Knotenpunkten *2*, *4* und *6* auch eine stärkere Luftbewegung stattfinden, so ist ersichtlich, dass damit eine sehr grosse Welle registriert wird von der halben Schwingungszahl. (Fig. 14.)

Dies sieht man bei den Tönen, wo der zweite Partialton mit dem Grundton abwechselnd auftritt, wie wir es bereits früher für *O* sahen. Die Photographie (Fig. 15) stellt diesen Grundton des *O* dar, auf *e'* in der Röhre $\frac{5}{148}$ gesprochen.

Bei meinem Töchterchen trat auch bei *A* auf *a'* gesungen eine derartige Figur auf, wobei dann der zweite Partialton in einer eigentümlichen Form zum Vorschein kam, die wohl ein wenig an den Phonographenglyphik erinnert. (Fig. 16.)



Fig. 16.

Nimmt man nun engere Röhren, so entstehen die Obertöne viel leichter, und so liegt hier wahrscheinlich ein dankbares Terrain für die Nachforschung der Vokalfrage vor, auch in der Richtung der Zergliederung in mehrere Partialtöne.

(Aus der I. medizinischen Klinik zu München.)

Der Einfluss der Splanchnicusreizung auf den Ablauf der Verdauungsbewegungen.

Röntgenversuche an der Katze.

Von

Dr. **Ph. Klee.**

(Mit 9 Textfiguren.)

In früheren Versuchen¹⁾ wurde gezeigt, dass die von Cannon²⁾ in die Tierphysiologie eingeführte radiologische Methode die Möglichkeit gibt, die noch umstrittenen Fragen der äusseren Innervation der Magen-Darmbewegungen von einem neuen Gesichtspunkte aus in Angriff zu nehmen.

Die gewöhnlichen Versuchsmethoden älterer Experimente über den Einfluss efferenter Nerven auf die Verdauungsbewegungen war die Beobachtung oder Registrierung von Bewegungsänderungen der Magen-Darmmuskulatur, meist nur an einer umschriebenen Stelle. Das Röntgenverfahren lässt die Wirkung dieser Nerven auf die Beförderung des Inhaltes des Magens und Darmes erkennen. Gerade diese Frage erscheint für das Verständnis nervöser Motilitätsstörungen beim Menschen von besonderer Wichtigkeit. Dass bei der Mannigfaltigkeit nervöser und mechanischer Reflexe am Magen-Darm-Kanal Steigerung oder Hemmung der Tätigkeit der Magen-Darmmuskulatur nicht gleichbedeutend ist mit der Förderung oder Zurückhaltung der Ingesta, wurde früher bereits betont.

1) Klee, Der Einfluss der Vagusreizung auf den Ablauf der Verdauungsbewegungen. Pflüger's Arch. Bd. 145 S. 557. 1912, und 29. Kongress für innere Medizin 1912 S. 171.

2) Cannon, The mechanical factors of digestion. Arnold, London 1911. Zusammenfassende Darstellung.

Es gelang mit Hilfe der Röntgenmethode, die Einwirkung des Vagus auf Magenperistaltik und Verweildauer der Speisen im Magen, auf die Reflexe und das rhythmische Spiel der Sphinkteren, auf die Dünn- und Dickdarmpassage unter verschiedenen Versuchsbedingungen festzustellen.

Die Absicht dieser Arbeit war es, mit dem gleichen Verfahren den Einfluss des Splanchnicus zu untersuchen.

Die in der Literatur vorliegenden Versuche über die Wirkung des Splanchnicus auf die Bewegungen des Verdauungskanals sind zahlreich und zum Teil voller Widersprüche. Es ist anzunehmen, dass sich viele dieser widersprechenden Angaben aus den oft schwer zu beurteilenden und leicht zu Fehlerquellen führenden Methoden erklärt, die eine Eröffnung der Bauchhöhle, Einbinden eines Ballons usw. nötig machen. Gerade für die Beurteilung von Nerven- einflüssen sind die durch diese Eingriffe auftretenden störenden Reflexe nicht zu unterschätzen. Wertheimer¹⁾, Bayliss und Starling²⁾, Hotz³⁾ u. a. stellten diese Reflexe im Experiment dar. Magnus⁴⁾ wies ausdrücklich auf sie hin.

Auf eine ausführliche Wiedergabe der älteren Literatur soll verzichtet werden. Es sei auf die zusammenfassende Darstellung von Starling⁵⁾ in den Ergebnissen der Physiologie verwiesen.

Im Vergleich zu meinen Resultaten sind folgende Arbeiten von Interesse:

Im Magen fand Contejean⁶⁾ 1892 bei Splanchnicusreizung tetanische Kontraktion aller Muskeln des Magens, speziell der zirkulären Fasern,

1) E. Wertheimer, Inhibition réflexe du tonus et des mouvements de l'estomac. Arch. de physiol. t. 5 sér. 4. p. 379. 1892.

2) Bayliss and Starling, The movements and innervation of the small intestine. Part. I. Journ. of Physiol. vol. 24 p. 99. 1899. — Parts II and III. Journ. of Physiol. vol. 31 p. 260. 1902.

3) G. Hotz, Beiträge zur Pathologie der Darmbewegungen. Mitt. a. d. Grenzgeb. d. Medizin u. Chirurgie Bd. 20 S. 256. 1909.

4) Magnus, Die Bewegungen des Verdauungsrohres. Handb. d. physiol. Methodik von R. Tigerstedt Bd. 2 Abt. 2 S. 99. 1903.

5) Starling, Überblick über den gegenwärtigen Stand der Kenntnisse über die Bewegungen und die Innervation des Verdauungskanals. Ergebn. d. Physiol. Bd. 2 S. 446. 1902.

6) Contejean, Action des nerfs pneumogastrique et grand sympathique sur l'estomac chez les batraciens. Arch. de physiol. sér. 5 t. 4 p. 640. 1892.

dagegen Morat¹⁾ 1893 Sinken des Tonus und Verschwinden der Kontraktionen. Nach Page May²⁾ (1904) hat der Splanchnicus keinen direkten Einfluss, weder motorischen noch hemmenden, auf die Magenbewegung. Er glaubt, dass der motorische Effekt, den frühere Beobachter sahen, auf einer Kontraktion des Zwerchfelles beruhe, und der gelegentliche hemmende Effekt durch die Kontraktion der Blutgefäße infolge der Splanchnicusreizung und die dadurch gesetzte Zirkulationsstörung zu erklären sei. Im Gegensatz zu ihm fand Elliot³⁾ 1905 wieder Erschlaffung des Magens und Hemmung der Bewegungen.

Nicht so widerspruchsvoll wie am Magen erscheinen die Angaben über die Wirkung des Splanchnicus auf den Dünndarm. Wenn man von den ältesten Untersuchungen absieht, in denen der Splanchnicus als motorischer Dünndarmnerv angesehen wurde, ist die von Pflüger⁴⁾ 1857 zuerst bewiesene Hemmungswirkung des Splanchnicus auf den Dünndarm nur selten bestritten worden. Legros und Onimus⁵⁾ fanden niemals Erschlaffung, sondern Tonuszunahme als Folge der Splanchnicusreizung. Jacobij⁶⁾ (1892) sah auf Reizung des Hauptstammes des Splanchnicus Hemmung der durch Vagusreizung entstandenen peristaltischen Bewegungen unter Kontraktion der Gefäße. Morat⁷⁾ (1893) konstatiert Sinken des Tonus. Courtade und Guyon⁸⁾ (1892) fanden Erschlaffung der Längsmuskulatur und tonische Kontraktion der Ringmuskulatur, dabei Verminderung der rhythmischen Bewegungen. Nach Bunch⁹⁾ (1897) enthalten die Splanchnici bei allen Tieren zwei verschiedene Fasern, Kontraktion verstärkende und Kontraktion vermindernde. Pal¹⁰⁾ schliesst aus seinen Versuchen, dass der Splanchnicus motorischer Nerv für den Dünndarm sei, dass er durch seine motorischen Leistungen die Hemmungserscheinungen hervorruft und durch denselben auch den Darmtonus reguliere. Bayliss und Starling¹¹⁾ schreiben dem Splanchnicus reine Hemmungswirkung

1) Morat, Sur quelques particularités de l'innervation motrice de l'estomac et de l'intestin. Arch. de physiol. sér. 5 t. 5 p. 142. 1893.

2) Page May, The innervation of the sphincters and musculature of the stomach. Journ. of physiol. vol. 31 p. 260. 1904.

3) Elliot, The action of adrenalin. Journ. of physiol. vol. 32 p. 401. 1905.

4) Pflüger, Über das Hemmungsnervensystem für die peristaltischen Bewegungen der Därme. Berlin 1857.

5) Legros und Onimus, Journ. de l'anatomie et de la physiol. 1869. Zitiert nach Pal, Arch. f. Verdauungskrankh. Bd. 5. 1899.

6) Jacobij, Beiträge zur physiol. und pharmakol. Kenntnis der Darmbewegungen usw. Arch. f. exper. Path. u. Pharm. Bd. 29 S. 171. 1892.

7) Morat, l. c.

8) Courtade et Guyon, Influence motrice du grand sympathique sur l'intestine grêle. Arch. de phys. sér. 5 t. 9 p. 422. 1897.

9) Bunch, On the origin, course and cell-connections of the viscero-motor nerves of the small intestine. Journ. of physiol. vol. 22 p. 357. 1897/98.

10) J. Pal, Über den motorischen Einfluss des Splanchnicus auf den Dünndarm. Arch. f. Verdauungskrankh. Bd. 5 S. 303. 1899.

11) Bayliss and Starling, l. c.

zu, unabhängig von seiner vasokonstriktorischen Eigenschaft. Niemals beobachteten sie am Darm irgendeinen motorischen Effekt

Unsicher wie die Magenwirkung ist auch unsere Kenntnis von der Wirkung des Splanchnicus auf den Dickdarm. Nach Pflüger¹⁾ können die Bewegungen des Dickdarms durch Reizung der Splanchnici weder gehemmt noch angeregt werden. Ebenso sahen Bayliss und Starling²⁾ keine Wirkung des Splanchnicus superior, wohl aber hemmende Wirkung der Splanchnici inferiores. Boehm³⁾ hat in jüngster Zeit mit Hebel- und Ballonregistrierung Innervationsversuche am Dickdarm angestellt und kommt zu dem Resultate, dass der Splanchnicus superior sowohl Tonusverminderung wie Tonusvermehrung am Dickdarm hervorrufen könne. Die Antiperistaltik blieb in den meisten Fällen unverändert. Mitunter schienen sich die einzelnen Wellen etwas abzuflachen. Die Kontraktionsringe am Ende des proximalen Kolons konnten nie zur vollständigen Erschlaffung gebracht werden. Zuweilen erweiterten sie sich unter dem Einflusse der Reizung etwas. Das distale Kolon verharrte in den meisten Fällen in Ruhe.

Die Wirkung des Sympathicus auf die Sphinkteren untersuchte Elliot⁴⁾. Er fand bei Sympathicusreizung Kontraktion des Sphincter pylori und Sphincter ileocolicus.

Angaben über die Bewegungen des Inhalts des Magens und Darms bei Sympathicusreizung finden sich in der mir vorliegenden Literatur nicht.

Eigene Versuche.

Meine im Vorliegenden geschilderten Ergebnisse gründen sich auf Versuche an 35 Katzen. Vor dem Versuche hatten die Tiere 24 Stunden gehungert. Die Versuchsanordnung war im wesentlichen dieselbe, wie ich sie früher beschrieben habe.

Um Narkose und psychische Einflüsse zu vermeiden, wurden auch hier die Tiere nach dem Verfahren von Sherrington⁵⁾ dekapitiert. Da hierbei mit dem Gehirn und der Medulla oblongata das Vaguszentrum entfernt ist, wurde noch eine weitere Versuchsreihe nötig, bei der Vaguseinflüsse erhalten blieben. In diesen Ver-

1) Pflüger, l. c.

2) Bayliss and Starling, The movements and innervation of the large intestine. Journ. of physiol. vol. 26 p. 107. 1900.

3) Boehm, Über den Einfluss des Nervus sympathicus und anderer autonomer Nerven auf die Bewegungen des Dickdarms. Arch. f. exper. Path. u. Pharm. Bd. 72 S. 1. 1913.

4) Elliot, l. c., und The innervation of the ileo-colic sphincter. Journ. of physiol. vol. 31 p. 157. 1904.

5) Sherrington, A mammalian spinal preparation. Journ. of physiol. vol. 38 p. 375. 1909.

suchen wurde bloss das Grosshirn durch einen Schnitt von dem Hirnstamm getrennt (Dezerebration). In zwei Fällen wurde das Rückenmark vom Brustmark abwärts zerstört. In zwei Fällen wurden die Nebennieren vor der Reizung exstirpiert.

Die grossen Splanchnici wurden retroperitoneal beiderseits durchschnitten. Das Peritoneum blieb intakt. Wird nur ein Splanchnicus durchschnitten, bekommt man reflektorische Hemmung und keine deutlichen Magen-Darmbewegungen. Das periphere Ende wurde — fast in allen Fällen nur einseitig, und zwar rechts — auf eine Elektrode gelegt und mit Hilfe eines Kronecker'schen Schlitteninduktoriums (10 000 Windungen, Eichungsskala 1—10 000) in wechselnden Zeitabständen faradisch gereizt. Die Reizstärke schwankte zwischen 200 und 4000 Einheiten.

Den zum Versuch fertig präparierten Tieren wurde mittels Schlundsonde Wismut-Kartoffelbrei (5 : 25 g) in den Magen eingeführt. Dann wurden sie auf das Durchleuchtungsbrett gelegt, und die Magen-Darmbewegungen vor, während und nach Splanchnicusreizung beobachtet. Die Registrierung der Änderungen des Wismutschattens erfolgte durch Schirmpausen oder photographische Aufnahmen¹⁾.

Die Beobachtungszeit betrug bis zu 12 Stunden.

Im einzelnen war die Versuchsanordnung folgende: Äthernarkose, Tracheotomie, künstliche Atmung mit A. E. C.-Narkose, Längsschnitt an der Grenze der langen Rückenmuskeln und queren Bauchmuskeln dicht unter der letzten Rippe, Präparation und Durchscheidung des Nervus splanchnicus major beiderseits retroperitoneal 1—2 cm zentralwärts vom Ganglion coeliacum. Der rechte Splanchnicus wird angeschlungen und auf eine Ludwig'sche Versenkelektrode gelegt, diese fixiert. Naht. Unterbindung der Karotiden. Darauf entweder nach weiterer Unterbindung der Aa. vertebrales und der übrigen Halsgefässe Abtrennung des Kopfes im Atlantooccipitalgelenk oder nach Trepanation

1) Die Durchleuchtungen und Aufnahmen erfolgten in dem Tierexperimentierzimmer. Von der Röntgenapparatur befand sich hier nur der Durchleuchtungstisch (mit Röhre) und ein Hebel zum Einschalten des Primärstromes. Induktorium, Unterbrecher, Reguliertisch usw. standen in dem seitlich eine Etage tiefer liegenden klinisch-diagnostischen Röntgenkabinett, von dem aus eine gut isolierte Leitung den Sekundärstrom zur Röhre führte. Auf diese Weise war die Fortführung des Versuches in dem Tierexperimentierzimmer ermöglicht bzw. erübrigte sich die Aufstellung eines zweiten vollständigen Röntgenapparates. Die sich gut bewährende Einrichtung (von der Firma Reiniger, Gebbert & Schall ausgeführt) wird im Zentralblatt für Röntgenstrahlen von Herrn Privatdozent Dr. Otten und mir kurz beschrieben werden.

am rechten Planum temporale-Schnitt durch den Hirnstamm dicht vor dem Tentorium cerebelli. Abstellung der Narkose, künstliche Erwärmung auf elektrisch erwärmbarem Operationsbrett.

Sobald die Narkose abgeklungen ist und das Tier wieder lebhaftere Reflexe zeigt, Einführung von Wismutbrei in den Magen und Aufbinden des Tieres auf das Röntgenbrett. Bei guter Magen-Darmtätigkeit photographische Aufnahme vor und nach Splanchnicusreizung sowie Schirmbeobachtung.

I. Splanchnicusreizung bei Ausschaltung des Vaguszentrum.

In diesen Versuchen wurde dekapitiert. Die dekapitierten Tiere lassen sich bei künstlicher Atmung und Erwärmung ohne Gehirn und Medulla oblongata bis zu 28 Stunden bei guter Herztätigkeit und guten Reflexen erhalten. Der Ablauf der Verdauungsbewegungen kann im Röntgenbilde von der Magenentleerung bis zur Defäkation verfolgt werden. Infolge des fehlenden Vaguseinflusses sind die Bewegungen langsamer und unregelmässiger als beim Normalen. Vor allem ist die Magenentleerung verspätet und verzögert, die Sphinktertätigkeit unregelmässig und die Dünndarmpassage verlangsamt. Die in den folgenden Versuchen vorgenommene Splanchnicusdurchschneidung verringert diese Abweichungen vom Normalen sehr. Die Einzelheiten der durch die Dekapitation verursachten Veränderungen des normalen Ablaufes der Verdauungsbewegungen sind früher ausführlich geschildert worden.

Ein nochmals zur Kontrolle vorgenommener Versuch mit Dekapitation und Splanchnikotomie bestätigte die früher gewonnenen Resultate:

- 25 Minuten nach Fütterung mit Wismutbrei traten regelmässige lebhaftere peristaltische Wellen des Pylorusteiles des Magens auf;
- nach 40 Minuten füllte sich der Dünndarm. Es zeigten sich lebhaftere Dünndarmperistaltik und rhythmische Segmentationen;
- nach 4 $\frac{1}{2}$ Stunden war Dickdarmfüllung zu bemerken.

Nachdem die erste Durchleuchtung gezeigt hatte, dass den Versuchen entsprechend regelmässig Magenperistaltik und Magenentleerung auftrat, wurde der Splanchnicus faradisch gereizt.

In einigen Fällen verharrte der Magen dauernd in Ruhe. Es zeigten sich nicht die geringsten Bewegungen. Es handelte sich dann entweder um kranke Katzen, oder die Tiere hatten vorher aus Versehen Fressen erhalten.

a) Wirkung auf Magenperistaltik und Magenentleerung.

Die Reizung des Splanchnicus war, wenn die Elektrode richtig lag und eine genügende Stromstärke angewandt wurde, stets von einem deutlichen Effekt auf den arbeitenden Magen gefolgt. Die Wirkung war immer eine hemmende. Niemals konnte ein motorischer Einfluss festgestellt werden. Am deutlichsten zeigte sich die Hemmung an dem lebhaft sich bewegenden Pylorusteil des Magens. Zunächst standen die vorher regelmässig von der Grenze des Pylorusteiles zum Pylorus hinlaufenden peristaltischen Wellen still, es war keine Bewegung am Magen mehr zu entdecken. Dann erschlafften die die Peristaltik erhaltenden Kontraktionsringe der Muskulatur des Pylorusteiles vollkommen. Der ganze Magen glättete sich. Irgendwelche Einschnürungen waren nicht mehr vorhanden. Während der ganzen Dauer der Reizung lag der Magen regungslos wie ein schlaffer Sack da. Bei jeder Reizung wiederholte sich derselbe Vorgang.

Die hierbei sichtbar werdenden Änderungen des Wismutschattens erläutern einige vor und während Splanchnicusreizung aufgenommene Photogramme (Fig. 1—3). Bei Fig. 1 ist nur der untere Magenpol auf die Platte gekommen.

Versuch F. VII. 23. Juni 1913.

Katze. Dekapitiert. Nach Röntgenphotogrammen des Magens (40 Minuten nach Fütterung). Fig. 1 a: Vor Splanchnicusreizung. Lebhaft Peristaltik. Fig. 1 b: Nach 20 Sekunden Splanchnicusreizung. Totale Hemmung.

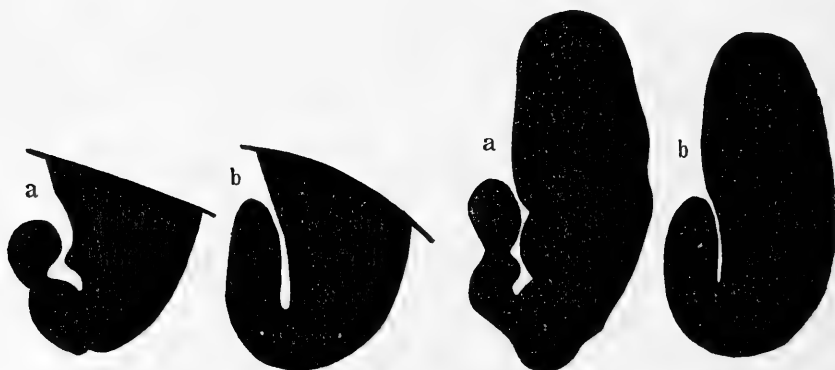


Fig. 1. (Auf $\frac{1}{2}$ verkleinert.)

Fig. 2. (Auf $\frac{1}{2}$ verkleinert.)

Versuch F. VII. 23. Juni 1913.

Katze. Dekapitiert. Nach Röntgenphotogrammen des Magens. 1 Stunde nach Fütterung. Fig. 2 a: Vor Splanchnicusreizung. Lebhaft Peristaltik. Fig. 2 b: Nach 20 Sekunden Splanchnicusreizung. Totale Hemmung.

Versuch F. VI. 17. Juni 1913.

Katze. Dekapitiert. Nach Röntgenphotogrammen des Magens. (1 $\frac{1}{2}$ Stunde nach Fütterung) Fig. 3 a: Vor Splanchnicusreizung. Peristaltik. Fig. 3 b: Nach 20 Sekunden Splanchnicusreizung. Hemmung.

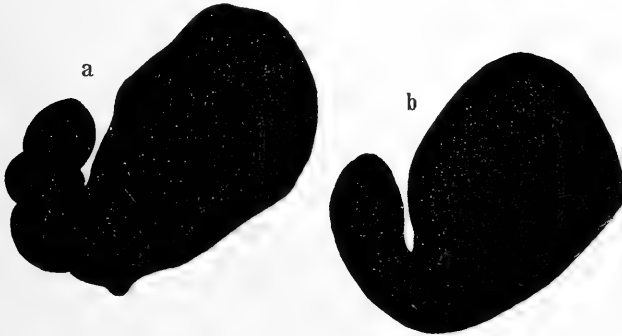


Fig. 3. (Auf $\frac{1}{2}$ verkleinert.)

Die gleichen Bilder zeigen die übrigen Photogramme und zahlreiche Schirmpausen.

Die Abbildungen demonstrieren sehr gut, wie die Hauptwirkung der Splanchnicusreizung sich am Pylorusteil des Magens bemerkbar macht. Der Fundusteil behält seine vorherige Gestalt bei. Nur erscheint er mehr gerundet, kleine flache Wellen werden ausgeglichen.

Die Zeitdauer, die zwischen Einsetzen der Reizung und Wirkung auf den Magen vergeht, ist nur kurz. In einigen Fällen hörte momentan mit Einschaltung der Reizung jede Bewegung am Magen auf. In der Mehrzahl der Fälle liefen die peristaltischen Wellen noch 5—10 Sekunden (mit der Uhr kontrolliert) zum Pylorus und standen dann still. Vollständige Erschlaffung, wie sie im Bilde wiedergegeben ist, trat zwischen der 7. und 20. Sekunde der Reizung ein. Starke Ströme erzeugten früher Hemmung als schwache. Eine ähnliche Latenzzeit wurde früher bei Vagusreizung beobachtet.

Die Reizwirkung dauerte nach Ausschaltung der Reizung noch einige Zeit an. Frühester Beginn der Bewegungen nach Aufhören des Reizes war nach 20 Sekunden. Gewöhnlich vergingen 1—2 Minuten, bis sich die ersten peristaltischen Wellen wieder zeigten. Auch hier gewann man den Eindruck, dass die Stärke des angewandten Stromes für die Dauer der Reizwirkung ausschlaggebend war. Die nach Ablauf der Reizung wieder auftretende Peristaltik unterschied sich von der vorhergehenden weder in der Regelmässigkeit noch der Tiefe der Kontraktionen (Fig. 4).

Versuch F. IV. 6. Mai 1913.

Katze. Dekapitiert. Schirmpausen des Magens. (45 Minuten nach Fütterung.)
 Fig. 4 a: Vor Splanchnicusreizung. Normale Peristaltik. Fig. 4 b: Nach
 15 Sekunden Splanchnicusreizung (Stromstärke 200). Hemmung. Fig. 4 c: Nach
 60 Sekunden Splanchnicusreizung. Hemmung. Fig. 4 d: 1 Minute nach Aus-
 schalten der Reizung. Wieder normale Peristaltik.

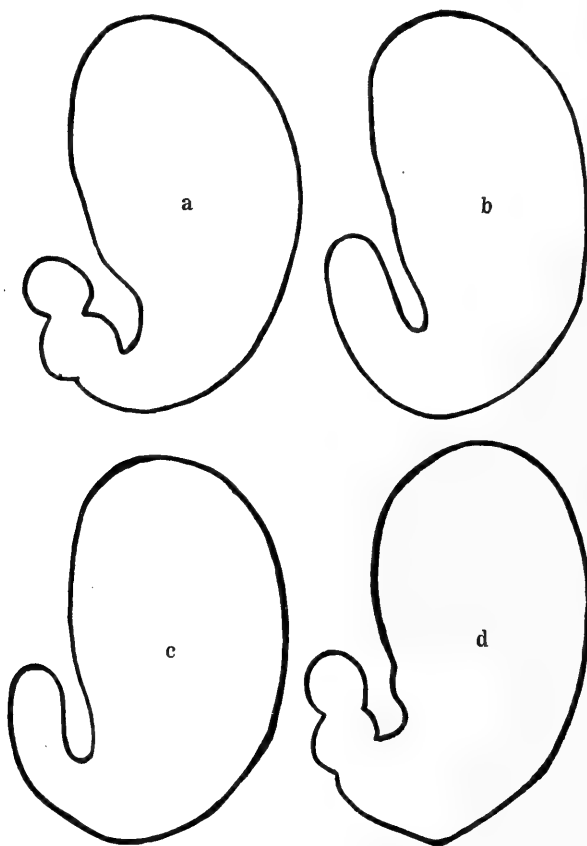


Fig. 4. (Auf $\frac{1}{2}$ verkleinert.)

Man könnte die Frage diskutieren, ob nicht das durch die Reizung des Splanchnicus ausgeschwemmte Adrenalin die Ursache dieser erst nach einer gewissen Latenzzeit auftretenden Hemmung des Magens und der die Reizung überdauernden Wirkung bilde. Wir wissen, dass Adrenalin den Magen zur Erschlaffung bringt [Elliot¹⁾]. Dass der Splanchnicus sekretorischer Nerv für die

1) Elliot, l. c.

Nebenniere ist, kann wohl als erwiesen angesehen werden¹⁾. Wie zwei aus dieser Frage heraus angestellte Versuche, in denen die Nebennieren der Tiere total exstirpiert waren, ergaben, zeigt die Wirkung des Splanchnicusreizes auf den Magen denselben Verlauf wie oben. Auch hier erzeugte Splanchnicusreizung Hemmung der Peristaltik und nachfolgende Erschlaffung der Kontraktionen der Magenmuskulatur.

Fig. 5 zeigt zwei Photogramme, die diese Wirkung des Splanchnicus in anschaulicher Weise demonstrieren.

Versuch G. X. 15. August 1913.

Katze. Dezerebriert. Nebennieren exstirpiert. 2 Uhr 5 Minuten Fütterung. Röntgenphotogramme von Magen und Darm. Fig. 5 a: Vor Splanchnicusreizung. Sehr lebhaft Magenperistaltik. Am Dünndarm lebhaft Peristaltik und rhythmische Segmentationen. Fig. 5 b: Nach 50 Sekunden Splanchnicusreizung. Hemmung der Magenperistaltik. Erschlaffung der Kontraktionen. Vollständige Hemmung der Dünndarmbewegungen. 56 Sekunden nach Ausschaltung der Reizung treten wieder gleichzeitig Magen- und Dünndarmperistaltik auf.

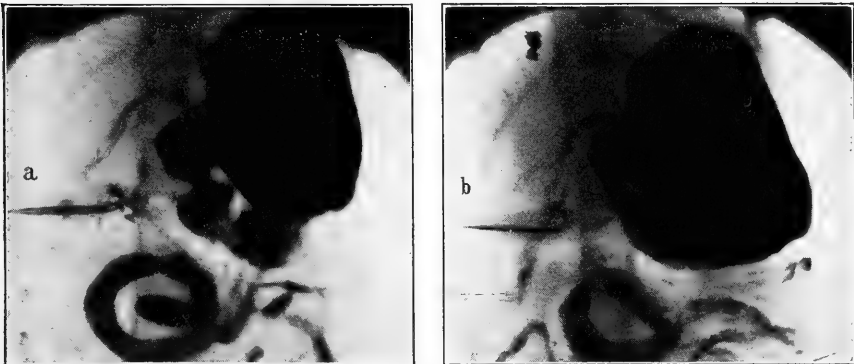


Fig. 5. (Auf $\frac{1}{2}$ verkleinert.)

Inwieweit der Tonus der Magenmuskulatur durch die sympathische Reizung verändert wird, ist mit dem Röntgenverfahren nicht sicher zu entscheiden. Bei Palpation erschien der Magen schlaffer, der Wismutschatten war leichter in seiner Gestalt zu verändern als ohne Splanchnicusreizung. Der Wismutbrei liess sich leicht aus dem Fundusteil in den Pylorusteil hinüberdrücken und umgekehrt.

1) Vgl. L. Asher, Die innere Sekretion der Nebenniere und deren Innervation. Zeitschr. f. Biol. Bd. 58 S. 274. 1912. (Dort die übrige Literatur.)

Niemals jedoch, und das scheint mir wesentlich, gelang es während Splanchnicusreizung manuell Mageninhalt in das Duodenum zu befördern. Es beweist diese Tatsache, dass der Splanchnicus jedenfalls nicht auch den Sphincter pylori zur Erschlaffung bringt. Ob er aktiv den Pylorus kontrahiert, kann aus diesen Versuchen nicht direkt geschlossen werden. Doch erscheint es wahrscheinlich nach den Experimenten Elliot's, der feststellen konnte, dass Sympathicusreizung, ebenso wie Adrenalininjektion, den Pylorus fest schliesst.

Eine spontane Entleerung von Mageninhalt in den Dünndarm wurde vom ersten Moment der Reizung an während der ganzen Dauer der Reizung niemals beobachtet, auch wenn die Entleerung vorher regelmässig und gleichmässig erfolgt war. Selbst in den Fällen, in denen nach Einschaltung des Reizes die peristaltischen Wellen noch einige Zeit bis zum Pylorus hinliefen, konnten sie keinen Wismutbrei mehr in den Dünndarm befördern. Es trat also wohl Pylorusschluss vor der Hemmung der Peristaltik auf, nach der Hemmung der Peristaltik dann Erschlaffung der Kontraktionen.

Wertheimer¹⁾ zeigte 1892 an curarisierten Hunden, dass die Reizung des zentralen Stumpfes des Ischiadicus reflektorische Hemmung der Magenbewegung und Tonusabnahme hervorruft. Bayliss und Starling²⁾ wiesen dann für den Dünndarm nach, dass die Reizung des zentralen Endes eines sensiblen Nerven Hemmung des Darmes hervorruft, dass diese Hemmung der Darmbewegung aber nur dann eintritt, wenn mindestens einer der Splanchnici intakt ist, eine Beobachtung, die Hotz³⁾ bestätigen konnte.

In zwei Versuchen prüfte ich diese Verhältnisse am Magen. Es wurde das zentrale Ende des Nervus cruralis gereizt. Die Splanchnici waren beide durchschnitten. Auch bei stärksten Strömen trat keine Veränderung der Magenbewegung auf, während Reizung des Splanchnicus in demselben Versuche prompte Wirkung hatte.

Versuch F. IX. 26. Juni 1913.

Katze. Dekapitiert. Rechter Splanchnicus auf Elektrode.

4 h 15' Fütterung.

4 h 20' sehr lebhaft Magenperistaltik.

4 h 30' Beginn der Dünndarmfüllung.

1) Wertheimer, l. c.

2) Bayliss und Starling, l. c.

3) Hotz, l. c.

- 9^h 00' Splanchnicusreizung (Reizstärke 2000) hemmt sofort die Magenperistaltik. Nach einigen Sekunden tritt totale Erschlaffung des Magens ein.
- 9^h 15' deutliche Peristaltik. Nun Reizung des N. cruralis; auch bei stärkeren Strömen keine Wirkung der Reizung auf die Magenperistaltik.
- 9^h 16' Splanchnicusreizung. Sofort Hemmung der Peristaltik und nach einigen Sekunden Erschlaffung des Pylorusteiles. (Beides wiederholt, stets dasselbe Resultat.)

Ein anderer Versuch führte zu demselben Ergebnis.

b) Wirkung auf Dünndarmbewegungen und Weiterbeförderung des Dünndarminhaltes.

Die Wirkung der Splanchnicusreizung auf den Dünndarm war, ebenso wie am Magen, stets eine hemmende. Auch hier wurde niemals ein motorischer Effekt beobachtet. Der Eintritt der Reizwirkung erfolgte nicht, wie meist am Magen, nach einer kurzen Latenzzeit, sondern in allen Fällen momentan. Niemals wurden nach Einschaltung des Reizes am Dünndarm während der Reizung noch Bewegungen gesehen. Es standen sowohl peristaltische Bewegungen wie rhythmische Segmentationen sofort still. Die Wismutschatten veränderten, soweit sich das objektiv feststellen liess, ihre Gestalt kaum. Ob feinere Veränderungen des Tonus stattfanden, die auf der photographischen Platte oder bei der Durchleuchtung nicht deutlich hervortraten, muss dahingestellt bleiben. Nur in einigen Versuchen fiel auf, dass die Wismutschatten nach oft wiederholten Splanchnicusreizungen in den reizfreien Intervallen auffallend langgezogen, fadenförmig dünn erschienen. Man gewann den Eindruck, dass der Tonus des Dünndarms allmählich zugenommen habe. Peristaltik und rhythmische Segmentationen waren dabei erhalten. Während der Reizung selbst veränderte sich das Bild jedoch nicht.

Eine Fortbewegung des Inhalts des Darmes wurde während der Reizung niemals beobachtet. War der Darminhalt durch rhythmische Segmentationen in zerstreute kleine Schatten zerteilt, behielt er dieses Bild meist regungslos während der ganzen Dauer der Reizung bei. Nur in einigen Fällen scheint eine Erschlaffung des betreffenden Darmabschnittes und dadurch ein Zusammenfliessen des Inhalts, ähnlich wie am Pylorusteil des Magens, eingetreten zu sein. Der Effekt der Reizung war am ganzen Dünndarm gleichmässig deutlich. Untere und obere Darmabschnitte wurden gleichzeitig gehemmt.

In allen Versuchen, in denen Magen- und Dünndarmperistaltik deutlich war, und in denen die Magentätigkeit durch Reizung ge-

hemmt wurde, war immer auch Hemmung der Dünndarmtätigkeit zu verzeichnen. Der Effekt auf den Dünndarm trat zuerst ein. Schwache Ströme, welche den Magen noch nicht beeinflussten, wirkten oft schon auf den Dünndarm.

Die durch den Reiz erzeugte Hemmung überdauerte die Reizung meist einige Minuten. Exstirpation beider Nebennieren beeinflusste die Wirkung der Splanchnicusreizung auf die Dünndarmbewegungen nicht. Waren die Splanchnici majores durchschnitten, konnte die Peristaltik durch Reizung eines sensiblen Nerven, ebenso wie am Magen, nicht mehr gehemmt werden.

Die Wirkung des Splanchnicus auf den Dickdarm wird unten bei Besprechung der Versuchsergebnisse an dezerebrierten Katzen erörtert.

II. Splanchnicusreizung bei intaktem Vagus.

Wie oben erwähnt, wurde in dieser Versuchsreihe der Hirnstamm dicht vor dem Tentorium cerebelli quer durchtrennt und damit das Grosshirn ausgeschaltet. Medulla oblongata und Vaguszentrum blieben erhalten. In der Ausführung dieser Operation hielt ich mich an das von Sherrington¹⁾ und von Magnus²⁾ geübte Verfahren, auf deren Schilderung ich verweisen kann.

Diese dezerebrierten Tiere stellen, wie ich mich in einer Reihe von Vorversuchen überzeugte, ähnlich wie die dekapitierten Tiere ein ausgezeichnetes Präparat zum Studium der Verdauungsbewegungen dar. Sie unterscheiden sich jedoch hinsichtlich der Intensität der Magen-Darmtätigkeit in sehr bemerkenswerter Weise von den dekapitierten Tieren. Während diese eine verlangsamte Tätigkeit erkennen lassen, eine Hypomotilität, zeichnen sich die dezerebrierten Katzen durch eine zum Teil ganz aussergewöhnliche, die Verhältnisse am normalen lebenden Tier übersteigende Hypermotilität des Magens und Darmes aus. Diese über die Norm hinausgehende Steigerung der Motilität muss, wie weitere Versuche ergaben, auf Einflüsse auf dem Wege der Vagusbahn zurückgeführt werden. Auf diese Verhältnisse wird an anderer Stelle näher eingegangen werden.

1) C. S. Sherrington, On the plastic tonus and proprioceptive reflexes. Quart. Journ. of exper. physiol. vol. 2 p. 109. 1909.

2) Magnus, Zur Regelung der Bewegungen durch das Zentralnervensystem. II. Pflüger's Arch. Bd. 130 S. 253. 1909.

Abgesehen von der Intensität unterschieden sich die Verdauungsbewegungen im übrigen in ihrer Art nicht von der des normalen Tieres. Magenperistaltik, Sphinktertätigkeit, Peristaltik und rhythmische Segmentationen des Dünndarms, Antiperistaltik des Kolons traten in der bekannten Weise auf.

Wie zu erwarten, trat die Wirkung des Splanchnicus bei dieser gesteigerten Motilität des Magens und Darmes in ganz besonders deutlicher Weise hervor.

Am Magen fand sich auch hier genau wie bei Ausschaltung des Vagus Hemmung der Peristaltik und Erschlaffung des Pylorusteiles.

Versuch G. VIII. 10. Juni 1913.

Katze. Dezerebriert. Nach Röntgenphotogrammen. $3\frac{1}{2}$ Stunden nach Fütterung. Fig. 6 a: Vor Splanchnicusreizung. Sehr lebhaft Peristaltik. Fig. 6 b. Während Splanchnicusreizung. Sofort Hemmung.

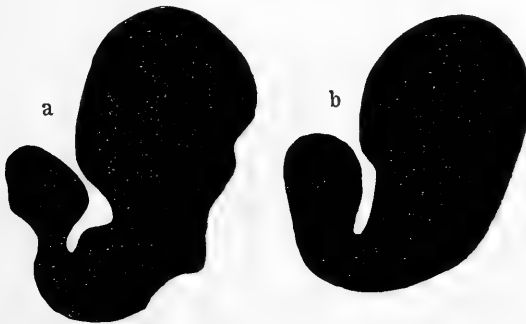


Fig. 6. (Auf $\frac{1}{2}$ verkleinert.)

Auch die im Gegensatz zum normalen Tier und zum vaguslosen Tier sich bis zum Fundus erstreckenden Wellen, die lebhaft an das Bild des Magens bei Vagusreizung erinnern, wurden durch die Reizung des Splanchnicus sofort aufgehoben. Fig. 7 demonstriert diese Verhältnisse in charakteristischer Weise:

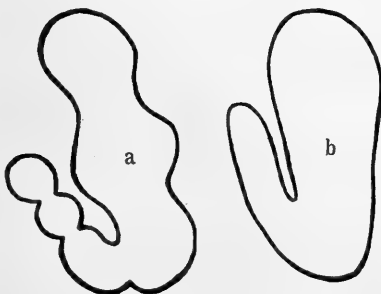


Fig. 7. (Auf $\frac{1}{2}$ verkleinert.)

Versuch G. IV. 11. Mai 1913.

Katze. Dezerebriert. Schirmpausen 20 Minuten nach Fütterung. Fig. 7 a: Vor Splanchnicusreizung. Abnorm starke Peristaltik. Auch der Fundusteil des Magens ist in lebhafter Erregung. Fig. 7 b. Nach 10 Sekunden Splanchnicusreizung. Totale Hemmung der Bewegungen. 1 Minute 38 Sekunden nach Aussetzen der Reizung wieder lebhaft Peristaltik.

Hier ist die Wirkung des Splanchnicus, die in den vorhergehenden Versuchen hauptsächlich nur am Pylorusteil des Magens nachzuweisen war, auch auf den Fundusteil klar zu erkennen.

Die zwischen Einsetzen der Reizung und Reizwirkung bestehende Latenzzeit verhielt sich bei Vaguserhaltung genau so wie bei Vagusausschaltung. Meist trat der Höhepunkt der Wirkung nach 10—15 Sekunden ein. Zum Eintritt des Effektes bedurfte es nicht grösserer Reizstärke als bei Vagusausschaltung. Auch hier überdauerte die Hemmung die Ausschaltung des Reizes nur kurze Zeit, eine halbe bis mehrere Minuten. Wie Fig. 8 zeigt, war die dann wieder auftretende Peristaltik nicht schwächer als die vorhergehende.

Versuch G. VII. 28. Mai 1913.

Katze. Dezerebriert. Schirmpausen. Fig. 8 a: Vor Splanchnicusreizung. Gute Peristaltik. Fig. 8 b: Nach 12 Sekunden Splanchnicusreizung (Reizstärke 1200). Fig. 8 c: 1½ Minute nach Ausschalten der Splanchnicusreizung. Wieder lebhaft Peristaltik.

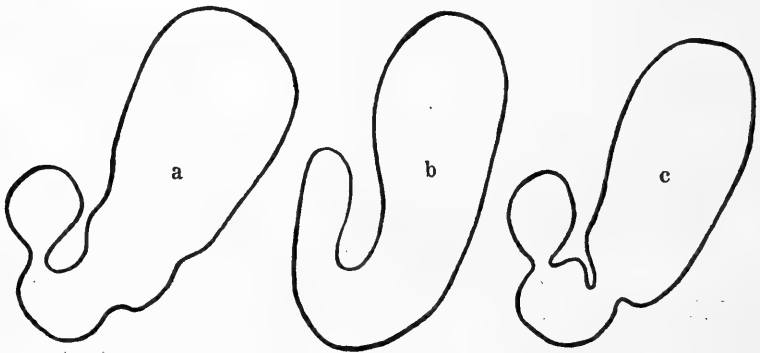


Fig. 8. (Auf ½ verkleinert.)

Ein Übertritt von Mageninhalt in das Duodenum fand bei Hemmung der Peristaltik nicht mehr statt. Der Pylorus blieb geschlossen.

Über die Wirkung des Splanchnicus auf den Dünndarm bei intaktem Vagus ist nicht viel zu sagen. Sie unterschied sich nicht von der bei Vagusausschaltung. Die äusserst lebhaft Peristaltik und die rhythmischen Segmentationen wurden — meist momentan mit Einsetzen des Reizes — gehemmt. Tonusveränderungen konnten nicht sicher festgestellt werden.

Wirkung des Splanchnicus major auf den Dickdarm.

Während bei dekapitierten Tieren nur seltene und spärliche Bewegungen am Dickdarm zu unterscheiden sind, konnte bei dezerebrierten Tieren zeitweise eine sehr lebhaft Motilität des Kolons, speziell des proximalen Teiles, beobachtet werden. Antiperistaltik war meist in ausgeprägtester Weise zu sehen. Ich erwartete deshalb gerade an diesem Präparat von der Reizung des Splanchnicus sichere Aufschlüsse über seine Dickdarmwirkung. Jedoch ergaben sich bei einem Vergleich der Protokolle im Gegensatz zu dem prompten Effekt des Splanchnicus auf den Magen und Dünndarm, am Dickdarm widersprechende Resultate. Diese Inkonstanz des Effektes der elektrischen Reizung des Splanchnicus betont auch Boehm¹⁾ in seinen Dickdarmuntersuchungen.

Am ehesten war eine Wirkung am proximalen Kolon zu vermuten. Was die Antiperistaltik anbetrifft, so wurde sie in den meisten Fällen auch durch die stärksten Ströme, die eine sehr deutliche Hemmung des Magens und Dünndarms hervorriefen, nicht beeinflusst. In einem Versuche lief bei schwacher Reizstärke, welche Hemmung am Magen und Darm hervorrief, die Antiperistaltik ungehemmt weiter; sie sistierte jedoch bei Einschaltung stärkerer Reize. Manchmal schien sie etwas abgeschwächt zu werden. In der Mehrzahl der Reizungen jedoch gingen die antiperistaltischen Wellen ruhig weiter, während die Bewegungen am Magen und Dünndarm stillstanden. Als Beispiel einige Auszüge aus den Versuchsprotokollen:

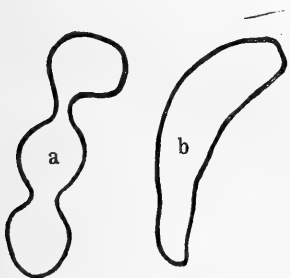


Fig. 9. (Auf $\frac{1}{2}$ verkleinert.)

Fig. 9a: Vor Splanchnicusreizung. Fig. 9b: Nach Splanchnicusreizung mit starken Strömen.

Versuch G. I. 18. März 1913.

Katze. Dezerebriert. Rechter Splanchnicus major auf Elektrode. $6\frac{1}{2}$ Stunden nach Fütterung am proximalen Kolon sehr schöne Antiperistaltik. Splanchnicusreizung (schwache Reizstärke), kein Effekt. Die Antiperistaltik läuft ruhig weiter. Stromstärke auf etwa 4000 gesteigert. Die Antiperistaltik wird vollständig aufgehoben. Schirmpausen des proximalen Kolons.

Versuch G. V. 26. März 1913.

Katze. Dezerebriert.

6^h 50' Nach 25 Sekunden Splanchnicusreizung (1500) erfolgt Stillstand der vorher sehr lebhaften Magenperistaltik. Am proximalen Kolon Anti-

1) Boehm, l. c.

peristaltik, welche durch den Reiz, die Hemmung der Magenbewegung hervorruft, nicht beeinflusst wird. Nun Steigerung der Stromstärke. Auch jetzt läuft die Antiperistaltik des proximalen Kolons ruhig weiter. (Dasselbe wiederholt mit demselben Resultat.)

7 h 15' Splanchnicusreizung (1000—1500). Hemmung der Magen- und Darmbewegung. Am proximalen Kolon unbeeinflusste Antiperistaltik.

Der an der Grenze des proximalen Kolons der Katze häufig bestehende Kontraktionsring der Muskulatur wurde durch Splanchnicusreizung nicht in eindeutiger Weise verändert. Manchmal schien eine geringe Erschlaffung einzutreten. Ausgelöst oder verstärkt konnte er durch die Reizung nicht werden.

Bei diesen unsicheren und wechselnden Ergebnissen am proximalen Kolon ist hervorzuheben, dass die Nebennieren und die Splanchnici inferiores intakt waren. (Nur in einem Dickdarmversuch war das Rückenmark vom Brustmark abwärts zerstört; in diesem Falle war eine Einwirkung des Splanchnicus nicht zu erkennen.) In Anbetracht unserer Kenntnis von der Wirkung des durch Splanchnicusreizung sezernierten Adrenalins auf Magen und Darm und im Hinblick auf die Möglichkeit, dass durch sensible Reize reflektorisch über die Bahn der Splanchnici inferiores und das Ganglion mesentericum inferius das Kolon gehemmt werden kann, darf man die genannten Faktoren nicht ganz ausser acht lassen.

Ob am proximalen Kolon feinere Veränderungen des Tonus der Muskulatur nach Splanchnicusreizung stattfanden, kann nicht mit dem Röntgenverfahren entschieden werden. Jedenfalls waren stärkere Veränderungen, die eine auf der photographischen Platte sichtbare Erschlaffung oder eine Zunahme des Kontraktionszustandes hätten erkennen lassen, wie wir sie am Pylorusteil des Magens fanden, niemals nachweisbar.

Gemeinsam war allen Versuchen am proximalen Kolon nur die Tatsache, dass ein motorischer Effekt nicht zu erzielen war, d. h. eine Vorwärts- oder Rückwärtsbewegung des Darminhaltes konnte bei ruhendem Darm durch Splanchnicusreizung nicht erzeugt und bei arbeitendem Darm auch nicht verstärkt werden. Trat eine erkennbare Wirkung ein, war sie immer eine hemmende.

Ganz eindeutig lagen die Verhältnisse am distalen Kolon. Hier konnte in keinem Falle eine Einwirkung der Reizung des Splanchnicus major nachgewiesen werden, auch nicht, wenn man vom Rectum her den Darm durch einen Einlauf mit Wismutbrei füllte.

Die durch einen Glycerineinlauf hervorgerufene Defäkationsbewegung wurde durch eine gleichzeitig einsetzende Reizung des Nerven in ihrem Ablauf nicht gehindert.

Zusammenfassung.

Der Einfluss der elektrischen Reizung des peripheren Stumpfes des Nervus splanchnicus major auf Magen-Darmbewegungen und Beförderung des Magen-Darminhaltes wurde mit Hilfe des Röntgenverfahrens untersucht. Als Versuchsobjekte dienten Katzen. Grosshirneinflüsse und Narkose wurden durch die Methode der Dekapitation oder Dezerebration vermieden. Im ersten Falle ist das Vaguszentrum ausgeschaltet, im zweiten sind Vaguseinflüsse, im verstärkten Masse, erhalten. Gereizt wurde der rechte Splanchnicus major.

1. Die Wirkung der Splanchnicusreizung auf die Magenbewegungen war immer eine hemmende. Die Magenentleerung wurde sofort aufgehoben. Die Peristaltik stand still, die Kontraktionsringe der Muskulatur erschlafften. Die volle Wirkung trat ein nach einer Latenzzeit von wenigen Sekunden und überdauerte die Ausschaltung des Reizes eine bis mehrere Minuten. Ein motorischer Effekt im Sinne einer Verstärkung der Bewegungen war niemals zu erkennen.

Bei doppelseitiger Splanchnicotomie trat eine reflektorische Hemmung des Magens nach Reizung des zentralen Endes eines sensiblen Nerven nicht mehr ein.

2. Der Sphincter pylori wurde durch Splanchnicusreizung nicht zur Erschlaffung gebracht. Er blieb während der Dauer der Reizung fest geschlossen.

3. Die Wirkung der Splanchnicusreizung auf die Dünndarmbewegungen war immer eine hemmende. Die Weiterbeförderung des Dünndarminhaltes sistierte sofort. Die Peristaltik und die rhythmischen Segmentationen standen mit Einsetzen der Reizung augenblicklich still. Die Wirkung überdauerte die Ausschaltung des Reizes um eine bis mehrere Minuten. Ein motorischer Effekt im Sinne einer Verstärkung der Bewegungen war niemals zu erkennen.

4. Die Wirkung des Splanchnicus major auf Magen und Dünndarm wurde durch vorherige Exstirpation beider Nebennieren nicht beeinflusst.

5. Eine Wirkung des Splanchnicus major auf die Dickdarmbewegungen war mit dem Röntgenverfahren nur in der Minder-

zahl der Fälle feststellbar. Wurde sie beobachtet, war sie immer eine hemmende. Ein motorischer Effekt im Sinne einer Verstärkung der Vorwärts- oder Rückwärtsbewegung des Dickdarminhaltes trat niemals ein.

Am distalen Teile des Kolons wurde eine Wirkung des Splanchnicus major in keinem Falle gesehen. Durch Glycerineinlauf hervorgerufene Defäkationsbewegungen konnten durch Splanchnicusreizung nicht gehemmt werden.

(Aus dem Institute für allgem. und experim. Pathologie der Universität Wien.)

Studien über die Bestimmung des Ausgangspunktes ventrikulärer Extrasystolen mit Hilfe des Elektrokardiogramms.

Von

Prof. **C. J. Rothberger** und Prof. **H. Winterberg**.

(Mit 6 Textfiguren und Tafel I.)

Während die Elektrokardiographie sich bezüglich der Diagnose der Hypertrophie sowie der Insuffizienz des Herzmuskels nur in beschränktem Maasse bewährt hat, nimmt sie für die Erkenntnis der Rhythmusstörungen unzweifelhaft den ersten Rang unter allen Untersuchungsmethoden ein. Insbesondere kommt hier der Umstand in Betracht, dass in so einfacher Weise — durch Ableitung von den Extremitäten — eine Kurve gewonnen werden kann, welche Abnormitäten im Reizursprunge und Reizablaufe auf den ersten Blick erkennen lässt und eine bisher ungeahnte Präzision in der Diagnosenstellung ermöglicht. Diese Präzision eilt allerdings den praktischen Bedürfnissen weit voraus: oft zeigt uns das Elektrokardiogramm geringfügige, aber doch unverkennbare Störungen des Erregungsablaufes an, deren Bedeutung für den betreffenden Fall und für die menschliche Pathologie überhaupt derzeit kaum richtig eingeschätzt werden kann.

Zu den auffälligsten Anomalien des Reizursprungs und Erregungsablaufes gehören die ventrikulären Extrasystolen, welche sich im Elektrokardiogramm meist in einer jeden Zweifel ausschliessenden Weise erkennen lassen. Die genaue Lokalisation des Ausgangspunktes dieser atypischen Herzkontraktionen wird gewiss auch praktisch wichtig werden, obwohl vorläufig die Methode offenbar viel mehr leistet, als die Praxis gegenwärtig braucht.

Literatur.

Einthoven¹⁾ hatte schon 1906 beobachtet, dass den Intermittenzen im Arterienpulse abnorme Schwankungen im Elektrokardiogramm entsprechen, als deren Ursache er bereits damals den abnormen Erregungsablauf ansah; er schlug deshalb vor, nicht von Extrasystolen, sondern von atypischen Systolen zu sprechen.

Ein Jahr später zeigten Kraus und Nicolai²⁾, dass man durch direkte Reizung des rechten bzw. linken Ventrikels des Hundeherzens diphasische, einander entgegengesetzte Elektrogramme erhalte. Später fügten Nicolai und Rehfish³⁾ ergänzend hinzu: „Am schärfsten ausgesprochen ist dieser Gegensatz, wenn man das Herz einerseits in der Nähe der Spitze möglichst weit nach links und andererseits an der Basis möglichst weit nach rechts reizt, während eine Reizung auf der linken Seite der Basis und eine Reizung an der Spitze mehr nach rechts zu (also beide Male an der Grenze zwischen rechtem und linkem Ventrikel) ein fast identisches Elektrokardiogramm bietet. Im übrigen folgt auf die Reizung jedes Punktes ein für diesen Punkt charakteristisches Elektrokardiogramm, das sich mehr oder weniger in seiner Form den genannten Extremen nähert.“

In seiner ausführlichen Arbeit kommt Einthoven⁴⁾ wieder auf die atypischen Elektrokardiogramme zurück, und hier finden wir auch den ersten Versuch, bei einer Patientin den Ausgangspunkt der ventrikulären Extrasystolen zu lokalisieren, welche bei Ableitung I dem Typus der rechtsseitigen, bei Ableitung II und III dem der linksseitigen entsprachen. Einthoven sagt, Ableitung I zeige, „dass der Ursprung der Kontraktionswelle dichter bei der rechten als bei der linken Herzhälfte liegt, während man mit Hilfe der Ableitung III dartun kann, dass der Ursprung sich mehr der Spitze als der Basis nähert. Die geringe Höhe der Spitzen bei Ableitung II stimmt zu der Annahme, dass die Kontraktionswelle rechts bei der Herzspitze ihren Anfang genommen hat.“ Auch in einem zweiten Falle liess sich derselbe Ausgangspunkt für die abnormen Kontraktionen feststellen, während in einem dritten Falle die Extra-

1) Einthoven, Le Télécardiogramme. Arch. internat. de phys. t. 4 p. 132. 1906.

2) Kraus und Nicolai, Berliner klin. Wochenschr. 1907 Nr. 25 u. 26.

3) Nicolai und Rehfish, Zentralbl. f. Physiol. Bd. 22 Nr. 2.

4) Einthoven, Pflüger's Arch. Bd. 122 S. 578. 1908.

systolen an der Basis entstanden und zur Spitze fortschritten. Das E.-K. zeigte bei Ableitung I eine breite, niedrige, nach aufwärts gerichtete *R*-Zacke und eine positive Nachschwankung. Die geringe Höhe der Spitzen erklärt Einthoven dadurch, dass die Welle nahezu rein von der Basis zur Spitze geleitet wird.

In seinem, mit Kraus veröffentlichten Buche über das E.-K. teilt Nicolai¹⁾ die Formen der ventrikulären Extrasystolen in drei Grundtypen ein: den Typus *A* der von der Spitze ausgehenden, den Typus *B* der basalen Extrasystolen und einen Typus *C*; dieser entspricht jenen Kontraktionen, welche in einer von Basis und Spitze ungefähr gleich weit entfernten Zone entspringen und nicht mehr die typische Form, sondern unregelmässige kleine Ausschläge zeigen; zwischen diesen Grundtypen gibt es alle möglichen Übergänge. Die Lage der zentralen Zone (*C*) entspricht für die Ableitung II beim Menschen ungefähr der Grenzlinie zwischen beiden Kammern.

Fast gleichzeitig berichtete Rehfisch²⁾ über seine mit Nicolai ausgeführten Versuche, aus welchen hervorgeht, „dass eigentlich jede Stelle der vorderen Wand des Herzens ihr eigenes Elektrokardiogramm zeigt“. „Ziehen wir durch das Herz eine Linie, die etwas parallel dem Septum verläuft, sich aber doch mehr der Medianlinie des Herzens nähert, so entsprechen alle oberhalb der Linie ausgelösten Extrasystolen mehr oder minder, nur etwas verändert, dem E.-K. der Basis, die unterhalb derselben dem der Herzspitze. Diejenigen Extrasystolen aber, die unmittelbar an dieser Interferenzzone liegen, zeigen wieder eine ganz besondere Form“ (Verdopplung der Initialschwankung).

In seiner „Mechanik des Kreislaufes“ gibt Nicolai³⁾ die beiden Haupttypen der ventrikulären Extrasystolen wieder, bezeichnet aber als ihren Ausgangspunkt die Basis des rechten bzw. die Spitze des linken Ventrikels.

Als erster hat dann Kahn⁴⁾ die Elektrogramme der ventrikulären Extrasystolen bei verschiedenen Ableitungen experimentell untersucht. Er reizte am Hundeherzen hintereinander drei Stellen, nämlich erstens an der Basis des rechten Ventrikels, ziemlich weit von der Kammergrenze entfernt, zweitens an der Spitze des rechten

1) Kraus und Nicolai, Das Elektrokardiogramm S. 162. Leipzig 1910.

2) Rehfisch, Deutsche med. Wochenschr. 1910 Nr. 21 u. 22.

3) Nicolai, Nagel's Handb. d. Physiol. Bd. 1 S. 822. 1909.

4) Kahn, Zentralbl. f. Physiol. Bd. 23 Nr. 14. 1910.

Ventrikels nahe dem rechten Herzrande, und drittens an der Spitze des linken Ventrikels, möglichst weit nach links. Er kommt zu dem Schlusse, dass bei Ableitung I und II nur die von der Basis des rechten und der Spitze des linken Ventrikels ausgehenden Extrasystolen sich bezüglich ihrer Elektrogramme gegensätzlich verhalten, während Basis und Spitze der rechten Kammer identische Kurven geben. Die Verhältnisse bei Ableitung III bedürfen jedoch noch eines besonderen Studiums. Die von Kahn sichergestellten Verschiedenheiten der atypischen E.-K. „beziehen sich also auf rechts und links, nicht aber auf Basis und Spitze.“

Kahn¹⁾ ist dann noch einmal auf diese Frage zurückgekommen und hat, was bisher merkwürdigerweise nicht geschehen war, auch die dorsale Herzfläche in den Kreis seiner Untersuchungen gezogen, in welchen jedoch nur die II. Ableitung angewendet wurde.

Er fand nun in Übereinstimmung mit seinen früheren Angaben, dass Basis und Spitze sich nur dann gegensätzlich verhalten, wenn sie verschiedenen Kammern angehören, während jede Kammer für sich identische Elektrogramme gibt, ob der Reiz an der Basis oder an der Spitze eingewirkt hat. Reizung des linken Ventrikels an der Basis hinten, wenn auch möglichst weit nach oben und nach rechts, gibt doch ebenso linksseitige Extrasystolen wie Reizung an der Herzspitze, während sogleich gegensätzliche Elektrogramme erzielt werden, wenn man in gleicher Höhe die Kammergrenze nach rechts überschreitet. Das Vorkommen kleiner und unbestimmter Ausschläge bei Reizung an der Interferenzzone Nicolai's bestätigt Kahn sagt jedoch, dass solche Befunde selten und nach ihrem Zustandekommen unklar seien.

Wir²⁾ haben dann darauf hingewiesen, dass die Annahme, einer ventrikulären Extrasystole entspreche immer ein atypisches Elektrogramm, nicht allgemein gültig ist. Denn wir sahen bei Reizung gewisser, an der ventralen Fläche des Herzens gelegener Punkte E.-K., welche von normalen nicht zu unterscheiden waren. Die Versuche sind an dem durch eine mässige Muskarindosis zum Stillstande gebrachten Hundeherzen in der Weise ausgeführt, dass in einer zwischen dem vorderen Rande des rechten Herzhohes und der Herzspitze gelegenen Geraden absteigend einzelne Extrasystolen aus-

1) Kahn, Zentralbl. f. Physiol. Bd. 24 Nr. 16. 1911.

2) Rothberger u. Winterberg, Zentralbl. f. Physiol. Bd. 24 Nr. 21. 1911

gelöst werden. Die Reizung an der Kammerbasis gibt, wie bekannt, die typische Form der rechtsseitigen Extrasystole; die Ausschläge werden jedoch, je weiter man zur Kammergrenze herabsteigt, immer kleiner; ist man an dieser letzteren angelangt, so bekommt man ein E.-K., welches durchaus die Charaktere eines normalen aufweist. Wir erklärten diesen Befund dadurch, dass von diesem gereizten Punkte aus auf dem Wege der ungebahnten Reizausbreitung die beiden Kammern in demselben zeitlichen Intervall zur Kontraktion gebracht werden, wie es de norma auf dem Wege des Reizleitungssystems geschieht.

Lewis¹⁾ findet auf Grund ausgedehnter klinischer und experimenteller Erfahrungen, dass nicht zwei Reizpunkte am Herzen genau dieselbe Kurve geben, dass aber doch die unbegrenzte Zahl der voneinander abweichenden E.-K. im wesentlichen mit den drei von Kraus und Nicolai angegebenen Typen übereinstimmen. Lewis bemerkt ferner: „Jener Kurventypus, den man gewöhnlich als den apikalen ansieht, ist in modifizierten Formen von einem grossen Muskelbezirk zu erhalten, der sich an der Rückseite des Herzens oft fast bis zur aurikulo-ventrikulären Furche erstreckt, also so weit nach der Basis reicht, dass man nicht verstehen kann, warum die erste Schwankung so deutlich die spitzennegative Richtung aufweist. Eine ausreichende Erklärung für die Kurventypen je nach dem Ursprung in bestimmten Herzbezirken ist oft ungemein schwer zu geben, und es ist wahrscheinlich, dass künftig eine eingehendere Beachtung der Anordnung der Ventrikelmuskelfasern, ihren Verlaufsrichtungen und den Verbindungsbrücken der einzelnen Schichten geschenkt werden muss.“ Und weiter (S. 163): „Es ist gegenwärtig nichts anderes als eine grobe Lokalisierung des Ausgangspunktes vorzeitiger ventrikulärer Schläge beim Menschen möglich; denn wir haben ja nur jene Anhaltspunkte, die uns die Untersuchungen beim Hund liefern, bei dem das Herz aber eine andere Lage einnimmt.“ Lewis verspricht sich besser auf den Menschen anwendbare Ergebnisse aus Versuchen am Affen.

Endlich hat Nicolai²⁾ Übergangsformen zwischen den Extremen der basalen und apikalen Extrasystolen beschrieben, ohne jedoch den Ausgangspunkt derselben anzugeben. Er bezeichnet diese Übergangstypen als *Ra* und *Rb* und denkt sich ihre Entstehung durch eine

1) Lewis, The mechanism of the heart beat. London 1911. Übersetzung von Hecht S. 160. Wien 1912.

2) Nicolai, Zentralbl. f. Physiol. Bd. 26 Nr. 2.

Mischung zwischen dem normalen E.-K. und einem diphasischen Aktionsstrom. Wir werden sehen, dass die Übergangsformen, welche Nicolai abbildet, von bestimmten Partien der Herzoberfläche ausgelöst werden können.

Im Anschluss an eine Beobachtung beim Menschen, bei welchem uns eine sichere Lokalisation des Ausgangspunktes der ventrikulären Extrasystolen auf Grund der oben dargelegten Angaben anderer Autoren nicht möglich schien, haben wir die Untersuchung der ganzen Frage neuerdings in Angriff genommen. Wir konnten bald feststellen¹⁾, dass es eine nahe dem linken Herzohre gelegene Stelle gibt, deren Reizung zu Extrasystolen führt, welche bei Ableitung I dem Typus der linksseitigen, bei Ableitung Anus-Ösophagus oder Ableitung III dagegen dem Typus der rechtsseitigen Extrasystolen entsprechen. Derartige entgegengesetzte Formen, wie wir sie beim Menschen sahen und experimentell erzeugten, sind in der Klinik öfter beobachtet worden²⁾; schon Einthoven hat, wie eingangs erwähnt, einen solchen Fall zu analysieren versucht. In neuester Zeit beschreibt er³⁾ die bei morphinisierten Hunden beobachteten atypischen E.-K. und sagt bei dieser Gelegenheit, dass beim Menschen sich die Form der atypischen E.-K. bei verschiedenen Ableitungen bedeutend ändere und besonders bei Ableitung I fast umgekehrt sei wie bei Ableitung III.

Kürzlich hat Hering⁴⁾ unsere experimentellen Befunde bestätigt; er sagt, „dass es sehr von der Ableitung abhängt, wie die Form der künstlich ausgelösten Kammerextrasystolen sich gestaltet,“ denn auch er fand, so wie wir, nach Reizung einer Stelle am linken Ventrikel entgegengesetzte E.-K. bei Ableitung I und Ableitung Anus-Ösophagus⁵⁾.

1) Rothberger und Winterberg, Zentralbl. f. Herzkrankh. Bd. 4. Juni 1912.

2) A. Hoffmann, Zentralbl. f. Herzkrankh. Bd. 4 S. 192. 1912.

3) Einthoven, Pflüger's Arch. Bd. 149 S. 54. 1912.

4) Hering, Deutsche med. Wochenschr. S. 2159, 14. Nov. 1912.

5) Fig. 11 und 12 scheinen jedoch bei Hering verwechselt zu sein. Wir haben niemals nach Reizung des linken Ventrikels bei Ableitung I eine rechtsseitige Extrasystole gesehen. Fig. 12 (Ableitung Anus-Ösophagus) zeigt dagegen eine linksseitige Extrasystole. Auch die Grösse der Ausschläge in beiden Figuren spricht für eine Verwechslung, welche freilich auch im Text zu berichtigen wäre. Fig. 13 und 14 entspricht dagegen unseren Befunden.

Wie aus den oben angeführten Literaturangaben hervorgeht, liegt bezüglich der Form der den ventrikulären Extrasystolen entsprechenden E.-K. bereits ein ziemlich umfangreiches und verlässliches experimentelles Material vor. Trotzdem ist aber eine sichere Lokalisation des Ausgangspunktes heterotoper Kammerschläge bis jetzt nicht erreicht worden; wir haben uns bemüht, diese Lücke dadurch auszufüllen, dass wir nicht nur eine, sondern zwei senkrecht aufeinanderstehende Ableitungsrichtungen anwendeten. Die Übertragung der im Experimente gewonnenen Resultate auf den Menschen wird aber hauptsächlich dadurch erschwert, dass bei diesem die Extrasystolen wahrscheinlich nicht von der Aussenfläche des Herzens ausgehen, sondern von verschiedenen Stellen des Reizleitungssystems, von welchem wir anzunehmen haben, dass es in sehr enger Beziehung zu den reizbildenden Apparaten steht.

Wir haben auch diese Art der Erregung, wenigstens teilweise, nachzuahmen versucht, indem wir die nach Durchschneidung eines Tawara'schen Schenkels auftretenden atypischen Kontraktionen¹⁾ bei beiden Ableitungen verzeichneten²⁾. Dabei wird eine Kammer auf dem normalen Wege erregt, während die andere, deren Schenkel durchschnitten ist, mit der Kontraktion so nachhinkt, wie bei der ventrikulären Extrasystole, der ja auch die Form des E.-K. entspricht. Ist also z. B. der rechte Schenkel durchschnitten, so ist der Vorgang so, als ob der linke Ventrikel durch einen im Stamme des linken Schenkels angreifenden Reiz zur Kontraktion gebracht worden wäre. Dass dieser Reiz kein Extrareiz, sondern vom Vorhofe herabgeleitet worden ist, kommt für den Erregungsablauf unter diesen Bedingungen nicht in Betracht. Diese eben beschriebenen Versuche sollten auch die Möglichkeit bieten, für die Diagnose der einseitigen Blockierung der Überleitung beim Menschen sicherere Anhaltspunkte zu liefern, als sie eine Ableitung allein bieten kann.

Versuchsanordnung.

Unsere Versuche sind ausschliesslich an Hunden mit eröffnetem Thorax ausgeführt; die Tiere waren durch Morphin (subkutan) und Äther narkotisiert. Zur Reizung dienten Einzelschläge, welche dem

1) Eppinger und Rothberger, Zeitschr. f. klin. Med. Bd. 70 Heft 1/2 und Zentralbl. f. Physiol. Bd. 24 Nr. 23.

2) Rothberger und Winterberg, Zentralbl. f. Herzkrankh. Bd. 5 S. 206. 1913.

Herzen durch eine Doppelelektrode zugeführt wurden; diese letztere bestand aus zwei in einem Abstände von ungefähr 2 mm parallel gelegten, voneinander isolierten Nadeln, deren Spitzen so umgebogen waren, dass sie leicht in das Herzfleisch eingehakt werden konnten. Zur Verzeichnung des E.-K. waren einerseits Neusilberstäbe in das Rectum und den Ösophagus eingeschoben, anderseits die Vorderextremitäten in Zinkzylinder gesteckt, welche mit Kochsalzlösung gefüllt waren. Vier Drähte führten zu einer Wippe, so dass man bei unveränderter Lage der Reizelektrode rasch von Ableitung I zur kraniokaudalen Ableitung übergehen konnte. Nun ist allerdings der Widerstand bei Ableitung I grösser, dementsprechend sind die Zacken des E.-K. kleiner; dies spielt aber für die vorliegende Frage kaum eine Rolle, da ja nur die Form der atypischen Elektrogramme zu untersuchen war. Wo bei Ableitung I die Ausschläge zu klein waren, wurde die Empfindlichkeit des Galvanometers durch Kurzschliessen im Vorschaltwiderstande verdoppelt, wodurch die Unterschiede in der Zackengrösse bei beiden Ableitungen ungefähr ausgeglichen wurden. Ausser dem E.-K. haben wir immer auch die Suspensionskurven vom rechten Herzohr und dem Konusteil des rechten Ventrikels mit aufgenommen.

Die einzelnen Reizpunkte lagen immer in einer Linie, welche entweder in der Längsachse des Herzens oder quer über die Vorder- oder die Hinterfläche des Herzens gelegt war. Nach jeder Reizung wurde noch vor der Entfernung der Elektrode ein Zwirnfaden genau an der Reizstelle durchgeführt und zu einem Zügel geknotet. Nach Abschluss des Versuches konservierten wir dann das Herz mit seinen Zügeln in Formol. Auf diese Weise war es möglich, die Reizstellen in viel exakterer Weise zu fixieren, als es durch die gewöhnlich geübte Beschreibung oder selbst durch Skizzierung des Herzens in situ möglich ist. Die in Formol fixierten Herzen wurden dann in einer ihrer normalen Lage entsprechenden Stellung von vorne und von hinten photographiert, wobei die Versuchsergebnisse in übersichtlicher Weise geordnet werden konnten (s. Fig. 5).

Endlich wollen wir noch hervorheben, dass wir Versuche ausgeführt haben, in welchen wir die Ableitung Anus-Ösophagus mit der Ableitung III verglichen, was bezüglich der Übertragung der Ergebnisse auf die menschliche Pathologie nötig war. Wir bemerken gleich hier, dass diese beiden Ableitungen immer gleichsinnige Elektrogramme ergaben, wenn auch meist geringfügige Unterschiede in der

Form zu erkennen wären. Es können demnach die bei der Ableitung Anus-Ösophagus gewonnenen Resultate im wesentlichen auch für die Ableitung III als gültig angesehen werden.

Ergebnisse.

1. Extrasystolen von der Basis des linken Ventrikels (Vorderfläche), nahe dem Herzohr.

Der Gegenstand unserer vorläufigen Mitteilung¹⁾ war die Tatsache, dass man von einer nahe dem linken Herzohr gelegenen Stelle Extrasystolen auslösen kann, deren Elektrogramme bei Ableitung I dem linksseitigen, bei Ableitung Anus-Ösophagus jedoch dem rechtsseitigen Typus entsprechen. Die hier in Betracht kommende Stelle (Taf. I Fig. 1) ist bei normaler Lage vom Herzohr teilweise verdeckt und wird erst gut zugänglich, wenn man dieses zurückschlägt. Man sieht dann an dieser Stelle, wo sich die Wand der linken Kammer am weitesten gegen die Herzbasis zu erstreckt, ein bei verschiedenen Herzen verschieden grosses Territorium von Fettgewebe, welches an der Atrioventrikulargrenze gelegen ist. Die wechselnde Ausdehnung dieses für die Auslösung von Extrasystolen ungeeigneten Gebietes mag die Tatsache erklären, dass die Elektrogramme der zugehörigen atypischen Kontraktionen gewisse unwesentliche Varianten aufweisen. Die Tatsache selbst, dass nach Reizung an der besprochenen Stelle bei Ableitung I Extrasystolen vom Typus der linksseitigen, bei Ableitung Anus-Ösophagus vom Typus der rechtsseitigen erhalten werden, haben wir in allen Versuchen bestätigt gefunden. Als Beispiel reproduzieren wir Fig. 1 (folgende Seite) aus einem Versuche, der an einem subkutan morphinisierten und mit Äther narkotisierten Bulldog von 13¹/₂ kg ausgeführt wurde. Die nach Morphin eintretende starke Erhöhung des Vagustonus, welche uns durch die Verlangsamung der Herzschläge die Auslösung der Extrasystolen erleichtern sollte, hatte zur Folge, dass der suspendierte rechte Vorhof sich sehr schwach kontrahierte; ferner zeigt auch das E.-K. bei der Ableitung Anus-Ösophagus die von uns²⁾ als charakteristisch für hohen Vagustonus beschriebenen Ver-

1) Rothberger und Winterberg, Zentrabl. f. Herzkrankh. Bd. 4 S. 185. Juni 1912.

2) Rothberger und Winterberg, Pflüger's Arch. Bd. 135 S. 545. 1910. Pflüger's Archiv für Physiologie. Bd. 154. 39

änderungen, vor allem die Verkleinerung der Vorhofzacke und die Vergrößerung der Zacke *R* (Fig. 1 b).

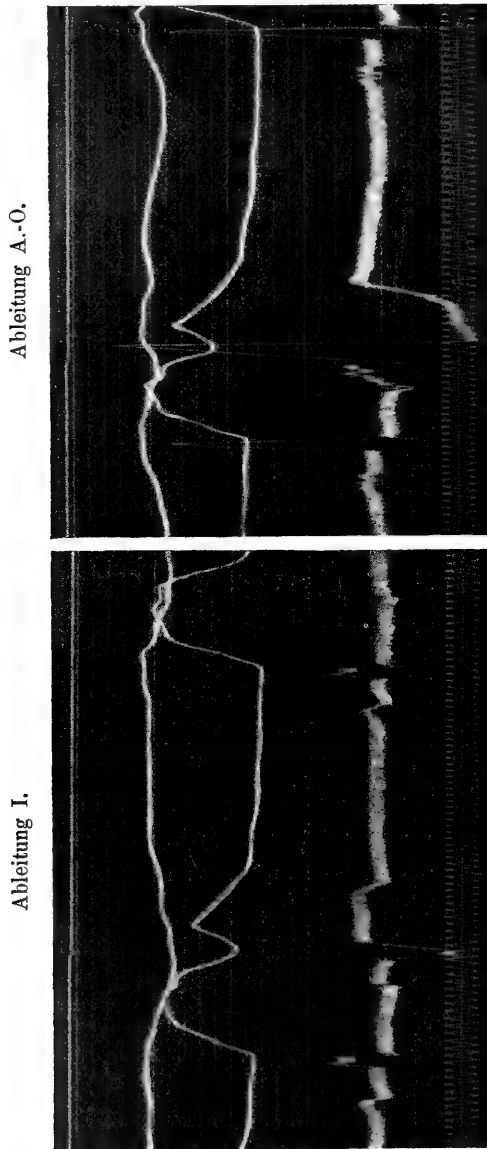


Fig. 1 a.
Fig. 1 b.
Fig. 1 a und b. 20. März 1912. Extrasystolen von der Basis links, unter dem linken Herzohr. (Siehe Taf. I Fig. 1.)

Die an den atypischen Kontraktionen beobachteten Varianten beziehen sich fast ausschliesslich auf die Ableitung Anus-Ösophagus; manchmal ist die *R*-Zacke der Extrasystole nicht viel höher als die

des Normalschlages; wenn nun ausserdem dieser letztere eine negative Nachschwankung zeigt, dann sieht die Extrasystole aus wie ein etwas vergrössertes Normalelektrogramm. Dabei ist jedoch hervorzuheben, dass bei der Reizung nahe dem linken Herzohr leicht Stromschleifen auf dieses letztere übergehen und zum Auftreten aurikulärer Extrasystolen führen. Man muss deshalb in zweifelhaften Fällen die Suspensionskurve des Vorhofs zu Rate ziehen. Die Abgrenzung der nahe dem linken Herzohr gelegenen Stelle, von welcher die entgegengesetzt gerichteten Elektrogramme erzielt werden können, wird sich aus der folgenden Darstellung ergeben.

2. Von der Stelle am linken Herzohr quer über das Herz.

Wir wollen zunächst die Elektrogramme derjenigen Extrasystolen in Betracht ziehen, welche man erhält, wenn man von der beschriebenen Stelle an der linken Aurikel (Taf. I Fig. 1) quer über das Herz nach rechts zu bis auf die rechte Kammer fortschreitet und sich dabei möglichst in gleicher Entfernung von der Herzspitze hält (Taf. I Fig. 2 Pfeil I). Man erreicht dabei sehr bald den Sulcus interventricularis, in welchem die Coronargefässe verlaufen, und welcher ungefähr der Projektion des Kammerseptums auf die Vorderfläche des Herzens entspricht. Bezüglich der Form der atypischen Elektrogramme ergibt sich dabei, dass der bei Ableitung Anus-Ösophagus gewonnene rechtsseitige Typus im wesentlichen unverändert bleibt, wenn man von der basalen Partie der linken Kammer über den Sulcus auf die rechte Kammer fortschreitet. Die einzelnen Formen, welche dabei zur Beobachtung kommen, unterscheiden sich etwas bezüglich der Höhe und Breite der beiden Anteile der diphasischen Schwankung, entsprechen aber unzweifelhaft dem Typus der rechtsseitigen Extrasystole, und man wäre bei alleiniger Berücksichtigung dieser Ableitung nicht imstande zu entscheiden, welche vom linken und welche vom rechten Ventrikel ausgelöst worden ist (s. Fig. 2 b und d, folgende Seite).

Ganz anders ist es dagegen bei Ableitung I. Sowie man an die Grenze zwischen den beiden Kammern kommt, ändern sich die den atypischen Kontraktionen entsprechenden Ausschläge. Während sie unter dem linken Herzohr stets den Typus der linksseitigen Extrasystole aufweisen, werden sie an den Coronargefässen oft klein und unbestimmt, um erst jenseits derselben, im rechten Ventrikel, die typische Form der rechtsseitigen Extrasystole anzunehmen. In

dem in Fig. 2 dargestellten Versuche wurde an einer, knapp links von den Coronargefäßen gelegenen Stelle eine typisch linksseitige

I.

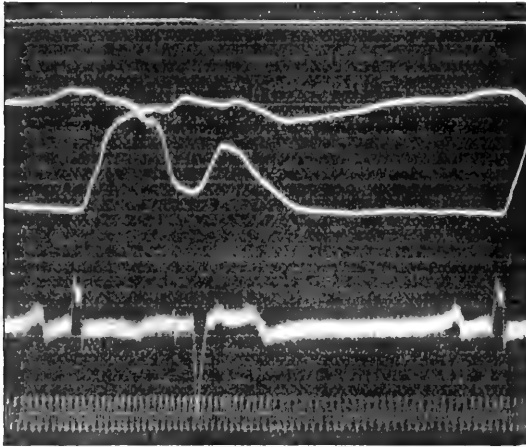


Fig. 2 a.

A.-Ö.

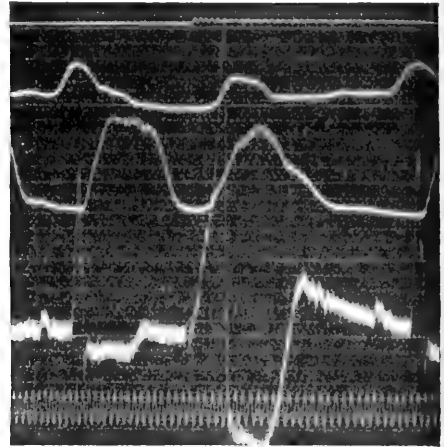


Fig. 2 b.

Fig. 2 a und b. 20. März 1912. Basis, links vom Coronargefäß.

I.

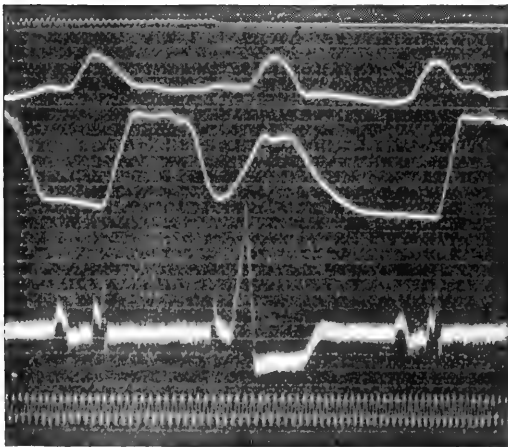


Fig. 2 c.

A.-Ö.

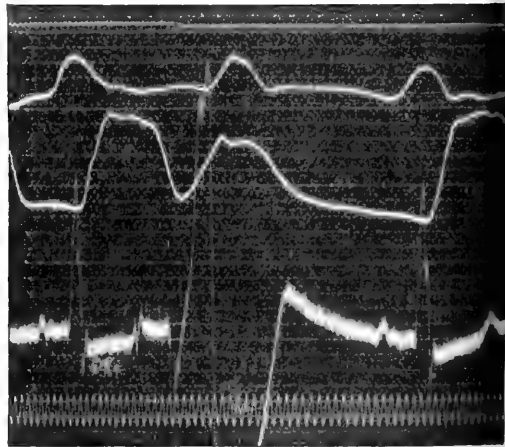


Fig. 2 d.

Fig. 2 c und d. 20. März 1912. Basis, rechts vom Coronargefäß.

Extrasystole ausgelöst (Fig. 2 a), welche sich kaum von der unterscheidet, welche nach Reizung der Stelle am linken Herzohr aufgetreten war (s. Fig. 1 a).

Dagegen konnte grade gegenüber, knapp rechts neben dem Coronargefäß, schon eine deutlich rechtsseitige Extrasystole erzielt werden (Fig 2c). Die Ausschläge werden nur um wenig grösser, wenn man weiter bis auf die Basis der rechten Kammer fortschreitet.

Die oben beschriebenen Übergangsformen, die beim Passieren des Sulcus interventr. bei Abl. I auftreten, haben wir noch in mehreren anderen Versuchen feststellen können und dabei wieder nur unwesentliche Abweichungen beobachtet. In einem Versuche ging beim Überschreiten der Kammergrenze der Typus der linksseitigen ganz unvermittelt in den der rechtsseitigen Extrasystole über, und zwar ohne Verkleinerung der Ausschläge, während in einem anderen Falle das knapp rechts von den Coronargefässen ausgelöste Elektrogramm so kleine Zacken aufwies, dass seine Zugehörigkeit zu einem bestimmten Typus nicht zu erkennen war.

3. Von der Stelle am linken Herzohr zur Herzspitze.

Die im Längsdurchmesser des linken Ventrikels am linken Herzrande ausgelösten Kontraktionen (Taf. I Fig. 2 Pfeil II) zeigen bei Ableitung I ausnahmslos den Typus der linksseitigen Extrasystole (Fig. 3a, c, e, g, i). Dagegen zeigen sich bei Ableitung Anus-Ösophagus interessante Übergangsformen, welche in ganz anderer Weise von einem Typus zum anderen führen, als dies beim Übergang in horizontaler Richtung der Fall war. Aus den demselben Versuche entnommenen Kurvenbeispielen der Fig. 3b, d, f, h, k ist zunächst zu ersehen, dass die Höhe der ersten, nach aufwärts gerichteten Zacke der diphasischen Schwankung um so mehr abnimmt, je weiter man von der Basis des linken Ventrikels zur Spitze fortschreitet; gleichzeitig bildet sich immer mehr eine darauffolgende negative Zacke *S* aus. Die Nachschwankung, welche bei der basalen Extrasystole ganz nach abwärts gerichtet ist, wird zweiphasisch (Fig. 3d) und verändert sich in der Weise, dass die negative Phase immer seichter, die darauffolgende positive Phase dagegen immer höher wird (Fig. 3f). Wenn man ungefähr in der Mitte zwischen Basis und Spitze des linken Ventrikels angelangt ist, bekommt man eine Kurvenform, bei welcher die Zacken *R* und *S* ungefähr gleich lang, die Nachschwankung dagegen schon vollständig positiv und meist sehr hoch ist (Fig. 3h)¹). Der weitere Übergang zur typisch links-

1) Ganz ähnlich ist die von Nicolai beschriebene Übergangsform, die wir bereits auf S. 576 erwähnten. Auch Kahn hat schon vorher diese Übergangsform gesehen.

I.

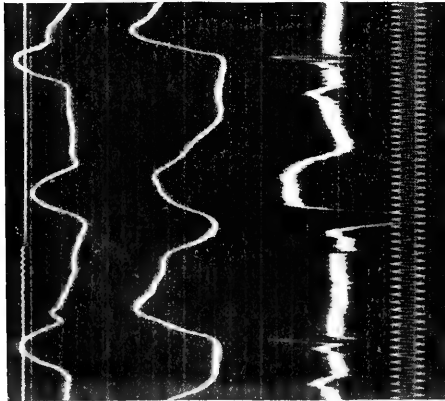


Fig. 3 a.

A.-Ö.

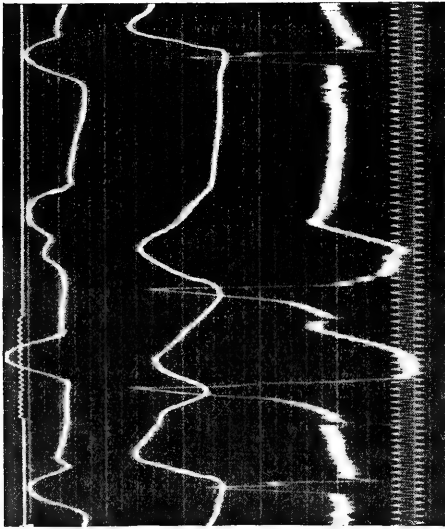


Fig. 3 b.

I.

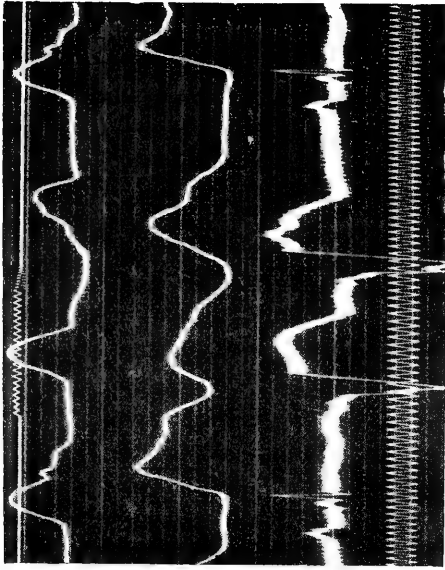


Fig. 3 c.

A.-Ö.

I.

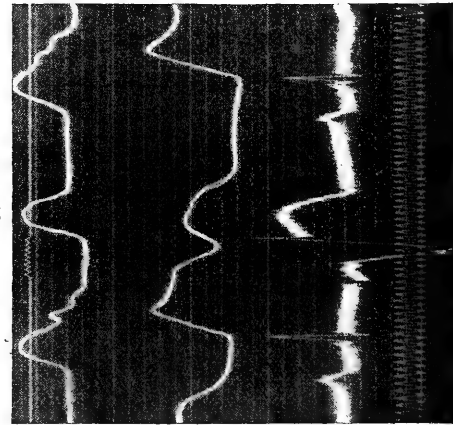


Fig. 3 e.

A.-Ö.

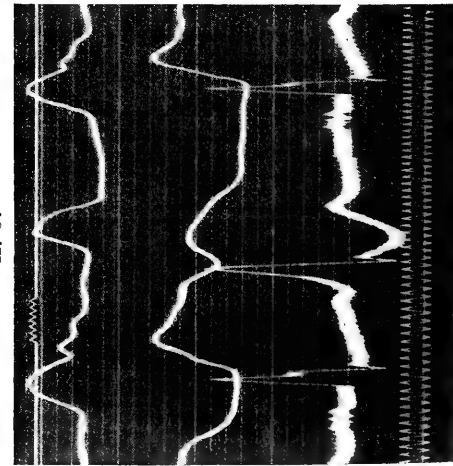


Fig. 3 d.

Fig. 3 f.

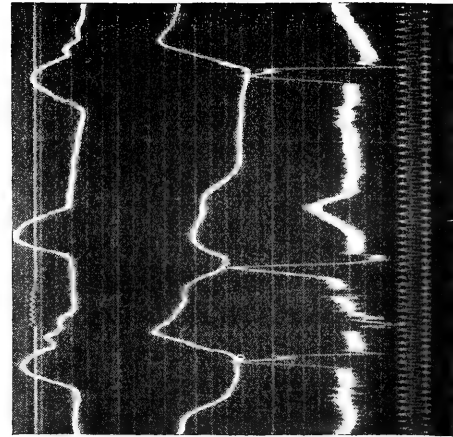


Fig. 3 a u. b. 20. März 1912. Unter der Stelle am linken Herzohr. Fig. 3 c u. d. 20. März 1912. ca. 1 1/2 cm unter der Stelle am linken Herzohr. Fig. 3 e u. f. 20. März 1912. Weiter zur Herzspitze.

seitigen Extrasystole erfolgt dann durch weitere Abnahme von *R*, Vertiefung von *S* und Erhöhung der Nachschwankung (Fig. 3 k).

I.

A.-Ö.

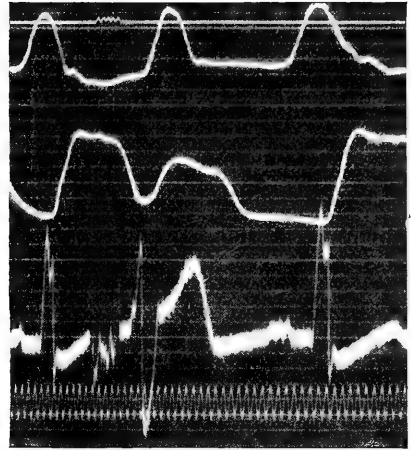
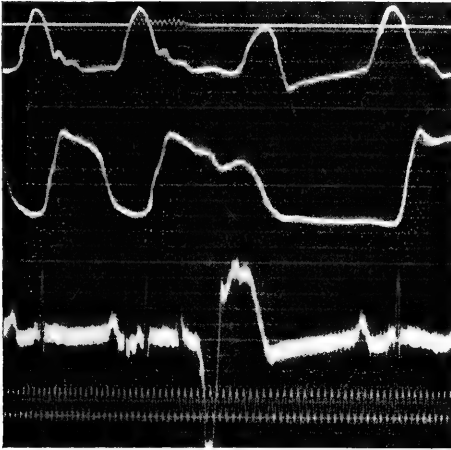


Fig. 3 g.

Fig. 3 h.

Fig. 3 g und h. 20. März 1912. Ungefähr in der Mitte zwischen Basis und Spitze links.

I.

A.-Ö.

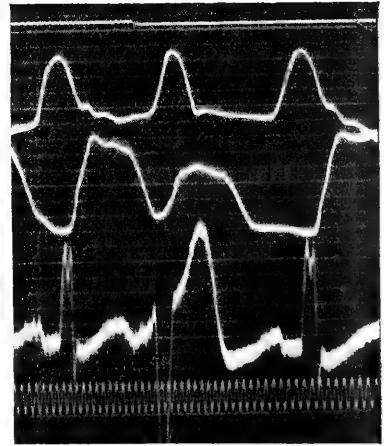
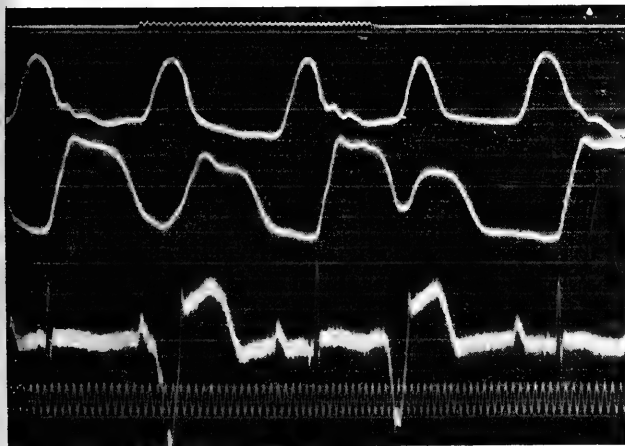


Fig. 3 i.

Fig. 3 k.

Fig. 3 i und k. 20. März 1912. Weiter zur Herzspitze.

Ausnahmsweise lassen sich von der Mitte zwischen Basis und Spitze bei kraniokaudaler Ableitung auch atypische Elektrogramme gewinnen, bei welchen die Zacken *R* und *S* sehr klein sind, so dass

die Zugehörigkeit zu einem bestimmten Typus nur an der aufwärts gerichteten Nachschwankung erkannt werden kann.

4. Extrasystolen von der Hinterfläche des Herzens.

Wenn man von der mehrfach erwähnten Stelle am linken Herzohr weiter nach links auf die Hinterfläche des Herzens fortschreitet (im Sinne der dahin zu projizierenden Pfeillinie I in Taf. I Fig. 2), so verlässt man sehr bald, und zwar noch im Bereiche des linken Ventrikels, das Gebiet, von welchem bei Ableitung Anus-Ösophagus rechtsseitige Extrasystolen zu erzielen sind. Manchmal kann man noch Übergangsformen erhalten, in welchen die erste nach aufwärts gerichtete Phase verkleinert und die Nachschwankung positiv wird. Gewöhnlich aber bekommt man sogleich bei beiden Ableitungen ausgesprochen linksseitige Extrasystolen. Das erscheint zunächst bezüglich der Ableitung Anus-Ösophagus verwunderlich, da es auch dann zutrifft, wenn die Elektroden an der Vorhofkammergrenze hinten hoch oben angelegt worden sind. Nun reicht allerdings die Atrioventrikulargrenze an der Hinterfläche des Herzens nicht so weit gegen die Herzbasis als an der Vorderfläche; diese Neigung gegen die Spitze zu scheint aber nicht ausreichend, um den Übergang der basalen Form der Extrasystole bei kraniokaudaler Ableitung in die apikale zu erklären.

Wie wir bereits früher (S. 575) erwähnten, ist dieses Verhalten auch Lewis schon aufgefallen.

Die Richtung und meist auch die Form der atypischen Schwankungen bleibt dann meist bis zur Kammergrenze an der Hinterseite des Herzens unverändert; aber auch hier bezeichnen die grossen Coronargefässe gewöhnlich die Grenze. Überschreitet man diese gegen die rechte Kammer, so erhält man zuerst bei Ableitung I rechtsseitige Extrasystolen, wenn auch mit verkleinerten Ausschlägen, während Ableitung Anus-Ösophagus oft noch den linksseitigen Typus ergibt. Hier ist indessen die Lage des Herzens wichtig. So haben wir in einem Versuche schon nach Eröffnung des Thorax festgestellt, dass das Herz auffallend stark nach links gedreht war, so dass man von vorn nur die äusserste Spitze des linken Ventrikels zu sehen bekam. Als wir nun an der Hinterseite, knapp rechts und knapp links neben dem Coronargefäss, hoch oben an der Basis Extrasystolen auslösten, bekamen wir rechts bei beiden Ableitungen und

links noch bei Ableitung I rechtsseitige Extrasystolen; nur Anus-Ösophagus zeigte bei Reizung links den linksseitigen Typus. Noch ausgesprochener war die Abweichung in einem anderen Versuche, wo sogar die Reizung an der Hinterfläche der linken Basis bei Ableitung I rechtsseitige Extrasystolen ergab; jenseits der Kammergrenze schlug auch die bei Ableitung Anus-Ösophagus erhaltene Form sogleich in den rechtsseitigen Typus um.

Ähnlich ist es in dem in Fig. 4 dargestellten Beispiele, in welchem wir wieder von der am linken Herzohr gelegenen Stelle auf die Hinterseite des Herzens fortschritten. Obwohl, wie die Autopsie zeigte, alle gereizten Punkte dem linken Ventrikel angehörten, wurde doch von dem zuletzt gereizten bei Ableitung I eine rechtsseitige Extrasystole erzielt (Fig. 4 g), während der ungefähr in der Medianlinie des Körpers gelegene Punkt *e* eine Übergangsform ergab.

Bei Ableitung Anus-Ösophagus wurde die Übergangsform von der basalen zur apikalen Form schon viel früher erhalten, und zwar ungefähr am linken Herzrande (Fig. 4 d).

Man kann demnach sagen, dass an der Hinterfläche des Herzens die Grenze für die beiden Typen bei Ableitung I an der Kammergrenze gelegen ist, während die kraniokaudale Ableitung auch innerhalb des rechten Ventrikels gewöhnlich apikale (linksseitige) Formen ergibt. Hier sind jedoch die Varianten in der Drehung des Herzens um seine Längsachse von Bedeutung. Die dabei in Betracht kommenden Unterschiede sind oft ganz erheblich. Wir wissen aus früheren Versuchen, in welchen wir das linke Herzohr suspendieren wollten, dass dieses manchmal ohne weiteres vorliegt, bei anderen Tieren aber erst nach ausgiebiger Drehung des Herzens nach rechts erreicht werden kann.

5. Extrasystolen vom rechten Ventrikel.

Die Elektrogramme der Extrasystolen, welche man von der Basis des rechten Ventrikels auslösen kann, sind bereits so oft beschrieben worden, dass wir sie nicht weiter besprechen wollen; bekanntlich zeigen sie bei beiden Ableitungen die basale Form. Uns interessieren hier hauptsächlich diejenigen Formen, welche man erhält, wenn man über die Kammergrenze auf den linken Ventrikel fortschreitet. Derartige Übergangsformen (Ableitung Anus-Ösophagus) haben wir bereits früher beschrieben; sie wurden, wie wir in der

Einleitung (S. 574 und 575) erwähnten, erhalten, indem wir an der Vorderseite des Herzens von der Basis zur Spitze übergangen.

I.

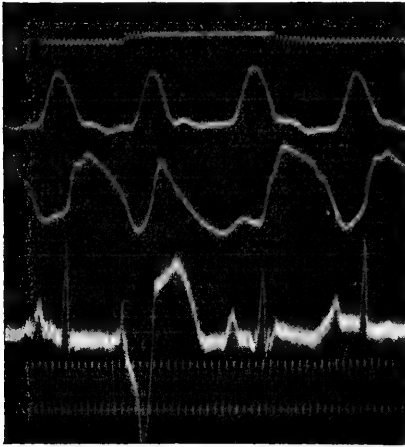


Fig. 4 a.

A.-Ö.

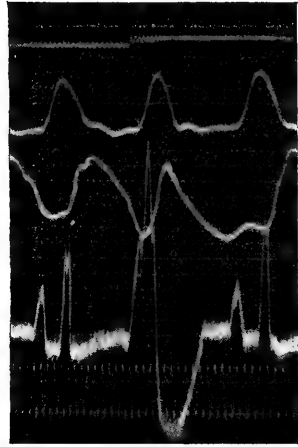


Fig. 4 b.

Fig. 4 a und b. 25. Februar 1913. Unter dem linken Herzhohr.

I.

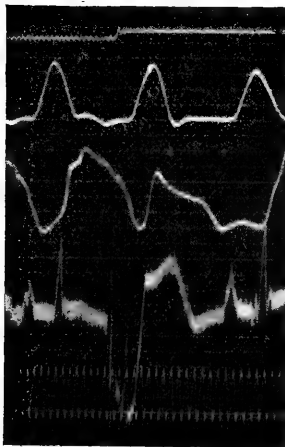


Fig. 4 c.

A.-Ö.

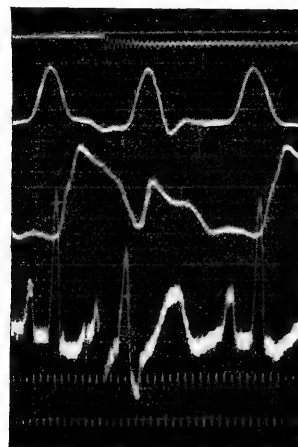


Fig. 4 d.

Fig. 4 c und d. 25. Februar 1913. Weiter nach links.

In den vorliegenden Versuchen gingen wir von der Mitte des rechten Herzrandes aus und dann an diesem entlang über die Herzspitze auf den linken Herzrand über. Dabei lässt sich folgendes

Verhalten der atypischen Elektrogramme feststellen: Bei Ableitung I bekommt man gewöhnlich typisch rechtsseitige Extrasystolen bis zu

I.

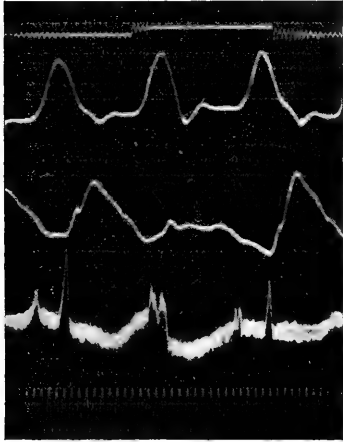


Fig. 4 e.

A.-Ö.

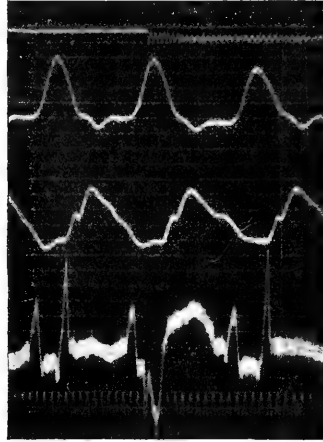


Fig. 4 f.

Fig. 4 e und f. 25. Februar 1913. Medianlinie hinten.

I.

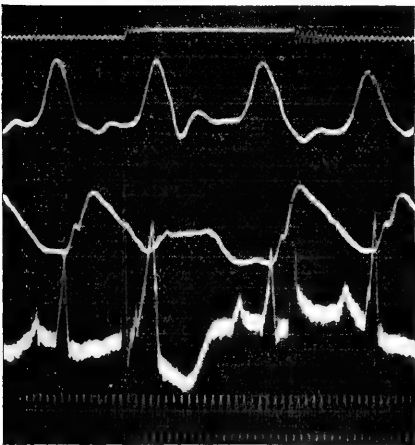


Fig. 4 g.

A.-Ö.



Fig. 4 h.

Fig. 4 g und h. 25. Februar 1913. Weiter nach rechts.

den Coronargefässen (Fig. 6 a, c, e); erst jenseits derselben, also in Partien, welche schon den unteren Anteilen des Septums und der Herzspitze angehören, nehmen die Ausschläge an Grösse ab (Fig. 6 g, i, l);

von der Herzspitze selbst erhält man oft kleine, schwer bestimmbare Übergangsformen, und erst vom linken Herzrande lassen sich typisch linksseitige Extrasystolen auslösen (Fig. 6 n).

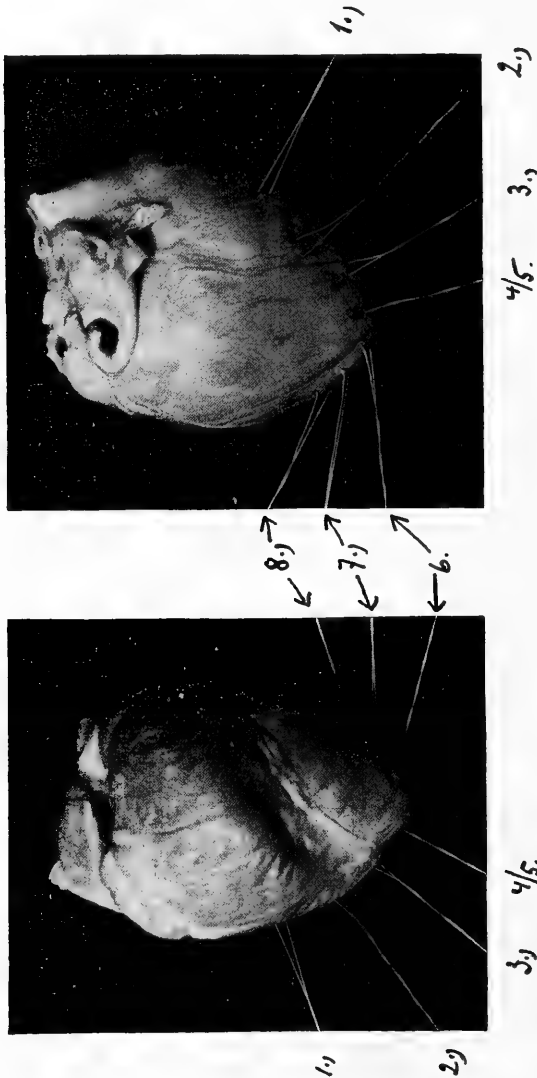


Fig. 5 b. Hinterseite.

Fig. 5 a. Vorderseite.

Fig. 5 a und b. 3. Juni 1912. Siehe Fig. 6.

Bei der Ableitung Anus-Ösophagus hingegen liegt die Grenze schon an den Coronargefäßen (Fig. 6 b, d, f). Auch hier ist es immerhin merkwürdig, dass man an der rechten Kammer ziemlich weit gegen die Herzspitze zu absteigen kann und immer

noch „basale“ Elektrogramme erhält, wie dies ja schon K a h n hervor- gehoben hat. Allerdings bekommt man manchmal in einiger Ent- fernung von den Coronargefäßen schon Übergangsformen, in welchen, ähnlich wie wir es an der linken Kammer beschrieben, die erste, nach aufwärts gerichtete Phase verkleinert und die Nachschwankung positiv wird (Fig. 6 d), ja, in selteneren Fällen sogar schon links- seitige Extrasystolen.

Es ist dabei zu berücksichtigen, dass die unteren Anteile des Kammerseptums weiter basalwärts liegen als die Coronargefäße, was man auch daran erkennen kann, dass selbst am dilatierten Herzen die betreffende Partie eingesunken erscheint (Fig. 5 a). An den Coronargefäßen selbst, jedenfalls aber jenseits derselben, be- kommt man bei Ableitung Anus-Ösophagus stets linksseitige Extra- systolen (Fig. 6). Diese gerade an die Kranzgefäße angrenzende Partie der Herzspitze gibt also analog wie die Stelle am linken Herzohr bei beiden Ableitungen entgegengesetzte Elektrogramme (Fig. 6 e, f), nur dass sie hier bei Ableitung I dem rechtsseitigen, bei Ableitung Anus-Ösophagus dem linksseitigen Typus entsprechen.

Als Beispiel für die eben besprochenen Verhältnisse reproduzieren wir den Versuch (Fig. 6) mit den dazu gehörigen Photo- grammen (Fig. 5). Ein besonderer Kommentar ist demnach wohl nicht nötig.

Besprechung der Ergebnisse.

Das Studium der Elektrogramme der künstlich erzeugten aty- pischen Kontraktionen hat sich lange auf die extremen Formen be- schränkt, welche man einerseits bei Reizung der Herzbasis, ander- seits der Herzspitze erhält. Dementsprechend hat auch Nicolai jene Zone, innerhalb welcher Übergangsformen auftreten, anfangs so eingezeichnet, dass sie ungefähr senkrecht zur Längsachse des Herzens zwischen Basis und Spitze verläuft. Im Gegensatz hierzu hat K a h n gefunden, dass die Gegensätzlichkeit der gewonnenen Kurven sich nicht auf Basis und Spitze bezieht, sondern von der Zugehörigkeit des gereizten Punktes zum rechten oder zum linken Ventrikel abhängt. Unser Befund, nach welchem man von einer nahe dem linken Herzohr gelegenen Stelle und von dem rechten Anteile der Herzspitze entgegengesetzte Elektrogramme erhalten kann, je nachdem man Ableitung I oder Ableitung Anus-Ösophagus (bzw. Ableitung III) anwendet, zeigt jedoch, dass auch die von K a h n aufgestellte Regel nicht ganz zutrifft.

I.

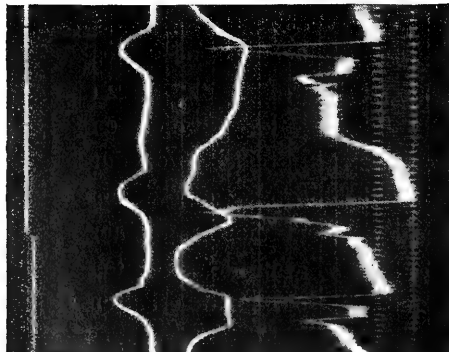


Fig. 6 a.
A.-Ö.

A.-Ö.

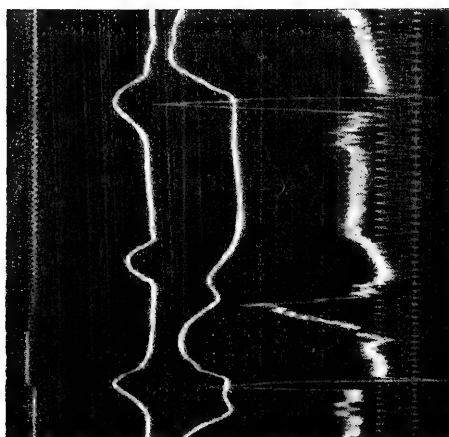


Fig. 6 b.
I.

I.

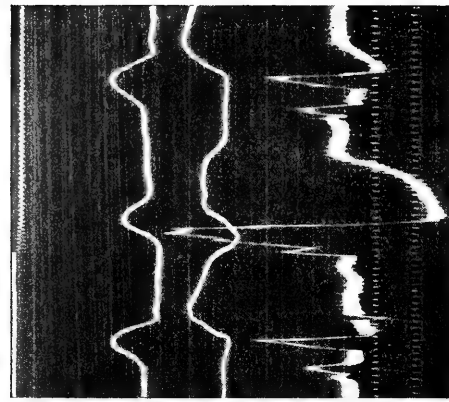


Fig. 6 c.
A.-Ö.

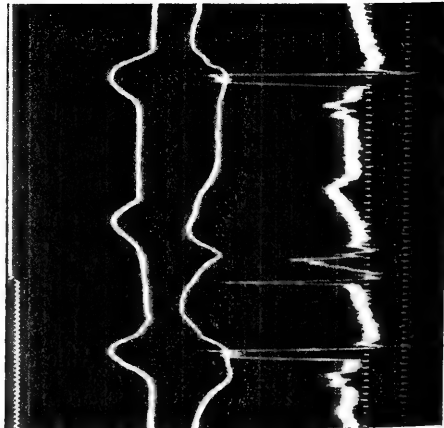


Fig. 6 d.

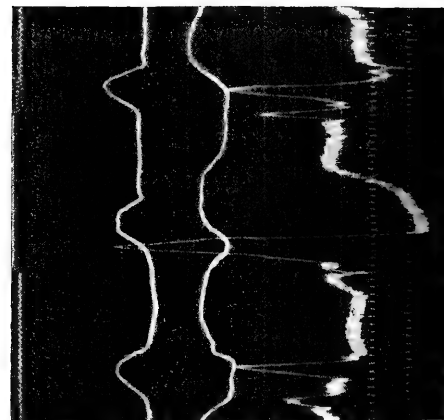


Fig. 6 e.

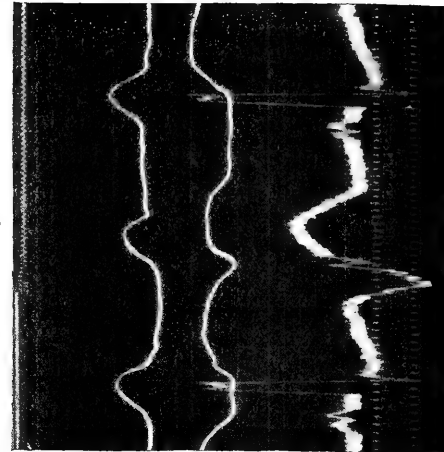


Fig. 6 f.

Fig. 6. 8. Juni 1912. a und b. Am rechten Herzende (s. Fig. 5 7). Fig. 6 c und d. Näher zur Spitze (s. Fig. 5 2). Fig. 6 e und f. An den Coronareffassen (s. Fig. 5 3).

I.

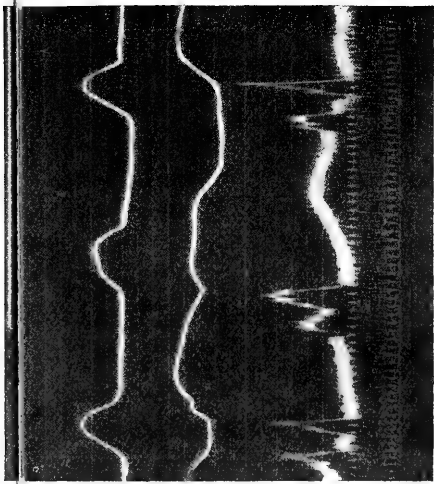


Fig. 6 g.

A.-Ö.

A.-Ö.

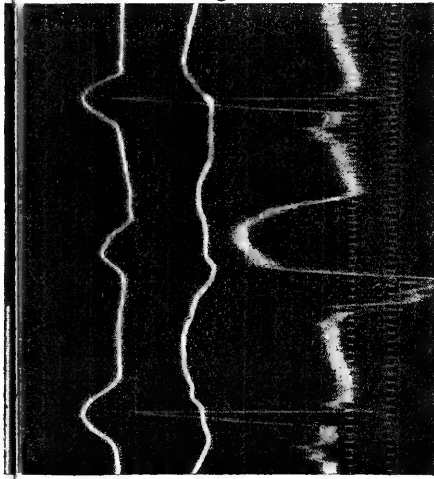


Fig. 6 h.

I.

I.

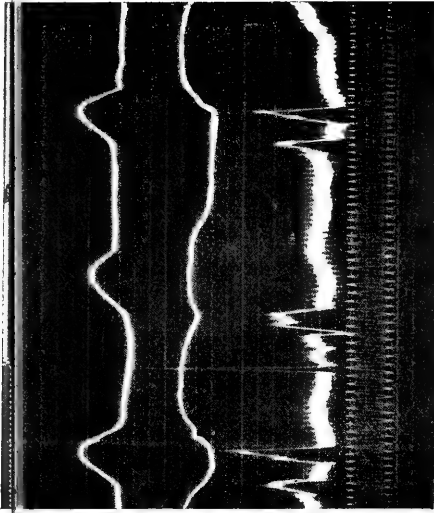


Fig. 6 i.

A.-Ö.

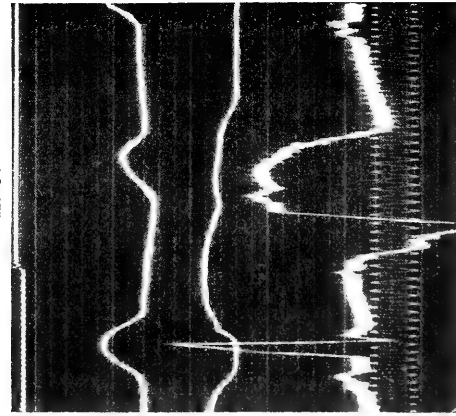


Fig. 6 k.

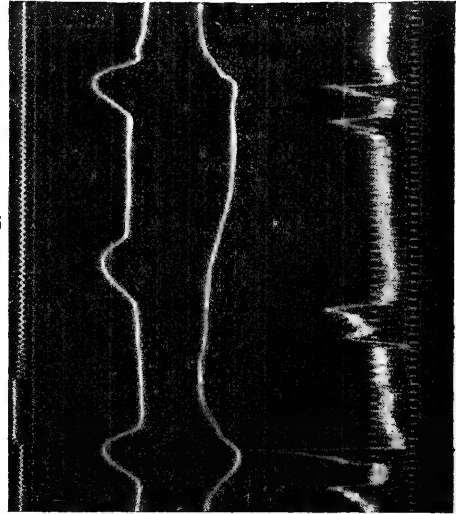


Fig. 6 l.

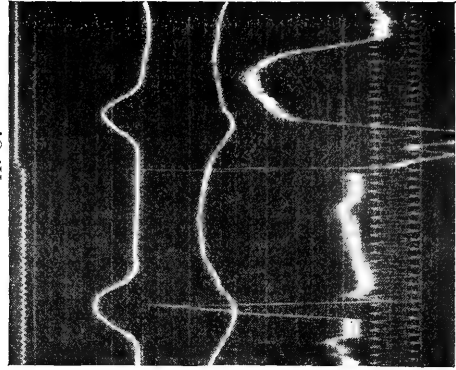


Fig. 6 m.

Fig. 6. 3. Juni 1912. g und h. Weiter zur Herzspitze (s. Fig. 5 4./5). Fig. 6 i und k. An der Herzspitze (s. Fig. 5 6). Fig. 6 l und m. Weiter nach links (s. Fig. 5 7).

Es entsteht nun die Frage, in welchem Sinne unsere in der vorliegenden Mitteilung dargelegten Befunde entscheiden.

Unsere Ergebnisse zeigen, dass die Form des Elektrogrammes künstlich ausgelöster Herzschläge allerdings in erster Linie von der Lage des gereizten Punktes abhängt, dass aber die Art der Ableitung ebenso entscheidend ist. Wir werden deshalb die bei Ableitung I und bei Ableitung Anus-Ösophagus gewonnenen Resultate gesondert besprechen.

I.

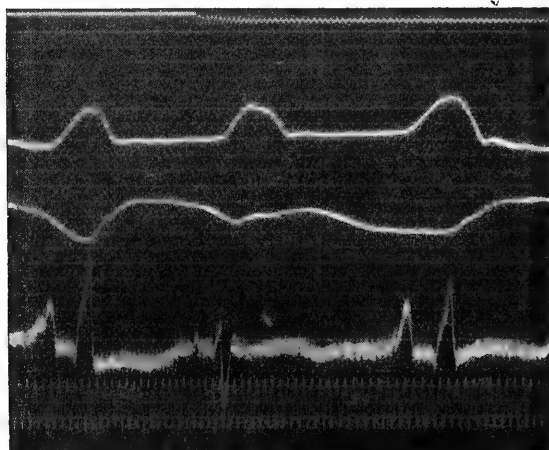


Fig. 6 n. 3. Juni 1912. Weiter nach links auf den linken Herzrand (s. Fig. 5 8).

Ableitung I (siehe Taf. I Fig. 3).

An der Vorderfläche des Herzens verläuft die Grenzlinie so, dass sie sich an der Herzbasis eng an die grossen Coronargefässe anschliesst; alle Punkte, die rechts liegen, geben rechtsseitige Extrasystolen und umgekehrt. Dabei ist die Zone, innerhalb welcher unbestimmte oder Übergangsformen erhalten werden, sehr schmal, so dass der eine Typus fast unvermittelt in den anderen übergeht. Von einem ungefähr in der Mitte der Längsachse des Herzens gelegenen Punkte an verlässt jedoch die Grenzlinie die Coronargefässe und zieht fast senkrecht zur Herzspitze, so dass der rechte Anteil der Spitze des linken Ventrikels bei Ableitung I rechtsseitige Extrasystolen gibt.

Da nun die Herzspitze beim Hunde gewöhnlich ziemlich genau in der Medianlinie liegt, haben wir versucht, ob dieser auffällige

Verlauf der Grenzlinie in den apikalen Anteilen durch möglichst ausgiebige Verlagerung des Herzens verschoben werden kann. In einem Versuche, in welchem das Herz etwas weiter nach links lag als gewöhnlich, haben wir einen in der Medianlinie gelegenen, der Spitze des rechten Ventrikels angehörenden Punkt zur Reizung gewählt und die ausgelösten Extrasystolen bei normaler Lage sowie nach ausgiebiger Verlagerung des Herzens nach rechts und links aufgenommen. Wir erhielten jedoch von diesem Punkte immer typisch rechtsseitige Extrasystolen von derselben Form, obwohl das Elektrogramm der normalen Herzschläge insbesondere nach Verlagerung des Herzens nach rechts bedeutende Veränderungen aufwies. Es dürfte demnach die Lage des gereizten Punktes zur Medianlinie nicht das ausschlaggebende Moment sein, worauf ja auch der Verlauf der Grenzlinie hinweist. Immerhin ist aber zu berücksichtigen, dass unsere Befunde am blossgelegten Herzen erhoben worden sind, und dass infolge des Zurückweichens der Lungen bei offenem Thorax die Ableitungsbedingungen für die an der Vorderfläche des Herzens gelegenen Anteile wesentlich verändert sein können.

An der Hinterfläche des Herzens (s. Taf. I Fig. 3 *B*) fällt die Grenzlinie zwischen den Bezirken, welche bei Ableitung I rechts- bzw. linksseitige Extrasystolen geben, in den meisten Fällen mit dem Verlauf der Coronargefäße zusammen; sie entspricht also ungefähr der Kammergrenze, wobei wir vor allem die basalen Teile der Hinterfläche im Auge haben. Hier ist jedoch die Lage des Herzens, speziell der Grad der Drehung um seine Längsachse von Bedeutung, worauf wir schon oben (S. 586 f.) hingewiesen haben. In jenen Fällen nämlich, in welchen man nach Eröffnung des Thorax vom linken Ventrikel nur die Spitze zu sehen bekommt, gehört der grössere Anteil der Hinterfläche der linken Kammer an; dementsprechend fällt auch die Grenzlinie zwischen jenen Bezirken, welche bei Ableitung I rechts- bzw. linksseitige Extrasystolen geben, noch in den Bereich der linken Kammer (s. Fig. 4).

Ableitung Anus-Ösophagus.

An der Vorderfläche des Herzens (Taf. I Fig. 4 *A*) stellt die Grenze zwischen jenen Gebieten, welche rechts- bzw. linksseitige Extrasystolen geben, keine scharfe Linie dar; es besteht hier vielmehr eine ziemlich breite Zone, innerhalb welcher atypische Elektrogramme mit kleinen Ausschlägen erhalten werden. Die Lage dieser

Grenzzone entspricht ziemlich gut dem Schema von Nicolai¹⁾, nur dass nach unseren Befunden die Grenzen dieser Zone keine geraden Linien darstellen, sondern einen bogenförmigen Verlauf aufweisen. Daraus ergibt sich, dass rechtsseitige Extrasystolen von einem viel grösseren Teile der Vorderfläche des Herzens erhalten werden, als es nach dem Schema von Nicolai anzunehmen wäre; dagegen sind linksseitige Extrasystolen mit Sicherheit nur von dem relativ kleinen, die Herzspitze darstellenden Anteile des linken Ventrikels auszulösen. Die Lage der Grenzzone entspricht nicht der Lage der Kammerscheidewand; diese liegt vielmehr weiter gegen die Herzbasis zu.

Dagegen stellt fast die ganze Hinterfläche des Herzens (Taf. I Fig. 4 B, unterhalb des roten Striches) ein Gebiet dar, von welchem, wie wir oben ausgeführt haben, bei Ableitung Anus-Ösophagus linksseitige Extrasystolen erhalten werden; nur an der Basis des rechten Ventrikels gibt es ein mehr oder weniger ausgedehntes Gebiet, von welchem sich rechtsseitige Extrasystolen auslösen lassen.

Zur Veranschaulichung unserer wesentlichen Befunde diene die in Taf. I Fig. 5 gegebene schematische Übersicht. Zu ihrem Verständnisse nehmen wir den in erster Linie auf der Tafelfigur repräsentierten Fall als Beispiel; dieser zeigt, dass Extrasystolen, welche sowohl bei Ableitung I als auch bei Ableitung Anus-Ösophagus den basalen Typus aufweisen, von jenen Stellen an der Vorder- und Hinterfläche des Herzens erhalten werden, welche in den nebenstehenden schematischen Figuren rot angezeichnet sind.

Diese atypischen Kontraktionen können aber auch im rechten Tawara'schen Schenkel ausgelöst sein.

Frühere Untersuchungen²⁾ haben uns nämlich gezeigt, dass nach einseitiger Blockierung der Erregungsüberleitung von den Vorhöfen auf die Kammern bei Ableitung I und Anus-Ösophagus (bzw. Ableitung III) gleichsinnige Veränderungen des E.-K. auftreten. Es ist daher wohl mit Sicherheit anzunehmen, dass dies auch für jene ventrikulären Extrasystolen zutrifft, deren Reizursprung in einem

1) Kraus und Nicolai, Das Elektrokardiogramm S. 162 Fig. 53. Leipzig 1910. Das Schema von Rehfisch (Deutsche med. Wochenschr. 1910 Nr. 21/22) zeigt einen etwas anderen Verlauf der Grenzzone; es ist jedoch so stark schematisiert, dass wir darauf nicht weiter eingehen wollen.

2) Rothberger und Winterberg, Zentralbl. f. Herzkrankh. Bd. 5 S. 206. 1913.

Tawara'schen Schenkel liegt; denn für den Erregungsablauf in den Kammern ist es gleichgültig, ob der Reiz in einem Schenkel des Reizleitungssystems entsteht oder ihm allein durch Blockierung des anderen Schenkels von den Vorhöfen aus zugeleitet wird.

Es ist daher anzunehmen, dass atypische Kontraktionen, welche im linken Tawara'schen Schenkel entstehen, in beiden Ableitungen diphassische Schwankungen vom Typus der linksseitigen Extrasystolen zur Folge haben werden und umgekehrt.

Eine Erklärung für die Art und Weise, in welcher die verschiedenen Typen der Extrasystolen zustandekommen, können wir vorläufig nicht geben. Aus unseren Befunden erhellt, dass der Lage des gereizten Punktes zu den Ableitungsstellen keine ausschlaggebende Bedeutung zukommt. Man braucht nur einen Blick auf Taf. I Fig. 3 A zu werfen, um zu sehen, dass bei Ableitung I die Grenzlinie gar keine Beziehungen zur Medianlinie hat. Es gibt einen grossen, links von der Medianlinie gelegenen Anteil des rechten Ventrikels, welcher typisch rechtsseitige Extrasystolen gibt.

Analoges gilt für die Ableitung Anus-Ösophagus, worauf ebenfalls der Verlauf der Grenzzone (Taf. I Fig. 4 A) hinweist. Man bekommt von der unteren Hälfte des linken Ventrikels meist typisch linksseitige Extrasystolen; geht man jedoch in gleicher Höhe auf den rechten Ventrikel hinüber, so erhält man rechtsseitige Extrasystolen, obwohl beide gereizten Punkte gleich weit von der Anus- bzw. Ösophaguselektrode liegen.

Es könnte demnach scheinen, als ob es doch auf die Zugehörigkeit des gereizten Punktes zu einem Ventrikel ankäme; aber auch das ist nicht der Fall. Denn es gibt eine Partie des linken Ventrikels, welche bei Ableitung I rechtsseitige Extrasystolen gibt (rechter Anteil der Herzspitze), während dasselbe bei einem anderen Teil der linken Kammer (beim linken Herzohr) für die Ableitung Anus-Ösophagus gilt. Andererseits gibt die Hinterfläche der rechten Kammer bei kraniokaudaler Ableitung linksseitige Extrasystolen.

Für die Beziehung der Form der Extrasystole zur Lage des gereizten Punktes müssen also noch andere Momente maassgebend sein. Vielleicht könnte hier eine von Nicolai geäusserte Anschauung zur Erklärung beitragen. Nicolai unterscheidet bekanntlich die gebahnte Reizausbreitung, wie sie dem normalen Erregungsablaufe entspricht, von der ungebahnten Ausbreitung, wie sie bei der

künstlichen Auslösung einer Extrasystole in Betracht kommt. Weiter nimmt Nicolai¹⁾ an, dass das Reizleitungssystem besser leitet als alle übrigen Herzgebilde; es wird also eine an irgendeinem Punkte gesetzte Erregung sich nur so lange vollkommen ungebahnt ausbreiten, bis sie irgendwo auf das Reizleitungssystem stösst; von da an wird sie den besser leitenden Weg wählen. Wenn wir nun berücksichtigen, dass der Vorgang der Erregungsleitung im Elektrokardiogramm überhaupt nicht zum Ausdruck kommt, sondern nur der Erregungszustand der Muskulatur, so wird es begreiflich erscheinen, dass die Lage des gereizten Punktes nur indirekt bestimmend sein kann. Denn nicht die am gereizten Punkte selbst entstehende Negativität bewirkt, dass die Saite nach unten oder nach oben ausschlägt, sondern es kommt darauf an, welche Muskelpartien von dem gereizten Punkte aus in Erregung versetzt werden. Wir sind auf Grund unserer bisherigen Befunde nicht imstande, diese Ansicht zu beweisen, aber manches spricht dafür, dass die Erregungsleitung von dem gereizten Punkt aus eine grosse Rolle spielt.

Wir wollen ferner zum Schlusse nochmals besonders betonen, dass unsere Befunde mit Reizung oberflächlich gelegener Punkte des Hundeherzens am eröffneten Thorax gewonnen wurden und daher auch vorläufig nur für diese Versuchsanordnung gültig sind.

Aus diesen Bemerkungen möge auch entnommen werden, dass wir eine Übertragung der in der vorliegenden Mitteilung angeführten Befunde auf die menschliche Pathologie vorläufig für gänzlich unzulässig halten.

Eine Nutzenanwendung lässt sich aber doch auch für die Klinik ziehen. Aus unseren Befunden geht deutlich hervor, dass die Bestimmung des Ausgangspunktes ventrikulärer Extrasystolen mindestens zwei Ableitungen erfordert, deren Ebenen senkrecht aufeinander stehen. Unsere Untersuchungen zeigen also aufs neue, wie richtig der seit jeher von Einthoven vertretene und erst kürzlich wieder von Samojloff²⁾ betonte Standpunkt ist, dass man sich bei der Aufnahme des menschlichen Elektrokardiogramms nicht auf eine Ableitung allein beschränken dürfe.

1) Nicolai, Zentrabl. f. Physiol. Bd. 26 Nr. 2.

2) A. Samojloff, Pflüger's Arch. Bd. 153 S. 196. 1913.

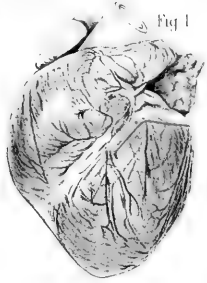


Fig 1

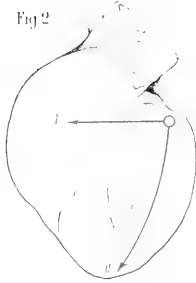


Fig 2



Mehrsinnig

Fig 3.



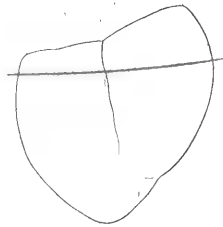
B. Hinterfläche.

A. Vorderfläche



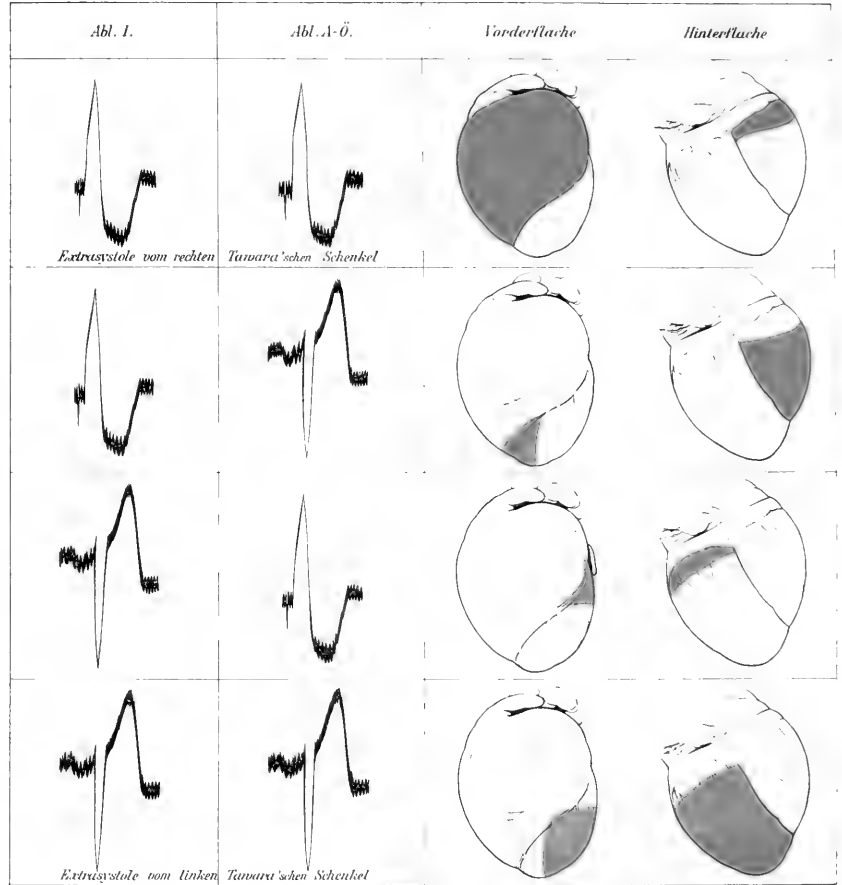
A. Vorderfläche

Fig 4.



B. Hinterfläche.

Fig 5



(Aus der Medizinischen Klinik in Heidelberg.)

Über sauerstoffatmende Körnchen aus Leberzellen und über Sauerstoffatmung in Berkefeld- Filtraten wässriger Leberextrakte.

Von

Otto Warburg.

Die folgenden Versuche entstanden aus der Nachprüfung einiger Angaben Batelli's und Stern's über Sauerstoffatmung tierischer Organe. Die wesentlichsten dieser Angaben stelle ich zunächst kurz zusammen.

Batelli und Stern unterscheiden im Mechanismus der Sauerstoffatmung zwei Prozesse: die Hauptatmung und die akzessorische Atmung. „Die akzessorische Atmung . . . ist fermentativer Natur.“ „Die Hauptatmung, deren Intensität unvergleichlich grösser ist, existiert in allen Geweben. Sie weist ein ganz anderes Verhalten als die akzessorische Atmung auf. So kann sie z. B. nicht in Abwesenheit von Zellen stattfinden“ (Asher-Spiro, *Ergebn. d. Physiol.* Bd. 12 S. 226). „Die verschiedenen Faktoren, die die Vitalität der Zellen beeinträchtigen, schwächen gleichzeitig auch die Hauptatmung.“ „Der von Zelltrümmern möglichst befreite wässrige Auszug weist eine äusserst geringe oder gar keine Hauptatmung auf. Hingegen sind die bei der akzessorischen Atmung beteiligten Substanzen in Wasser löslich und gehen in den wässrigen Auszug über“ (*Biochem. Zeitschr.* Bd. 21 S. 505. 1909). „Die akzessorische Atmung bleibt . . . 24 Stunden und noch länger in den Geweben nach dem Tod des Tieres intakt, während die Hauptatmung in der Mehrzahl der Organe sehr labil ist.“ „In einigen Fällen dauert die akzessorische Atmung mit derselben Intensität ziemlich lange fort: 80 Minuten zum Beispiel. In anderen Fällen hingegen nimmt die Intensität sehr bald ab, nach 15–20 Minuten zum Beispiel.“ (*Ergebn. d. Physiol.* Bd. 12 S. 215 und 216).

Die Frage, ob es in der Tat zwei verschiedene Verbrennungsmechanismen in der Zelle gibt, soll hier nicht diskutiert werden. Dagegen wollen wir uns mit einigen der tatsächlichen Angaben beschäftigen, die nach der ganzen Anlage der Versuche und auch nach der nicht immer präzisen Form der Wiedergabe zu Kritik und Nachprüfung herausforderten. Ich habe mich dabei auf Versuche an der Säugetierleber beschränkt, die sich nach Batelli und Stern besonders gut zum Studium der beiden Arten von Atmung eignen.

Bedenken gegen die tatsächlichen Angaben von Batelli und Stern haben schon zwei englische Forscher, Harden und Maclean, geäußert¹⁾; im besonderen vermissten sie die Atmung in den Organextrakten, die „akzessorische Atmung“, und sprachen die Vermutung aus, dass die akzessorische Atmung zum Teil, wenn nicht ausschliesslich, durch Verunreinigung mit Bakterien vorgetäuscht sei. Dieser Kritik habe ich mich in einem Referat über Sauerstoffatmung²⁾ angeschlossen. Im Laufe der folgenden Untersuchung jedoch bin ich zu der Ansicht gekommen, dass die „akzessorische“ Atmung aus Lebergewebe weniger Bakterienatmung war, als vielmehr zum überwiegenden Teil Atmung kleiner, aus der Leberzelle selbst stammender Formelemente.

A. Die Hauptatmung.

Untersuchungsmethode nach Batelli und Stern³⁾. Das Organ wird dem durch Aderlass getöteten Tier sofort entnommen und durch eine feinlöcherige Fleischhackmaschine gegeben. Dann wird mit Wasser, Salzlösung oder Blut aufgenommen, bei 38—40° in einer geschlossenen Flasche geschüttelt und schliesslich der Gasraum analysiert. Die Kohlensäure wird als Differenz der nach dem Versuch vorhandenen und der präformierten Kohlensäure bestimmt⁴⁾. — Durch die Behandlung mit der Fleischhackmaschine werden die Zellen

1) Journ. of Physiol. vol. 43 p. 34. 1911.

2) Asher-Spiro, Ergebn. 1913.

3) Journ. de Physiol. et de Path. générale 1907 Nr. 1. — Biochem. Zeitschrift Bd. 21 S. 487. 1909.

4) In meinem Referat Asher-Spiro 1913 habe ich bei Besprechung eines Batelli-Stern'schen Versuches die Vermutung ausgesprochen, dass die präformierte CO₂ nicht bestimmt sei. Aus dem Zusammenhang der Arbeit ergibt sich aber, dass die präformierte CO₂, wenn sie auch nicht angegeben, so doch bestimmt war.

nur zum Teil lädiert; der Leberbrei besteht im wesentlichen aus intakten Zellen, deren anatomischer Zusammenhang verändert ist.

Anfangsoxydationsgeschwindigkeit nennen wir die Oxydationsgeschwindigkeit des Leberbreies in den ersten Perioden des Schüttelversuches; die Länge der Perioden betrug in den Versuchen von Batelli und Stern meist 30—60 Minuten. Die Anfangsoxydationsgeschwindigkeit war für Hundeleberbrei 4000 ccm Sauerstoff pro Stunde und Kilo Leber¹⁾.

Diese Zahl ist ganz ausserordentlich hoch. Harden und Maclean²⁾, die eine Reihe der Batelli-Stern'schen Versuche nachprüften, fanden in Organbreien viel niedrigere Werte, beispielsweise für Hundeleberbrei 400 ccm pro Kilo Leber und Stunde.

Die Zahl von Batelli und Stern ist auch deshalb so auffallend hoch, weil sie höher ist als die höchste Zahl, die Barcroft und Shore³⁾ für den Sauerstoffverbrauch der intakten Leber im lebenden Tier erhielten. Nach Barcroft und Shore schwankt der Sauerstoffverbrauch der Katzenleber, je nach dem Ernährungszustand, zwischen 300 und 3000 ccm pro Stunde und Kilo.

Der „Tod des Tieres“ und die Anfangsoxydationsgeschwindigkeit. Der Tod des Tieres spielt in den Forschungsberichten von Batelli und Stern eine grosse Rolle. Die Hauptatmung, die Atmung der Organbreie, ist um so kleiner, je später nach dem Tod des Tieres die Organe zerstückelt und zum Versuch verwendet werden. Auf die akzessorische Atmung hat der Tod des Tieres weniger Einfluss, und so ist ein Unterschied zwischen Haupt- und akzessorischer Atmung, dass die erstere nach dem Tod des Tieres „sehr labil“ ist, die letztere nicht.

In Versuchen, die Usui⁴⁾ auf meine Veranlassung mit intakten Leberläppchen von Mäusen angestellt hat, ergab sich, dass der Sauerstoffverbrauch des isolierten Läppchens stundenlang konstant blieb. Der Sauerstoffverbrauch des kleinsten Leberläppchens, das wir benutzten, war etwa 500 ccm pro Kilo und Stunde⁵⁾ bei 38 °,

1) Biochem. Zeitschr. Bd. 21 S. 488. 1909.

2) Journ. of Physiol. vol. 43 p. 34. 1911.

3) Journ. of Physiol. vol. 45 p. 296. 1912.

4) Pflüger's Arch. Bd. 147 S. 100. 1912.

5) Usui betonte in der Einleitung zu seiner Arbeit, dass es ihm nicht darauf ankam, festzustellen, wieviel Sauerstoff eine bestimmte Gewichtsmenge Leber verbrauche; eine solche Frage könne einwandfrei nur durch Blutgasanalysen im

also immer noch grösser als der Minimalwert Barcroft's für die Leber in der lebenden Katze. Somit kann von Batelli und Stern nicht der Einwand erhoben werden, das, was Usui gemessen habe, sei gar nicht mehr die Hauptatmung, sondern nur noch die akzessorische Atmung gewesen.

Ferner ist hier eine Arbeit von Masing¹⁾ zu erwähnen, der die herausgeschnittene Kaninchenleber künstlich durchströmte und eine stundenlange Konstanz des Sauerstoffverbrauchs beobachtete. Die absoluten Mengen Sauerstoff, die verbraucht wurden, betragen durchschnittlich 1200 ccm pro Kilo und Stunde; also auch Masing hatte es in der Batelli-Stern'schen Terminologie sicher mit der Hauptatmung zu tun.

Aus dem Gesagten ergibt sich, dass der „Tod des Tieres“ — physiologisch ausgedrückt: Sistierung der nervösen Einflüsse, Unterbrechung der Zirkulation und der durch sie vermittelten Korrelationen — keineswegs den Erfolg hat, dass die Atmung der isolierten Leber schnell absinkt. Wenn also Batelli und Stern finden, dass eine Leber, die sie 60 Minuten nach dem Tod des Tieres aus dem Tier herausnehmen, schon eine auf die Hälfte reduzierte Anfangsgeschwindigkeit zeigt, so hat das offenbar in Besonderheiten der Technik seinen Grund. In der Tat werden bei der Batelli-Stern'schen Versuchsanordnung die Organe bei Körpertemperatur Sauerstoffmangel ausgesetzt; wir wissen aber, dass bei obligat aeroben Zellen Sauerstoffentziehung einen Abfall der Oxydationsgeschwindigkeit für die darauffolgende Zeit zur Folge hat²⁾. Was im besonderen die Leber betrifft, so hat Masing¹⁾ beobachtet, dass der Gaswechsel seiner isolierten Lebern um so

lebenden Tier beantwortet werden kann. — Umgekehrt können Fragen, wie sie Usui gelöst hat, nicht durch Versuche am lebenden Tier beantwortet werden, weil beispielsweise bei einer Konzentration von 5% Urethan das Herz nicht mehr schlägt. Wenn also Loewy (Oppenheimer's Handb. d. Biochemie Ergänzungsband S. 226) die absoluten Werte Usui's als „abnorm niedrig“ bezeichnet, so liegt darin offenbar keine Kritik der Usui'schen Arbeitsmethode. (Usui hat in seiner Arbeit eine Tabelle zusammengestellt, aus der hervorgeht, dass die absoluten Werte für den Sauerstoffverbrauch umso höher lagen, je kleiner die benutzten Leberläppchen waren. Er erklärte das so, dass in grösseren Leberläppchen ein grösserer Teil infolge Sauerstoffmangels nicht atme.)

1) Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmak. Bd. 69 S. 431. 1912.

2) Diakonow, Ber. d. d. botan. Gesellsch. Bd. 6 S. 1. 1881.

kleiner war, je länger sie bei Körpertemperatur und unterbrochener Zirkulation gehalten worden waren.

Abfall der Anfangsoxydationsgeschwindigkeit. Der Abfall der Oxydationsgeschwindigkeit der Leber im toten Tier wurde von Batelli und Stern so festgestellt, dass verschiedene Zeiten nach dem Tod des Tieres die Lebern herausgenommen und die Anfangsoxydationsgeschwindigkeiten verglichen wurden. Neben diesem Abfall ist nun in den Arbeiten von Batelli und Stern noch von einem ganz anderen Abfall die Rede, nämlich vom Abfall der Anfangsgeschwindigkeiten im Laufe des Schüttelversuches. Dieser Abfall hat natürlich mit Sauerstoffmangel nichts zu tun, sondern ist auf andere Mängel der Versuchsanordnung (Einfluss des Flüssigkeitszusatzes zu dem lädierten Gewebe, Einfluss des Schüttelns oder einfach Einfluss der Gewebläsion?) zurückzuführen.

B. Die akzessorische Atmung.

Zum Studium der akzessorischen Atmung verfahren Batelli und Stern in verschiedener Weise ¹⁾.

Erste Methode: Das Organ wird in dem Körper des toten Tieres gelassen, bis die Hauptatmung verschwunden ist, sonst wie beim Studium der Hauptatmung weiter verfahren. Die Hauptatmung verschwindet verschieden rasch, und so müssen die Organe verschieden lange Zeit im toten Tier gelassen werden. Um sich zu überzeugen, dass die Hauptatmung zerschwunden ist, prüft man, ob die Atmung des Gewebestreifens durch „Pnein“ (wässriger Muskelauszug von Rind oder Pferd) noch aktiviert wird. Solange das der Fall ist, ist noch Hauptatmung da, und man muss weiter warten. — Diese Methode schien mir für eine Nachprüfung wenig geeignet, einerseits, weil die Aktivierung mit Pnein von Harden und Maclean ²⁾ nicht beobachtet werden konnte, also zum mindesten nicht immer auftritt, andererseits, weil die Lebern im Körper des toten Tieres durch Einwanderung und Vermehrung von Bakterien verunreinigt werden.

Zweite Methode: Das Organ wird einige Stunden im Körper des toten Tieres gelassen, dann zerkleinert; der Brei wird mit der doppelten Menge Wasser durchgerührt, die Flüssigkeit koliert und zentrifugiert. Die Atmung der beim Zentrifugieren erhaltenen über-

1) Biochem. Zeitschr. Bd. 21 S. 487. 1909.

2) Harden und Maclean, l. c.

stehenden Flüssigkeit wird gemessen. Diese zweite Methode habe ich im wesentlichen befolgt, bin nur insofern von ihr abgewichen, dass ich die Organe ganz frisch verwandte; denn nach der Definition ist die Hauptatmung nicht wasserlöslich; es hat also keinen Zweck, auf ihr Verschwinden zu warten und die Lebern gleichzeitig der Infektionsgefahr auszusetzen.

Ehe ich zu eigenen Versuchen übergehe, seien einige Zahlen mitgeteilt, die Batelli und Stern bei Befolgung der beiden beschriebenen Methoden erhielten¹⁾. Diese Zahlen sind nach den Angaben der Forscher nur Durchschnittswerte, recht grosse individuelle Abweichungen für ein und dasselbe Gewebe derselben Tiergattung sollen vorkommen.

Nach der ersten Methode fanden Batelli und Stern für Hundeleber einen Sauerstoffverbrauch von 520 ccm pro Kilo und Stunde. Es ist das fast die Hälfte des Wertes, den Masing bei der Durchblutung der intakten Leber erhielt; es ist mehr als der Minimalwert Barcroft's für die intakte Leber im lebenden Tier. Wir erinnern uns hierbei der Angabe, dass die bei der akzessorischen Atmung beteiligten Substanzen wasserlöslich seien; es wäre also ein erheblicher Bruchteil der Atmung der intakten Leber wasserlöslich.

Nach der zweiten Methode, im wässrigen Auszug, fanden Batelli und Stern einen Sauerstoffverbrauch von 370 ccm pro Stunde und Kilo extrahierter Leber [Pferd²⁾]. Auch dieser Wert ist ganz auffallend hoch.

Eigene Versuche. Hunde wurden in Morphin- oder Äther-Morphiumnarkose aus der Arteria femoralis entblutet. In einigen Fällen wurden die Hunde von der Vena femoralis aus mit physiologischer Kochsalzlösung möglichst blutfrei gespült. Die Organe wurden rasch mit der Schere zerschnitten und mit Sand zerrieben. Darauf wurde mit der doppelten Menge³⁾ Wasser übergossen, durchgerührt, 10 Minuten zentrifugiert und die überstehende Flüssigkeit bei 38° auf Atmung untersucht.

Der Sauerstoffverbrauch wurde nach Warburg-Siebeck⁴⁾ durch Schütteln in einem geschlossenen Gefäss, in dem

1) Biochem. Zeitschr. Bd. 21 S. 487. 1909.

2) Nach der Tabelle ist bezügl. der akzessorischen Atmung kein wesentlicher Unterschied zwischen Pferde- und Hundeleber, so dass Versuche an Hundelebern und Pferdelebern vergleichbar sind.

3) Auf 60 g Leber 120 ccm Wasser.

4) Siebeck in Abderhalden's Biochem. Arbeitsmethoden Bd. 6.

die Kohlensäure durch Kalilauge absorbiert wurde, aus der Druckabnahme berechnet. Als Manometer dienten Haldane-Barcroft'sche Wassermanometer. Je 1 oder 2 ccm Zentrifugat wurden für eine Bestimmung verwendet. Das Volumen, in dem die Druckverminderung auftrat, war etwa 10 ccm, so dass eine Sauerstoffabsorption von 0,1 ccm einen Ausschlag von 100 mm hervorbrachte.

Die Kohlensäureproduktion wurde gemessen als Differenz der bei Luftdurchleitung abgegebenen plus der durch Säure austreibbaren, minus der präformierten. Je 20 ccm wurden für eine Bestimmung verwendet; im wesentlichen wurde in der von mir beschriebenen Weise verfahren¹⁾.

Resultate. Qualitativ konnte die Angabe von Batelli und Stern bestätigt werden, dass die Extrakte Sauerstoff verbrauchen und Kohlensäure in typischem Verhältnis produzieren. Quantitativ jedoch ergaben sich sehr grosse Unterschiede gegenüber den Zahlen der genannten Autoren, und zwar waren die Werte, die ich erhielt, sehr viel kleiner. Beispielsweise verbrauchten 2 ccm Extrakt in drei verschiedenen Versuchen:

| | |
|----------------------|--------------|
| 0,110 ccm Sauerstoff | (0° 760 mm) |
| 0,081 „ „ | (0° 760 „) |
| 0,087 „ „ | (0° 760 „); |

im Mittel betrug also der Sauerstoffverbrauch auf 100 ccm Extrakt 4,65 ccm Sauerstoff pro Stunde. Batelli und Stern erhielten aus 60 g Leber ein Extrakt, das bei 40° 22 ccm Sauerstoff in einer Stunde verbrauchte; wieviel Extrakt die Autoren erhielten, geben sie nicht an. Ich erhielt unter denselben Bedingungen beim Zentrifugieren 100 ccm überstehende Flüssigkeit. **100 ccm „Extrakt“** verbrauchen also nach Batelli und Stern **22 ccm Sauerstoff**.

Meine Zahlen beziehen sich auf nicht gespülte Tiere. Wurden die Tiere mit Kochsalzlösung gespült, so waren die Werte durchweg niedriger.

Meine Zahlen wurden bei einer Versuchsanordnung erhalten, bei der die Sauerstoffbestimmung etwa 30 Minuten nach der Herausnahme der Leber aus dem Tier begann. Es war daran zu denken, dass Batelli und Stern schneller gearbeitet haben und dass bei meinen Versuchen eine besonders starke Anfangsatmung

1) Hoppe-Seyler's Zeitschr. f. physiol. Chemie Bd. 81. 1912.

in die Vorbereitungszeit gefallen war. Das ist deshalb nicht wahrscheinlich, weil der Sauerstoff innerhalb der ersten halben Stunde so gut wie nicht abnahm, erst dann langsam zu sinken begann.

Auch der Narkose-Äther ist für meine niedrigeren Werte nicht verantwortlich zu machen, denn die Werte waren nicht grösser, wenn der Äther fortgelassen wurde. Morphinum wirkt selbst in gesättigter Lösung nicht auf die Zellatmung; es lag also kein Grund vor, das Morphinum fortzulassen.

Stärkeres oder schwächeres Zerreiben hatte, in den von mir versuchten Grenzen, nicht den Erfolg, dass die Werte höher wurden.

Schliesslich fand ich, dass es einen Weg gibt, die Atmung des Extrakts zu steigern; damit war gleichzeitig der Schlüssel zur Erklärung der hier bestehenden Unstimmigkeiten gegeben.

C. Die Körnchenatmung.

Wenn man die „Extrakte“, über deren Atmung soeben berichtet wurde, unter dem Mikroskop betrachtet, so findet man keine intakten Zellen, keine Kerne, auch keine zusammenhängenden Zell- oder Kerntrümmer; dagegen ist das Gesichtsfeld voll kleiner, runder, in Brown'scher Molekularbewegung begriffener Gebilde. Daneben finden sich auch Fetttropfen und sehr vereinzelt rote und weisse Blutzellen.

Die Extrakte waren auf einer gewöhnlichen Runne'schen Zentrifuge 10 Minuten zentrifugiert. Zentrifugierte ich länger, z. B. 1 Stunde, so setzten sich mehr Körnchen ab, die überstehende Flüssigkeit wurde klarer, ihr Atmungsvermögen nahm ab; frei von Körnchen habe ich die Extraktflüssigkeit auch nach stundenlangem Zentrifugieren nicht bekommen.

Es hat sich nun herausgestellt, dass das Körnchensediment stärker atmet, als die überstehende Flüssigkeit. Zum Nachweis der Sedimentatmung verfährt man so, dass man den mit Wasser gemischten Leberbrei nur ganz kurz zentrifugiert, etwa 2 Minuten. Man erhält dann eine dichte Körnchensuspension als überstehende Flüssigkeit, ohne eine irgendwie in Betracht kommende Menge von Zellen, Kernen oder zusammenhängenden Trümmern. Diese dichte Körnchensuspension gibt bei kurzem Zentrifugieren (10 Minuten) zwei Schichten: eine tiefere, körnchenreichere, stärker atmende, und eine überstehende,

körnchenärmere, schwächer atmende. Beispielsweise verbrauchten je 2 ccm Körnchensuspension

| | |
|-----------------------------|----------------------|
| überstehende Schicht . . . | 0,087 ccm Sauerstoff |
| unterstehende Schicht . . . | 0,150 „ „ |

Auch 10 Minuten langes Zentrifugieren schädigt die Körnchenatmung [sie verhält sich ganz ähnlich wie die von Onaka und mir vor einiger Zeit beschriebene Atmung der Blutplättchen¹⁾]; die Schädigung ist viel geringer, wenn man die Körnchensuspension in Eis verpackt zentrifugiert. Dass dabei keine erhebliche Schädigung eintritt, kann so nachgewiesen werden, dass man nach dem Zentrifugieren das Sediment wieder aufwirbelt und nun mit einer nicht zentrifugierten Kontrolle vergleicht. Die Zahlen des folgenden Beispiels wurden also so erhalten, dass von der dichten Körnchensuspension ein Teil als Kontrolle auf Eis kam; je 5 ccm wurden ferner, in Eis verpackt, 10 Minuten zentrifugiert. Dann wurde das Sediment in einem Röhrchen wieder aufgewirbelt, aus dem zweiten Röhrchen die überstehende Schicht abpipettiert. Dann wurde der Sauerstoffverbrauch gleichzeitig in 2 ccm jeder Probe bestimmt. Folgende Werte wurden in 1 Stunde erhalten:

| | |
|------------------------------|----------------------------------|
| Kontrolle | 0,180 ccm Sauerstoff (0° 760 mm) |
| aufgewirbelt | 0,175 „ „ (0° 760 „) |
| überstehende Flüssigkeit . . | 0,110 „ „ (0° 760 „) |

Mit diesem Befund ist also ein Weg gegeben, wie man die Atmung der „Extrakte“ vermehren kann. Folgende Zahlen wurden erhalten, wenn nur kurz zentrifugiert wurde. Je 2 ccm verbrauchten in 60 Minuten in vier verschiedenen Versuchen:

1. 0,20 ccm Sauerstoff (0° 760 mm)
2. 0,18 „ „ (0° 760 „)
3. 0,14 „ „ (0° 760 „)
4. 0,20 „ „ (0° 760 „)

Dass die Körnchensuspension nicht nur Sauerstoff verbraucht, sondern auch in typischem Verhältnis Kohlensäure produziert, zeigt folgendes Beispiel (die präformierte Kohlensäure wurde in diesem Versuch nicht direkt bestimmt, sondern die Kontrolle wurde 1 Stunde ohne Sauerstoff bei 38° gehalten. In der präformierten Kohlensäure steckt

1) Onaka, Hoppe-Seyler's Zeitschr. f. physiol. Chemie. 71, 193. 1911.

also auch die eventuell anoxybiotisch gebildete Kohlensäure, so dass die Differenz nur die unter Sauerstoffeinwirkung gebildete Kohlensäure ergibt): 23 ccm dichter Körnchensuspension gaben nach einstündiger Luftdurchleitung und nach darauffolgendem Ansäuern 2,98 ccm CO₂ (0° 760 mm) ab. 23 ccm derselben Körnchensuspension gaben bei einstündiger Anoxybiose und nach darauffolgendem Ansäuern 1,42 ccm CO₂ (0° 760 mm) ab. Also waren unter dem Einfluss des Sauerstoffes 1,56 ccm Kohlensäure neu gebildet worden.

Gleichzeitig wurde in 2 ccm eine Sauerstoffbestimmung ausgeführt, die bei der gleichen Temperatur einen Verbrauch von 0,2 ccm in 60 Minuten ergab. Das ist, auf 23 ccm umgerechnet, ein Verbrauch von 2,3 ccm. Der respiratorische Quotient ist somit:

$$\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2} = 0,68.$$

In einigen Versuchen gewann ich den Eindruck, dass die Körnchenatmung durch längeres Zerreiben mit Sand herabgesetzt werden kann; wenn ich auch nicht mit Sicherheit behaupten kann, dass dem so ist, so habe ich doch, wenn es mir auf den Nachweis der Körnchenatmung ankam, die Lebern später nicht mehr mit Sand zerrieben, sondern auf einem Holzbrett mit einem Holzhammer zerklopft. — An Stelle des Wassers habe ich in späteren Versuchen 1,2% ige Kaliumchloridlösung als Verdünnungsflüssigkeit benutzt, unter anderem deshalb, weil die Körnchensuspension dann leichter frei von Blutzellen und deren Resten gewonnen werden kann. Verdünnt man mit Wasser, so entstehen aus den Blutzellen durch osmotische Cytolyse „Schatten“, die nicht so schnell wie die intakten Zellen sedimentieren und deshalb schwerer von den Körnchen zu trennen sind.

Folgendes Verfahren, das an Meerschweinchenlebern ausprobiert wurde, empfehle ich besonders zum Nachweis der Körnchenatmung: Das Meerschweinchen wird durch Halsschnitt entblutet und die Leber sofort mit Holz zu einem Brei zerklopft, wozu etwa 2 Minuten erforderlich sind. Der Brei wird mit der doppelten Gewichtsmenge 1,2% iger Kaliumchloridlösung übergossen, durchgerührt und dann auf einer kleinen Runne'schen Zentrifuge 3—5 Minuten zentrifugiert. Man erhält vier scharf gegeneinander abgegrenzte Schichten. Die unterste Schicht enthält das Bindegewebe mit Zellnestern und intakten

Zellen. Dann folgt eine rote Schicht, die reichlich Blutzellen enthält; dann folgt eine feine weisse Schicht, bestehend aus Körnchen und vereinzelt Zellstückchen. Darüber steht die Körnchensuspension, in der man selbst beim Durchsuchen vieler Gesichtsfelder in der Regel keine Blutzellen und keine zusammenhängenden Zelltrümmer, sondern ausschliesslich kleine Partikelchen in Brown'scher Bewegung findet. In manchen Fällen sind in der überstehenden Schicht noch einige Leberzellenfragmente; man hat dann nur nötig, in einer geschlossenen Flasche einige Male kräftig zu schütteln; dabei werden etwa vorhandene Zelltrümmer zerschüttelt, und die Suspension besteht ausschliesslich aus Partikelchen in Brown'scher Bewegung. Die Suspension kommt dann in Eis. Vor Licht geschützt, behält sie ihr Atmungsvermögen mindestens 8 Stunden unverändert bei und kann im Laufe dieser Zeit zu quantitativen Experimenten benutzt werden.

Der Sauerstoffverbrauch der so hergestellten Suspension betrug pro Kubikzentimeter und Stunde bei 38° 0,12—0,15 ccm Sauerstoff. Während des Schüttelns im Laufe der Versuchsstunde war der Sauerstoffverbrauch häufig fast konstant, manchmal nahm er langsam ab, so dass bei einem Sauerstoffverbrauch von 0,14 ccm pro Stunde etwa 0,8 ccm auf die erste halbe Stunde und 0,6 ccm auf die zweite halbe Stunde fallen.

Zum Nachweis der Körnchenatmung werden Proben, in Eis verpackt, 15 Minuten zentrifugiert; ein Teil der Körnchen setzt sich dabei als weisser Bodensatz ab. Man entfernt mit einer Pipette die überstehende Flüssigkeit zur Hälfte, wirbelt mit der anderen Hälfte das Sediment auf und bestimmt sofort in 1 oder 2 ccm jeder der beiden Flüssigkeiten den Sauerstoffverbrauch. Folgende Zahlen wurden beispielsweise erhalten (38°):

- 1 ccm Flüssigkeit ohne Sediment verbrauchte
in 1 Stunde 0,058 ccm Sauerstoff (0° 760 mm).
- 1 ccm Flüssigkeit mit Sediment verbrauchte
in 1 Stunde 0,150 ccm Sauerstoff (0° 760 mm).
- 1 ccm Flüssigkeit ohne Sediment verbrauchte
in 1 Stunde 0,055 ccm Sauerstoff (0° 760 mm).
- 1 ccm Flüssigkeit mit Sediment verbrauchte
in 1 Stunde 0,160 ccm Sauerstoff (0° 760 mm).

Der Unterschied im Sauerstoffverbrauch der verschiedenen Schichten war also sehr erheblich. — Die Schädigung der Sedimentatmung durch Zentrifugieren, auch durch Zentrifugieren bei niedriger Temperatur, war etwas stärker als bei den oben angeführten Versuchen mit Suspensionen aus Hundelebern. Vergleicht man die Abnahme der Atmung in der überstehenden Schicht und die Zunahme der Atmung in der unterstehenden Schicht, so findet man, dass der Atmungsbetrag, der in der überstehenden Schicht verschwunden ist, nur zum Teil in der unterstehenden Schicht wiedergefunden wird. Beispielsweise verbrauchten je 1 cm pro Stunde:

| | | |
|--|-------|----------------|
| in der ursprünglichen Körnchensuspension | 0,120 | cem Sauerstoff |
| „ „ überstehenden Schicht | 0,055 | „ „ |
| „ „ unterstehenden Schicht | 0,160 | „ „ |

In der überstehenden Schicht war also verschwunden $0,12 - 0,055 = 0,065$; in der unterstehenden Schicht aber wurde nicht gefunden $0,12 + 0,065 = 0,185$, sondern nur 0,160.

Schliesslich sei noch darauf hingewiesen, dass die „überstehende“ Schicht dieser Versuche nicht frei von atmenden Körnchen war; durch längeres Zentrifugieren wurden weitere Körnchenmengen ausgeschleudert. Deshalb kann auch aus den angeführten Zahlen nicht berechnet werden, wie sich die Atmung der Körnchensuspension auf Körnchen und Zwischenflüssigkeit verteilt.

Wenn man die Körnchen, die man beim Zentrifugieren erhält, in Salzlösungen aufschwemmt, so ist die Atmung fast völlig verschwunden. Bei Berücksichtigung dieser Tatsache könnte man die Frage aufwerfen, ob vielleicht nicht die Körnchen atmeten, sondern nur die Zwischenflüssigkeit, und ob nicht der Unterschied in der Atmung der verschiedenen Schichten so herauskäme, dass die Körnchen das Brennmaterial für die in der Flüssigkeit ablaufenden Verbrennungen lieferten. Die überstehende Schicht atmete dann nur deshalb schwächer, weil ihr das Brennmaterial ausginge. Diese Auffassung ist zunächst deshalb recht wenig wahrscheinlich, weil die Unterschiede in den verschiedenen Schichten schon bei Beginn des Atmungsversuches da sind, während sie sich nach der obigen Hypothese erst im Laufe des Versuches herausbilden und fortgesetzt zunehmen sollten. — Ferner lässt sich ein Experiment anführen, das zuungunsten der Hypothese entscheidet. Erhitzt man die Körnchensuspension 5 Minuten auf 70° , schüttelt kräftig und filtriert durch

ein Faltenfilter, so erhält man ein Filtrat, das nur noch ganz wenig Sauerstoff verzehrt. In dieser Flüssigkeit lassen sich die Körnchen ohne allzu beträchtliche Schädigung ihrer Atmung aufschwimmen. Beispielsweise verbrauchten je 2 ccm bei 38° in 1 Stunde:

Körnchen in Hitzeextrakt 0,0730 ccm O₂ (0° 760 mm)

Hitzeextrakt 0,0092 „ „ (0° 760 „).

Will man hier nicht die ganz unwahrscheinliche Annahme machen, dass in dem Hitzeextrakt die Atmung der Zwischenflüssigkeit durch die Körnchen aussergewöhnlich stark (um das Achtfache) vermehrt wird, so bleibt nur die zweite Möglichkeit, dass in der Tat die Körnchen atmen. —

Die Atmungsgrösse der Körnchensuspension im Vergleich zur Atmungsgrösse der intakten Leber.

Bevor wir unsere Berechnung anstellen, wollen wir uns klar machen, dass unsere Zahlen für die Körnchensuspension Minimalzahlen sind; dass man viel grössere Zahlen erhalten müsste, wenn bei der Herstellung der Körnchensuspension nicht grosse Verluste an Körnchen erlitten würden. Diese Verluste lassen sich bei dem eingeschlagenen Isolierungsverfahren zunächst nicht vermeiden. Denn wie oben erwähnt, wird mit den Zelltrümmern und Blutzellen immer ein Teil der Körnchen mit abzentrifugiert.

Wir erinnern uns ferner daran, dass die Atmung der Körnchensuspension zwar zum grössten Teil aus Körnchenatmung besteht, dass aber auch nach langdauerndem Zentrifugieren in der überstehenden Flüssigkeit eine Restatmung übrigbleibt. Diese Restatmung zusammen mit der Körnchenatmung ist die Atmung der „Körnchensuspension“.

Nehmen wir den Durchschnittswert von 0,14 ccm Sauerstoff pro Stunde und 1 ccm Körnchensuspension (38°), so verbrauchen 100 ccm unter den gleichen Bedingungen 14 ccm Sauerstoff. 100 ccm Körnchensuspension werden aus etwa 60 g Lebergewebe erhalten oder 1700 ccm aus 1 kg Lebergewebe. Aus 1 kg Lebergewebe wird also ein Sauerstoffverbrauch von $17 \times 14 = 238$ ccm pro Stunde in Form von Körnchensuspensionsatmung erhalten. — Nach Masing verbraucht eine intakte, aus dem Körper entfernte Leber im Mittel 1200 ccm Sauerstoff pro Kilo und Stunde unter den gleichen Bedingungen. Ein Fünftel der Atmung der intakten Leber ist also in Form von Körnchensuspensionsatmung gewonnen worden. Wenn eine Schätzung erlaubt ist, so möchte

ich die Vermutung aussprechen, dass dieser Wert ohne die angeführten Verluste mindestens doppelt so gross sein würde. —

Sind die atmenden Körnchen identisch mit den präformierten Zellgranula?

Es ist klar, dass hier eine bedeutungsvolle Frage zur Diskussion gestellt wird. Wenn nämlich die chemische Reaktion, aus deren Energie die Zellarbeit stammt, auch in den freien Granula abläuft, so ist damit jedenfalls die Möglichkeit gegeben, dass die Granula in bezug auf Arbeitsleistung autonom sind.

Betrachtet man vor dem ersten Zentrifugieren einen Tropfen der Suspension (die also Zellen, Zelltrümmer und Körnchen enthält) unter dem Mikroskop, so findet man leicht Zelltrümmer, die gerade im Begriff sind, zu zerfallen. Man beobachtet dann, wie die Granula in die umgebende Flüssigkeit austreten und draussen ohne deutliche Veränderung weiter existieren. Der einzige in die Augen springende Unterschied ist der, dass die Granula, die in der Zelle bewegungslos waren, draussen in lebhafter Brown'scher Bewegung erscheinen. Auf diese Art also kann man die Entstehung der Körnchensuspension sehen, und die Identität von Körnchen und Granula ist evident.

Wenn nun auch sicher der grösste Teil der Körnchen präformierte Granula sind, so lässt sich andererseits nicht beweisen, dass die Körnchen ausschliesslich präformierte Granula sind, und dass der atmende¹⁾ Anteil des Sediments aus präformierten Granula besteht.

Für die Identität zwischen präformierten Granula und den atmenden Körnchen des Sediments spricht noch folgendes:

1. Wenn man aus Blutzellen, die im Vergleich zur Leber nur ganz verschwindend wenig Granula enthalten, auf gleiche Weise einen Auszug herstellt, so findet man so gut wie keine Körnchen und auch keine Atmung.
2. Das durch oxydative Synthese entstehende Indophenol erscheint nach den Beobachtungen der Histologen besonders in den Granula der Zelle²⁾.

1) Nicht alle Körnchen atmen! Vergl. S. 615.

2) v. Gierke, Münchner med. Wochenschr. 1911. S. 2315. — Graeff, Frankfurter Zeitschr. f. Pathol. Bd. 11. 1912. — van Herwerden, Arch. Intern. de Physiol. 1913 p. 359.

Bakterien. Schliesslich sei noch mit einigen Worten auf die Frage eingegangen, wieweit bei meinen Versuchen die Gefahr bestand, dass Bakterien irgendwie eine Rolle spielten. Ich habe anfangs stets nach Beendigung des Atmungsversuches Ausstriche gemacht und mit Methylenblau gefärbt, aber beim Durchsuchen vieler Gesichtsfelder Bakterien nicht gefunden. Nun kann man bekanntlich Leber nicht steril erhalten, und ich will auch nicht bestreiten, dass ein geübter Bakteriologe nach längerem Suchen einige Bakterien gefunden hätte. Um aber die Atmungswerte, wie ich sie beobachtete, durch Bakterien zu erhalten, braucht man schon eine dichte Bakterien-suspension, massenhaft Bakterien in einem Gesichtsfeld¹⁾. Es darf also ganz bestimmt behauptet werden, dass an den von mir gegebenen Werten Bakterienatmung mit einem messbaren Bruchteil nicht beteiligt war.

Übrigens habe ich nur anfangs mit sterilisierten Gläsern gearbeitet; später wurden die Gefässe mit alkoholischer heisser Kalilauge gereinigt und dann mit destilliertem Wasser nachgespült.

D. Die Atmung nach Filtration durch Berkefeld-Kerzen.

Selbst durch einstündiges Zentrifugieren der Körnchensuspension erhält man keine körnchenfreie Flüssigkeit; sehr viel längeres Zentrifugieren kam wegen der Gefahr der Bakterienentwicklung nicht in Betracht. Um also zu entscheiden, ob auch die Zwischenflüssigkeit atmete, musste ein anderer Weg eingeschlagen werden, und es lag nahe, durch Kerzen zu filtrieren. Hierbei erhält man atmende Filtrate. Wir wollen uns zunächst klar machen, was dieses Resultat beweist und was es nicht beweist.

Die benutzten Kerzen waren Berkefeld-Kerzen; sie lassen die Körnchen, von denen bisher die Rede war, die Körnchen von der Grösse der im Hellfeld deutlich unterscheidbaren präformierten Lebergranula, nicht durch. Wir sind also zu der Schlussfolgerung berechtigt, dass die Zwischenflüssigkeit unserer Körnchensuspension atmet. Diese Zwischenflüssigkeit braucht aber keineswegs frei von Formelementen zu sein. Bekanntlich gibt es eine ganze Reihe von Formelementen, die nicht sichtbar sind, und die selbst die engporigen Chamberland-Kerzen passieren. So wäre es auch durchaus denkbar, dass in den Berkefeld-Filtraten noch ultramikroskopische

1) Vgl. O. Warburg und Wiesel, Pflüger's Arch. Bd. 144 S. 465. 1912.

Formelemente¹⁾ suspendiert sind. Man wird sich deshalb bei einer derartigen Trennung auf die Feststellung beschränken müssen, welche sichtbaren Formelemente zurückgehalten wurden oder aber, wenn es sich um Trennung ultramikroskopischer Teilchen handelt, welche Teilchengrösse den abgetrennten Partikelchen zukommt.

Zur Filtration der Körnchensuspension benutzte ich die 5 cm lange Kerze mit Porzellanring; die Druckdifferenz war der Luftdruck gegen das Vakuum der Wasserstrahlpumpe. Das Filtrat wurde in einzelnen Fraktionen aufgefangen. Die ersten Fraktionen waren sehr eiweissarm und atmeten nicht; die späteren Fraktionen waren eiweissreicher und atmeten. Waren etwa 20 ccm durch die kleine Kerze durchgedrückt, so hatte die nun folgende Fraktion die maximale Atmungsgrösse, das heisst, spätere Fraktionen atmeten nicht stärker. Natürlich haben solche Angaben keine unbedingte Gültigkeit, weil die Kerzen nicht ganz gleichmässig geliefert werden. Die zum Filtrieren geeignete Körnchensuspension wurde so gewonnen, dass Hundelebern mit Sand fein zerrieben, dann mit der doppelten Gewichtsmenge Wasser übergossen wurden. Das Gemisch wurde 15 Minuten scharf zentrifugiert, die überstehende Flüssigkeit abgehoben und sofort filtriert. Die Filtration dauerte etwa 10 Minuten. Die späteren Filtratfraktionen sahen im auffallenden Licht trübe aus, wie Serum, im durchscheinenden Licht ziemlich klar. Unter dem Mikroskop sieht man im Hellfeld ein ganz feines Wimmeln, ähnlich wie im Serum, während die Körnchen verschwunden sind.

Der Sauerstoffverbrauch in einer Stunde bei 38° pro Kubikzentimeter betrug nicht mehr als 0,05 ccm; in 100 ccm also etwa 3 ccm Sauerstoff. Da man 1700 Filtrat aus einem Kilo Leber erhält, so wurden also ca. 50 ccm Sauerstoff in der einem Kilo Leber entsprechenden Filtratmenge verbraucht. Im Vergleich zu der Masing'schen Zahl für die intakte Leber ist das etwa 4% der Leberatmung.

Auch Kohlensäure bildet sich in den Filtraten, wie folgender Versuch zeigt:

23 ccm Filtrat verbrauchten in 60 Minuten 0,43 ccm Sauerstoff; 23 ccm Filtrat gaben 0,35 ccm präformierte Kohlen-

1) Auch die Fermente haben „Struktur“. Wir bezeichnen sie aber nicht als „Formelemente“, weil sie nicht imstande sind, aus sich heraus Arbeit zu leisten, weil sie keine Maschinen sind. Über diese Abgrenzung vergl. O. Warburg, Asher-Spiro 1913.

säure; 23 ccm Filtrat gaben nach 60 minutenlangem Luftdurchleiten und nachherigem Ansäuern 0,59 ccm Kohlensäure.

Es waren also neu gebildet $0,59 - 0,35 = 0,24$ ccm Kohlensäure. Der respiratorische Quotient berechnet sich daraus zu:

$$\frac{0,24}{0,43} = 0,56$$

und war also etwas niedriger, als bei Zell- oder Körnchenatmung.

Wie stark die Atmung der Körnchensuspension beim Durchtreiben durch die Kerze vermindert wird, hängt natürlich davon ab, wie lange die Körnchensuspension vorher zentrifugiert war. Je länger sie zentrifugiert war, um so weniger „abfiltrierbare Atmung“ enthält sie. In einem Fall, nach halbstündigem scharfen Zentrifugieren, wurden Filtratfraktionen erhalten, die nur wenig schwächer als die nicht filtrierte Suspension atmeten. Da trotzdem vor dem Filtrieren noch sehr reichlich Körnchen vorhanden waren, so folgt, dass durch längeres Zentrifugieren die atmenden Körnchen¹⁾ ziemlich vollständig abgeschleudert werden können.

Die Atmungsgrösse der Filtrate im Vergleich zur Atmung der intakten Leber ist ziemlich klein; immerhin relativ nicht kleiner als die Gärung des Hefepresssaftes im Vergleich zur Gärung der entsprechenden Menge intakter Hefezellen.

Die absolute Atmungsgrösse dagegen ist noch immer sehr bedeutend und, wie besonders hervorgehoben sei, weit entfernt von den durch die Messmethode gesteckten Fehlergrenzen. 2 ccm Filtrat, die Menge, die zur Bestimmung verwendet wurde, verbrauchten in einer Stunde 0,06 ccm Sauerstoff. Das entspricht am Manometer einem Ausschlag von 60 mm, während die Fehlergrenze etwa 2 mm beträgt. Die Filtratatmung kann also auf etwa 3% vom Wert festgestellt werden.

E. Die akzessorische Atmung.

Ausgerüstet mit den in den vorhergehenden Abschnitten gewonnenen Erfahrungen wollen wir uns jetzt fragen, was Batelli und Stern als „akzessorische“ Atmung gemessen haben. Sie erhielten in 100 ccm Extrakt einen Sauerstoffverbrauch von 22 ccm pro Stunde, während wir in der entsprechenden Filtratmenge 3 ccm pro Stunde erhielten. Es gibt zur Erklärung wohl nur zwei Alter-

1) Nicht alle Körnchen!

nativen: entweder haben Batelli und Stern, obwohl sie zentrifugiert haben, so kurz zentrifugiert, dass die Sedimentatmung nicht entfernt wurde; oder sie haben die Sedimentatmung abzentrifugiert, in der überstehenden Flüssigkeit aber reichlich Bakterien gehabt. Haben vielleicht gelegentlich auch beide Umstände — wenn die Organe nach 24stündiger Inkubation im toten Tier benutzt wurden — zusammengewirkt, so möchte ich mich doch mehr für die erste Alternative entscheiden. Denn wenn stark zentrifugiert worden wäre, wäre doch auch ein erheblicher Bruchteil der Bakterien abgeschleudert worden. Ferner spricht für meine Auffassung eine Bemerkung auf Seite 500 der Arbeit¹⁾: „Immerhin muss man bedenken, dass der wässrige Auszug selbst nach energischem Zentrifugieren trübe bleibt und Zelltrümmer enthält.“ Es stimmt diese Bemerkung allerdings nicht recht zur Bezeichnung der gemessenen Atmung als „akzessorische“ Atmung, für die es ja gerade charakteristisch sein soll, dass sie wasserlöslich ist und bei Ausschluss von Zelltrümmern vor sich geht (siehe die betreffenden oben zitierten Stellen, die derselben Arbeit entnommen sind).

Als besonders beweisend für die „Wasserlöslichkeit“ der akzessorischen Atmung werden Versuche mit Auszügen von Azetonpräparaten angeführt¹⁾. Diese Auszüge sollen „recht klar“ sein. (Seite 502 derselben Arbeit). Ich habe die Versuche wiederholt und gefunden, dass die genau nach Vorschrift hergestellten Auszüge nicht klar sind, sondern voll von leicht abzentrifugierbaren Partikeln. Da es mir nicht gelang, in diesen Auszügen nach dem Zentrifugieren Atmung nachzuweisen, so habe ich mich mit der Versuchsanordnung nicht weiter beschäftigt.

Im ganzen liegen die Verhältnisse wahrscheinlich so, dass die „akzessorische“ Atmung in den Leberauszügen zum grösseren Teil Körnchenatmung gewesen ist, zu einem kleinen Teil Atmung der Zwischenflüssigkeit. —

Schliesslich noch eine Bemerkung über die negativen Resultate von Harden und Maclean. Harden und Maclean arbeiteten nach der Buchner'schen Methode. Was die Leber anbetrifft, so kann ich ihre Angaben im wesentlichen bestätigen; Presssaftatmung ist nicht sicher nachweisbar. Dass die Körnchenatmung nicht in den

1) Biochem. Zeitschr. Bd. 21. 1909.

Presssaft übergeht, ist ohne weiteres verständlich. Dass auch die Atmung der Zwischenflüssigkeit im Presskuchen zurückgehalten wird, findet ein Analogon in meinen Versuchen darin, dass die ersten Fraktionen der Berkefeld-Filtrate nicht atmeten.

Zusammenfassung.

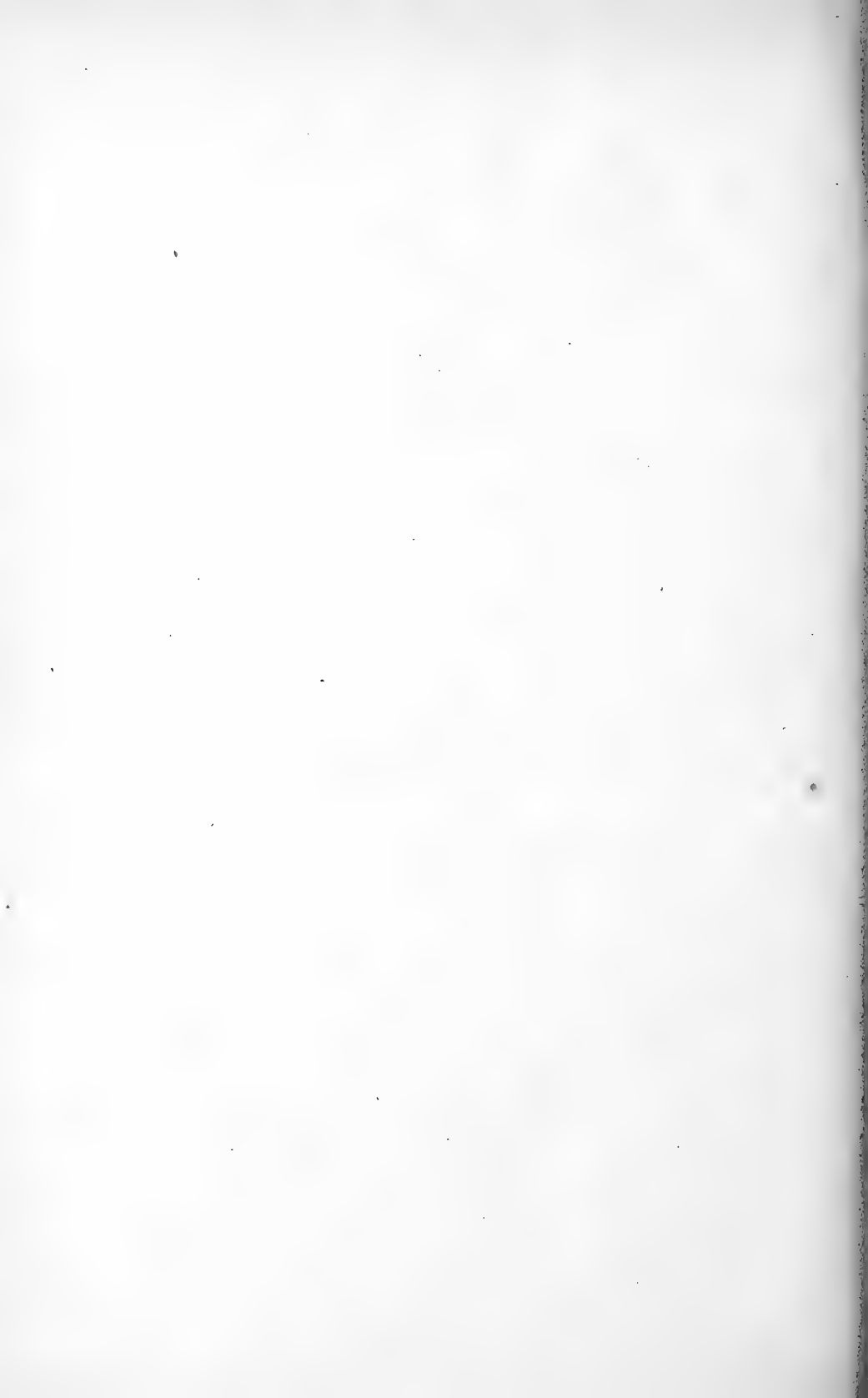
1. Aus Säugetierlebern lassen sich Suspensionen kleiner, Brown'sche Bewegung zeigender Körnchen gewinnen, die Sauerstoff verbrauchen und Kohlensäure bilden. Die Oxydationsgrösse war etwa $\frac{1}{5}$ der Oxydationsgrösse der entsprechenden Menge intakten Lebergewebes, wenn der Masing'sche Mittelwert von 1200 ccm pro Kilo und Stunde der Vergleichsrechnung zugrunde gelegt wird. Die Körnchen sind wahrscheinlich identisch mit den präformierten Lebergranula.

2. Aus Säugetierlebern lassen sich mittels Filtration durch Berkefeld-Kerzen Flüssigkeiten gewinnen, die Sauerstoff verbrauchen und Kohlensäure bilden. Die Oxydationsgrösse war etwa 4% von der Oxydationsgrösse der entsprechenden Menge intakten Lebergewebes. Filtratatmung und Zellatmung stehen, der Grössenordnung nach, in ähnlichem Verhältnis zueinander wie die Buchner'sche Presssaftgärung zur Hefezellengärung.

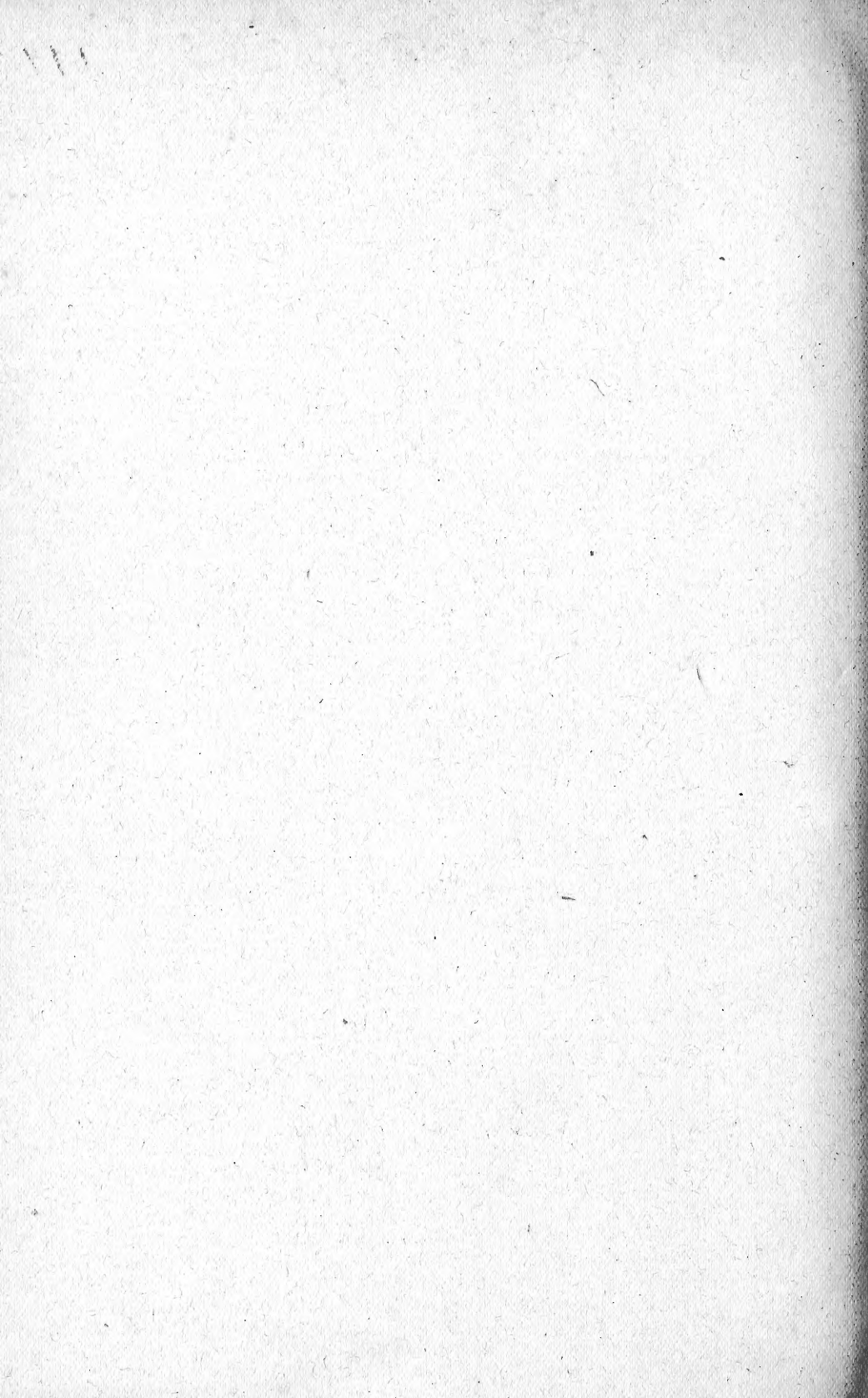
3. Die „akzessorische“ oder „wasserlösliche“ Atmung aus frischem Lebergewebe, die Batelli und Stern beschrieben haben, ist wahrscheinlich zum grösseren Teil Körnchenatmung. Ein kleiner Teil ist auf Rechnung der Zwischenflüssigkeit zu setzen und kann in der üblichen Terminologie als „wasserlösliche“ Atmung bezeichnet werden.

4. Die Atmung intakter, aus dem Körper entfernter Leberläppchen bleibt stundenlang konstant. Die Labilität der Atmung der intakten Zellen — der sogenannten Hauptatmung — wird bei der Versuchsanordnung von Batelli und Stern vorgetäuscht durch Schädigungen, die die Lebern infolge von Sauerstoffmangel erleiden.

Altenburg
Pierersche Hofbuchdruckerei
Stephan Geibel & Co.







1993

MBL WHOI Library - Serials



5 WHSE 05735

