





577.05
P22

PFLÜGER'S ARCHIV

FÜR DIE GESAMTE

PHYSIOLOGIE

DES MENSCHEN UND DER TIERE

HERAUSGEGEBEN

VON

E. ABDERHALDEN
HALLE A. S.

A. BETHE
FRANKFURT A. M.

R. HÖBER
KIEL

175. BAND

MIT 44 TEXTABBILDUNGEN UND 4 TAFELN



BERLIN

VERLAG VON JULIUS SPRINGER

1919



1844

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Blum, Ernst. Die Querschnittsbeziehungen zwischen Stamm und Ästen im Arteriensystem. (Mit 6 Textabbildungen)	1
Meyerhof, Otto. Über die Atmung der Froschmuskulatur. (Mit 1 Textabbildung)	20
Meyerhof, Otto. Zur Verbrennung der Milchsäure in der Erholungsperiode des Muskels	88
Neugarten, cand. med. Trude. Der Einfluss der H-Ionenkonzentration und der Phosphorsäure auf Erregbarkeit und Leistungsfähigkeit der Muskeln. (Mit 3 Textabbildungen)	94
Wachtel, Dr. Curt. Die Allgültigkeit des zweiten Hauptsatzes der Thermodynamik	109
Liljestrand, Dr. G. Vergleich der Wirkung von Atropin und l-Hyoscyamin auf den isolierten Säugetierdünndarm. (Mit 9 Textabbildungen)	111
Buddenbrock, W. v. Die vermutliche Lösung der Halterenfrage. (Mit 18 Textabbildungen)	125
Tschermak, A. v. Bioelektrische Studien an der Magenmuskulatur. I. Mitteilung: Das Elektrogastrogramm (Egg) bei Spontanrhythmik des isolierten Froschmagens. (Mit 1 Textabbildung und Tafel I) .	165
Abderhalden, Emil. Studien über den Einfluss der Art der Nahrung auf das Wohlbefinden des einzelnen Individuums, seine Lebensdauer, seine Fortpflanzungsfähigkeit und das Schicksal der Nachkommenschaft. (Mit Tafel II)	187
Mangold, Ernst. Elektrographische Untersuchung des Erregungsverlaufes im Vogelherzen. Nach gemeinsam mit Frl. Elisabeth Haas ausgeführten Versuchen. (Mit 1 Textabbildung und Tafel III und IV)	328
Marloff, approb. Tierarzt R. Die früheren Zählungen der Erythrocyten im Blute verschiedener Tiere sind teilweise mit grossen Fehlern behaftet	355
Pütter, Prof. Dr. phil. et med. August. Studien zur Theorie der Reizvorgänge. V. Mitteilung: Der Verlauf der Dauererregung. (Mit 5 Textabbildungen)	371
Autorenverzeichnis	398

1921

Die Querschnittsbeziehungen zwischen Stamm und Ästen im Arteriensystem.

Von
Ernst Blum.

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Zürich.)

Mit 6 Textabbildungen und 1 Tabelle.

(Eingegangen am 7. Januar 1919.)

Zu den dynamisch wichtigsten Eigentümlichkeiten im Bau des Arteriensystemes gehört die Tatsache, dass mit zunehmender Aufzweigung eine Verbreiterung des Gesamtquerschnittes einhergeht. Die Summe der Astquerschnitte ist grösser als der Querschnitt des zugehörigen Stammes. Diese Verbreiterung der Strombahn nach der Peripherie hin ist für die Widerstandsverhältnisse von einschneidender Bedeutung. Wir werden darüber weiter unten zu sprechen haben. Vorerst sei nur die Selbstverständlichkeit hervorgehoben, dass hierbei die quantitativen Verhältnisse eine Rolle spielen, d. h. der Grad, in welchem sich die Strombahn mit jeder Verzweigung verbreitert. Ob sich hierüber auf Grund von empirischen Untersuchungen etwas aussagen lässt, dies zu untersuchen ist Zweck der vorliegenden Arbeit.

I. Methodik.

Um die von unserer Aufgabe verlangten Querschnittsbestimmungen am Arteriensystem vorzunehmen, stehen uns von vornherein mehrere Methoden zur Verfügung.

1. Bestimmung der Arterienquerschnitte in vivo. Man kann zum Beispiel am ausgebreiteten Mesenterium eines laparotomierten Tieres die Arterien Durchmesser direkt bestimmen oder an einer photographischen Aufnahme messen. Gegen die Genauigkeit dieser Methode erheben sich jedoch Bedenken: Bei solchen operativen Eingriffen sind die Gefässe zu stark abnormen Einflüssen unterworfen und verändern sich in ihren Querschnitten derart, dass sie sich von den normalen Verhältnissen entfernen. Wir können nicht darauf rechnen, bei der blutigen Freilegung der Gefässe die natürlichen Verhältnisse kennen zu lernen.

Von beschränktem Wert sind auch Messungen am Lebenden, wie sie möglich sind an photographischen Aufnahmen der lebenden Netz-

hautgefäße. Es ist die Unschärfe der Konturen, welche entsprechend den Erfahrungen von Hess den Wert der Messung beeinträchtigt.

2. Bestimmung der Querschnitte am Injektionspräparat des frisch getöteten und entbluteten Tieres. Diese Methode hat R. Thomé in seiner Arbeit „Arterienmesser und Organgewicht“¹⁾ angewandt. Bei seinen Versuchen verwendete er zur Injektion eine in der Hauptsache aus Gips bestehende Masse, welche die Eigenschaft hat, rasch zu erstarren. Sie wurde dem frisch getöteten Tier unter einem Druck von der Höhe des normalen Blutdrucks ins Arteriensystem injiziert. Mit der Injektionsmethode arbeiteten auch J. P. Mall²⁾ und W. S. Miller³⁾.

Für unsere Untersuchungen wollen wir diese Methode nicht verwenden. Es ist unwahrscheinlich, dass unter konstantem Druck injizierte Gefäße die gleichen Querschnittsverhältnisse darbieten wie im Leben. Es ist wohl möglich, dass bei starkwandigen Gefäßen, wie Aorta, Karotis usw. die Fehlerquelle bei der Injektionsmethode eine relativ geringfügige ist, wie dies Stahel⁴⁾ in seinen später noch zu besprechenden Untersuchungen an solchen Gefäßen grösseren Kalibers gefunden hat. Ganz anders verhalten sich aber die dünnwandigen Gefäße, und um solche handelt es sich mehr oder weniger bei den folgenden Untersuchungen. Bei diesen zeigte sich, dass sie nach den von uns vorgenommenen Injektionen stets da den grösseren Querschnitt aufwiesen, wo ihre Wandungen dünner waren und infolgedessen vom Druck der Injektionsmasse auch leichter gedehnt werden konnten.

Nachstehend gebe ich die theoretische Begründung eines anderen Bestimmungsmodus, wie er von Rohner⁵⁾ zum erstenmal angewendet worden ist. Er liefert zwar keine absoluten Werte betreffend Gefässquerschnitte, wohl aber die Anhaltspunkte für die relativen Querschnitte untereinander verglichener Arterienabschnitte. Auf diese Feststellungen kommt es uns hier aber gerade an.

Die Beziehungen zwischen Wandmasse und Querschnitt.

Die Voraussetzung, dass in zirkulatorisch unmittelbar benachbarten Gefäßen mit entsprechender Übereinstimmung im histologischen Bau

1) Pflüger's Archiv Bd. 82. 1900.

2) J. P. Mall, Die Blut- und Lymphwege im Dünndarm des Hundes. Abh. d. math. phys. Cl. d. Kgl. Sächs. Ges. d. Wissensch. 1888. S. 151.

3) W. S. Miller, The structure of the lung; Journal of physiology, vol. VIII. S. 165 (1893).

4) Stahel, Über Arterienwindungen und über die Beziehungen der Wanddicke der Arterien zum Blutdruck. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte S. 309 und 311. 1886.

5) H. Rohner, Beziehungen zwischen Blutdruckgefälle und Wandmasse bei Arterien. Dissertation, Zürich 1919.

die in den Wandungen festgelegten Massen der zu ertragenden Gesamtspannung dermassen angepasst ist, dass die durchschnittliche Belastung bzw. Beanspruchung auf Zugfestigkeit des Materials eine gleichmässige ist, bietet die Möglichkeit, zwischen Querschnitt und Wandmasse eine einfache Beziehung herzustellen. Die Kraft, welche die Wandung spannt, gleich Belastung, welche die letztere zu tragen hat, sei = P . Aus mathematischen Gründen ist sie proportional dem Druck p , der im Innern herrscht, proportional ferner der Fläche (= Innenfläche des Gefässes), auf welcher der Druck lastet, also eine lineare Funktion des Radius r . Die Masse M ist als Wandmasse ihrerseits gleich dem Produkt aus Umfang mal Wanddicke, d. h. für einen Gefässabschnitt von der Länge l . Zwischen den genannten Grössen besteht nun die einfache Beziehung: $M = kpr^2\pi = kpq$; k ist ein die Zugfestigkeit des Wandungsmaterials zum Ausdruck bringender Koeffizient, für Gefässe mit übereinstimmendem Bau eine Konstante. — Die Ableitung der aufgeführten Formel braucht hier nicht gegeben zu werden; sie ist offensichtlich und bekannt. Auf sie stützt sich zum Beispiel der Konstrukteur, wenn er die Leitungsrohre für eine hydraulische Anlage bei gegebenem Innendruck des Systems so baut, dass das für die Längeneinheit verwendete Materialquantum dem Rohrquerschnitt proportional angesetzt wird.

Betrachten wir nun diese Verhältnisse bei einer Arterie, die sich in zwei gleich grosse Äste gabelt (siehe Abb. 1). Die in Betracht kommenden Stücke von Stamm und Ästen seien alle gleich lang und nicht zu nahe an der Teilungsstelle gelegen (in der Abbildung schraffiert). In diesem engen Bezirk ist das Druckgefälle von Stamm zu Ästen noch sehr klein, so dass wir in erster Annäherung die Annahme machen dürfen, dass diese drei Teile unter gleichem Druck p stehen. Es bestehen dann folgende Beziehungen:

$$\begin{aligned}
 M_1 &= q_1 \cdot p \cdot k, & \text{wobei } M_s &= \text{Masse des Stammstücks } S \\
 M_2 &= q_2 \cdot p \cdot k & M_1 &= \text{,, ,, Aststücks } A_1 \\
 M_s &= q_s \cdot p \cdot k & M_2 &= \text{,, ,, ,, } A_2 \\
 & & q_s &= \text{Querschnitt des Stammstücks } S \\
 & & q_1 &= \text{,, ,, Aststücks } A_1 \\
 & & q_2 &= \text{,, ,, ,, } A_2
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 M_1 + M_2 &= k \cdot (q_1 + q_2) \cdot p \\
 M_s : (M_1 + M_2) &= k \cdot p \cdot q_s : k \cdot p \cdot (q_1 + q_2) \\
 M_s : (M_1 + M_2) &= q_s : (q_1 + q_2),
 \end{aligned}$$

das heisst, bei gleichem Druck verhalten sich die Massen gleich grosser Ast- und Stammteile wie ihre Querschnitte; oder bei gleichem spezi-

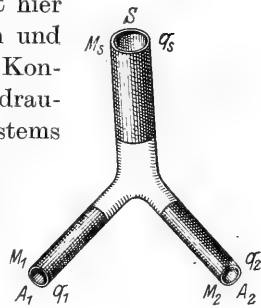


Abb. 1.

fischen Gewicht des Materials: das Gewicht gleich grosser Ast- und Stammteile gibt uns unter den angegebenen Druckbedingungen Verhältniswerte der Querschnitte.

Diese Erkenntnis gibt uns die Möglichkeit an die Hand, die gesuchten Verhältnisse am Arteriensystem zu prüfen, ohne eine absolute Querschnittsmessung dabei ausführen zu müssen. An ihre Stelle tritt die einfache Bestimmung der Masse gleich langer Arterienstücke durch Wägung.

Die Annahme geht dabei, wie oben bereits erwähnt, dahin, dass die Masse einer Arterie in dem Grade zur Anlage gelangt, als ihrer funktionellen Beanspruchung entspricht. Wir sind uns dabei wohl bewusst, dass wir mit einer Supposition arbeiten. Es ist diese jedoch nicht ad hoc aufgestellt, sondern es handelt sich um die konkrete Anwendung einer allgemein biologischen Regel, die uns in anderen Fällen durchaus geläufig ist. Wir erinnern nur an ein Beispiel aus dem Gebiete des Zirkulationssystems selbst, an das Herz mit der bekannten substantiellen Anpassung an erhöhte Arbeitsleistung.

Der Gedanke an eine entsprechende Anpassung der Arterienwand an ihre Funktion kommt übrigens in Arbeiten verschiedener Autoren zum Ausdruck. So sagt zum Beispiel Bärner¹⁾, der an fortlaufenden mikroskopischen Schnitten der in natürlicher Lage fixierten Arterie diese Verhältnisse untersucht hat: „Der Druck von aussen, Druck von Nachbarteilen, besonders von Knochen und Muskeln, denen die Arterien an- und eingelagert sind, der Blutdruck und seine Verstärkung und Abschwächung durch die Schwerkraft, Zug und Dehnung bei Bewegung der Gelenke“ usw. sind die massgebenden Faktoren für den Bau der Arterienwand. „Wenn es aber gelänge, die Beziehungen zwischen Aufbau und der physiologischen Funktion festzulegen, so wäre die Basis zur mechanischen Erklärung der vorhandenen Form oder — wenn man so sagen darf — zur Erklärung der Architektonik der Blutgefässe geschaffen.“

Zusammenfassend sagt er: „Als einer der wichtigsten Faktoren wirkt für die Anpassung der Arterien der Blutdruck . . . Ein zweites, nicht minder wichtiges Moment beim Aufbau ist die Anpassung derselben an die Umgebung“²⁾.

In letztgenannter Hinsicht ist für uns noch eine Erörterung am Platz. Soll unsere Methode zuverlässige Werte ergeben, so muss der Einfluss der Umgebung auf die Architektonik des Gefässes bzw. auf die Massentwicklung der Wandung im Bereich der untersuchten Gefässpartien ein gleichmässiger sein. Diese Forderung ist in schönster Weise erfüllt bei den im Mesenterium verlaufenden Arterien. Diese Gefässe sind auch noch in anderer Hinsicht für unsere Untersuchungen geradezu prädestiniert. — Es ist einleuchtend, dass die Gefässwandungen nicht nur den

1) „Über den histologischen Bau der Arterien in der Brust- und Bauchhöhle des Pferdes mit besonderer Berücksichtigung der Anpassung dieser Gefässe an die Umgebung.“ Inaug.-Diss. von Max Bärner, Giessen 1903.

2) Zu Resultaten, welche mit diesen ganz übereinstimmen, kommt auch E. Rossmüller in seiner Arbeit: „Über den histologischen Bau der Arterien der Brust- und Bauchhöhle des Rindes“. Inaug.-Diss., Giessen 1903.

dynamisch erzeugten Druck auszuhalten haben, sondern auch den durch das Gewicht des Blutes bedingten statischen Druck. Dieser macht sich bei einem Gefässverlauf in auf- oder absteigender Richtung derart geltend, dass die tiefer liegenden Partien relativ stärker belastet sind, als dies dem dynamisch erzeugten Druckgefälle entsprechen würde. Unter einer Bedingung ist das Wandungsmaterial allerdings dem belastenden Einfluss des statischen Druckes entzogen. Dann nämlich, wenn das Gefäss sich in einem Medium befindet, dessen spezifisches Gewicht mit demjenigen des Blutes übereinstimmt. Dann entspricht nämlich jeder Änderung des statischen Innendruckes eine gleich starke Veränderung des Aussendruckes. Innen- und Aussendruck halten sich die Wage, und die Elemente der Gefässwand werden mechanisch nicht beansprucht. Solche Verhältnisse finden wir nun mit grosser Annäherung bei den Mesenterialarterien. Der Inhalt der in sich geschlossenen Leibeshöhle hat ein mittleres spezifisches Gewicht, welches demjenigen des Blutes wenigstens so nahe kommt, dass nicht allzu grosse Niveaudifferenzen auf die Stärke der Gefässwand ohne mächtige Rückwirkung bleiben müssen.

In dieses Kapitel gehört auch die wervolle Arbeit Stahel's „Über Arterienispindeln und über die Beziehungen der Wanddicke der Arterien zum Blutdruck“¹⁾, worin der Autor zu zeigen bestrebt ist, mit welcher wunderbarer Präzision die Arterienwand bis aufs kleinste den an sie gestellten Forderungen angepasst ist. Zur Dickenbestimmung der Gefässwandung bediente sich Stahel einer Mikrometerschraube eigener Konstruktion, mit der er Messungen bis auf $\frac{1}{100}$ mm genau und schätzungsweise bis auf $\frac{1}{1000}$ mm ausführen konnte. Das arterielle Gefässsystem wurde mit flüssigem Gipsbrei und, um Überdehnungen zu verhüten, unter nur geringem Druck injiziert. Mittels einer Laubsäge wurden dann von dem erstarrten Rohr Querschnitte angefertigt, von diesen die Arterienwand abgelöst und deren Dicke bestimmt. Die Messungen ergaben u. a., dass die Wandung der Aorta an der konkaven Seite dünner ist als auf der konvexen. Stahel erklärt dies dadurch, dass gegen die konvexe Seite der Blutstrom anprallt und hier seine Richtungsänderung erfährt, so dass diese Seite den grösseren Druck auszuhalten hat. Dem höheren Druck entspricht also eine grössere Dicke der Gefässwand. Auch an allen anderen Stellen des Gefässsystems, wo nach physikalischer Überlegung eine Druckerhöhung zu erwarten ist, beobachtete Stahel eine grössere Wanddicke. Er nannte diese Stellen die „Reaktionsstellen“. Solche Reaktionsstellen fand er vor allem auch an den Verzweigungen der Arterien, wo die Gefässwandung eine ganz besondere Struktur aufweist, die von dem Verhalten des Flüssigkeitsstroms abhängig ist. „Überall, wo Äste abgehen, findet eine Reaktion des ausströmenden Blutstroms gegen die der Ausflussöffnung gegenüberliegende Stelle der Gefässwand des Hauptstammes statt. Je nach der Grösse des Winkels, unter welchem der Ast entspringt, erleidet die Gefässwand des Hauptstammes in verschiedener Höhe über der Abgangsstelle die Reaktion“ (l. c. S. 55). Auch hier beweisen zahlreiche Untersuchungen, dass die Stellen der Gefässwand, gegen welche die durch Abgang des Astes bedingte Reaktion stattfindet, auch eine dickere Wandung besitzen als andere. „Überall vor Abgang eines Astes erfährt die Gefässwand des Hauptstammes eine beträchtliche

1) Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte 1886 S. 45ff. und 307ff.

Dickenzunahme. Nach Abgabe des Astes wird die Gefässwand wieder dünner, um gegen die Ursprungsstelle eines zweiten Astes von neuem stärker zu werden“ (l. c. S. 62). An der Teilungsstelle wird nicht nur diese Dickenzunahme der Wandung beobachtet, sondern es tritt als Folge der hier herrschenden verschiedenen Strömungsgeschwindigkeiten des Blutes eine Entrundung des Querschnittes ein zu einer dem Oval ähnlichen Form, welche aber, wie Stahel nachweist, genau diejenige ist, welche durch theoretische Überlegungen gefordert und konstruiert werden kann.

In der zweiten Abhandlung¹⁾ zeigt Stahel, dass dieser Befund bei sämtlichen grösseren Arterien sich wiederholt. Durch Messungen an der Subclavia sin. findet er, dass die grössere Mächtigkeit der Gefässwand eines Arterienstammes jeweilen vor Abgang eines Astes nicht nur einen Wandstreifen, sondern die ganze Gefässwand betrifft. Da überall dort, wo eine Druckerhöhung angenommen werden musste, auch eine grössere Wanddicke beobachtet wurde, so folgerte er, dass der Blutdruck in einem Arterienstamm unmittelbar vor Abgang eines Astes höher ist als an einer weiter zentralwärts gelegenen Stelle, was mit der Vorstellung von der dynamischen Rückwirkung einer Richtungs- und Geschwindigkeitsänderung übereinstimmt. Stahel bestimmte auch die Flächeninhalte fortlaufender Querschnitte eines Arterienstammes nach Ausgüssen des Gefässsystems mit flüssigem Gipsbrei. Dabei zeigte sich, „dass Wanddicke und Lumen einer Arterie in gleichem Sinne sich ändern“ (l. c. S. 314).

Zur Beurteilung der Berechtigung der Annahme, dass sich die Gefässbahn in jeder Hinsicht ihrer funktionellen Beanspruchung anpasst, sei im übrigen auf die Abhandlungen Roux's verwiesen: Über funktionelle Anpassung²⁾.

Ausführung der Methode.

Die von mir angewendete Methode wurde, wie bereits erwähnt, zum ersten Male von H. Rohner auf Veranlassung von W. R. Hess praktisch durchgeführt. Das Ziel der Untersuchung Rohner's ist die Gewinnung von Anhaltspunkten über das Druckgefälle im Verlaufe eines Internodiums, das ist einer unverzweigten Arterienstrecke. Das Vorgehen bei Anwendung der Methode ist kurz beschrieben folgendes:

Es handelt sich darum, Arterienstücke derart zu präparieren, dass sie frei von Bindegewebe nur noch ihr mechanisch wirksames Wandmaterial aufweisen. Diese Arterien werden dann in gleich lange Stücke geschnitten und gewogen. Rohner hatte zunächst gesucht, das Gewicht der Arterienstücke in frischem Zustand zu bestimmen. Dabei zeigte es sich jedoch, dass diese feuchten Stücke während der Wägung durch Flüssigkeitsverdunstung leichter wurden und somit keine genauen Resultate lieferten. Man musste daher die Arterie zuerst trocknen. Sie wurde im Zusammenhang mit ihren Ästen aufgespannt und erst in eingetrocknetem Zustande geschnitten. Die einzelnen Stücke kamen in kleinen Glasröhrchen in einen gemeinsamen Exsikkator. Auch dieses Vorgehen führte Rohner zu keinen völlig befriedigenden Resultaten. Denn beim Wägen nahmen durch das stete Öffnen des Exsikkators die noch darin befindlichen

1) l. c. S. 307ff.

2) Wilh. Roux, Gesammelte Abhandlung über Entwicklungsmechanik der Organismen. Engelmann, Leipzig 1895.

Arterienstücke wieder Feuchtigkeit auf und infolgedessen an Gewicht zu. Man musste daher jedes einzelne Arterienstückchen in ein mit Calciumchlorid beschicktes Reagensröhrchen als Exsikkator bringen.

Rohner arbeitete bei seinen Untersuchungen hauptsächlich an der Arteria meseraica cranialis des Kalbes.

Die Mesenterialarterien des Kalbes haben den Vorteil, dass sie relativ leicht zu präparieren und vom Bindegewebe zu befreien sind. Für unsere Untersuchungen erweisen sie sich jedoch als weniger geeignet, da sich der Stamm in eine Anzahl nur kleiner Äste unregelmässig aufsplittert. Wir benötigen jedoch Arterien, die sich in grössere, möglichst gleich starke Äste teilen. In weitgehendstem Masse entsprechen diesen Anforderungen die Rami jejunales der Arteria meseraica cranialis des Pferdes. Diese Gefässe verzweigen sich mit einer ausserordentlichen Regelmässigkeit in gleich starke Äste, welche alle etwa gleich grosse Dünndarmabschnitte versorgen.

Die Versuche wurden nun folgendermassen ausgeführt:

Von den Mesenterien frisch getöteter Pferde werden Stücke mitsamt dem Dünndarm so herausgeschnitten, dass sie dem Versorgungsgebiet einer Arteria jejunalis entsprechen. Das ganze Stück wird in 38° C. warmer physiologischer Kochsalzlösung in einer grossen Schale ausgebreitet und in diesem Zustand die Gefässe vom Stamm unter geringem Druck injiziert. Als Injektionsmasse dient auf 38° C. erwärmte Kakaobutter, die, mit Sudanrot gefärbt und heiss filtriert, eine völlig reine, bei 38° C. leicht flüssige Masse darstellt. Nach vollendeter Injektion klemmt man die Stammarterien ab und übergiesst das ganze Stück mit kalter physiologischer Kochsalzlösung, wodurch die Injektionsmasse rasch fest wird. Nun grenzt man am Darmstück die Versorgungsgebiete der einzelnen Äste voneinander ab, was sich mit ziemlicher Genauigkeit ausführen lässt. An diesen Stellen wird der Darm durchschnitten, um dann vom Mesenterium abgetrennt zu werden.

Jetzt wird das Arterienzweigsystem mit seinen Ästen herauspräpariert, und zwar mit Hilfe von Binokularlupe, feinem Messer und Pinzette. Die herauspräparierten Arterien werden auf einer Korkplatte, welche mit dickem Stanniolpapier überzogen ist, ausgebreitet (das Stanniolpapier verhindert das Ankleben der Arterie an der Unterlage), und ihr Verlauf, namentlich Anfang des Stammes, Teilungsstelle und Ende der Äste mit Stecknadeln genau markiert. Nachdem dies geschehen, entfernt man die Arterie wieder von der Unterlage, um die Injektionsmasse auszuspülen. Wenn man die Arterie mit 38° C. warmer physiologischer Kochsalzlösung übergiesst, wird die Kakaobutter flüssig und lässt sich beim Durchspülen der Arterie mit warmer Kochsalzlösung völlig entfernen. An dem Arterienrohr haften nun noch lose feine Bindegewebsfetzen, die sich trotz sorgfältigen Präparierens nie ganz entfernen lassen. Um auch sie zu beseitigen, wird die Arterie in eine 38° C. warme Lösung von 0,5% iger Salzsäure, der auf 100 ccm ein Löffel käuflichen Pepsins zugesetzt ist, gebracht und darin so lange geschwenkt, bis alle an der Wandung flottierenden Bindegewebsflocken abverdaut sind und die Arterienrohre völlig nackt erscheinen. Darauf spült man sie nochmals mit Kochsalzlösung tüchtig ab.

Während des Ausspülens der Injektionsmasse und des Abverdauens hat sich die Arterie stark kontrahiert. Sie wird nun auf der stanniolbezogenen Korkplatte wieder auf ihre durch die Stecknadeln markierte

frühere Länge gedehnt und auf dieser Korkplatte ausgespannt belassen. Zu ihren beiden Seiten längs ihrem Verlauf werden in Abständen von 1,8 cm (bzw. von 0,7 cm) Stecknadeln schief eingesteckt und über sie kreuzweise ein fortlaufender Faden gespannt, welcher die Arterie auf der Unterlage anpresst und fixiert. So ausgespannt bleibt sie einige Tage bis zu ihrer Eintrocknung liegen und wird dann in 1,5 (bzw. 0,5) cm lange Stückchen geschnitten. Das Schneiden erfolgt mit einem Doppelmesser, das aus zwei in der betreffenden Breite festgeschraubten auswechselbaren Klingen eines Rasierapparates (Gillette) besteht, und mit dem man die Stücke herausstanzt. Stück um Stück wird somit genau gleich gross. Sollte es vorkommen, dass solche Arterienstückchen noch von der Injektionsmasse herrührende rote Flecken aufwiesen, so konnten diese jetzt noch entfernt werden, indem man das betreffende Arterienstück nochmals in 38grädiger physiologischer Kochsalzlösung aufweichte, dann aufschlitzte, worauf sich das Fleckchen meist von selbst in Form eines Fetttropfens entfernte oder durch leichtes Darüberstreichen mit einem Spatel entfernt werden konnte. Diese Stücke wurden dann wiederum luftgetrocknet.

Sämtliche Stückchen bringt man nun in eine Reihe Äther enthaltender Reagenzgläschen zur völligen Entfettung. Nach Abgiessen des Äthers und Trockenlassen bringt man jedes Stück einzeln zum völligen Wasserentzug in das vordere Drittel von Reagenzröhrchen, deren Grund mit körnigem Calciumchlorid beschickt worden war. (Hier ist sorgfältig darauf zu achten, dass an den Wandungen der Reagenzröhrchen nicht Calciumchloridstaub haftet, der sich an das Arterienstückchen setzen könnte.) Die Röhrchen werden mit paraffinierten Korkstöpfeln verschlossen und der Verschluss durch Aufpinseln von heisser Vaseline luftdicht gemacht. Sie werden fortlaufend nummeriert, Stamm und Äste mit besonderer Bezeichnung versehen und so liegend aufbewahrt.

Durch von Zeit zu Zeit ausgeführte fortlaufende Wägungen konnte festgestellt werden, dass die Arterienstückchen in ihren Exsikkatoren noch weiter an Gewicht abnehmen. Nach etwa vier Wochen bleibt das Gewicht konstant. Nun kann zur endgültigen Wägung geschritten werden. Jedes Arterienstück wird auf einer Analysenwage gewogen. Im Verlaufe von einigen Tagen bis Wochen nimmt man noch ein bis zwei Kontrollwägungen vor. Aus eventuellen kleinen Abweichungen mit den ersten Resultaten bildet man das Mittel. Die so erhaltenen Gewichtszahlen können nun, wie besprochen, rechnerisch verwertet werden.

Fehlerquellen.

Die durch die Wägung bedingten Fehler sind, wenn man eine genügend feine Wage benützt und genau interpoliert, sehr gering. Sie betragen bei uns höchstens 0,4 mg oder ca. 4% des betreffenden Gewichtswertes. Dadurch, dass man aus den durch zwei oder drei Wägungen erhaltenen Werten noch das Mittel zieht, wird der Fehler zu einem derart kleinen, dass man ihn für unsere Zwecke vernachlässigen kann.

Im Gegensatz zu den Kalbsarterien lassen sich die Arterien vom Pferd schwer sauber präparieren und durch Abverdauen von Bindegewebsresten befreien. Noch nach zweistündigem Abverdauen sind solch glatte Gefässschläuche, wie sie die Kalbsarterien liefern, nicht zu erhalten. Dies kann zu einer Fehlerquelle werden. Anhaftende Bindegewebsfetzchen machen die betreffenden Arterienstücke zu schwer. Dies zeigt sich dann in der

graphischen Darstellung darin, dass die Kurven an solchen Stellen kleine Unregelmässigkeiten (Zacken) aufweisen. Wie die Resultate veranschaulichen, sind derartige Fehler jedoch nicht gross und üben wenigstens auf das Gesamtergebnis keinen wesentlichen Einfluss aus. Die Gewichtsvergrösserung, die ein Arterienteilchen durch solches anhaftendes Bindegewebe erleiden kann, überschreitet, wie aus den Kurven hervorgeht, 0,3 mg nicht.

Eine andere Fehlerquelle könnte darin bestehen, dass die von alten Tieren stammenden Gefässe arteriosklerotische Veränderungen aufweisen. Makroskopisch konnten solche in keinem Falle gefunden werden. Es sei denn, dass einzelne rote Fleckchen, die trotz des oben geschilderten Vorgehens sich nicht entfernen liessen, mit Sudan gefärbte Atherome darstellten. Solche Stellen wurden notiert. Sie veränderten den Verlauf der Kurven nicht erheblicher wie die noch anhaftenden Bindegewebsfetzchen.

Ein anderes Moment könnte jedoch die Richtigkeit unserer Resultate einschneidender beeinflussen.

In vivo finden sich die Arterien infolge des Innendruckes gedehnt, nicht nur im Sinne einer Entfaltung des Querschnittes, sondern auch in der Längsrichtung.

Bei der Injektion der Gefässe findet wiederum ebenfalls eine Dehnung statt. Sie ist aber wohl quantitativ von derjenigen in vivo etwas verschieden. Denn die peripheren Abschnitte stehen bei der Injektion unter relativ zu hohem Drucke, weil das normale Druckgefälle nicht besteht. Die Folge dieser Unterschiede zwischen lebender und toter Dehnung könnte sein, dass die peripheren Abschnitte relativ etwas stärker gestreckt würden. Bei der Wägung müssten sie dementsprechend zu geringe Gewichte aufweisen. — Es ist sicher, dass dieser auf den ersten Blick plausible Eindruck nicht in vollem Umfang zu Recht bestehen kann. Fuchs ¹⁾ hat nachgewiesen, dass die Längs- und Querdehnung der Arterien gegenseitig derartig in Beziehung sind, dass bestehende Querspannung das Zustandekommen von Längsspannung beeinträchtigt. Diese Tatsache ist hier von Bedeutung; denn sie führt dazu, dass eine Überdehnung der Gefässe in der Längsrichtung hintangehalten wird durch die parallel gehende Überdehnung in querer Richtung.

Um das experimentelle Material zu liefern, welches geeignet ist, den Einfluss des Injektionsdruckes und der dadurch bedingten Längsdehnung bewerten zu können, wurde eine Versuchsserie ausgeführt, bei welcher die Gefässe entgegen der Übung bei der ersten Serie in entspanntem Zustande geschnitten sind.

Insgesamt wurden zu unseren Versuchen zwölf Arterienzweigsysteme verarbeitet. Davon besteht die erste Serie, die in gespanntem Zustand geschnitten wurde, aus zwei Kalbsarterien (in 5 mm lange Stücke geschnitten) und sechs Pferdearterien (in 15 mm lange Stücke geschnitten). Die zweite Serie, in ungespanntem Zustand geschnitten (in 15 mm lange Stücke), besteht aus vier Pferdearterien.

II. Resultate.

Die Resultate der ersten Versuchsserie sind in den Kurven der Abb. 2 und 3 dargestellt (vgl. auch Tab. 1 S. 14). Die ersten vier

1) Fuchs, Zur Physiologie und Wachstumsmechanik des Blutgefässsystems. Habilitationsschrift, Erlangen 1902.

Untersuchungen, insbesondere die an zwei Kalbsarterien ausgeführten, dienten dazu, die Technik zu erlernen und um einen Vergleich mit

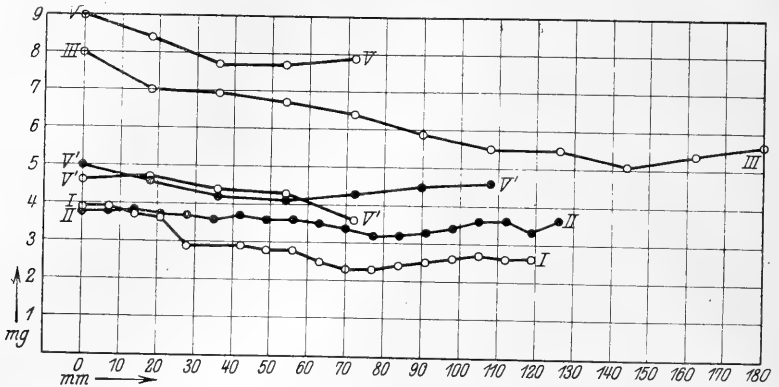


Abb. 2. Diese von links nach rechts zu lesenden Kurven stellen die Registrierung der Gewichte dar, wie sie an den 5 mm langen Ausschnitten aus den Arterieninternodien festgestellt wurden; erste Serie: I und II beziehen sich auf Kalbsarterien, III und V entsprechen Pferdearterien. Diese wurden in 15 mm lange Stücke geschnitten mit 3 mm Zwischenraum, der in Wegfall kam. Die Äste tragen die gleiche, aber mit einem ' versehene Nummer wie der zugehörige Stamm. Zur besseren Übersicht wurden einzelne Kurven schwarz punktiert.

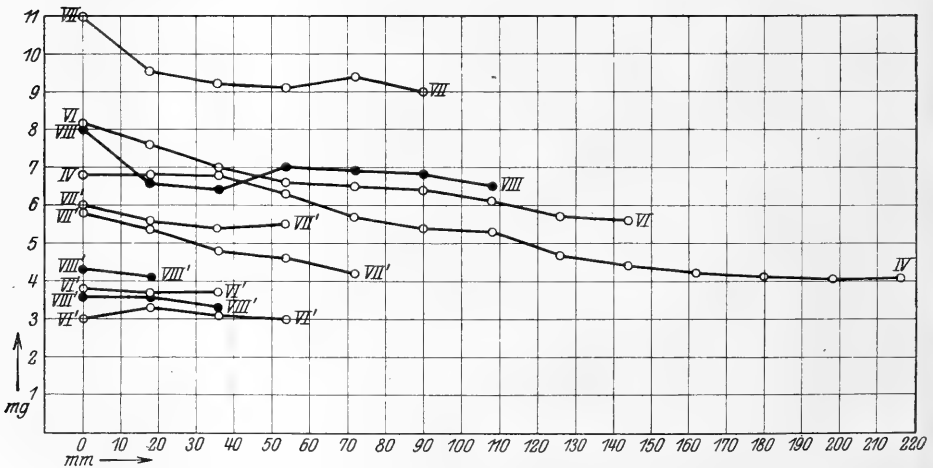


Abb. 3 enthält die Kurven von Stamm und Ästen der Pferdearterien IV, VI, VII, VIII der ersten Serie. Sie wurden in 15 mm lange Stücke geschnitten mit 3 mm Zwischenraum, der in Wegfall kam. Die Äste tragen die gleiche, aber mit einem ' versehene Nummer wie der zugehörige Stamm.

den Versuchen Rohner's¹⁾ zu erhalten. Die Ergebnisse stimmen völlig mit den seinigen überein. Aber nicht nur sie, sondern auch

1) H. Rohner, Beziehungen zwischen Blutdruck und Wandmasse bei Arterien. Dissertation, Zürich 1919.

die einzelnen Internodien der Pferdearterien zeigen alle mehr oder weniger die charakteristischen Eigenarten in ihrem Kurvenverlauf. Es ist dies ein langsames Abfallen und darauffolgendes Wiederansteigen gegen die Abgangsstelle der Äste hin. Dass wir in diesem Befunde mit Rohner nicht allein stehen, haben wir bereits eingangs bei Besprechung der Arbeiten Stahel's (S. 5ff.) gesehen. Aus den in seiner Arbeit enthaltenen Kurven (l. c. Tafel XIV und die Erklärungen dazu S. 333) geht hervor, dass die dünnste Stelle sich stets in der Mitte oder zweiten Hälfte des astlosen Arterienstückes befindet, was mit unseren Befunden übereinstimmt. Wie dieser Gewichtsanstieg zu interpretieren ist, haben wir schon erwähnt. Wir haben darin die Reaktion der Gefässwand auf die veränderten Strömungsverhältnisse an der Teilungsstelle erblickt.

Die Kurven der zweiten Serie (ungespannte Arterien) in Abb. 4 zeigen diesen regelmässigen Verlauf nicht so ausgesprochen. Doch sehen wir im grossen Ganzen auch hier wieder den Anstieg gegen die Teilungsstelle hin.

Wie aus den Kurven ersichtlich, weisen die Äste meist nicht den gleichen typischen Verlauf auf wie der Stamm oder, besser gesagt, kommt an ihnen dieser typische Verlauf nicht so deutlich zum Ausdruck. Es mag dies daher rühren, dass wir es hier schon mit ziemlich feinen Gefässen zu tun haben, welche sehr schwer sauber zu präparieren und von ihrem Bindegewebe zu befreien sind. Viele Äste sind fernerhin so kurz, dass sie beim Schneiden nur drei, zwei oder gar nur ein Teilstück lieferten, an welchen natürlich diese Einzelheiten nicht zum Ausdruck gelangen können.

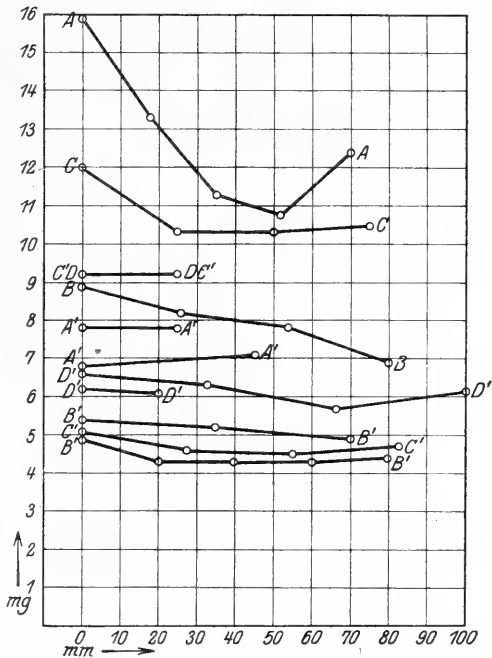


Abb. 4 stellt die Kurven der Arterien A, B, C, D der zweiten Serie dar. Diese Arterien wurden in entspanntem Zustand in 15 mm lange Stücke geschnitten mit 1 mm Zwischenstrecke, die in Wegfall kam. Die Gewichtswerte wurden zur natürlichen Länge der Gefässe eingetragen. Die Äste tragen den gleichen, aber mit einem ' versehenen Buchstaben wie der zugehörige Stamm.

Die Bestimmung des Querschnittsquotienten.

Wir schreiten nun zur Auswertung unserer Feststellungen zum Zwecke der Bestimmung des Querschnittsquotienten, d. h. des Verhältnisses von Summe der Astquerschnitte zum Stammquerschnitt. Hier erhebt sich zunächst die Frage, welche Ast- und Stammausschnitte wir gegenseitig in Beziehung zu setzen haben. Von vornherein scheint es, dass die hart an der Teilungsstelle gelegenen Stückchen am vorteilhaftesten dazu verwendet werden. Vergewenwärtigen wir uns nochmals, dass wir bei der Querschnittsbestimmung auch den Druck zu berücksichtigen haben ($M = q \cdot p \cdot k$), so hätten wir ja hart an der Teilungsstelle die Verhältnisse so, dass Stamm und Äste annähernd unter gleichem Druck stehen, und wir denselben am ehesten vernachlässigen könnten.

Trotz dieser eventuellen Vereinfachung können wir diese Teile nicht zu unseren Berechnungen verwenden. Einmal konnten wir bei den Versuchen die Teilchen dicht an der Teilungsstelle nicht verwenden, da beim Schneiden stets ein mehr oder weniger grosses Stück dort zum Wegfall kommt. Wir können also, genau genommen, die Verhältnisse an der Teilungsstelle selbst gar nicht zur Anschauung bringen. (Vgl. Abb. 1 S. 3.)

Der zweite Grund, der gegen die blosse Verwertung dieser Teile spricht, ist die schon mehrfach erwähnte Besonderheit der gegen die Teilungsstelle gelegenen Stammstücke, die sich in einem Dickerwerden der Wandung kundtut. Zudem weichen auch infolge dieser veränderten Stromverhältnisse die Querschnitte von der Kreisform erheblich ab, während in unserer Formel der Querschnitt $q = r^2 \pi$ angenommen ist.

Unter diesen Bedingungen kann nur der Vergleich der Mittelwerte, wie sie einerseits aus sämtlichen Ausschnitten der Astinternodien, andererseits der Stamminternodien berechnet werden, als zuverlässig anerkannt werden. Allerdings dürfen wir in diesem Falle die Verschiedenheit der Druckverhältnisse nicht mehr ausser acht lassen.

Die Druckkorrektur.

Die Verwendung anderer Arterienstücke, als der unmittelbar an der Teilungsstelle gelegenen, bringt es, wie eben gesagt, mit sich, dass wir den Druck dabei mit in Berechnung ziehen müssen. Es ist eine Druckkorrektur so anzubringen, dass die Gewichtsreduktion, welche die Äste als Folge ihres geringeren Innendruckes erwarten lassen, berücksichtigt ist. Um diese auf die bestehende Druckdifferenz zu beziehende Gewichtsreduktion festzustellen, wurden aus den Werten von je drei unserer Kurven von ungefähr gleichem Anfangsgewicht

und gleicher Länge sogenannte Mittelwertskurven konstruiert, indem man die Mittel von entsprechenden Kurvenpunkten berechnete. Wir erhielten so von neun Internodien drei Mittelwertskurven von verschiedenem Anfangsgewicht und verschiedener Länge (siehe Abb. 5). Um nun Aufschluss zu erhalten, ob Gewicht und Kaliber einer Arterie von Einfluss auf den Druckverlauf sind, wurden diese drei Kurven auf das gleiche Anfangsgewicht reduziert. Es zeigte sich dabei ein nicht wesentlich verschiedenes Verhalten in bezug auf Druckabnahme. Die prozentuale Gewichtsabnahme ist innerhalb der Beobachtungsfehler nicht entscheidend verschieden für schwerere und leichtere Gefäße. Sie beträgt etwa 15 pro 10 cm Wegstrecke. Es ist also

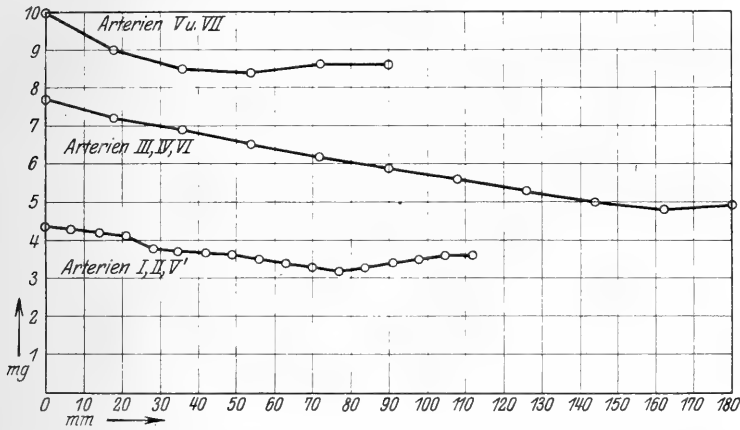


Abb. 5 enthält die drei Mittelwertskurven, welche dadurch entstanden, dass man das Mittel aus je drei Kurven von ungefähr gleicher Länge und gleichen Anfangsgewichts konstruierte. (Infolge der nicht ganz gleichen Längen der verwendeten Kurven fehlt bei der Mittelwertskurve aus den Arterien III, IV, VI der Wiederanstieg am Ende der Kurve.

gleichgültig, welche dieser Mittelwertskurven wir verwenden, um damit die Korrektur an den Ästen auszuführen. Wir wählten dazu die längste Kurve mit dem regelmässigsten Verlauf. Die damit berechnete Gewichtsreduktion, welche auf die Druckabnahme im Verlauf eines Internodiums zu beziehen ist, erscheint auffallend gross, d. h. mit Rücksicht auf die Gefäße von der gesuchten Grössenordnung. Vielleicht dass hier der Dehnungsfehler im Sinne einer Akzentuierung etwas im Spiele ist. Es bleibt uns aber nichts übrig, als die Zahl, so wie wir sie interpretierten, in Rechnung zu setzen mit dem Gedanken, dass wir dabei etwas überkorrigieren. Die Rechnung ist nun folgende:

Der unkorrigierte Quotient Q hat als Zähler die Summe der mittleren Gewichte (Massen) der beiden Äste, als Nenner das mittlere

Tabelle I.

Zusammenstellung der Resultate.

In Stab 1 werden die einzelnen Untersuchungsobjekte unterschieden. Die Registrierung schliesst die ersten vier Untersuchungen aus, welche zur Aneignung der grosse Präzision erfordernden Technik dienen. Stäbe 2—4 geben die Übersicht über die Gewichtsmittel, wie sie jeweils aus sämtlichen Ast- und Stammausschnitten berechnet wurden.

Stab 5 enthält die Querschnittquotienten, wie sie sich ohne Rücksicht auf das Druckgefälle ergeben.

Stäbe 6—8 zeigen die Ast- und Stammalängen zur Feststellung der Entfernung zwischen Äste- und Stammitte.

Stab 9 führt die auf das bestehende Druckgefälle korrigierten Querschnittquotienten der ersten Serie. Der Korrekturfaktor wird aus dem durchschnittlichen Gefälle der einzelnen Kurven im Verlaufe der unverzweigten Artenstrrecken interpoliert unter Einrechnung der Entfernungen zwischen Stamm- und Ästemitten.

Arterie Nr.	Mittelwert				Unkorrigierter Quotient (ψ) $\frac{M_1 + M_2}{M_3}$	Länge der Äste mm	Länge des Stammes mm	Stamm + Äste $\frac{\text{Stamm} + \frac{\text{Äste}}{2}}{2}$	Korrigierter Quotient (ψ^1)
	Zehntel-Milligramm								
	Ast 1 (M_1)	Ast 2 (M_2)	Stamm (M_3)						
I	2	3	4	5	6	7	8	9	
Serie I	V.	43,20	44,71	81,40	1,01	108 + 72	72	81,0	1,39
	VI.	31,00	37,33	36,33	1,03	54 + 36	144	94,5	1,37
	VII.	56,52	49,60	93,33	1,11	54 + 72	90	76,5	1,40
	VIII.	42,00	35,00	68,86	1,12	18 + 36	108	67,5	1,37
Serie II	A.	78,00	69,50	123,40	1,20	25 + 45	70	52,5	—
	B.	44,40	51,00	79,50	1,20	70 + 80	80	77,5	—
	C.	47,25	91,50	107,50	1,29	25 + 83	75	64,5	—
	D.	61,50	62,00	91,50	1,35	100 + 20	25	42,5	—

Gewicht des Stammes. Für den korrigierten Quotienten Q' müssen wir nun berechnen, welche Masse die Äste hätten, wenn sie unter gleich grossem Druck wie der Stamm stünden. Die Aststücke werden um so viel zu leicht sein, als die Gewichtsabnahme auf die Distanz zwischen Stamm-Mitte und Äste-Mitte an der Mittelwertskurve beträgt. Die Distanz ergibt sich für jeden einzelnen untersuchten Fall aus den Ausmessungen der aufgespannten Arterien, wobei als Markierungspunkte einerseits die Stamm-Mitte, anderseits der Zwischenwert zwischen den beiden Ast-Mitten dienen. Die Grösse der dieser Distanz entsprechenden Massenreduktion, soweit auf Druckverlust bezüglich, lässt sich direkt aus unserer „Mittelwertskurve“ graphisch interpretieren.

In Tabelle 1 (S. 14) sehen wir die Zusammenstellung dieser Korrekturrechnung für die Arterien der ersten Serie.

Für die Korrektur der Arterien der zweiten Serie können wir natürlich nicht dieselbe Mittelwertskurve interpretieren. Denn wenn die Injektionsdehnung einen Einfluss auf das Wägungsergebnis hat (d. h. auch in bezug auf die relativen Verhältnisse), so weist auch die Mittelwertskurve einen dadurch bedingten Fehler auf. Sie fällt zu steil ab, indem die leichteren Abschnitte des Internodiums infolge relativer Überdehnung zu leicht ausfallen. Logischerweise müsste man für die Feststellung des Korrekturwertes aus den Resultaten der ungespannt geschnittenen Arterien eine neue Mittelwertskurve konstruieren und diese interpretieren. Die Unterlagen dazu finden sich in Abb. 4 registriert. Die einzelnen Internodien, sowohl von Stamm als von Ästen, lassen einen Gewichtsabfall vom Zentrum nach der Peripherie offenkundig hervortreten. Er ist aber nicht dermassen ausgesprochen und übereinstimmend, wie wir das bei der ersten Serie gesehen. Wir finden unter anderem auch Internodien mit einem leichten Anstieg. Diese geringe Regelmässigkeit hängt zweifellos mit der Schwierigkeit zusammen, ein ungespanntes Gefäss ganz gleichmässig in einzelne Abschnitte zu zerlegen. Unter diesen Bedingungen bietet eine zahlenmässige Fixierung des Korrekturwertes keinen wirklichen Gewinn. Wir müssen uns damit begnügen, aus Abb. 4 zu entnehmen, dass eine Korrektur im gleichen Sinne wie bei der Serie I angebracht werden muss, dass sie entsprechend dem geringeren Durchschnittsgefälle der Kurven ein kleinerer sein muss als bei Serie I. In Tabelle 1 finden wir dementsprechend neben den unkorrigierten Quotienten (Q) nur die Distanzen eingetragen, welche für die Korrektur in Betracht gezogen werden müssten. Je grösser die Distanz, um so grösser die Korrektur¹⁾.

1) Es sei noch speziell darauf hingewiesen, dass die Druckkorrektur, mit der wir uns hier beschäftigen, nichts zu tun hat mit dem auf S. 9

Schlussfolgerungen.

Die Resultate finden sich in der Tabelle I auf S. 14 zusammengestellt. Bei Serie I wurden ohne Anwendung der Druckkorrektur als Verhältnis der Summe der Astquerschnitte zum Stammquerschnitt festgestellt die Quotienten: 1,01; 1,03; 1,11; 1,12.

Unter Einbeziehung der Druckkorrektur ergeben sich die korrigierten Quotienten: 1,39; 1,37; 1,40; 1,37.

Auf die weitgehende Übereinstimmung dieser an verschiedenen Objekten festgestellten Zahlen darf wohl in dem Sinne hingewiesen werden, dass die technische Durchführung der Untersuchungen frei von erheblicheren Fehlerquellen ist.

Bei Serie 2, bei welcher die Arterien in ungespanntem Zustande zerlegt worden sind, erhielten wir die Quotienten 1,20; 1,20; 1,29; 1,35, also durchwegs etwas grössere Zahlen als die unkorrigierten Werte der Serie I. Wie sich die korrigierten Werte dieser Serie ausnehmen würden, darüber können wir gemäss den im letzten Kapitel gegebenen Ausführungen nur so viel sagen, dass die Zahlen grösser sind, aber nicht erheblich grösser. Es hat den Anschein, dass die korrigierten Werte dieser Serie in grosse Nähe derjenigen der ersten Serie fallen. Bemerkenswert ist jedenfalls, dass die Vornahme der Druckkorrektur auch hier die Differenzen zwischen den einzelnen unkorrigierten Quotienten vermindert, indem speziell der grösste Wert von 1,35 den kleinsten Zuschlag erfährt. Die Distanz, für welche bei ihm der Druckabfall in Rechnung gesetzt werden muss, ist nämlich mit 42,5 die kürzeste.

Im übrigen werden wir gleich erkennen, dass für die Auswertung der durch unsere Untersuchungen festgelegten Resultate, die in diesen zutage getretenen Abweichungen keine wesentliche Rolle spielen.

W. R. Hess¹⁾ hat die Frage des Querschnittszuwachses, der mit der Aufteilung des Arteriensystemes verbunden ist, einer theoretischen Analyse unterzogen und nachgewiesen, dass in bezug auf die absolute Grösse des sogenannten Querschnittsquotienten aus physikalischen Gründen ein Widerstandsminimum des Gefässnetzes resultieren muss. Aus der theoretisch entwickelten Formel berechnet sich der optimale Quotient für die Aufteilung eines Stammes in zwei gleich starke Äste zu 1,26. Dieser Zahl haben wir also den

diskutierten Einfluss des Injektionsdruckes. Hier handelt es sich um die Rückwirkung der Druckverschiedenheit in vivo auf die Anlage der Wandmasse. Dort besprechen wir den Einfluss des Injektionsdruckes auf die Längsdehnung als Fehlerquelle.

1) W. R. Hess, Die periphere Regulierung der Blutzirkulation. Pflüger's Archiv Bd. 168. — W. R. Hess, Die Zweckmässigkeit im Blutkreislauf. Akademische Antrittsvorlesung. Benno Schwabe, Basel 1918.

experimentell festgelegten Quotienten gegenüber zustellen. Die gefundenen Werte sind also etwas grösser als der berechnete. Es fragt sich nun, wie wir die Differenz zu bewerten haben. Die Anhaltspunkte hierfür gibt uns die als Abb. 6 reproduzierte Kurve. Sie stellt die Abhängigkeit des Widerstandes eines einfachen symmetrisch verzweigten Systemes vom Querschnittsquotienten dar. Die Kurve bringt die bereits erwähnte Tatsache zum Ausdruck, dass bei einem Querschnittsquotienten von 1,26 ein Widerstandsminimum existiert. Weiterhin erkennt man aber, dass Quotienten zwischen ca. 1,1 und 1,5 wegen des flachen Verlaufes der Kurve in der Nähe des Mini-

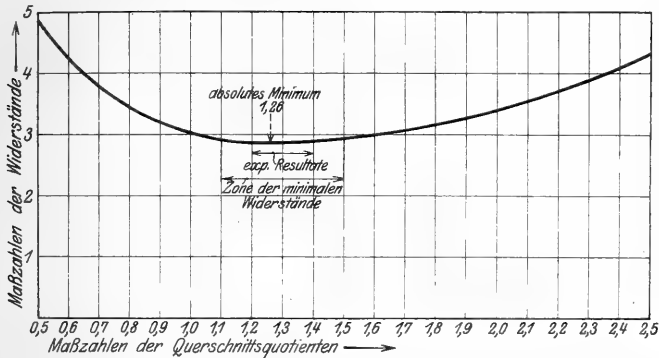


Abb. 6. Diese Kurve stellt die Beziehungen des Querschnittsquotienten zum Widerstand dar bei einem verzweigten Gefäßsystem mit gegebenem Gesamtvolumen, bei dem Stamm- und Astquerschnitte entsprechend ihre Größe ändern. Als Abszisse sind die Querschnittsquotienten eingetragen, als Ordinate der jeweils dazu berechnete Widerstand.

mums praktisch gleichwertig sind. In Ergänzung des rechnerisch festgestellten einen Querschnittsquotienten von 1,26 erkennen wir also zwischen ca. 1,1 und 1,5 eine Zone optimaler Querschnittsquotienten. Dass die von uns festgestellten Werte innerhalb dieses Bereiches fallen, wird bei voraussetzungsloser Beurteilung der Koinzidenz — nicht durch Zufall — erklärt werden dürfen. Die physikalische und biologische Möglichkeit, die mit der Aufzweigung einhergehende Verbreiterung des Gesamtquerschnittes nach einer anderen Progression, zum Beispiel mit a priori nicht weniger wahrscheinlichen Querschnittsquotienten von über 1,5 oder gar von über 2 und 3 vonstatten gehen zu lassen, findet im natürlichen Arteriensystem keine Realisierung! Sie sind vermieden — darüber sind wir nun orientiert —, weil sie dem Energiehaushalte des Zirkulationsapparates eine unnütze Belastung bringen würden, weil sie unökonomisch sind¹⁾!

1) Anmerkung. In der bei der Korrektur dieser Arbeit vorliegenden Publikation von Jos. Schleier (Der Energieverbrauch in der Blutbahn,

Die Bezugnahme unserer empirisch gefundenen Werte auf die Resultate theoretischer Analyse der Beziehung zwischen Widerstand und Querschnittsquotient eines Systems verlangt noch eine Ergänzung. Die absolute Grösse des optimalen Querschnittsquotienten wechselt gemäss der für sie entwickelten Formel mit der Art der Aufteilung. Es kommt darauf an, ob die beiden Äste gleich stark oder ungleich sind, gegebenenfalls in welchem Grade ihre Stärke verschieden ist. Als Vergleichsfall haben wir nun, wie oben ausgeführt, eine Aufzweigung in zwei gleich starke Äste angenommen. Nur für eine solche gilt der in Abb. 6 dargestellte Kurvenverlauf. Die Kontrolle der Ast- und Gewichtszahlen in Tab. I lehrt uns im Gegensatz dazu, dass wir in praxi eine volle Gleichheit nicht angetroffen haben. Auch bei sorgfältigster Auswahl der Untersuchungsobjekte ist dies nicht gelungen und wird dies auch nicht so leicht gelingen. Es entsteht deshalb noch die Frage, ob die vorliegenden Abweichungen einen wesentlichen Einfluss auf die von uns entwickelten Erörterungen haben können. Um dies zu beurteilen, habe ich den optimalen Querschnitt auch für eine Anzahl konkreter Fälle berechnet, bei denen Ungleichheit der Äste vorausgesetzt ist. Das Resultat dieser orientierenden Rechnungen ist eindeutig. Erst bei sehr erheblichen Astunterschieden, wie sie bei unseren Untersuchungen nicht vorgekommen sind, erfährt der optimale Querschnittsquotient eine so starke Beeinflussung (im Sinne einer Verkleinerung), dass sie praktisch eine Rolle spielt. Unsere Folgerungen werden dadurch nicht im geringsten berührt, dass die untersuchten Objekte von dem Spezialfall, auf welchen sich mathematisch unsere Kurve bezieht, abweichen.

Eine andere, bereits von Hess berührte Frage ist die, ob bei der verschiedenen Länge der einzelnen Zweigsysteme und bei ihren verschiedenen Verzweigungstypen eine einheitliche Ordnung in bezug auf den Querschnittsquotienten überhaupt möglich ist. Die Erörterung dieser theoretisch wohl zu begründenden Frage verliert an Interesse durch den Hinweis, dass die praktische Interpretation der Ableitung des optimalen Querschnittsquotienten nicht einen bestimmten, mathematisch eng begrenzten Wert fordert, sondern lediglich das Einfallen in eine relativ breite Zone, innerhalb welcher je nach den speziellen Bedingungen diese oder andere Faktoren modifizierend eingreifen können, ohne dass dadurch eine praktisch in Betracht fallende Rückwirkung auf die Widerstandsverhältnisse bedingt ist.

Pflüger's Arch. Bd. 173, S. 196) findet sich die Angabe, dass die Verbreiterung des Strombettes in Wirklichkeit in einer viel rascheren Progression vor sich gehe, als dem von Hess berechneten Quotienten entsprechen würde. Diese Auffassung und die darauf begründete Folgerung Schleiers beruhen jedoch auf einer durchaus irrtümlichen Interpretation der Hess'schen Berechnungen.

Zusammenfassung.

Es wird versucht, durch Anwendung einer neuen Methode Aufschluss über das Verhältnis zwischen Gesamtquerschnitt der Arterienäste zum Querschnitt des zugehörigen Stammes zu erhalten. Die Methode arbeitet mit der Voraussetzung, dass die in der Wandung der Arterie festgelegte Masse unter ähnlichen Verhältnissen der funktionellen Belastung proportional entwickelt ist — mit anderen Worten, dass das Wandungsmaterial durchschnittlich auf gleiche Belastung eingestellt ist. Diese Voraussetzung eröffnet einen bereits von Rohner begangenen Weg, die gesuchte Beziehung durch Auswägung von Arterienausschnitten festzustellen. Als Untersuchungsobjekte wurden Rami jejunales des Pferdes mit annähernd symmetrischer Verzweigung gewählt. Zwei Versuchsserien unter verschiedenen Bedingungen, betreffend Spannungszustand der Gefäße beim Zerteilen durchgeführt, liefern Werte, die sämtlich zwischen 1,2 und 1,4 liegen.

Das Resultat wird in Beziehung gesetzt zu Berechnungen, welche W. R. Hess über den Einfluss des Querschnittsquotienten auf den Widerstand eines Leitungs- und Verteilungssystems angestellt hat. Auf Grund unseres experimentellen Befundes werden wir zur Erkenntnis geführt, dass im Arteriensystem in bezug auf die Progression, in welcher sich die Strombahn mit zunehmender Aufzweigung verbreitert, Verhältnisse obwalten, bei welchen der Widerstand des Systems einem absoluten Minimum äusserst nahe ist.

Zum Schlusse spreche ich Herrn Prof. Dr. W. R. Hess, auf dessen Anregung und unter dessen Leitung diese Arbeit entstand, meinen besten Dank aus.

Über die Atmung der Froschmuskulatur.

Von

Otto Meyerhof.

(Aus dem physiologischen Institut zu Kiel.)

Mit 1 Textabbildung.

(Eingegangen am 22. Dezember 1918.)

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Kap. I. Die absolute Atmungsgrösse der Muskeln	21
„ II. Die Atmungsgrösse der zerschnittenen Muskulatur	24
„ III. Vergleichende Versuche mit intakten und zerstörten Leberzellen	28
„ IV. Beeinflussung der Atmung der zerkleinerten Muskulatur	32
„ V. Die CO ₂ -Bildung im Muskel und in der Leber und die Frage der anaeroben Kohlensäure	34
„ VI. Atmung des wasserextrahierten Muskelgewebes: Atmungserregung durch Muskelkochsaft	38
„ VII. Vergleichende Versuche mit gewaschener Körnchensuspension von Leberzellen	45
„ VIII. Die Oxydationserregung im wasserextrahierten Muskelgewebe durch Bernsteinsäure, Fumarsäure, Zitronensäure	46
„ IX. Die Oxydationserregung durch Hefekochsaft	60
„ X. Die Oxydationserregung durch Erepton	64
„ XI. Die Oxydationserregung durch Glycerinphosphorsäure und einige andere Säuren	65

Die Gesetzmässigkeiten der Muskelatmung interessieren nicht nur aus dem Gesichtspunkt, unsere Kenntnisse vom Wesen des vitalen Oxydationsprozesses über eine grössere Zahl tierischer Zell- und Gewebsarten auszudehnen und dadurch die gemeinsamen Eigenschaften des Atmungsmechanismus von den Besonderheiten abzutrennen, die derselbe in bestimmten Fällen aufweist, sondern auch im speziellen deshalb, weil allein im Muskel der Oxydationsvorgang zu sichtbaren und berechenbaren Arbeitsleistungen von erheblicher Grösse dient und also hier die Überführung der chemischen Oxydationsenergie vermittels der sichtbaren Struktur des Organs in letztlich mechanische Arbeit der Untersuchung offensteht. In der Tat wurden die folgenden Untersuchungen in Hinsicht auf beide Fragestellungen unternommen. Einmal und vor allem sollte das Studium der „Atmungserregung“ durch eine offenbar als Kof ferment wirksame Substanz, die von mir als „Atmungskörper“ bezeichnet wurde, von den bisher benutzten

Objekten getöteter Hefe und Hefeextrakt¹⁾ auf die Atmung der wasserextrahierten Muskulatur und eventuell noch anderer ähnlich behandelte Gewebsarten ausgedehnt und über die vorläufigen Angaben hinaus vervollständigt werden, die schon in zwei weiteren Mitteilungen über diesen Gegenstand gemacht waren²⁾. Zweitens aber sollte eine Grundlage geschaffen werden, von der aus ein genaueres Studium des Zusammenhangs von Sauerstoffverbrauch, Milchsäure- und Wärmebildung ermöglicht wird, in derselben Richtung, wie es in den jüngst erschienenen Arbeiten von Peters³⁾, Weizsäcker⁴⁾, Parnas⁵⁾ in Angriff genommen ist.

Kapitel I.

Die absolute Atmungsgrösse des intakten Muskels.

Über die Atmung der Muskulatur der verschiedenen Tierarten existieren bereits eine ganze Zahl von Untersuchungen, die zusammenfassend in einem kürzlich erschienenen Referat von Verzàr⁶⁾ behandelt sind. Speziell über die Atmung der Frostmuskulatur hat Thunberg eine grosse Untersuchungsreihe veröffentlicht, deren Ergebnisse von mir mit Nutzen verwandt werden konnten⁷⁾. Trotzdem erschien es erforderlich, einige seiner grundlegenden Versuche zu wiederholen, da sich ein erheblicher Unterschied in der absoluten Atmungsgrösse der Muskulatur bei ungefähr der gleichen Temperatur zwischen seinen Experimenten und den meinigen herausstellte, der zweifellos vor allem an der Methodik liegt. Thunberg, der die Atmung der intakten und zerkleinerten Muskulatur in reiner Sauerstoffatmosphäre miteinander verglichen hat, hat sein Augenmerk vor allem darauf gerichtet, die Bedingungen für den Sauerstoffzutritt gleichartig zu gestalten, während mir daran lag, sie in jedem Falle optimal zu machen, vor allem eine maximale Sauerstoffversorgung sicherzustellen, sodass die Diffusionsgeschwindigkeit des Gases vernachlässigt werden kann. Umgekehrt spielt diese in seinen Versuchen offenbar eine wesentliche Rolle. Kürzlich hat Parnas eine Reihe wichtiger Versuche über die Atmung von Frostmuskeln — leider

1) Pflüger's Archiv Bd. 170 S. 367, 428. 1918.

2) Zeitschrift f. physiol. Chemie Bd. 101 S. 165. 1918; Bd. 102 S. 1. 1918.

3) Peters, Journ. of physiology Bd. 47 S. 243. 1913/14.

4) W. Weizsäcker, Journ. of physiology vol. 48. 1914. Abhandlungen der Heidelberger Akademie der Wiss. B. 2. 1917.

5) Parnas, Zentralblatt f. Physiologie Bd. 39 S. 1. 1915.

6) Verzàr, Asher-Spiros Ergebnisse der Physiologie Bd. 15 S. 1. 1916.

7) Thunberg, Skandinav. Archiv f. Physiologie Bd. 22 S. 406, 430. 1909; Bd. 23 S. 159. 1910; Bd. 24 S. 23, 62, 72, 75, 80, 86. 1910; Bd. 25 S. 37. 1911; Bd. 29 S. 1. 1913. — Festschrift f. Hammarsten 1906 S. 3.

bisher nur in einer vorläufigen Mitteilung¹⁾ — veröffentlicht, die bei einer Temperatur von 14° C. angestellt sind und umgerechnet auf die von mir benutzte Temperatur von 22° C. mit meinen eigenen Zahlenwerten weit besser übereinstimmen; sie sind mittels der auch von mir benutzten Methode der Atmungsmessung von Warburg-Siebeck gewonnen; — doch auch die von ihm mitgeteilten Versuche mit zerkleinerter Muskulatur ergeben noch nicht das erreichbare Maximum der Atmungsgrösse, weil, um dieses zu erhalten, ein ganz bestimmter Grad der Aufteilung der Muskelsubstanz und ein ganz bestimmtes Milieu erforderlich sind.

Meine eigenen Versuche sind so angestellt, dass der Muskel in jedem Fall in Flüssigkeit suspendiert wurde, der intakte Muskel in Ringerlösung, der zerkleinerte entweder, nach Thunberg's Vorschrift in 1,5 %iger K_2HPO_4 -Lösung, dann aber auch in erheblich günstigerem Milieu, das im nächsten Kapitel beschrieben werden wird.

Was zunächst die Atmung der intakten Muskeln betrifft, wurden hierzu entweder Sartorien sehr grosser Frösche (*R. esculenta*, Gewicht eines Sartorius 0,2 g) oder Gastrocnemien sehr kleiner Frösche, meist *R. temporaria* (Gewicht eines Gastrocnemius 0,15—0,4 g) benutzt. Bei der Bestimmung der Atmungsgrösse wurden zwei Erfahrungen bestätigt, die Parnas in der angeführten Arbeit gemacht hat: erstens, dass die Oxydationsgeschwindigkeit in reinem Sauerstoff grösser ist als in Luft, dass aber schon eine Mischung von Luft und Sauerstoff zur Erreichung der maximalen Atmung genügt (in Parnas' Versuchen bei 14° C. und Gastrocnemien von 0,4 g 30 %iger Sauerstoff) zweitens, dass die Atmungsgrösse von sehr vorsichtig in der Kälte präparierten Muskeln und schnell (ohne Streckkrämpfe) getöteten Fröschen von vornherein fast konstant ist, andernfalls aber eine erhebliche Anfangssteigerung beobachtet wird, die der Ausdruck der sich an die vorhergehende Reizung anschliessenden Erholungsperiode des Muskels ist. Man kann sogar eine solche Anfangssteigerung der Atmung beobachten, wenn der Frosch vor der Tötung sich sehr lebhaft bewegt hat, zum Beispiel aus einem engen Glase zu entweichen versuchte.

Wird von dieser Atmungssteigerung der Erholungsperiode abgesehen, so beträgt die Atmungsgrösse für 1 g Froschmuskeln und 1 Stunde bei 22° C. zwischen 28 und 48 cmm O_2 in reiner Sauerstoffatmosphäre. Die Schwankungen dürften zum Teil mit der Wägung, dem Wassergehalt der Muskeln, der Länge der Sehnen usw. zusammenhängen. Grössen über 48 cmm O_2 sind nach meinen Erfahrungen durch vorhergehende Reizung der Muskeln bedingt.

Über die gefundenen Atmungsgrössen belehrt die Tab. I.

1) Zentralblatt f. Physiologie Bd. 30 S. 1. 1915.

Tabelle I.

Ver- suchs- Nr.	Muskel	Ge- wicht in Gramm	Ver- suchs- zeit	Sauer- stoff- ver- brauch cmm	Atmosphäre	cmmO ₂ pro 1 g u. 1 h
1	2 Sartorien	0,38	3 h 30'	64	60% Sauerstoff	48
2	1 Sartorius	0,185	5 h	27	100% "	30
2	1 "	0,185	5 h	26	60% "	29
3	1 "	0,20	5 h 30'	51	100% "	46
4	1 Gastrocnemius	0,385	5 h	69	100% "	36
4	1 "	0,385	5 h	67	60% "	35
5	1 "	0,14	5 h	33	100% "	47
6	1 "	0,32	2 h 20'	35	100% "	46
7 ¹⁾	1 Sartorius	0,20	6 h	54	100% "	45

Wie aus den Doppelversuchen 2 und 4 zu ersehen ist, ist die Atmungsgrösse in Lösungen, die mit 60 und 100% Sauerstoff gesättigt sind, innerhalb der Fehlergrenzen gleich, während sie, wofür ich keine besonderen Versuche mitteile, in luftgesättigter Flüssigkeit deutlich geringer ist. Daraus ergibt sich, dass nicht nur im ersteren Fall die Sauerstoffversorgung ausreichend ist, sondern auch, dass die geringere Atmungsgrösse in Luft nicht durch eine direkte Abhängigkeit der Oxydationsgeschwindigkeit vom Sauerstoffpartialdruck hervorgerufen wird, sondern nur durch schlechte Gasversorgung der inneren Partien des Muskels. — Die Feststellung Verzar's am durchströmten Säugetiermuskel, dass die Oxydationsgeschwindigkeit bei einem Sauerstoffdruck in den Kapillaren unterhalb 70 mm Hg etwa proportional der Verminderung der Sauerstoffspannung zurückgeht²⁾, lässt sich also nicht auf alle Sauerstoffdrucke und Muskelarten verallgemeinern.

Methodik: In diesen und allen folgenden Versuchen wurde die Methode der Atmungsmessung von Warburg-Siebeck benutzt. Die Muskeln wurden in der Regel in 1,6 ccm Ringer-Lösung suspendiert. Die Messungen in Sauerstoff und Sauerstoffluftgemischen wurden in den früher beschriebenen Atmungsgläschen mit Hahn³⁾ vorgenommen; ½ Stunde lang wurde vor dem Versuchsbeginn kräftig Sauerstoff hindurchgeleitet bzw. für die Untersuchungen in 60% Sauerstoff ein Gemisch von gleichen Teilen Sauerstoff und Luft. Die Muskeln wurden für die Versuche dieses Kapitels nach Parnas' Vorschrift vorsichtig auf Eis präpariert. Versuchstemperatur dieser und der folgenden Versuche war 22° C.; in einigen Versuchen, die in die Anfangszeit der ganzen Arbeit fielen, wurde die auch bei den Gärungsstudien mit Hefesaft benutzte Temperatur von 24—25° C. verwandt. Diese erschien mir jedoch bei der systematischen Ausarbeitung für die Atmung von Froschmuskeln reichlich hoch zu liegen.

1) Temp. 24° C. statt 22° C.

2) Asher-Spiro XV. 1916 S. 30.

3) Pflüger's Archiv Bd. 164 S. 410. 1916.

Kapitel II.

Die Atmungsgrösse der zerschnittenen Muskulatur.

Zerschneidet man einen intakten Muskel mit der Schere in kleine Stücke, so steigt der Gaswechsel enorm an. Thunberg hat zuerst eine derartige Steigerung beobachtet, aber nur in Höhe von etwa 40 % ¹⁾. Dagegen gibt Parnas an, dass die Atmung für etwa 5 Stunden um das Fünffache gesteigert würde, um dann plötzlich stark abzufallen ²⁾. Eine genauere Prüfung ergibt, dass die Steigerung abhängig ist: erstens von dem Grad der Zerkleinerung der Muskelsubstanz; zweitens von dem Milieu, in dem diese suspendiert wird; drittens bei ungenügender Zerschneidung auch von der Sauerstoffkonzentration. Da dieser letztere Einfluss trotz gleichbleibender oder sogar wachsender Oxydationsgeschwindigkeit bei weitergehender Zerschneidung wieder verschwindet, und die Atmungsgrösse nunmehr in luftgesättigter und sauerstoffgesättigter Lösung gleich ist, so folgt, dass der Unterschied nur durch den Sauerstoffmangel im Innern der grossen Partikel infolge der so sehr erhöhten Atmung bedingt ist.

Um über den Zusammenhang der Atmungssteigerung und der Aufteilung der Muskelsubstanz Klarheit zu bekommen, wurden in zwei Versuchen Sartorien in eine bestimmte Zahl Stücke zerschnitten.

(Versuch 8.) Ein Sartorius von 0,18 g in acht Querschnitte zerteilt, der entsprechende des anderen Froschbeines mit feinem Messer in acht Längsschnitte. Die Atmungsgrösse in reinem Sauerstoff betrug für den ersten, ungerechnet auf 1 g und 1 Stunde: 234 cmm O₂, für den zweiten 222 cmm O₂. — (Versuch 9.) Ein Sartorius von 0,16 g in acht Querschnitte bzw. in ebenso viele Längsschnitte: Atmungsgrösse pro 1 g in 1 Stunde in reinem Sauerstoff 270 cmm O₂ und 250 cmm O₂.

Wird die Zerschneidung weiter fortgesetzt, so steigen die Werte an. Es genügt also nicht, dass jede Muskelfaser durchgeschnitten ist, sondern auch die Zahl der Schnitte spielt eine Rolle. Werden die zerschnittenen Muskeln in 1,5 % K₂HPO₄ suspendiert, so erhält man bei noch weiterer Zerschneidung pro 1 g und 1 Stunde Werte von 300—420 cmm O₂, besonders hohe bei frischgefangenen Temporarien (Herbstfrösche), während die Mehrzahl der Versuche mit grossen Eskulenten (Hungerfrösche: Winter) angestellt sind.

Zum Beweise der Abhängigkeit der Atmungsgrösse vom Grad der Zerschneidung, sowie des Umstandes, dass die Differenz des Sauerstoffverbrauchs zwischen luft- und sauerstoffgesättigter Lösung bei hochgradiger Zerschneidung wieder verschwindet, seien die folgenden Beispiele angeführt. Die feine Zerschneidung einer bestimmten Muskelmenge lässt sich nicht ganz gleichmässig durchführen; zur Orientierung

1) Skandinav. Archiv f. Physiologie Bd. 22 S. 409. 1909.

2) a. a. O. S. 11.

sei nur angegeben, dass der maximale Wert erhalten wird, wenn jedes Muskelstückchen nach keiner Seite hin mehr als etwa 1–2 mm lang ist.

Tabelle II.

Versuchs-Nr.	Muskulaturgewicht in g	Zerschneidung	Atmosphäre	Versuchszeit	cmm O ₂ verbraucht	cmm O ₂ pro 1 g u. 1 h
10	0,25	mittel	Sauerstoff	2 h	142	284
	0,25	„	Luft	2 h	95	192
11	0,20	mittel	Sauerstoff	80'	68	255
	0,20	„	Luft	80'	46	173
	0,20	fein	Sauerstoff	80'	90	338
	0,20	„	Luft	80'	88	330
12	0,30	mittel	Luft	3 h	180	200
	0,30	fein	„	3 h	242	324
13	0,20	fein	Sauerstoff	2 h 20'	146	312
	0,20	„	Luft	2 h 20'	146	312

Während die Atmung durch weiteres Zerschneiden bis zu einer gewissen Grenze steigt, wird sie gleichzeitig unbeständiger. Bei mittelfeiner Zerschneidung bleibt die Oxydationsgrösse 3–5 Stunden fast konstant, bei sehr feiner fällt sie schon nach 1–2 Stunden ab; nur bei den kleinen Temporarien (frischgefangenen Herbstfröschen) fand auch unter diesen Umständen erst nach 3–4 Stunden ein Abfall statt.

Wodurch kommt dieser Abfall zustande? Zunächst nicht durch Säurebildung im Muskel. Denn erstens reicht die Phosphatmenge völlig aus, um das Maximum von gebildeter Milchsäure zu neutralisieren, so dass die Lösung auch am Ende des Versuchs noch neutral reagiert, zweitens fällt die Atmung nur noch rascher ab, wenn man die Phosphatlösung durch Zusatz von etwas $\frac{n}{10}$ -NaOH alkalischer macht.

Tabelle III.

Atmung fein zerschnittener Muskulatur in Luft.

Vers.-Nr.	Muskulaturgewicht in g	Zeit	1		2	
			Milieu	cmm O ₂	Milieu	cmm O ₂
14	0,2	1 h folgende 2 h 20'	1,6 m K ₂ HPO ₄	73	1,6 m K ₂ HPO ₄ + 0,1 $\frac{n}{10}$ -NaOH	78
				121		61
15	0,2	1 h folgende 1 h 30'	1,6 m K ₂ HPO ₄	67	1,6 m K ₂ HPO ₄ + 0,1 $\frac{n}{10}$ -NaOH	72
				94		72

Vielmehr ist der Abfall durch die allmähliche Auslaugung von Stoffen aus den zerschnittenen Muskelfasern bedingt. Der Beweis dafür ist, dass dieser Abfall ausbleibt, wenn man die Muskelsubstanz in Muskelkochsaft suspendiert (gleiche Gewichtsteile zerschnittener Muskulatur und 1,5 % K_2HPO_4 gekocht, filtriert und mit $\frac{n}{10}$ -NaOH gegen Neutralrot neutralisiert). Unter diesen Umständen bleibt die Atmungsgrösse für etwa 6–7 Stunden konstant. Gleichzeitig ist sie von vornherein etwas höher und beträgt pro 1 g und 1 Stunde 350–540 cmm Sauerstoff. Die Atmung ist also unter diesen optimalen Bedingungen gegenüber dem maximal sauerstoffversorgten intakten Muskel um das 10–12fache gesteigert.

Tabelle IV.

Vers.-Nr.	Muskelmenge in g	Medium	cmm O ₂ in der ersten Stunde	Gesamtversuchszeit	cmm O ₂ in Versuchszeit	Atmungskonstanz in Stunden	cmm O ₂ pro 1 g u. 1 h aus erster Stunde
16	0,2	K_2HPO_4	73	3 h 20'	194	2 h	365
	0,4	K_2HPO_4	169	3 h 20'	392	2 h	420
	0,2	Muskelkochsaft	108	3 h 20'	366	(3 h 20')	540
17	0,2	K_2HPO_4	61	7 h	295	3 h 30'	305
	0,2	Muskelkochsaft	66	8 h 30'	468	7 h	330
18	0,2	K_2HPO_4	71	6 h	379	4 h	355
	0,2	Muskelkochsaft	93	6 h	530	5 $\frac{1}{2}$ –6 h	465
19	0,2	K_2HPO_4	69	6 h	229	ca. 2 h	345
	0,2	Muskelkochsaft	86	6 h	540	6 h	430
20	0,15 ¹⁾	K_2HPO_4	69	4 $\frac{3}{4}$ h	280	4–4 $\frac{1}{2}$ h	400

Für die Konstanz und die Steigerung der Atmung im Muskelkochsaft ist nicht der „Atmungskörper“ verantwortlich. Vielmehr ergibt sich das gleiche, wenn dieser im Muskelkochsaft durch mehrstündiges Erhitzen auf dem Wasserbad zum grössten Teil zerstört wird, wie aus dem Versuchsbeispiel auf S. 27 hervorgeht.

Wenn man nach der Ursache der enormen Steigerung der Atmung durch Zerschneiden des Muskels forscht, so geht schon aus dem Vorhergehenden hervor, dass die Diffusion des Sauerstoffs keine Rolle dabei spielt. Es lässt sich nun zeigen, dass auch andere Arten mechanischer Schädigung des Muskels, die ohne äussere Kontinuitätstrennung ver-

1) Frisch gefangene Temporalia.

Vers.-Nr.	Muskel in g	Medium	cmm O ₂ in der ersten Stunde	Ge- sam- ver- suchs- zeit	cmm O ₂ in der Ver- suchs- zeit	Kon- stanz in Stun- den	cmm O ₂ pro 1 g u. 1 h
21	0,2 0,2	K ₂ HPO ₄	64	4 h 30'	199	1 h 30'	320
		Muskelkochsaft 5 ¹ / ₂ h erhitzt	68	4 h 30'	303	4 h 30'	340
	extrahiert 0,5	K ₂ HPO ₄	—	3 Std.	0	—	—
	„ 0,5	Muskelkochsaft	—	3 „	61	—	—
	„ 0,5	do. 5 ¹ / ₂ h erhitzt	—	3 „	17	—	—

laufen, erhebliche Atmungssteigerungen hervorrufen. Zerquetscht man zum Beispiel einen Sartorius zwischen zwei Objektträgern mit grosser Kraft unter Auspressen von Gewebssaft, so ist seine Atmung nachher aufs Zwei- bis Dreifache gesteigert. Eine geringere Atmungssteigerung erhält man durch kurzes Einfrieren bei etwa -3° C. und Wiederauftauen des Muskels, während, wie Thunberg fand, nach 10 Minuten langem Einfrieren bei -70° C. die Atmung der folgenden Periode ausserordentlich stark herabgesetzt ist ¹⁾.

Zerschneidet man einen in der Erholungsperiode befindlichen Muskel, dessen Atmungsgrösse im intakten Zustand etwa verdreifacht ist, so ist die Atmung des zerschnittenen Muskels nicht grösser als die des ungeretzten Kontrollmuskels nach der Zerschneidung.

Die Sauerstoffzehrung verhält sich also gegenüber der Zerschneidung und ähnlichen mechanischen Eingriffen ganz ähnlich der Milchsäurebildung. Auch diese wird durch derartige Behandlung sehr stark gesteigert, dagegen durch Zerstören der „Mikrostruktur“ vermittels Zerreiben abgeschwächt oder aufgehoben. Dies letztere hat Thunberg auch für die Atmung erwiesen. Beide Erscheinungen können wir als Folge „maximaler Erregung“ betrachten. Nur insofern ist diese Steigerung nicht der sich an die Reizung des intakten Muskels anschliessenden analog, als in diesem letzteren Falle — nach Parnas — nur die Hälfte der aus dem Sauerstoffverbrauch zu berechnenden Wärme gebildet wird, bei dem zerschnittenen Muskel aber der volle Betrag. Die mit beträchtlicher negativer Wärmetönung verbundene „Restitutionsarbeit“ der Erholungsperiode kommt also beim zerschnittenen Muskel in Wegfall.

Methodik dieses Kapitels: Die Zerschneidung wurde mit kleiner Schere auf einem Holzbrett vorgenommen, bis zu der gewünschten Feinheit, die nach einiger Übung ziemlich gleichmässig erreicht werden

1) Festschrift f. Hammarsten S. 20ff.

konnte. Darauf wurden die einzelnen Partien schnell auf einer analytischen Wage abgewogen. Trotzdem lassen sich so, vor allem wegen nicht vollständiger Gleichmässigkeit der Aufteilung, nicht ganz so exakte Ergebnisse erreichen, als die Methode der Warburg-Siebeck'schen Atmungsmessung an sich gestatten würde. Schwankungen von 5—10% kommen gelegentlich bei Doppelbestimmungen vor. Dasselbe gilt auch für die folgenden Versuche mit zerschnittener Leber, auch für die mit extrahiertem Muskelgewebe. Wo nichts Besonderes bemerkt ist, ist die Atmung in luftgesättigter Lösung gemessen.

Kapitel III.

Vergleichende Versuche mit intakten und zerstörten Leberzellen.

Ehe über die Versuche mit zerkleinerter Froschmuskulatur weiter berichtet wird, sei die Frage erörtert, wie sich andere tierische Gewebe gegenüber Veränderungen des Sauerstoffdrucks und gegenüber mechanischer Zerstörung verhalten. Die Muskelfasern sind ja weitgehend umgewandelte Zellen. Durch die Zerschneidung werden zwar die Zellen eröffnet, die Mikrostruktur bleibt aber erhalten. Früher ist gezeigt worden, dass die Atmung unbefruchteter Seeigelleier sich zwar quantitativ abweichend, in qualitativer Hinsicht aber insofern ähnlich wie die der Muskelzellen verhält, dass der Sauerstoffverbrauch durch Zerstörung der Zellen und Herstellung einer „Granulasuspension“ (Warburg) gegenüber den intakten Eiern gesteigert wird, etwa um 70%¹⁾. Wie steht es nun bezüglich anderer tierischer Gewebe, zum Beispiel der Leber? Warburg hat für diese nachgewiesen, dass etwa 40% der Atmung des intakten Organes an die Zellgranula gebunden ist, die nach mechanischer Zerstörung der Zellen aus diesen gewonnen werden können²⁾. Über den Gesamtbetrag der Atmung der zerstörten Zellen im Vergleich zu den intakten sind aber bislang keine Versuche angestellt.

Bei Atmungsversuchen an Froschlebern ohne Durchströmung stösst man auf die Schwierigkeit, dass selbst sehr kleine intakte Lappen von etwa 0,3—0,4 g nicht allein in Luft, sondern auch in reinem Sauerstoff noch in der Regel ungenügend mit Sauerstoff versorgt sind, d. h. noch nicht die maximale Atmung aufweisen, weil die Dichte des Gewebes die Sauerstoffdiffusion offenbar stark verlangsamt. Es bleibt daher nichts übrig, als die Leber in kleine Stücke zu zerschneiden und die Atmung dieser zerschnittenen Leber zu vergleichen mit der

1) O. Warburg, Pflüger's Archiv Bd. 158 S. 200. 1914. Vgl. auch O. Warburg und O. Meyerhof, Pflüger's Arch. Bd. 148 S. 295. 1912. O. Meyerhof, Pflüger's Archiv. Bd. 157 S. 289. 1914.

2) Pflüger's Archiv Bd. 154 S. 599. 1913; Bd. 158. 1914. S. 19.

einer aliquoten Substanzmenge, bei der durch Zerklopfen im Mörser (nach O. Warburg) die überwiegende Zahl der Zellen zerstört ist. Es sind dann zwar im ersten Falle nicht alle Zellen intakt und im zweiten Falle nicht alle zerstört, aber es ist doch ein sehr grosser zahlenmässiger Unterschied zwischen zerstörten und intakten Zellen vorhanden. Man sieht das daraus, dass die Suspensionsflüssigkeit der nur zerschnittenen Leber schwach getrübt ist, im anderen Falle aber eine dunkelbraune, dickflüssige, fast homogene Beschaffenheit zeigt, mit einzelnen nicht zerteilten Zellfetzen.

Eine zweite Schwierigkeit für vergleichende Versuche ist die, dass Frösche verschiedener Grösse, Herkunft, Jahreszeit und Ernährungszustand pro Gewichtseinheit Leber — bei ausreichender Sauerstoffversorgung — einen ganz verschiedenen grossen Gaswechsel zeigen. Den grössten Unterschied fand ich zwischen grossen Eskulenten, Winterfröschen, die ein halbes Jahr gehungert hatten, und kleinen frischgefangenen Temporarien (Herbstfröschen), letztere zum Teil mit gefülltem Darme. Bei diesen war die Atmung pro Gewichtseinheit Leber dreimal so gross wie bei der ersten Kategorie. Dies liegt zu einem Teil am Funktionszustand der Leber, wie daraus hervorgeht, dass Eskulenten von gleicher Herkunft und Grösse wie die erstgenannten, die ich im Herbst frisch erhielt, einen etwa 50—100 % grösseren Stoffwechsel aufwiesen. Zum anderen Teil muss es an Art und Grösse der Frösche liegen. Werden dagegen die Frösche gleicher Herkunft und Vorgeschichte benutzt, so findet man in der Regel eine annähernde Übereinstimmung. Eine ganz genaue ist nicht zu erwarten, denn auch dann machen die Lebern schon bei äusserer Betrachtung einen sehr verschiedenen Eindruck, einige geben beim Zerreiben eine orangefarbene, andere eine galliggrünbraune Flüssigkeit, einige sind im Verhältnis zum Froschgewicht verhältnismässig sehr klein, andere sehr gross. Letztere weisen pro Gewichtseinheit eine verringerte Atmung auf.

Das Ergebnis zahlreicher Versuche ist dieses: Die Atmung annähernd intakter Leberlappen von etwa 0,4 g Gewicht ist selbst bei schwachatmenden Lebern in luftgesättigter Lösung nur etwa die Hälfte wie in sauerstoffgesättigter. Dieser Unterschied wird geringer bei fein zerschnittenem Lebergewebe, ist aber auch hier noch vorhanden; dagegen fehlt er in der Regel ganz in der Suspension der durch Zerklopfen zerstörten Leberzellen. Aber auch bei stark atmender, zerschnittener Leber ergibt sich zwischen 100 und 60 % igem Sauerstoff kaum noch ein Unterschied. Dies spricht also auch gegen eine direkte Abhängigkeit der Oxydationsgeschwindigkeit vom Partialdruck und vielmehr dafür, dass die Differenzen durch die ungenügende Sauerstoffversorgung bedingt sind. Die Atmung des zerriebenen Gewebes fällt meist ziemlich rasch ab und zeigt gelegentlich in Doppel-

versuchen erhebliche Schwankungen, so dass die hier gemachten Feststellungen nicht aus jedem einzelnen Versuch klar hervorgehen, aber doch aus dem Mittel einer längeren Versuchsreihe.

Vergleicht man die Atmungsgrösse der zerschnittenen und zerriebenen Leber in reinem Sauerstoff, so findet man in der Tat häufig, aber nicht regelmässig, besonders bei stark atmenden Lebern, für die Anfangszeit eine Erhöhung der Atmung durch Zerreiben um etwa 40 %, die aber schon innerhalb 1—1½ Stunden dauernd nachlässt und dann einer Atmungsabschwächung Platz macht. Man sieht, dass sie von viel geringerer Grössenordnung als die Atmungssteigerung in den zerstörten Muskelzellen, und viel schneller vorübergehend, ist.

Tabelle V.
Atmung des Lebergewebes.

Vers.-Nr.	Froschart	Behandlung der Leber	Lebersubstanz in g	Atmosphäre	Suspensionsflüssigkeit cm	Versuchszeit	mm O ₂	mm O ₂ pro 1 g u. 1 h
22	R. esculenta (Winterfrösche)	fast intakt	0,35	Luft	1,5 Ringer	1 h	24	69
		zerrieben	0,4	"	1,5 K ₂ HPO ₄	"	51	128
		"	0,4	"	1,5 cm 0,85% KCl	"	51	128
23	R. esculenta (Winterfrösche)	fast intakt	0,35	Luft	1,5 Ringer	1 h	24	69
		"	0,35	O ₂	1,5 "	"	56	159
		zerschnitten	0,4	Luft	1,4 K ₂ HPO ₄	"	51	127
		zerrieben	0,4	"	1,4 "	"	53	133
		"	0,4	O ₂	1,4 "	"	66	164
24	R. esculenta (Winterfrösche)	fast intakt	0,4	Luft	1,5 Ringer	1 h 30'	40	65
		"	0,4	O ₂	1,5 "	"	71	120
		zerschnitten	0,4	Luft	1,5 K ₂ HPO ₄	"	65	109
		"	0,4	O ₂	1,5 "	"	118	211
		zerrieben	0,4	Luft	1,5 Muskelkochsaft	"	85	169
25	R. esculenta (Winterfrösche)	fast intakt	0,3	O ₂	1,5 Ringer	2 h 5'	60	95
		zerschnitten	0,4	Luft	1,5 "	"	88	105
		"	0,4	O ₂	1,5 "	"	94	112
26	R. esculenta (Herbstfrösche)	zerschnitten	0,3	Luft	1,5 Kphosph.	1 h 40'	65	132
		"	0,3	O ₂	1,5 "	"	101	204
27	R. esculenta (Herbstfrösche)	zerschnitten	0,3	Luft	1,5 Kphosph.	1 h	49	163
		"	0,3	O ₂	1,5 "	"	91	303
		zerrieben	0,3	Luft	1,2 "	"	49	163
28	R. esculenta (Herbstfrösche)	zerschnitten	0,3	O ₂	1,5 Kphosph.	2 h	166	276

Tabelle V (Fortsetzung).

Vers.-Nr.	Froschart	Behandlung der Leber	Lebersubstanz in g	Atmosphäre	Suspensionsflüssigkeit cm	Versuchszeit	cm ³ O ₂	cm ³ O ₂ pro 1 g u. 1 h
29	R. tempor. (Herbstfrösche)	intakt zerschnitten	0,35	O ₂	1,75 Ringer	1 h	90	267
		„	0,4	Luft	1,5 Kphosph.	„	106	266
		„	0,4	O ₂	1,5 „	„	212	530
30	R. tempor. (Herbstfrösche)	zerschnitten	0,3	Luft	1,5 Kphosph.	1 h 30'	97	216
		„	0,3	O ₂	1,5 „	„	141	314
		zerrieben	0,4	Luft	1,2 „	„	276	460
31	R. tempor. (Herbstfrösche)	zerschnitten	0,3	Luft	1,2 Kphosph.	1 h	83	276
		„	0,3	„	1,2 Leberextrakt	„	83	276
		„	0,3	O ₂	1,2 „	„	105	350
		zerrieben	0,3	Luft	1,2 Kphosph.	„	118	394
		„	0,3	„	1,2 Leberextrakt	„	120	400
„	„	0,3	O ₂	1,2 „	„	132	440	
32	R. tempor. (Herbstfrösche)	zerschnitten	0,3	Luft	1,5 Kphosph.	1 h	80	267
		„	0,3	O ₂	1,5 „	„	116	386
		zerrieben	0,3	Luft	1,2 „	„	149	497
33	R. tempor. (Herbstfrösche)	zerschnitten	0,3	60% O ₂	1,6 Kphosph.	1 h	103	345
		zerrieben	0,3	Luft	0,9 „	„	132	440
34	R. tempor. (Herbstfrösche)	zerschnitten	0,3	O ₂	1,5 Kphosph.	2 h	222	370
		„	0,3	60% O ₂	1,5 „	„	212	354
		zerrieben	0,3	Luft	0,9 „	„	300	500
35	R. tempor. (Herbstfrösche)	zerschnitten	0,3	Luft	1,4 Kphosph.	1 h 5'	90	276
		„	0,3	O ₂	1,4 „	„	127	390
		zerrieben	0,3	O ₂	0,9 „	„	125	385
36	R. tempor. (Herbstfrösche)	zerrieben	0,25	O ₂	0,8 Kphosph.	1 h	107	415
		„	0,25	Luft	0,8 „	„	107	415
		„	0,25	O ₂	1,6 „	„	116	447
		„	0,25	Luft	1,6 „	„	114	440

Die in den vorstehenden Tabellen angegebenen Zahlen für die zerriebenen Leberzellen gelten nur, wenn diese in nicht zu viel Flüssigkeit suspendiert werden. Wird zu dem Leberbrei mehr als etwa die sechsfache Flüssigkeitsmenge hinzugefügt, so wird die Atmung stark verringert. Andererseits muss mindestens die dreifache Lösungsmenge zugesetzt werden, damit die Flüssigkeit für die Atmungsmessung nicht zu zähflüssig ist.

Man sieht aus den Tabellen, dass unter identischen Umständen im allgemeinen ähnliche Werte erhalten werden, wenn man die drei Froschkategorien gesondert betrachtet; der Maximalwert der Atmung

liegt für zerschnittene Leber in Sauerstoff, und zerriebene Leber unabhängig von der Atmosphäre, bei 500 mm O₂ pro 1 g und 1 Stunde, entspricht also dem Maximalwert der zerschnittenen Muskulatur. Wenn auch durch Zerreibung meist für die erste Anfangszeit die Oxydationsgeschwindigkeit erhöht wird, lässt doch diese Steigerung sehr rasch — und zwar verschieden schnell — nach, und ist daher nicht in allen Versuchen nachweisbar.

Methodik dieses Kapitels: Die fein zerschnittene Leber wurde nach Lesser's und Warburg's Angaben im Mörser zerklopft, bis der Brei homogen erschien, und erst dann die Flüssigkeit zugesetzt. Zur Suspension der intakten Leber diente Ringer-Lösung, sonst isotonische KCl (0,85 %) oder K₂HPO₄-Lösung (1,5 %), in einzelnen Versuchen auch „Leberkochsaft“, durch Aufkochen gleicher Gewichtsteile Leber und K-Phosphatlösung und Filtration gewonnen.

Kapitel IV.

Beeinflussung der Atmung der zerkleinerten Muskulatur.

Folgende Regeln gelten für die Beeinflussung der Atmung durch chemische Faktoren:

1. Das Atmungsoptimum liegt am Neutralpunkt bzw. ganz leicht nach der alkalischen Seite verschoben.

2. Die Atmung wird durch Blausäure und Narkotika so beeinflusst wie die der intakten Zellen. Es gelten hier — in der Bezeichnung O. Warburg's — die „Strukturwirkungsstärken“ der Narkotika. Das ist leicht verständlich, denn wie das übernächste Kapitel zeigt, sind die Atmungsenzyme der geöffneten Muskelzellen nicht extrahierbar, sondern bleiben an die festen Strukturen gebunden.

3. Die Atmung wird durch Methylenblau gesteigert. Diese Steigerung ist bei Suspension der Muskulatur in Phosphatlösung meist nur gering, dagegen erreicht sie den Betrag von 30—40 % in Gegenwart von Muskelkochsaft und hält auch länger an. Es entspricht dies offenbar der schon früher gefundenen günstigen Wirkung der Bouillon auf die „Methylenblauatmung“. Denn die Bouillon ist nichts anderes als durch längeres Kochen und nachfolgendes Erhitzen und Eindampfen veränderter Muskelkochsaft. Dagegen wird im Gegensatz zu den Versuchen an Staphylokokken die Atmung in Gegenwart von Methylenblau durch Blausäure ebenso gehemmt wie in Abwesenheit des Farbstoffs.

4. Thunberg, der den günstigen Einfluss von K₂HPO₄ auf die Atmung entdeckt hat, liess es dahingestellt, ob hier eine Wirkung des K⁻- oder PO₄-Ions vorliegt¹⁾. Meine Versuche machen eine spezi-

1) Skandinav. Arch. Bd. 22 S. 417. 1909. Es ist mir nicht bekannt, ob dieser Forscher späterhin auf das Problem zurückgekommen ist.

fische Wirkung des Phosphat-Ions wahrscheinlich, denn einmal wirkt Na_2HPO_4 völlig gleich, andererseits ist es mir nicht gelungen, ein anderes, ebenso günstiges Milieu zu finden, auch wenn man die H-Ionenkonzentration und den osmotischen Druck gleich macht. Auf die vermutliche Bedeutung des Phosphats werden wir in Kap. XI zurückkommen.

5. Nur solche Substanzen (ausser übertragenden Farbstoffen) steigern den Sauerstoffverbrauch der Atmung der zerkleinerten Muskulatur, die auch bei einer mehr oder weniger weitgehenden Extraktion des Gewebes eine Sauerstoffzehrung erregen. Auf diese, die Atmung aktivierenden Stoffe werde ich erst in den Kap. VIII—XI eingehen.

Für einiges, in den vorhergehenden Absätzen Gesagte sollen hier Beispiele angeführt werden.

Die Hemmungen betragen für 2,8 % Äthylurethan 20 %, 4 % Äthylurethan 80 %, gesättigt Phenylurethan 70–100 %, für $\frac{n}{2000}$ -KCN sowohl in An- wie Abwesenheit von Methylenblau 70 %, $\frac{n}{5000}$ -KCN 50 %; $\frac{n}{20000}$ -KCN etwa 20–30 %.

Tabelle VI.

Atmungssteigerung durch Methylenblau und Blausäurehemmung dabei:

Vers.-Nr.	Gewicht g	Flüssigkeit mit Zusätzen	Ver- suchs- zeit	emm O ₂	Steigerung (und Hemmung)
37	0,25	1,6 K_2HPO_4	5h	198	—
	0,25	mit 0,002 % Methbl. . .	5h	240	+ 20
	0,25	mit $\frac{n}{2000}$ -KCN	5h	66	— 70
	0,25	KCN + Methbl.	5h	83	+ 20
38	0,2	1,8 Kphosph.	1h	69	—
	0,2	mit 0,002 % Methbl. . .	1h	74	+ 8
	0,2	1,8 Muskelkochsaft . .	1h	86	—
	0,2	mit 0,002 % Methbl. . .	1h	117	+ 36
39	0,2	1,8 Muskelkochsaft . .	1h	86	—
	0,2	mit 0,002 % Methbl. . .	1h	107	+ 25

Bezüglich der Wirkung des Phosphats sei hervorgehoben, dass hier erstens der osmotische Druck massgebend ist, so dass die Atmung

sowohl bei Erhöhung als auch bei Verringerung der Konzentration von 1,5 % herabgesetzt ist, zweitens die Reaktion, insofern die Atmung sowohl in Gemischen von $K_2HPO_4 + KH_2PO_4$ als auch bei Zusatz von 0,1 ccm $\frac{n}{10}$ -NaOH zu 1,5 cm Kaliumphosphat stärker abfällt, drittens endlich augenscheinlich auch das Phosphat-Ion. In NaCl 0,65 % + $NaHCO_3$ von gleicher Reaktion, ebenso in isotonischen Lösungen von NaCl + Glykokoll + NaOH (nach Sörensen) bzw. Alanin + NaOH von der H-Ionenkonzentration $10^{-8,5}$ entsprechend der K_2HPO_4 -Lösung ist die Atmung erheblich geringer als in Natriumphosphat- oder Kaliumphosphat-Lösungen.

Kapitel V.

Die CO_2 -Bildung in zerkleinertem Muskel- und Lebergewebe und die Frage der anaeroben Kohlensäure.

Der respiratorische Quotient der Atmung der zerschnittenen Muskulatur ist fast genau gleich 1, meist noch ein wenig grösser; ob diese sehr geringfügige Vermehrung einen Schluss darauf zulässt, dass neben einem Kohlenhydrat — als Hauptverbrennungsstoff kommt vor allem Milchsäure in Betracht — noch organische Säuren, die bereits im Leben vorgebildet sind; vom Typus der Bernsteinsäure verbrannt werden, lasse ich dahingestellt. Deren respiratorischer Quotient würde gleich 1,15 sein. Über die Oxydation dieser Säuren handelt Kap. VIII. In Übereinstimmung mit den früheren Befunden an erhitzten Acetonekokken¹⁾ ergibt die durch Methylenblau gesteigerte Atmung denselben Quotienten. Das Plus in Gegenwart des Farbstoffs, die „Methylenblauatmung“, ist also ein ebenso vollständiger Verbrennungsvorgang als der genuine Oxydationsprozess.

In der folgenden Tabelle ist ein Versuch mit zerriebener Leber angefügt, der ebenfalls den respiratorischen Quotient 1 ergibt.

Die CO_2 -Bestimmungen sind nach der Warburg'schen Methode mit Barcroftmanometern angestellt²⁾. Als Korrektur der in der Flüssigkeit absorbierten Kohlensäure wurde die Formel $\frac{Fa \cdot v_0}{v}$ verwandt³⁾ (F = Flüssigkeitsvolumen; a = Absorptionskoeffizient der Kohlensäure bei 22° C.; v = Volumen des Gasraumes des Atmungsgefäßes, in dem die gebildete Kohlensäure bestimmt wird [in Kubikzentimetern]; v_0 = unkorrigierter Wert der gebildeten Kohlensäure in Kubikmillimetern).

1) Pflüger's Arch. Bd. 169 S. 118. 1917.

2) Sitzungsber. d. Heidelberger Akad. d. Wiss. 1914; math.-naturw. Kl. B. 4.

3) Vgl. Pflüger's Arch. Bd. 169 S. 116f. 1917.

Tabelle VII.

Vers.-Nr.	Muskelgewicht in g	Lösung	Versuchszeit	Verbrauch cmm O ₂	Bildung cmm CO ₂	Respir. Quotient
40	0,25	1,5 Kphosph. . . .	3h	132	137	1,04
41	0,25	1,5 Kphosph. . . .	1h 40'	91	—	—
		1,5 Kphosph. + 0,003 Methbl.	1h 40'	111	119	1,07
42	0,25	1,5 Kphosph. + 0,003 Methbl.	1h 15'	66	71	1,07
43	0,2	2,0 Kphosph. . . .	3h	135	153	1,13
44	0,2	1,8 Muskelkochsaft	2h	176	166	0,94
		1,7 Muskelkochsaft + 0,003 Methbl. .	2h	214	218	1,02
45	0,15	1,7 Kphosph. . . .	3h 30'	225	257	1,13
45 a	0,15	1,8 Kphosph. . . .	5h	234	251	1,07
46	Lebergewicht			Durchschnitt		1,06
	0,25	1,8 Kphosph. . . .	2h 20'	174	171	0,98

Gibt es auch eine anaerobe Kohlensäurebildung im Muskel und ganz allgemein im Organismus der höheren Tiere? Früher ist diese Frage im Anschluss an die Pflüger-Pfeffer'sche Theorie der Atmung ohne weiteres bejaht worden. Mehr und mehr haben die dafür angeführten Beweise einer exakten Prüfung nicht standhalten können. Was den Kaltblüterorganismus anlangt, so mass zum Beispiel Lesser im Jahre 1908¹⁾ die CO₂-Abgabe und gleichzeitige Wärmebildung des lebenden Frosches in Stickstoff und glaubte auf gärungsartige Vorgänge schliessen zu können, da er die CO₂-Abgabe der CO₂-Bildung gleichsetzte. Wir wissen jetzt, dass die im Muskel (und auch in anderen Organen) unter anaeroben Bedingungen gebildete Milchsäure die Kohlensäure aus den Karbonaten des Körpers austreibt, und so können wir in diesen Versuchen jetzt keinen Beweis mehr für anaerobe CO₂-Bildung erkennen. Was den intakten Froschmuskel betrifft, so wiesen kürzlich Fletcher und Brown nach²⁾, dass ein mehrere Stunden in Stickstoff befindlicher Froschmuskel, der nachher in Wärmestarre versetzt wird, in Summa nicht mehr Kohlensäure abgibt als ein entsprechender

1) Zeitschrift f. Biologie (N. F.) Bd. 33 S. 287. 1908.

2) Journ. of physiol. vol. 48 p. 177. 1914.

Muskel, der direkt in Wärmestarre versetzt wird. Ohne künstliche Annahmen ist daraus nur der Schluss zu ziehen, dass der intakte Froschmuskel in Stickstoff keine Kohlensäure bildet. — Anaerobe Kohlensäurebildung in zerkleinerten Organen von Warmblütern, Presssäften von Organen und Acetonäther- und Alkoholätherpulver in Gegenwart von Glukose will Stoklasa festgestellt haben¹⁾, aber Harden und Maclean konnten in einer sorgfältigen Nachprüfung dieser Befunde zeigen²⁾, dass es sich dabei in allen Fällen um bakterielle Verunreinigungen gehandelt haben muss. — Endlich hat Thunberg über anoxybiotische Kohlensäureentwicklung in zerkleinerter Muskulatur berichtet, sowohl ohne Zusätze als in Gegenwart von Traubenzucker, niederen Fettsäuren, Milchsäure und einigen mehrbasischen Säuren³⁾. Er findet dabei durchschnittlich in 4 Stunden pro 1 g Muskel 50 cmm CO₂, dagegen in Gegenwart von Fumarsäure, Äpfelsäure, Zitronensäure bis aufs Doppelte gesteigerte Werte. Diese erstere Grösse beträgt schon nur etwa ein Sechstel derjenigen, die derselbe Forscher unter aeroben Bedingungen in gleicher Zeit für 1 g ermittelt, auch lässt er es vorsichtigerweise dahingestellt, wieviel hiervon präformierte Kohlensäure ist. Aus diesen Angaben folgt also nur für die drei genannten Säuren, dass hier tatsächlich eine Kohlensäureabspaltung stattfinden muss (wenn, wie anzunehmen ist, die Lösungen völlig CO₂-frei waren) — aber eine ähnliche „Karboxylasewirkung“ unter anderen Umständen bleibt in der Schwebe. —

Ich habe mich schon in älteren Arbeiten insofern mit dieser Frage beschäftigt, als ich nachweisen konnte, dass in Abwesenheit von Sauerstoff Blutzellen und Bakterien bei 29° C. keine messbare Wärme bilden⁴⁾. Immerhin ist dies nur ein indirekter und auch nicht exakter Beweis für die Abwesenheit der anaeroben CO₂-Bildung, da diese eventuell mit sehr kleiner Wärmetönung verlaufen könnte. — Trotz allem Vorhergesagten erschien es doch wichtig, die Frage für den zerkleinerten Muskel sowie für die intakte Leber noch zu untersuchen — für den intakten Froschmuskel dürfen Fletcher's Versuche als entscheidend im negativen Sinn gelten —, weil Kaltblüterorgane sich ja anders verhalten könnten wie die von Warmblütern, weil Thunberg's Befunde in dieser Richtung keine Klarheit schufen und weil ich kürzlich einen Gärungshemmungskörper im kalten Wasserextrakt der Organe entdeckt hatte, der durch Kochen zerstört wird⁵⁾. Möglich

1) Pflüger's Arch. Bd. 101 S. 311. 1904. Zentralblatt f. Physiologie Bd. 16, 17, 18 und anderwärts.

2) Journ. of physiol. vol. 42 p. 64. 1911.

3) Skandinav. Arch. Bd. 24 S. 27. 1910.

4) Pflüger's Arch. Bd. 146 S. 158. 1912. Sitzungsber. d. Heidelberger Akad. d. Wiss. 1912. B I math.-naturw. Klasse.

5) Zeitschr. f. physiol. Chemie Bd. 101 S. 165. 1918.

erschien es, dass, wenn man durch gründliches Auswaschen der Muskeln diesen Körper entfernt und die Atmung dann durch Muskelkochsaff wieder erregt, nunmehr ein zu Kohlensäurebildung führender Prozess in Abwesenheit von Sauerstoff zustande kommen könnte. — Unter allen Umständen aber erhielt ich negative Resultate, und ich zögere nicht, sie mitzuteilen, obgleich die benutzte Methode noch gewisser Verbesserungen fähig ist und noch genauere Ergebnisse liefern kann. Denn auch jetzt ergibt sich schon, dass die maximal gebildete Kohlensäure nicht mehr als 1 % der in Anwesenheit von Sauerstoff gebildeten betragen kann, und dass die Ausschläge in die methodischen Fehlergrenzen fallen, sowohl bei extrahierter Muskulatur mit Muskelkochsaff als bei unbehandelter. Für (fast intakte) Leberlappen des Frosches ist ungefähr dasselbe der Fall. Allerdings wurden hier in zwei Versuchen etwas höhere Werte der anaeroben Kohlensäure gefunden, die 2—3 % der aerob gebildeten betragen, und es erscheint nicht ausgeschlossen, dass hier wirklich in messbaren Mengen etwas anaerobe Kohlensäure entsteht, die aber auch im höchsten Falle doch nur ein ganz geringer Bruchteil der aeroben sein würde.

Benutzt wurde die auch für die anderen Kohlensäurebestimmungen verwandte Methode, nur bediente ich mich solcher Gefässe, die gleichzeitig einen sackförmigen Anhang (für die Phosphorsäure) und einen Hahn besaßen. Durch sie wurde $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$ Stunde Wasserstoff hindurchgeleitet, nachdem schon vorher längere Zeit durch die Aufschwemmung des Gewebes in der Suspensionslösung das Gas geströmt hatte. Durch ein Kontrollgefäss (mit KOH im Einsatzrohr, ohne Anhang, mit Hahn) strich der Wasserstoff ebenfalls hindurch. An den Ausschlägen dieser Kontrolle konnte erkannt werden, ob noch eine Gaszehrung stattfand, also der Sauerstoff noch nicht vollkommen vertrieben war. In der Tat zeigte diese Kontrolle meist geringe Ausschläge in dem Sinn, dass noch Luftspuren vorhanden waren, und daher war die Anaerobiose nicht ganz vollkommen. Der Vergleich der präformierten und der am Schluss ausgetriebenen Kohlensäure gestattet aber gleichwohl anzugeben, wieviel Kohlensäure über den spurenweisen Sauerstoffverbrauch hinaus gebildet ist.

Darüber gibt die folgende Tabelle (VII) Auskunft. Die Methode lässt sich besonders wegen des Schäumens der Flüssigkeit nicht so sehr genau gestalten, so dass Grössen von etwa 5—10 cmm Gas noch als in die Fehlergrenzen fallend angesehen werden müssen. Der unter aeroben Verhältnissen gebrauchte Sauerstoff wurde in einem aliquoten Teil der benutzten Substanzmenge unter optimalen Bedingungen — also bei der Leber: zerschnittenem Gewebe in Sauerstoff — bestimmt. Dies ergibt gleichzeitig, wenn man den resp. Quotienten = 1 setzt, die dabei gebildete Kohlensäure.

Die unter „anaeroben“ Umständen gebildete Kohlensäure (über die spurenhafte Sauerstoffzehrung hinaus) wird aus der Differenz der vorher und nachher ausgetriebenen Kohlensäure berechnet. Als Gesamtergebnis ergibt sich, dass anaerobe CO_2 beim Muskel überhaupt nicht in messbarer Menge gebildet wird, bei der Leber vielleicht in ganz geringem

Umfange bis zu 2—3 % der aerob gebildeten. Wenn man die Untersuchung nicht auf diese Grössenordnung und auf ganz spezielle Verhältnisse (etwa Winterschlaf) erstrecken will, kann meines Erachtens die Vorstellung der anaeroben Kohlensäurebildung aus der Physiologie der höheren Tiere gestrichen werden.

Tabelle VII.

Vers.-Nr.	Gewicht der Organ-substanz	Behandlung	Suspensions-flüssigkeit	Versuchs-zeit	Aerob verbrauchte cmm O ₂	„Anaerobe“ Gaszehrung in cmm	Anaerob gebildete CO ₂ (maximal) in cmm
47	0,5 g Muskel	zerschnitten	Muskelkochsaft . . .	4 ^h 40'	600	7	6
48	1 g Muskel	zerschnitten	Muskelkochsaft . . .	5 ^h	1750	20	6
49	0,7 g Muskel	zerschn. und extrahiert	Muskelkochsaft . . .	3 ^h	154	3	um 0
50	0,6 g Leber	fast intakt	Ringer-L.	4 ^h 30'	430	3	12
51	0,5 g Leber	fast intakt	Ringer-L.	6 ^h	ca. 1500	?	34
52	0,5 g Leber	fast intakt	Ringer-L.	3 ^h	ca. 700	6	2

Kapitel VI.

Atmung der wasserextrahierten Muskulatur: „Atmungserregung“ durch Muskelkochsaft.

Dass man durch Extraktion der Muskulatur mit Wasser dieser einen atmungswichtigen Stoff entziehen kann, ist zuerst von Batelli und Stern beschrieben worden. Sie haben die Substanz „Pnein“ genannt ¹⁾. Ich habe jedoch schon in den früheren Arbeiten darauf hingewiesen, dass das sonstige Verhalten des Pneins nicht mit der von mir in Hefeextrakten und Muskelkochsaft aufgefundenen, als „Atmungskörper“ bezeichneten Substanz übereinstimmt. Das Pnein soll nämlich nur die „Hauptatmung“ der Gewebe beeinflussen, die gebunden sei an die festen Strukturteile, nicht wasserlöslich sei, und kurze Zeit nach dem Tode des Tieres verschwinde, durch Behandlung mit Aceton vernichtet würde. Ich fand dagegen, dass gekochter Extrakt aus Muskulatur nicht nur die Atmung des extrahierten Muskelgewebes sehr viele Stunden nach dem Tode des Tieres wieder erregt, sondern auch den Oxydationsprozess von durch Wasserextraktion inaktivierten Acetonzellen der Hefe, die übrigens schon ein Jahr alt waren, ferner

1) Zusammenfassung: Abderhalden's Handbuch d. biochem. Arbeitsmethoden III 1 S. 468.

von dem Ultrafiltrationsrückstand des flüssigen Hefemazerationsssaftes, der aus Trockenhefe hergestellt ist. Weiterhin wird im folgenden gezeigt, dass auch die Atmung gewaschener Lebergranula durch Muskelkochsaft aktiviert wird, die von Batelli und Stern ausdrücklich zur wasserlöslichen sogenannten akzessorischen Atmung gerechnet wird ¹⁾.

Ich möchte daher auf ein paar Punkte aufmerksam machen, die diese Diskrepanz wenigstens teilweise erklären können. Die Autoren haben sich, soviel ich sehe, stets mit einer geringen Herabsetzung der Atmung der Gewebe durch ein- bis zweimaliges Extrahieren mit Wasser begnügt. Ich hielt es dagegen, um ganz eindeutige Ergebnisse zu erzielen, für notwendig, die jeweiligen Rückstände (Acetonhefe, Hefeextraktrückstand, Muskulatur, Lebergranula) so lange auszuwaschen, bis sie gar keine oder nur noch spurenhafte Atmung aufwiesen. Die Autoren bedienten sich für die Pneinlösung des kalten Auszugs aus Muskeln, während ich Muskelkochsaft benutzte. Dieser ist nämlich, wie von mir nachgewiesen wurde, fünfmal so wirksam wie kalter Extrakt ²⁾. Endlich scheinen Batelli und Stern zur Extraktion Leitungswasser benutzt zu haben. Dieses übt jedoch einen ausserordentlich schädlichen Einfluss auf die Atmung aus, und zwar wegen seines Calciumgehalts. Ursprünglich hatte ich die Muskulatur, deren Atmung geprüft werden sollte, auch mit Leitungswasser ausgezogen, alsbald aber festgestellt, dass man nur dann hohe und vor allem regelmässige Werte der Atmung durch nachherigen Zusatz des Muskelkochsaftes erhält, wenn nur destilliertes Wasser verwandt wird. Die genannten methodischen Mängel und eine unzulässige Verallgemeinerung der Befunde auf alle Zellarten könnten die Behauptungen der Schweizer Forscher verursacht haben.

Die folgende Tabelle (VIII) verzeichnet die Ergebnisse der Inaktivierung des Muskelrückstands und der Reaktivierung durch Muskelkochsaft, je nachdem die Muskulatur, deren Atmung geprüft wird, mit destilliertem Wasser, Leitungswasser oder isotonischen Salzlösungen ausgezogen ist. Mit diesen letzteren gelingt in 1—2 Stunden überhaupt keine Aufhebung, sondern nur eine Herabsetzung der Atmung, so dass sie aus der weiteren Untersuchung ausscheiden. Man erhält einerseits eine fast völlige Inaktivierung, andererseits die grösste Wiedererregung der Atmung, wenn man die Muskulatur viermal mit je 500 bis 800 ccm destilliertem Wasser während 1—1¼ Stunden auszieht und dann durch Kaliumphosphat isotonisch gemachten Muskelkochsaft

1) L. Stern, Über den Mechanismus der Oxydationsvorgänge im Tierorganismus S. 46. G. Fischer, Jena. 1914.

2) Zeitschrift f. physiolog. Chemie Bd. 102 S. 22 u. 28. 1918.

hinzusetzt. Dabei ist es gleichgültig, ob der Muskelkochsaft mit 1,5 %iger K_2HPO_4 -Lösung oder mit destilliertem Wasser hergestellt wird, wenn man nur nachträglich genügend Phosphat zugibt. Extrahiert man über $1\frac{1}{4}$ Stunden, so wird die nachherige Atmungs-erregung erheblich verringert. Das Maximum der Wiedererregung durch Muskelkochsaft in Verbindung mit einer annähernd vollständigen Inaktivierung durch Extraktion wurde mit Muskeln der kleinen Temporarien (Herbstfröschen) erhalten; es entspricht 50 % der Ausgangsatmung. Dass mit diesem Material besonders günstige Resultate erzielt wurden, steht in Übereinstimmung damit, dass sich hier auch bei nichtextrahierter Muskulatur die höchsten und konstantesten Oxydationsgrößen fanden. Andererseits braucht man mit Leitungswasser nur 20—30 Minuten zur völligen Inaktivierung zu extrahieren. Bei der Benutzung der kürzesten Zeiten erhält man gelegentlich auch recht grosse Ausschläge der Atmungs-erregung, aber nicht regelmässig. Die schädliche Wirkung des Calciums auf die Atmung, mit der ein gleichzeitiger Gewichtsverlust verbunden ist, ist schon von Thunberg ¹⁾ gefunden und von Widmark ²⁾ studiert worden. Nach diesen Autoren soll sie auf einer kombinierten Wirkung der Entquellung und der Phosphatfällung beruhen. Im hiesigen Leitungswasser wurden in 1 l etwa 100 mg CaO gefunden. Eine entsprechende Menge ist für die Extraktionsflüssigkeit des Versuchs Nr. 58 verwandt worden. Die Methode der Extraktion war die, dass eine gewogene Menge fein zerschnittener Muskulatur (aber nicht ganz so fein, wie in den Versuchen des Kap. II) in einem grossen Becherglas mit Wasser verrührt und nach etwa $\frac{1}{4}$ Stunde abfiltriert wurde, um von neuem in Wasser aufgeschwemmt zu werden. In der ersten Zeit filtrierte ich die Muskeln durch Gaze ab. Da aber so ein sauberes und genaues Arbeiten schlecht möglich war, wurde später das Wasser aus der Suspension stets mit gehärtetem Filter auf einer Nutsche abgesaugt und die Muskulatur vom Filter wieder in neues Wasser übertragen. Nach genügendem Absaugen wurde unter Zurechnung von 10 % für bei den Manipulationen in Verlust geratenes Material am Schluss der Extraktion das Gewicht wieder festgestellt und so umgerechnet, dass im einzelnen Versuch eine bestimmte Ausgangsmenge, in der Regel 0,5 g, verwandt wurde. Bei Extraktion mit Leitungswasser nimmt das Gewicht unter diesen Umständen erheblich ab, bei Extraktion mit destilliertem Wasser dagegen zu. Dasselbe Verfahren diente auch für die Versuche der Kap. VIII—XI.

1) Skandinav. Arch. Bd. 22 S. 425. 1909; Bd. 23 S. 156. 1909.

2) Skandinav. Arch. Bd. 23 S. 421. 1910; Bd. 24 S. 13. 1911. — vgl. J. Löb, Pflüger's Arch. Bd. 75 S. 303. 1899.

Tabelle VIII.

Grösse der Atmungsregung nach verschiedener Extraktion der Muskulatur.
(Nr. 53—58 Eskulenten. 59—61 Temporarien.)

Vers.- Nr.	Extraktion			Muskel- gewicht in g	Versuchs- zeit	cmm O ₂ direkt	cmm O ₂ mit Muskel- kochsaft	pro 1 g in 1 ^h (mit Muskel- kochsaft)
	Flüssigkeit	Zahl	Zeit					
53	Leit.-W.	4 ×	1 ^h 15'	0,5	3 ^h	3	89	—
	1,4% Na ₂ HPO ₄	4 ×	1 ^h 15'	0,5	3 ^h	98	249	—
	0,7% NaCl . . .	4 ×	1 ^h 15'	0,5	3 ^h	26	105	—
54	Leit.-W.	4 ×	30'	0,5	1 ^h 30'	7	30	—
	2,5% Na ₂ HPO ₄	5 ×	1 ^h 40'	0,5	2 ^h 20'	127	289	—
	Ringer-L. . . .	5 ×	1 ^h 40'	0,5	2 ^h 20'	41	130	—
55	Leit.-W.	4 ×	55'	0,6	2 ^h 30'	0	38	—
	dest. W.	4 ×	55'	0,6	2 ^h 30'	2	150	100
56	Leit.-W.	4 ×	50'	0,5	2 ^h 30'	12	29	—
	dest. W.	4 ×	50'	0,5	2 ^h 30'	6	123	98
57	Leit.-W.	4 ×	1 ^h 5'	0,5	4 ^h 40'	4	53	—
	dest. W.	4 ×	1 ^h 10'	0,5	4 ^h 40'	7	214	92
58	dest. W.	4 ×	50'	0,45	3 ^h	17	73	—
	dest. W. + Ca	4 ×	50'	0,45	3 ^h	0	42	—
59	dest. W.	3 ×	1 ^h	0,5	1 ^h 3'	8	95	} 180
					3 ^h 30'	32	246	
60	dest. W.	4 ×	1 ^h 10'	0,5	2 ^h 5'	13	204	195
61	dest. W.	4 ×	1 ^h 20'	0,45	2 ^h 20'	5	232	} 220
					4 ^h	14	346	

Die durch Muskelkochsaft reaktivierte Atmung verhält sich im grossen Ganzen wie die ursprüngliche. Doch zeigen sich einige interessante Abweichungen davon. 1. Durch Narkotika und Blausäure wird die Atmung ungefähr in denselben Konzentrationen wie dort gehemmt. 2. durch Methylenblau wird die Atmung noch etwas mehr gesteigert. 3. Wird der Muskelkochsaft auf dem Wasserbad zur Trockne eingedampft und 2—3 Stunden darauf erhitzt, so ist nach Wiederauflösen des Rückstandes im ursprünglichen Volumen dieser „erhitzte“ Kochsaft in seiner Wirkung ausserordentlich geschwächt, während er, wie früher erwähnt, als Milieu der unveränderten Atmung ebenso wirksam geblieben ist (vgl. Versuch 21, sowie Zeitschrift f. physiol. Chemie Bd. 102, S. 29, Versuch 51). Der Atmungskörper ist also nur

beschränkt kochbeständig. 4. Durch Konzentrierung des Muskelkochsaftes im Vakuum bei 40° C. wird seine Wirkung erhöht. Diese Steigerung ist um so grösser, je geringer die absolute reaktivierte Atmung ist, und ist daher bei Extraktion der Muskeln mit Leitungswasser prozentual viel grösser als bei Extraktion mit destilliertem Wasser: Offenbar kann ein durch die Atmungsenzyme des Muskelrückstandes bedingter Maximalwert der Atmung nicht überschritten werden. Andererseits wird bei Verdünnung des Muskelkochsaftes die Atmung geringer, aber doch relativ weniger, als dem Verdünnungsverhältnis entspricht.

5. Endlich liegt auch in der durch destilliertes Wasser ausgelaugten Muskulatur das Optimum der Atmung bei der isotonischen Konzentration von 1,5 % K_2HPO_4 , Muskelkochsaft von erheblich höherem oder geringerem Salzgehalt (zum Beispiel solcher, der mit destilliertem Wasser hergestellt ist, aber etwas ausgezogenes Phosphat enthält) ergibt eine geringere Atmung. Diese Eigenschaft bleibt also bestehen, obwohl der Muskel durch Zerschneiden und langen Aufenthalt in destilliertem Wasser seine diosmotischen Eigenschaften eingebüsst hat und annähernd völlig seiner Innensalze beraubt ist.

6. Der respiratorische Quotient der wiedererregten Atmung ist kleiner, als der der genuinen; er beträgt 0,75—0,8.

Tabelle IX.

Beeinflussungen der Atmung der extrahierten Muskulatur.

Vers.-Nr.	Suspensionslösung	Extraktion	Versuchszeit	Verbrauch cmm O_2	Bildung cmm CO_2	Atmungssteigerung in Proz.	Respir. Quotient
62	Kphosph.	Leit.-W.	1 h	0	—	—	—
	Muskelkochsaft	"	1 h	41	—	—	—
	Muskelkochsaft + 0,003 % Methbl.	"	1 h	57	—	+ 40	—
63	Kphosph.	dest. W.	3 h 20'	7	—	—	—
	Muskelkochsaft	"	3 h 20'	85	—	—	—
	Muskelkochsaft + 0,002 % Methbl.	"	3 h 20'	132	—	+ 55	—
64	Kphosph.	dest. W.	3 h 30'	45	—	—	—
	Muskelkochsaft	"	3 h 30'	182	145	—	0,80
	Muskelkochsaft + 0,002 % Methbl.	"	3 h 30'	248	198	+ 36	0,80

Tabelle IX (Fortsetzung).

Vers.-Nr.	Suspensionslösung	Extraktion	Ver- suchs- zeit	Ver- brauch cmm O ₂	Bil- dung cmm CO ₂	At- mungs- steige- rung in Proz.	Re- spir. Quo- tient
65	Kphosph.	Leit.-W.	3h 30'	1	—	—	—
	Muskelkochsaft mit destill. Wasser, nicht neutralisiert	"	3h 30'	30	—	—	—
	Muskelkochsaft + 0,2 $\frac{n}{10}$ - NaOH, (neutral)	"	3h 30'	41	—	—	—
	Muskelkochsaft + 0,4 $\frac{n}{10}$ - NaOH, (schwach alkal.)	"	3h 30'	35	—	—	—
	Muskelkochsaft m. K ₂ HPO ₄ 1,5 %	"	3h 30'	56	—	—	—
	Muskelkochsaft + K ₂ HPO ₄ + 0,3 $\frac{n}{10}$ -NaOH neutral (wie üblich)	"	3h 30'	76	—	—	—
	Muskelkochsaft, dreifach eingedickt und neutralis.	"	3h 30'	181	—	140	—
66	Kphosph.	Leit.-W.	3h 30'	7	—	—	—
	Muskelkochsaft (+ Kphosph.)	"	3h 30'	58	—	—	—
	Muskelkochsaft, dreifach konzentriert	"	3h 30'	129	99	120	0,75
67	Kphosph.	Leit.-W.	4h	3	—	—	—
	Muskelkochsaft + 0,7 % K ₂ HPO ₄	"	4h	77	—	—	—
	Muskelkochsaft + 2 % K ₂ HPO ₄	"	4h	94	—	—	—
68	Kphosph.	dest. W.	2h 30'	11	—	—	—
	Muskelkochsaft	"	2h 30'	94	—	—	—
	Muskelkochsaft, dreifach konzentriert	"	2h 30'	115	—	20	—
69	Kphosph.	dest. W.	4h	11	—	—	—
	Muskelkochsaft	"	4h	192	—	—	—
	Muskelkochsaft + 0,002 % Methbl.	"	4h	268	—	+ 40	—
	Muskelkochsaft, dreifach eingedickt	"	4h	258	—	+ 34	—
	Muskelkochsaft, dreifach + 0,002 % Methbl.	"	4h	312	—	(+ 66)	—
70	Kphosph.	Leit.-W.	2h	7	—	—	—
	Muskelkochsaft	"	2h	109	81	—	0,75
71	Kphosph.	Leit.-W.	3h	4	—	—	—
	Muskelkochsaft	"	3h	40	29	—	0,75
72	Kphosph.	dest. W.	3h	10	—	—	—
	Muskelkochsaft	"	3h	177	135	—	0,75

Hinsichtlich des chemischen Verhaltens der atmungserregenden Substanz sind bereits in früheren Arbeiten verschiedene Versuche mitgeteilt, die die chemischen Veränderungen des „Atmungskörpers“ vor allem mit Heferückstand einer Prüfung unterziehen. Es wird hier weiter gegenüber Muskelrückstand nachgewiesen, dass durch Alkohol der Atmungskörper nur recht unvollständig gefällt wird: dementsprechend erregt der in Wasser wieder gelöste Alkohalniederschlag des Muskelkochsaftes die Atmung der extrahierten Muskulatur erheblich schwächer als unveränderter Kochsaft.

Säuert man ferner den Muskelkochsaft mit Schwefelsäure stark an und schüttelt fünf- bis sechsmal mit Äther aus, so bleibt die atmungserregende Substanz fast völlig im Wasser zurück und ist nach Neutralisierung unverändert darin nachweisbar. Der geringe nach Verdunsten des Äthers verbleibende Rückstand, wieder in Wasser gelöst, ruft nur eine sehr schwache Atmungserregung hervor, wie sie der in ihm enthaltenen Milchsäure entspricht (vgl. Kap. XI). Dies ist in Hinsicht auf die Versuche mit Hefekochsaft von Wichtigkeit.

In guter Übereinstimmung mit der in den erwähnten Arbeiten von mir aufgestellten Theorie des Atmungskörpers und mit der Auffindung des Koferments der Gärung in allen heißen Organextrakten ergibt sich, dass man den Muskelkochsaft durch Leberkochsaft völlig ersetzen kann. Bei Herstellung des Leberkochsaftes durch Aufkochen fein zerschnittener Froschleber mit dem gleichen Gewicht Wasser zeigt derselbe eine Atmungserregung von ein Halb bis zwei Drittel von der des Muskelkochsaftes, übereinstimmend mit dem relativen Gehalt beider Kochsäfte an Gärungscoferment.

Beispiele für diese Verhältnisse enthält die Tab. X.

Tabelle X.

Vers.-Nr.	Muskelgewicht g	Behandlung der Kochsäfte	Ver-suchszeit	cmm O ₂	
73	0,5	Kphosph.	3 h 30'	32	
	0,5	3 ccm Muskelkochsaft in 85 % Alkohol gefällt, Fällung in 2 ccm K ₂ HPO ₄ gelöst			
	0,5	Muskelkochsaft unverändert			88 246
74	0,5	Kphosph.	2 h	12	
	0,5	14 ccm Muskelkochsaft + 1 ccm konzentrierte H ₂ SO ₄ gekocht, filtriert; 4 × mit je 35 ccm Äther ausgeschüttelt. Ätherrückstand + K ₂ HPO ₄ 1,5 %			
	0,5	Extr. Wasser, neutralisiert = Muskelkochsaft 2 × verdünnt			25
	0,5	Ursprünglicher Muskelkochsaft.			85 204

Tabelle X (Fortsetzung).

Vers.-Nr.	Muskelgewicht g	Behandlung der Kochsäfte	Ver- suchszeit	cm ³ O ₂
75	0,5	Kphosph.	2 h 50'	18
	0,5	1,2 Muskelkochaft + 0,6 Kphosph. 1,5 %	2 h 50'	133
	0,5	1,2 Leberkochaft + 0,6 Kphosph. 1,5 %	2 h 50'	98
76	0,5	Kphosph.	1 h	8
	0,5	Muskelkochaft-Kphosph.	1 h	94
	0,5	Leberkochaft-KCl.	1 h	47

Kapitel VII.

Vergleichende Versuche mit gewaschener Körnchensuspension von Leberzellen.

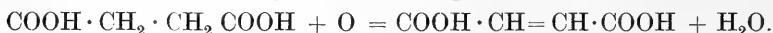
Warburg hat festgestellt, dass etwa 40 % der Atmung der Leber gebunden ist an die abzentrifugierbaren Körnchen, die aus den zerklüfteten Leberzellen mit isotonischer KCl-Lösung extrahiert werden. Diese „Körnchenatmung“ verschwindet, wie er zeigte, bei Suspension der Granula in reiner Salzlösung, während sie bestehen bleibt, wenn die Granula in einem heiss gewonnenen Filtrat der Körnchensuspension aufgeschwemmt werden. Schon durch diesen Befund ist nahegelegt, dass wir es hier mit denselben Verhältnissen zu tun haben wie beim Muskel, wenn auch zunächst dahingestellt bleibt, wie weit hier eine direkt schädigende Wirkung der reinen Salzlösung eine Rolle spielt. Um diesen Faktor zu bestimmen, habe ich nach der Warburg'schen Methode aus Frosch- und Kaninchenlebern gewonnene Granula zunächst in Salzlösung $\frac{1}{2}$ Stunde zentrifugiert und erst dann zum Versuch in Kaliumphosphat (oder KCl), und zum Vergleich in Leberkochaft oder Muskelkochaft suspendiert. In der Tat wird die Atmung durch das Waschen ausserordentlich stark geschädigt, aber doch nicht so weit, um nicht bei Zusatz von Muskelkochaft oder Leberkochaft noch in nachweisbarer Grösse wieder aktiviert zu werden. Da die Atmung der Lebergranula bei den zur Zeit dieser Versuche zur Verfügung stehenden Eskulenten schon an und für sich ziemlich gering ist und Säugetiere gegenwärtig kaum zu beschaffen sind, so will ich auf Angabe genauerer Versuchsergebnisse verzichten, da das Faktum zwar qualitativ sichergestellt, aber in quantitativer Hinsicht nur mangelhaft reproduzierbar war (vgl. Kap. VIII Tab. XVI). Dass wir es aber im Prinzip bei der Atmung gewaschener Lebergranula mit demselben Vorgang zu tun haben wie bei der extrahierten Muskulatur, geht besonders schlagend daraus hervor, dass die im folgenden

beschriebenen definierten chemischen Körper in gleicher Weise und in etwa demselben Verhältnis wie vom Muskelgewebe auch von den in Salzlösung suspendierten Lebergranula oxydiert werden. Endlich kann ja auch die atmungserregende Wirkung des Leberkochsaftes auf das extrahierte Muskelgewebe nicht anders gedeutet werden, als dass ein und derselbe „Atmungskörper“ in den verschiedenen Organen vorhanden und daselbst wirksam ist.

Kapitel VIII.

Die Oxydationserregung im extrahierten Muskelgewebe durch Bernsteinsäure, Fumarsäure, Zitronensäure.

Die Oxydation der Bernsteinsäure, Zitronensäure, Äpfelsäure, Fumarsäure durch Muskelgewebe ist zuerst von Thunberg ¹⁾ beobachtet und dann durch Batelli und Stern näher untersucht worden ²⁾. Und zwar zeigten die Autoren, dass sowohl unbehandelte zerkleinerte Muskulatur sowie solche, deren Atmung durch gelinde Extraktion mit Wasser eine Herabsetzung erfahren hat, hierzu befähigt erscheint. Bezüglich der Bernsteinsäure bewies später Thunberg, dass auch vollkommen extrahiertes, gänzlich atmungsunwirksames Gewebe sie oxydieren kann, während hinsichtlich der übrigen Säuren Batelli und Stern angaben, dass mehrmalige Extraktion die Muskulatur zu ihrer Oxydation unfähig machte ³⁾, mit anderen Worten, dieselben nur bei herabgesetzter, aber nicht verschwundener Atmung noch wirksam wären. Diese Behauptung ist jedoch, wie das folgende zeigt, unrichtig. Als Endprodukt der Oxydation der Bernsteinsäure erwies Einbeck ⁴⁾ Fumarsäure, die nach folgender Formel gebildet wird:



Dagegen liess es sich wahrscheinlich machen, dass die übrigen Säuren zu Kohlensäure verbrennen, denn der respiratorische Quotient steigt. In der Tat muss derselbe bei völliger Verbrennung von Zitronensäure, Äpfelsäure und Fumarsäure = 1,33 sein. Im folgenden wird nachgewiesen — was ausser für Bernsteinsäure bisher nicht geschehen war —, dass durch gänzlich atmungsunwirksames Gewebe noch eine Oxydation dieser Säuren hervorgerufen werden kann, und dann ergibt sich in der Tat — ich habe dies nur für Fumarsäure geprüft —, dass der respiratorische Quotient genau der verlangte ist.

(Batelli und Stern haben erstens mit Muskelgewebe gearbeitet, das noch eine erhebliche Atmung aufwies, und zweitens die präfor-

1) Thunberg, Skandinav. Arch. Bd. 25 S. 37. 1911.

2) Batelli und Stern, Biochem. Zeitschr. Bd. 30. 1911; Bd. 31. 1911.

3) a. a. O. Bd. 31 S. 478.

4) Zeitschrift f. physiol. Chemie Bd. 87. 1913; Bd. 90 S. 301. 1914.

mierte Kohlensäure nicht bestimmt. Daher kommt den von ihnen angegebenen respiratorischen Quotienten quantitativ keine Bedeutung zu, es ergibt sich nur, ebenso aus Thunberg's Versuchen, ein Steigen derselben in Gegenwart der Säuren.)

Bisher war, wie erwähnt, in Gegenwart von völlig atmungsunwirksamem Gewebe nur der Übergang von Bernsteinsäure in Fumarsäure nachgewiesen, da unter den von den Autoren benutzten Versuchsbedingungen die Fumarsäure nicht mehr weiter oxydiert wird. Ändert man aber diese Bedingungen in der im folgenden beschriebenen Weise, so verbrennt die gebildete Fumarsäure ihrerseits, allerdings erheblich langsamer, als sie sich bildet: es entsteht Kohlensäure, die aus der Bernsteinsäure stammt, jedoch nur ein Viertel bis ein Achtel soviel, als Sauerstoff verbraucht wird (resp. Quotient 0,1—0,2). Sollte es nun möglich sein, die Oxydation der Fumarsäure noch zu beschleunigen bzw. die der Bernsteinsäure zu verlangsamen, so müsste der respiratorische Quotient steigen. Und dies gelingt in der Tat, so dass im günstigsten Falle der respiratorische Quotient 0,8 beträgt, also sich der physiologischen Grösse immer mehr nähert. Während nämlich — wofür im folgenden verschiedene Beispiele gegeben werden —, die Bernsteinsäureoxydation gegen die mannigfachsten Einwirkungen um vieles resistenter ist als die Verbrennung der Fumarsäure, ist dies gegenüber chemischen Substanzen anders. Mit Narkotika und Blausäure erhält man dieselben prozentualen Hemmungen, die ungefähr mit den Atmungshemmungen übereinstimmen. Gegenüber Natriumfluorid aber, gegen das die Fumarsäureoxydation ausserordentlich widerstandsfähig ist, ist die Bernsteinsäureoxydation eher noch empfindlicher als die Atmung. In Gegenwart von NaF ist daher die Verbrennung der Bernsteinsäure zwar stark herabgesetzt, man erhält aber dafür, je höher man die Konzentration des Salzes wählt, um so grössere respiratorische Quotienten. — Wir haben hier ein Modell, bei dem wir es in der Hand haben, die Verbrennung einer Substanz mehr oder weniger vollständig zu gestalten, also den respiratorischen Quotienten beliebig zu verändern, von 0 bis gegen 1. Wenden wir diese Erfahrung auf den Atmungsvorgang selbst an, so kommt als Regulator der Oxydationsgeschwindigkeit hier selbstverständlich nicht eine Substanz wie Natriumfluorid in Betracht. Wir erhalten aber einen Fingerzeig, wie sich der respiratorische Quotient ohne Wechsel der verbrennenden Substanz verändern kann: es ist nur nötig, dass sich die Reaktionsgeschwindigkeiten der aufeinanderfolgenden Stufen der Oxydation gegeneinander verschieben. So könnte zum Beispiel der Umstand, dass der respiratorische Quotient der ursprünglichen Atmung der zerschnittenen Muskeln = 1 ist, der der extrahierten Muskulatur = 0,8, darauf be-

ruhen, dass im zweiten Fall die nachfolgende zu Kohlensäure führende Oxydationsphase besonders stark verlangsamt ist. Allerdings erhalten wir so niemals eine Änderung des respiratorischen Quotienten im Gleichgewicht, denn bei unbegrenzter Zufuhr des Ausgangsmaterials würde sich der Zwischenkörper mehr und mehr anhäufen, demgemäss würde — die Gültigkeit des Massenwirkungsgesetzes vorausgesetzt — allmählich die Oxydationsgeschwindigkeit der zweiten Stufe steigen und der ersten Stufe verlangsamt werden (dies auch ohne eine echte Reversibilität des Prozesses wegen der so oft beobachteten Hemmung durch Anhäufung des Reaktionsproduktes); im Gleichgewichtszustand müsste sich so wieder der ursprüngliche respiratorische Quotient einstellen, wenn es nicht zu unbegrenzter Ansammlung des Zwischenkörpers kommen sollte. Indes haben wir es bei der Atmung der zerschnittenen Muskulatur in der Tat nicht mehr mit einem Gleichgewichtszustand zu tun. Das Ausgangsmaterial ist begrenzt, gleichzeitig sinkt die Oxydationsgeschwindigkeit dauernd, und schliesslich kann es auch — bei der starken Erhöhung der absoluten Atmungsgrösse und gleichzeitiger Behinderung der „Restitutionsarbeit“ durch die Strukturzerstörung — zu einem oxydativen (oder nicht oxydativen) Zerfall solcher Verbindungen kommen, die entweder unter Abgabe oder Verbrauch von Sauerstoff vorher aus den Nährstoffmolekülen entstanden sind.

Es ist jedoch für die Änderung des respiratorischen Quotienten der Atmung nach der Extraktion der Muskulatur auch die andere Annahme zu erwägen, dass in allen Fällen mehrere Stoffe nebeneinander oxydiert werden, von denen einige auch in der wasserextrahierten Muskulatur noch zu Kohlensäure verbrannt werden, andere nicht mehr. — Schliesslich, die dritte Möglichkeit, dass infolge einer Schwächung der Atmungsenzyme die Verbrennung einer einheitlichen Substanz in ganz unregelmässiger Weise, teilweise vollständig, teilweise unvollständig erfolgt, erscheint mir wegen der Konstanz des respiratorischen Quotienten bei sehr verschiedener absoluten Atmungsgrösse wenig wahrscheinlich. — Nun, auch bei der zweiten Annahme kann man daran denken, dass der neben der Hauptsubstanz (wahrscheinlich Milchsäure) verbrannte Körper Bernsteinsäure sein könnte, die ja in der Tat im frischen Muskel nachgewiesen ist¹⁾; oder aber andere ähnlich wirkende Substanzen. Das Stehenbleiben der Oxydation auf der Fumarsäurestufe würde dann die Verkleinerung des respiratorischen Quotienten erklären. Ausser den genannten Stoffen hat Thunberg von zweibasischen Säuren noch Oxalsäure und Malonsäure mit negativem Erfolg auf Oxydationserregung in extrahierter

1) Einbeck a. a. O.

Muskulatur geprüft; andere Substanzen scheinen von den Autoren daraufhin nicht untersucht worden zu sein. Ich habe — ebenfalls mit negativem Erfolg — noch folgende zweibasische Säuren daraufhin probiert: Glutarsäure, Adipinsäure, Asparaginsäure, Schleimsäure, Zuckersäure.

Dass es den Schweizer Autoren nicht gelang, nach erschöpfender Extraktion der Muskulatur mit Wasser noch eine Oxydation von Fumarsäure, Zitronensäure, Äpfelsäure zu erzielen, liegt an der von ihnen befolgten Methodik. Die Verbrennung dieser Säuren verhält sich nämlich ausserordentlich ähnlich wie die natürliche Atmung: man darf daher nicht, wie es diese Forscher tun, die Muskulatur mit Leitungswasser ausziehen, sondern muss es mit destilliertem Wasser tun; man darf nicht die osmotischen Verhältnisse vernachlässigen, sondern muss isotonische Lösungen verwenden; man muss endlich, genau wie bei der Atmungserregung durch Muskelkochsaft, für die Anwesenheit von Phosphat sorgen.

Im folgenden sei, an der Hand von Beispielen, das Gesagte näher ausgeführt.

Die Oxydation der Bernsteinsäure einerseits und die der anderen genannten Säuren andererseits folgt ganz verschiedenen Gesetzen; während letztere sich eng an die Atmungserregung durch Muskelkochsaft anschliesst und höchstens noch labiler ist als diese, so gilt für erstere: a) sie bleibt ebenso gross, ob die Muskulatur durch Leitungswasser oder durch destilliertes Wasser ausgezogen wird, doch wirkt eine Verlängerung der Extraktionszeit auch hier schädlich; b) sie ist sogar in einer hypotonischen Lösung von bernsteinsaurem Na grösser, als wenn diese durch Zusatz von K_2HPO_4 isotonisch gemacht wird. Der Salzzusatz fördert also nicht, sondern hemmt (dies ist übrigens für andere Salze schon von Batelli und Stern beobachtet); c) während die durch Muskelkochsaft erregte Atmung bei der Temperatur von $38^\circ C$. sehr schnell abfällt und nach kurzer Zeit weit geringer ist als die Atmung bei $22^\circ C$. — und das gleiche gilt für die Fumarsäureoxydation —, wird die Bernsteinsäureoxydation durch die hohe Temperatur viel weniger geschädigt, so dass sie für mehrere Stunden gegenüber $22^\circ C$. fast die doppelte Geschwindigkeit hat. Zunächst seien für diese Angaben Belege gegeben: die Menge Muskelgewicht bezieht sich wie stets auf die Ausgangsmenge vor der Extraktion. Da das Gewicht durch Leitungswasser abnimmt, durch destilliertes Wasser zunimmt, so wurden die Gewichte wie in Kap. VI umgerechnet. Die Bernsteinsäure wurde in einer mit n NaOH neutralisierten Stammlösung von $\frac{m}{10}$ oder $\frac{m}{5}$ bernsteinsaurem Na vorrätig gehalten. Die Konzentrationen beziehen sich auf die Gesamtflüssigkeit im Versuch.

Tabelle XI.

Vers.- Nr.	Muskel- gewicht in g	Extraktion		Suspensionslösung	Ver- suchszeit	emm O ₂ (22°)	emm O ₂ bei 38°
		Zeit	Flüssigkeit				
77	0,5	50'	Leit.-W.	K ₂ HPO ₄ 1,5% K ₂ HPO ₄ 1,5% Muskelkochsaff-Kphosph. Muskelkochsaff-Kphosph. $\frac{m}{20}$ -bernsteinsaures Na + dest. W. $\frac{m}{20}$ -bernsteinsaures Na + dest. W.	2 h 30'	11	—
	0,5	50'	dest. W.		2 h 30'	11	—
	0,5	50'	Leit.-W.		2 h 30'	29	—
	0,5	50'	dest. W.		2 h 30'	94	—
	0,3	50'	Leit.-W.		2 h 30'	216	—
	0,3	50'	dest. W.		2 h 30'	219	—
78	0,5	45'	Leit.-W.	K ₂ HPO ₄ 1,5% K ₂ HPO ₄ 1,5% $\frac{m}{40}$ -bernsteinsaures Na + 1% Kphosph. $\frac{m}{40}$ -bernsteinsaures Na + 1% Kphosph.	2 h	3	—
	0,5	1 h 15'	dest. W.		2 h	6	—
	0,5	45'	Leit.-W.		2 h	269	—
	0,5	1 h 15'	dest. W.		2 h	197	—
79	0,5	1 h 5'	dest. W.	K ₂ HPO ₄ $\frac{m}{35}$ -bernsteinsaures Na + dest. W. $\frac{m}{35}$ -bernsteinsaures Na + 1,2% Kphosph.	4 h	2	—
	0,5	1 h 5'	dest. W.		4 h	202	—
	0,5	1 h 5'	dest. W.		4 h	177	—
80	0,3	1 h 5'	dest. W.	K ₂ HPO ₄ Muskelkochsaff $\frac{m}{40}$ -bernsteinsaures Na + 1% Kphosph.	2 h 30'	3	1
	0,3	1 h 5'	dest. W.		2 h 30'	91	42
	0,3	1 h 5'	dest. W.		2 h 30'	181	289
81	0,5	1 h	dest. W.	K ₂ HPO ₄ $\frac{m}{40}$ -fumarsaures Na + 1% Kphosph. $\frac{m}{40}$ -bernsteinsaures Na + 1% Kphosph.	30'	3	0
	0,5	1 h	dest. W.		30'	15	6
	0,5	1 h	dest. W.		30'	47	78

Fumarsaures Na und zitronensaures Na (von Kahlbaum) wurden auch in $\frac{m}{10}$ Stammlösungen benutzt.

d) Die absolute Oxydationsgrösse der Muskulatur gegenüber Bernsteinsäure und anderen Säuren ist, wie gesagt, von verschiedenen Umständen abhängig. Im allgemeinen übertrifft die Oxydationsgeschwindigkeit der Bernsteinsäure bei weitem nicht nur die der anderen Säuren, sondern auch die Atmungsgeschwindigkeit mit Muskelkochsaft. Richtet man die Aufmerksamkeit nicht auf das relative Verhältnis, sondern auf das erreichbare Maximum der Oxydationsgeschwindigkeit der Bernsteinsäure, so ist zu berücksichtigen, dass diese in rein wässriger Lösung grösser ist als unter Zusatz von Salz, dass sie durch längere Extraktion der Muskulatur abgeschwächt wird, dass es ferner noch auf die Konzentration der Bernsteinsäure ankommt,

— Optimum zwischen $\frac{m}{20}$ und $\frac{m}{30}$ —, dass endlich die Muskulatur

sehr fein zerschnitten sein muss und nicht in zu grosser Menge anwesend sein darf, weil sonst die Sauerstoffversorgung eventuell nicht ausreicht. Unter optimalen Bedingungen ist die Oxydation in Luft und reinem Sauerstoff gleich gross. Merkwürdigerweise ist dies Maximum etwa genau so hoch wie die Atmungsgrösse der nicht extrahierten Muskulatur: pro 1 g und 1 Stunde 350 cmm O₂, und fällt im Laufe von etwa 3—4 Stunden langsam ab.

e) Das Oxydationsoptimum der anderen Säuren — geprüft ist wesentlich nur die Fumarsäure — wird erreicht, wenn die Extraktionszeit möglichst kurz ist (50 Minuten bis 1 Stunde) und gerade eben zur fast völligen Inaktivierung der Muskulatur ausreicht, wenn die Suspensionsflüssigkeit isotonisch ist und K₂HPO₄ (1,5 %) enthält, wenn endlich die Fumarsäurekonzentration = $\frac{m}{40}$ ist, Oxydations-

grösse in Sauerstoff und Luft ist gleich. Die Empfindlichkeit gegenüber längerer Extraktion der Muskulatur ist höher als bei der Atmungs-erregung durch Muskelkochsaft. Bei erschöpfender Extraktion mit Leitungswasser wird die Oxydationsfähigkeit aufgehoben. Tab. XII (S. 52—55) gibt Beispiele dafür.

f) Was die Beeinflussungen der Oxydation anlangt, so ist schon erwähnt, dass Narkotika ebenso wirken wie auf die Atmung; so hemmt zum Beispiel Phenylurethan gesättigt: 70 %; 2,8 % Äthylurethan: 20 %; auch mit Blausäure erhält man ungefähr dieselben Hemmungen, wenn man mit gleichen Mengen Muskulatur arbeitet und eventuell noch Muskelkochsaft hinzusetzt. Denn die Anreicherung im Gewebe bzw. die Bindung im Kochsaft führt offenbar zu Konzentrationsver-

Vers.-Nr.	Muskelgewicht in g	Extraktion		Oxydierbare Substanz
		Zeit	Flüssigkeit	
82	0,3	50'	dest. W.	—
	"	"	"	$\frac{m}{20}$ -Bernsteinsäure . . .
83	0,25	1 h 10'	dest. W.	—
	"	"	"	$\frac{m}{40}$ -Bernsteinsäure . . .
	"	"	"	$\frac{m}{40}$ -Bernsteinsäure . . .
84	0,25	1 h 20'	dest. W.	—
	"	"	"	$\frac{m}{20}$ -Bernsteinsäure . . .
	"	"	"	$\frac{m}{20}$ -Bernsteinsäure . . .
85	0,3	55'	dest. W.	—
	"	"	"	$\frac{m}{40}$ -Bernsteinsäure . . .
	"	"	"	$\frac{m}{40}$ -Bernsteinsäure . . .
	"	"	"	$\frac{m}{40}$ -Fumarsäure
	"	"	"	$\frac{m}{40}$ -Fumarsäure
86	0,5	1 h	dest. W.	—
	"	"	"	$\frac{m}{40}$ -Bernsteinsäure . . .
	"	"	"	$\frac{m}{40}$ -Fumarsäure
	"	"	"	$\frac{m}{40}$ -Fumarsäure
87	0,5	30' (!)	dest. W.	—
	"	"	"	Muskelkochsaft
	"	"	"	$\frac{m}{40}$ -Fumarsäure
	"	"	"	$\frac{m}{40}$ -Zitronensäure . . .
88	0,5	1 h 5'	dest. W.	—
	"	1 h 5'	"	$\frac{m}{45}$ -Fumarsäure
	"	45'	Leit.-W.	—
	"	45'	"	$\frac{m}{45}$ -Fumarsäure

XII.

Suspensionslösung	Atmosphäre	Versuchszeit	cmm O ₂	pro 1 g in 1 h cmm O ₂
1,5% K ₂ HPO ₄	Luft	1 h	4	—
dest. W.	"	"	97	320
1,5% Kphosph.	—	2 h 25'	3	—
1,2% "	Luft	"	143	—
1,2% "	O ₂	"	165	275
1,5% Kphosph.	Luft	2 h 40'	5	—
dest. W.	"	"	232	347
"	O ₂	"	209	313
1,5% Kphosph.	—	2 h 40'	5	—
1% "	Luft	"	178	223
1% "	O ₂	"	173	—
1% "	Luft	"	48	—
1% "	O ₂	"	47	—
1,5% Kphosph.	Luft	4 h	7	—
1,2% "	—	"	408	—
1,2% "	—	"	148	—
dest. W.	—	"	77	—
1,5% Kphosph.	—	3 h	21	—
1,5% "	—	"	154	—
1,2% "	—	"	83	—
1,2% "	—	"	69	—
1,5% Kphosph.	—	2 h	6	—
1,2% "	—	"	38	—
1,5% "	—	"	3	—
1,2% "	—	"	3	—

Tabelle XII

Vers.-Nr.	Muskelgewicht in g	Extraktion		Oxydierbare Substanz
		Zeit	Flüssigkeit	
89	0,5	50'	dest. W.	—
	"	"	"	$\frac{m}{100}$ -Fumarsäure
	"	"	"	$\frac{m}{40}$ -Fumarsäure
	"	"	"	$\frac{m}{20}$ -Fumarsäure
90	0,5	50'	dest. W.	—
	"	"	"	$\frac{m}{40}$ -Fumarsäure
	"	"	"	$\frac{m}{40}$ -Fumarsäure
	"	"	"	$\frac{m}{40}$ -Fumarsäure
	"	"	"	$\frac{m}{40}$ -Fumarsäure

minderungen. Anders verhält sich die Bernsteinsäureoxydation gegen das Methylenblau. Nachdem Thunberg kürzlich nachgewiesen hat, dass stark gewaschene Säugetiermuskulatur Methylenblau in Gegenwart von Bernsteinsäure reduziert ¹⁾ und die Reduktion als empfindliches Reagens auf diese Substanz empfohlen hat ²⁾, war anzunehmen, dass wir hier auch die sonst oft beobachtete Oxydationssteigerung durch den Farbstoff finden würden; aber das ist nicht der Fall. Vielmehr bewirkt er schon in schwachen Konzentrationen eine merkliche Hemmung. Anders gegenüber Fumarsäure: hier erhält man mit Methylenblau Oxydationssteigerungen um 10—30%. Bezüglich des NaF wurden oben schon die verschieden starke Wirkung auf die Atmung, die Bernsteinsäure- und die Fumarsäureoxydation betont.

Für die Wirkung des Methylenblaus und des Natriumfluorids seien folgende Beispiele angeführt. (Tab. XIII S. 56.)

g) Wir kommen nun zu den Kohlensäurebestimmungen: sobald wir Umstände wählen, die die Fumarsäureoxydation verhindern, wird bei der Bernsteinsäureoxydation kein CO₂ gebildet, je günstiger wir aber die Milieubedingungen gestalten, um so mehr, auch ohne Natriumfluoridzusatz. Endlich sehen wir, dass die Fumarsäureoxydation mit

1) Skandinav. Arch. Bd. 35 S. 163. 1917. Zentralbl. f. Physiol. Bd. 31 S. 91. 1916.

2) Sv.Läk.-Sällskapets Handlingar Bd. 43 S. 998. 1917.

(Fortsetzung).

Suspensionslösung	Atmosphäre	Versuchszeit	cmm O ₂	pro 1 g in 1 h cmm O ₂
1,5% Kphosph. . . .	—	2 h 30'	8	—
1,4% „	—	„	25	—
1,2% „	—	„	37	—
0,6% „	—	„	33	—
1,5% Kphosph. . . .	—	2 h 30'	7	—
1,2% „	—	„	37	—
dest. W.	—	„	18	—
Glykokollgemisch (PH·8,5)	—	„	5	—
Ringer + NaHCO ₃	—	„	17	—

und ohne Natriumfluorid den theoretischen respiratorischen Quotienten von 1,3 ergibt. Diese Versuche seien den CO₂-Bestimmungen der Bernsteinsäureoxydation in Fluornatriumgegenwart vorangestellt.

(Siehe Tabelle XIV S. 57.)

An diese in der Tab. XIV zusammengestellten vorbereitenden Versuche sind die CO₂-Bestimmungen der Bernsteinsäureoxydation in Natriumfluoridgegenwart angereicht: Suspensionsflüssigkeit 1,5—1,2% Kaliumphosphat.

(Siehe Tabelle XV S. 58.)

In Versuch 101 ist die Bernsteinsäurekonzentration aus der Überlegung verringert, sie im Laufe der fortschreitenden Oxydation so stark herabzusetzen, dass sie allmählich der Fumarsäurekonzentration gleichkommt (die benutzte Bernsteinsäuremenge konnte bis zum Übergang in Fumarsäure 110 cmm O₂ verbrauchen). Unter diesen Umständen musste der respiratorische Quotient steigen. Wenn nun auch wegen der starken Hemmung durch NaF dies nur teilweise erreicht wurde, so ist doch der respiratorische Quotient in diesem Falle in der Tat grösser.

Zum Schluss seien anhangsweise die Versuche zur Oxydation der Bernsteinsäure durch Lebergranula, im Vergleich zur Granulaatmung, angeführt.

Tabelle XIII.

Vers.-Nr.	Muskelgewicht in g	Oxydierbare Substanz	Suspensions- flüssigkeit	Zusatz	Versuchs- zeit	emm O ₂	Hemmung oder Steigerung in Prozent
91	0,4	m-bernsteinsaures Na . . .	1,2% Kphosph. . .	—	3 h 20'	270	—
	"	m-bernsteinsaures Na . . .	1,2% " . . .	0,002% Methbl.	"	220	—20
92	0,5	—	1,5% Kphosph. . .	—	3 h 40'	19	—
	"	m-bernsteinsaures Na . . .	1,2% " . . .	—	"	257	—
	"	m-bernsteinsaures Na . . .	1,0% " . . .	0,3% NaFl.	"	77	—65
	"	m-fumarsaures Na . . .	1,2% " . . .	—	"	94	—
	"	m-fumarsaures Na . . .	1,0% " . . .	0,3% NaFl.	"	73	—22
	"	m-fumarsaures Na . . .	1,0% " . . .	0,004% Methbl.	"	123	+30
93	0,45	—	1,5% Kphosph. . .	—	1 h 50'	1	—
	"	Muskelkochsft	1,3% " . . .	—	"	79	—
	"	Muskelkochsft	1,3% " . . .	0,25% NaFl	"	47	—40
	"	m-bernsteinsaures Na . . .	1,2% " . . .	—	"	150	—
	"	m-bernsteinsaures Na . . .	1,2% " . . .	0,25% NaFl	"	37	—75
	"	m-fumarsaures Na . . .	1,2% " . . .	—	"	15	—
"	m-fumarsaures Na . . .	1,2% " . . .	0,25% NaFl	"	15	0	

Tabelle XIV.

Versuchs-Nr.	Muskelgewicht in g	Extraktion		Oxydierbare Substanz	Suspensionsflüssigkeit	Versuchszeit	cm ^m O ₂	cm ^m CO ₂	Respir. Quot.
		Zeit	Flüssigkeit						
94	0,5	1 h 30'	dest. W.	—	1,5% Kphosph.	3 h 30'	2	—	—
	"	1 h 30'	"	m-bernsteinsaures Na ₄₀	1,3% "	"	177	45	0,25
	"	1 h 30'	"	m-fumarsaures Na ₄₀	1,2% "	"	38	53	1,4
95	0,3	1 h 5'	dest. W.	—	1,5% Kphosph.	2 h 30'	1	—	—
	"	1 h 5'	"	m-bernsteinsaures Na ₄₀	1,2% "	"	181	36	0,2
96	0,5	1 h 5'	dest. W.	—	1,5% Kphosph.	2 h	6	—	—
	"	1 h 5'	"	m-bernsteinsaures Na ₅₀	1,2% "	"	198	20,5	0,1
	"	1 h 5'	"	m-fumarsaures Na ₅₀	1,2% "	"	38	—	—
	"	45'	Leit.-W.	—	1,5% "	"	3	—	—
	"	45'	"	m-bernsteinsaures Na ₄₀	1,3% "	"	269	0	0
"	"	45'	"	m-fumarsaures Na ₄₀	1,3% "	"	3	—	—
97	0,5	50'	dest. W.	—	1,0% Kphosph.	2 h 20'	8	—	—
	"	50'	"	m-fumarsaures Na ₄₀	1,0% "	"	60	80	1,33
	"	50'	"	m-fumarsaures Na ₄₀	1,0% " + 0,002% Methbl.	"	64	88	1,35
98	0,5	50'	dest. W.	—	1,5% Kphosph.	3 h	15	—	—
	"	50'	"	m-fumarsaures Na ₄₀	1,2% "	"	76	—	—
	"	50'	"	m-fumarsaures Na ₄₀	1,2% " + 0,3% NaFl	"	50	63	1,25
98a	0,5	1 h 5'	dest. W.	—	1,5% Kphosph.	2 h	12	—	—
	"	1 h 5'	"	m-fumarsaures Na ₄₀	1,2% "	"	44	59,5	1,33

Tabelle XV.

Ver- suchs- Nr.	Muskel- gewicht in g	Extraktion Zeit	Extraktion Flüssig- keit	Oxydierbare Substanz	Na- fluorid- zusatz in Pro- zenten	Ver- suchs- zeit	cmn O ₂	cmn CO ₂	Respir. Quotient
99	0,5	1 h 10'	dest. W.	—	0,3	4 h 30'	3	—	—
	"	"	"	m-bernsteinsaures Na.	—	4 h 30'	276	—	—
	"	"	"	m-bernsteinsaures Na.	0,3	4 h 30'	49	28	0,55
	"	"	"	m-fumarsaures Na.	0,3	4 h 30'	35	—	—
100	0,5	1 h 5'	dest. W.	—	0,22	5 h 10'	20	—	—
	"	"	"	m-bernsteinsaures Na.	0,22	5 h 10'	104	77	0,75
	"	"	"	m-fumarsaures Na.	0,22	3 h 40'	73	—	—
101	0,5	1 h 10'	dest. W.	—	0,3	5 h	11	—	—
	"	"	"	m-bernsteinsaures Na.	—	5 h	152	—	—
	"	"	"	m-bernsteinsaures Na.	0,3	5 h	48	41	0,85

Tabelle XVI.
Oxydation durch gewaschene Lebergranula.

Ver- suchs- Nr.	Granulasuspension in ccm	Oxydierbare Substanz	Lösung	Ver- suchs- tempe- ratur	Ver- suchs- zeit	ccm O ₂
102	1,2 (Frosch) ungewaschen	—	1,5% K ₂ HPO ₄	22°	2 h 20'	27
	1,2 " gewaschen	—	"	"	"	0
	1,2 " "	Muskelkochsaft	"	"	"	9
	1,2 " "	$\frac{m}{30}$ -bernsteinsaures Na.	"	"	"	18
103	1,2 (Kaninchen) ungewaschen	—	1,2% KCl	38°	1 h 20'	52
	0,5 " gewaschen, 8fach konzentriert	—	1,2 KCl	"	"	8
	0,5 " "	Muskelkochsaft (Frosch)	2,0% Kphosph.	"	"	23
	0,5 " "	Leberkochsaft	1,2% KCl	"	"	30
	0,5 " "	$\frac{m}{50}$ -bernsteinsaures Na.	1,2% KCl	"	"	77
	0,5 " "	$\frac{m}{50}$ -Glyzerinphosph. Na ¹⁾	1,2% KCl	"	"	28

1) Vgl. Kapitel XI.

Kapitel IX.

Die Atmungserregung durch Hefekochsaft.

Bereits in den vorhergehenden Arbeiten ist der eigentümliche Parallelismus besprochen, der zwischen Hefekochsaft und Muskelkochsaft in der Atmungserregung des Ultrafiltrationsrückstandes des Hefemacerationssaftes und der wasserextrahierten Muskulatur besteht, indem sich die beiden Kochsäfte beiden Substraten gegenüber wechselseitig vertreten können. Dabei zeigt sich aber eine seltsame Paradoxie: denn der Muskelkochsaft erregt die Atmung des Ultrafiltrationsrückstandes doppelt so stark wie Hefekochsaft¹⁾, aber umgekehrt ist auch die Atmungserregung des Muskelrückstandes durch Hefekochsaft meist (wenn auch nicht stets) ganz erheblich grösser als durch Muskelkochsaft, — eine Tatsache, die in den früheren Arbeiten noch nicht ausdrücklich hervorgehoben war, weil sie noch nicht hinreichend geklärt erschien. Dies letztere beruht nun einfach darauf, dass der bei weitem überwiegende Teil (aber nicht der ganze) der im extrahierten Muskel durch Hefekochsaft erregten „Atmung“ nichts anderes ist als Oxydation von Bernsteinsäure. Diese Bernsteinsäure ist im Hefemacerationssaft, aus dem der Kochsaft gewonnen wird, enthalten und schon von mehreren Seiten nachgewiesen: sie entsteht hier infolge der Autolyse der Hefe²⁾, soweit sie nicht als Produkt vorangegangener Gärung noch in den Zellen vorhanden sein sollte³⁾. —

Prüfen wir den Oxydationsvorgang in der Muskulatur in Gegenwart von Hefekochsaft, so verhält er sich in jeder Hinsicht so, als ob er zum allergrössten Teil Bernsteinsäureoxydation ist, wie sogleich ausgeführt werden wird: da nun Bernsteinsäure, ebenso wie die anderen zwei- und mehrbasischen Säuren, von Hefemacerationssaft selbst nicht oxydiert wird, so erklärt sich die stärkere Wirkung des Hefekochsaftes gegenüber der Muskulatur als gegenüber dem Heferückstand. — Wie in Kap. VIII dargelegt, wird die Bernsteinsäureoxydation durch Extraktion der Muskulatur mit Leitungswasser nicht geschädigt. Dementsprechend finden wir, dass die Atmungserregung durch Hefekochsaft nur sehr wenig dadurch herabgesetzt wird. Infolgedessen übertrifft bei dieser Art Extraktion der Hefekochsaft den Muskelkochsaft ums Mehrfache in seiner atmungserregenden Wirkung, während bei Extraktion mit destilliertem Wasser der Unterschied zwischen beiden

1). Vgl. Zeitschrift f. physiol. Chemie Bd. 101 S. 172f. (1918).

2) Magnus-Levy, Hofmeister's Beiträge Bd. 2 S. 273. 1910.

3) Als Gärungsprodukt zuerst 1857 von Pasteur nachgewiesen. cf. Euler-Lindner, „Chemie der Hefe und der alkoholischen Gärung“, Leipzig 1915.

gering ist. — Methylenblau steigert die Bernsteinsäureoxydation nicht, sondern hemmt sie sogar etwas, dagegen vermehrt es die Sauerstoffeigenzehrung des Hefekochsaftes beträchtlich: infolgedessen steigert es die Oxydation im Muskel mit Hefekochsaft nur etwa um den letzteren Betrag. —

Dampft man Hefekochsaft mehrere Stunden lang auf dem Wasserbad zur Trockne ein und erhitzt ihn noch längere Zeit darauf, so wird zwar die Atmungserrregung dadurch etwas abgeschwächt, aber bei weitem nicht so stark wie durch gleiche Behandlung von Muskelkochsaft. Nimmt man an, dass die Bernsteinsäure in diesem Milieu völlig kochbeständig ist, so könnte man diese Erfahrung benutzen, um den Anteil zu bestimmen, der auf den neben der Bernsteinsäureoxydation einhergehenden Vorgang der „Atmungserrregung“ entfällt, der also auf den Atmungskörper zu beziehen ist. Hierzu kann auch noch eine weitere Untersuchungsreihe dienen: mit Hefekochsaft wird ebenso wie mit Bernsteinsäure von der sauerstoffzehrenden Muskulatur fast keine Kohlensäure gebildet. Indes auch unter Bedingungen, wo bei der Bernsteinsäureoxydation überhaupt keine CO_2 -Bildung stattfindet, nach Extraktion der Muskulatur mit Leitungswasser, entsteht doch mit Hefekochsaft eine geringfügige CO_2 -Menge, die auf den begleitenden Atmungsprozess zu beziehen sein dürfte. Ehe ich noch direktere Beweise für die wesentliche Beteiligung der Bernsteinsäure an diesem Oxydationsvorgang anführe, sei das Gesagte durch Versuche belegt. Der Hefekochsaft wurde, wie in den bisherigen Arbeiten, durch einige Minuten langes Erhitzen des Macerationssaftes im Wasserbad, Filtration und folgende Neutralisation hergestellt.

Tabelle XVII.

Vers.-Nr.	Muskelgewichting	Extraktion durch	Suspensionsflüssigkeit	Versuchstemperatur	Versuchszeit	cmn O_2	cmn CO_2
104	0,5	Leit.-W.	Kphosph.	25°	3 h 30'	0	—
	0,5	„	Muskelkochsaft (ohne Kphosph.).	„	„	48	—
	0,5	„	Hefekochsaft	„	„	127	—
105	0,5	Leit.-W.	Kphosph.	25°	1 h 30'	4	—
	0,5	„	Muskelkochsaft (ohne Kphosph.).	„	„	34	—
	0,5	„	Muskelkochsaft (5 Std. auf Wasserbad)	„	„	15	—
	0,5	„	Hefekochsaft	„	„	80	—
	0,5	„	Hefekochsaft (5 Std. auf Wasserbad)	„	„	69	—

Tabelle XVII (Fortsetzung).

Vers.-Nr.	Muskelgewicht in g	Extraktion durch	Suspensionsflüssigkeit	Versuchstemperatur	Versuchszeit	cm ³ O ₂	cm ³ CO ₂
106	0,4	Leit.-W.	Kphosph.	25°	2 h 30'	0	—
	0,4	"	Muskelkochsaft (ohne Kphosph.).	"	"	49	—
	0,4	"	Hefekochsaft	"	"	195	—
	0,4	"	Hefekochsaft (2 1/2 Std. auf Wasserbad)	"	"	163	—
107	0,5	Leit.-W.	Kphosph.	22°	4 h 40'	4	—
	0,5	"	Muskelkochsaft	"	"	53	—
	0,5	"	Hefekochsaft	"	"	221	—
	0,5	dest. W.	Kphosph.	"	"	7	—
	0,5	"	Muskelkochsaft	"	"	214	—
	0,5	"	Hefekochsaft	"	"	243	—
108	0,5	dest. W.	Kphosph.	22°	3 h	6	—
	0,5	"	Hefekochsaft	"	"	196	39
109	0,5	Leit.-W.	Kphosph.	22°	2 h	7	—
	0,5	"	Hefekochsaft	"	"	143	10
	0,5	"	Hefekochsaft + 0,005 Methbl.	"	"	177	—
	0	"	Hefekochsaft ohne Musk.	"	"	11	—
	0	"	Hefekochsaft + 0,005 Methbl. ohne Musk.	"	"	43	—
110	0,5	Leit.-W.	Kphosph.	22°	3 h 30'	4	—
	0,5	"	Muskelkochsaft	"	"	40	29
	0,5	"	Hefekochsaft	"	"	190	46
111	0,4	Leit.-W.	Kphosph.	22°	4 h	3	—
	0,4	"	Muskelkochsaft	"	"	77	—
	0,4	"	Muskelkochsaft + $\frac{n}{3000}$ KCN.	"	"	30	—
	0,4	"	Hefekochsaft	"	"	197	—
	0,4	"	Hefekochsaft + $\frac{n}{3000}$ KCN	"	"	114	—

Der letzte Versuch (111) beweist, dass die Atmungserregung mit Hefekochsaft durch KCN wenigstens annähernd so gehemmt wird wie die mit Muskelkochsaft (und wie die Bernsteinsäureoxydation), während, wie früher mitgeteilt, der Oxydationsvorgang im Hefemacerationssaft durch Blausäure nicht beeinflusst wird.

Dass es sich hierbei nun in der Tat wesentlich um die Oxydation von Bernsteinsäure handelt, lässt sich auch direkter beweisen. Säuert man den Hefekochsaft mit Schwefelsäure stark an, schüttelt wiederholt mit Äther aus, verdampft den Äther und nimmt den Rückstand mit Wasser auf, so ruft derselbe eine erhebliche Atmungserregung der extrahierten Muskulatur hervor, zum Unterschied

von ebenso behandeltem Muskelkochsaft (s. Vers. 74). Gleichzeitig zeigt die Lösung die Neuberg'sche Pyrrolreaktion mit Zink und Ammoniak ¹⁾. Diese Reaktion ist zwar nach Neuberg's Untersuchungen nicht geradezu spezifisch für Bernsteinsäure, wird vielmehr auch noch von einigen anderen mehrbasischen Säuren mit vier Kohlenstoffatomen gegeben, wie Weinsäure, Asparaginsäure, Fumarsäure, Äpfelsäure, Zitronensäure usw. Aber von all diesen Säuren wissen wir aus dem vorhergehenden Kapitel, dass sie entweder nicht oder viel schwächer unter den angewandten Versuchsbedingungen oxydiert werden, zum Beispiel von der mit Leitungswasser erschöpfend extrahierten Muskulatur überhaupt nicht angegriffen werden. Somit bleibt die Bernsteinsäure allein übrig.

Versuch 112. 35 cem doppelt verdünnter Hefekochsaft + 2 cem konzentrierter Schwefelsäure, 5mal mit je 35 cem Äther ausgeschüttelt. Ätherrückstand in 5 cem destilliertem Wasser gelöst. 1 cem + NH₃ + Zn gibt starke Pyrrolreaktion.

Je 0,5 g Muskulatur in 2 Std. 40 Min. cmm O₂

+ 1,8 K-Phosphat 1,5 %	3
+ 1,8 cem neutralisierter Hefekochsaft	115
+ 1,2 neutralisierter Ätherrückstand in destilliertem Wasser + 0,6 cem K-Phosphat 1,5 %	74
+ 1,2 Ätherrückstand + 0,6 K-Phosphat (ohne Muskulatur)	0

Ein indirekter Beweis für die Gleichheit der Bernsteinsäure- und Hefekochsaftoxydation kann auch in folgendem gesehen werden.

Versuch 113. Vergleicht man die Oxydationsgeschwindigkeiten, die Atmungsgemische zeigen, bestehend aus je 0,5 g extrahierter Muskulatur und 1. 1,5 cem Hefekochsaft; 2. 1,5 cem K₂HPO₄ enthaltend $\frac{m}{120}$ Bernsteinsäure; 3. 1,5 cem Hefekochsaft, enthaltend $\frac{m}{120}$ Bernsteinsäure, so ist die Oxydationsgeschwindigkeit im dritten Fall anfangs bei weitem nicht die Summe der beiden ersten, steigt aber relativ immer mehr in dieser Richtung an und übertrifft schliesslich die theoretische Summe von ihnen. Setzt man in einem weiteren Versuch mit 1,5 cem Hefekochsaft die Bernsteinsäure (durch Umkippen des Anhangs der Atmungsgläschen) erst hinzu, wenn die Oxydationsgeschwindigkeit stark ab-

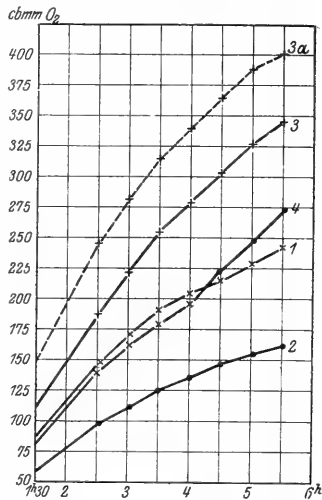


Abb. 1. 1 Hefekochsaft. 2 $\frac{m}{120}$ Bernsteinsäure. 3 Hefekochsaft + $\frac{m}{120}$ Bernsteinsäure. 3a theoret. Summe aus 1 und 2. 4 Hefekochsaft; 4 Std. später $\frac{m}{120}$ Bernsteinsäure zugesetzt.

1) Zeitschr. f. physiolog. Chemie Bd. 31 S. 574. 1900.

gefallen ist, so erhält man von vornherein eine beträchtliche Zunahme, so dass die Summe der Oxydationsgeschwindigkeiten der ersten beiden Versuche zu dieser Zeit stark übertraffen wird. Die einfachste Erklärung hierfür ist, dass die Bernsteinsäure für die im Hefekochsaft verbrauchte Substanz eintritt, und das ist wieder am ehesten verständlich, wenn diese Substanz selbst Bernsteinsäure ist. Ein derartiger Versuch ist auf Abb. 1 abgebildet.

Kapitel X.

Die Atmungsregung durch Erepton.

Ein weiteres Substanzgemisch verdient Interesse wegen seiner Fähigkeit zur Atmungsregung der extrahierten Muskulatur: es ist das sogenannte Erepton, das nach Abderhaldens' Vorschrift von den Höchster Farbwerken hergestellte völlig abgebaute Fleisch. Wie ich von der genannten Firma erfahre, wird Rindfleisch nach Befreiung von Sehnen, Fett usw. durch Dünndarm- und Pankreassaft verdaut, im Vakuum eingedickt, zu Abtötung der Fermente kurze Zeit auf 95° C. erhitzt und schliesslich im Vakuum getrocknet. Es stellt ein hygroskopisches Pulver dar, das im Wasser leicht und klar löslich ist, mit dem Geruch von Fleischextrakt. Das von mir benutzte Präparat war schon mehrere Jahre alt. Es ist nun die Frage, ob die — übrigens nicht allzu starke — Atmungsregung mit der durch Muskelkochsaft identisch ist oder etwa auf organischen Säuren beruht. Im letzteren Falle ist wieder vor allen Dingen an Bernsteinsäure zu denken, die bei bakterieller Zersetzung des Fleisches in grösserer Menge entstehen könnte. Nun kann man aber die in Kap. VIII behandelten Säuren sämtlich ausschliessen, denn Erepton erregt auch die Atmung des Heferückstandes; die genannten Säuren tun dies nicht. Ferner wird Kohlensäure mit dem respiratorischen Quotienten von 0,7 gebildet, was ebenfalls für eine Atmungsregung nach Art des Muskelkochsaftes spricht. Ich möchte annehmen, dass im Erepton auch das Coferment der Gärung enthalten ist. Direkt prüfen konnte ich es nicht, weil die Brauereihefe gegenwärtig so schlecht ist, dass sich kein ungeschädigt ultrafiltrierbarer Macerationssaft aus neuerlich hergestellter Trockenhefe gewinnen liess. Doch würde dies der Feststellung von Buchner entsprechen, dass das Gärungscoferment der Hefe gegen proteolytische Fermente resistent ist ¹⁾. — Nun hat bereits Bach das Vorkommen eines Coferments für die Reduktion des Methylenblaus im Erepton beschrieben, nachdem er ein ähnliches im wässrigen Leberextrakt gefunden hatte ²⁾. Neuerdings glaubt dieser Forscher die Natur des Coferments erkannt zu haben: es wäre nichts anderes

1) Buchner und Klätte, Biochem. Bd. 8. 1908.

2) Biochem. Zeitschr. Bd. 38 S. 154. 1912.

als ein Aldehyd, der mit Wasserdämpfen flüchtig sei und sich im Erepton aus den Aminosäuren bilde vermittels der Strecker'schen Reaktion: Spaltung von α -Aminosäuren in NH_3 , CO_2 und Aldehyd durch Alloxan, das dabei zu Uramil reduziert wird, oder durch andere Ketoverbindungen ¹⁾. Ich habe im Destillat einer sehr konzentrierten Ereptonlösung im Gegensatz zu Bach keine Aldehyde mit Fuchsin-schwefliger Säure nachweisen können, was vielleicht am Alter meines Ereptonpräparats liegt. Aber das Destillat ist auch für die Atmungserregung mit und ohne Methylenblau ganz unwirksam. Vielmehr bleibt auch nach längerem Einkochen die atmungserregende Substanz in der Ereptonlösung zurück. Die Deutung, dass es sich um flüchtige Aldehyde handle, ist also jedenfalls für die Cofermentwirkung des Ereptons auf die Atmung der extrahierten Muskulatur nicht akzeptabel. Ich habe im Anschluss an die Bach'schen Versuche auf Atmungserregung noch mit negativem Erfolg geprüft: Acetaldehyd, Alloxan, Alloxantin; Alanin und Phenylalanin allein und in Verbindung mit den vorhergenannten Substanzen.

Einige Versuche über Atmungserregung durch Erepton sind in der Tab. XVIII (S. 66) zusammengestellt. Extraktion stets mit destilliertem

Wasser. Die Ereptonlösung wurde mit $\frac{n}{10}$ -NaOH neutralisiert.

Hieran schliesse ich einen Versuch mit Hefemacerationssaft.

(120) 10 ccm Macerationssaft, in 3 Stunden im Ultrafilter mit der 250fachen Wassermenge gewaschen. Je 0,4 ccm 4fach konzentrierten Rückstandes benutzt. Alles mit Phenylurethan gesättigt.

Zusätze.	In 3 Stunden 10 Min.	emm O ₂
1,6 ccm 1,5 % K-Phosphat		6
1,6 „ 1,5 % K-Phosphat + 0,025 Methylenblau		21
1,6 „ 5 % Erepton mit 0,5 % K-Phosphat		38
1,6 „ 5 % Erepton mit 0,5 % K-Phosphat + 0,025 Methylenblau		93
1,6 „ Hefekochofsaft		36

Kapitel XI.

Die Oxydationserregung durch Glycerinphosphorsäure und einige andere Säuren.

Ausser den in Kap. VIII genannten Säuren gibt es noch einige andere, die von extrahierter Muskulatur oxydiert werden. Ja, es kann nicht behauptet werden, dass mit den von Thunberg und mir aufgefundenen, in dieser Richtung wirksamen Substanzen die Zahl derselben erschöpft sei. Bei längerem Suchen würde man wahrscheinlich

1) Bach, Biochem. Zeitschr. Bd. 58 S. 205. 1914; vgl. auch W. Traube, Berl. Ber. Bd. 44 S. 3145. 1911.

Tabelle XVIII.

Vers.- Nr.	Muskel- gewicht	Extrak- tionszeit	Erepton		Zusätze zur Lösung	Ver- suchszeit	cm O ₂	cm CO ₂	Respir. Quotient
			Konz.	Vorbehandlung					
114	0,5	50'	—	—	1,5% Kphosph.	4 h	18	—	—
	0,5	"	1,5%	—	1,3% " + 0,003 Meth.	"	80	—	—
	0,5	"	—	—	1,3% " " "	"	82	—	—
115	0,5	40'	—	—	1,5% Kphosph.	2 h 30'	26	—	—
	0,5	"	5%	—	0,5% " " "	"	69	—	—
116	0,5	1 h 15'	—	—	1,5% Kphosph.	4 h 30'	8	—	—
	0,5	"	6%	—	0,5% " " "	"	35	25	0,7
117	0,5	1 h 5'	—	—	1,5% Kphosph.	4 h	9	—	—
	0,5	"	6,5%	—	0,4% " " "	"	33	23,5	0,7
118	0,5	1 h 5'	—	—	1,5% Kphosph.	2 h	12	—	—
	0,5	"	5,5%	—	1 0/0 " " "	"	48	—	—
	0,5	"	5,5%	—	1 0/0 " + 0,003 Meth.	"	56	—	—
	0,5	"	5,5%	Destillat	1,5% " " "	"	6	—	—
	0,5	"	6 0/0	Eingedampfter Rückst.	1 0/0 " " "	"	41	—	—
119	0,5	1 h 5'	—	—	1,5% Kphosph.	3 h	7	—	—
	0,5	"	—	—	1,5% " + 0,002 Meth.	"	14	—	—
	0,5	"	6 0/0	—	0,4% " " "	"	28	—	—
	0,5	"	6 0/0	—	0,4% " + 0,002 Meth.	"	32	—	—
	0,5	"	6 0/0	Destillat	1 0/0 " " "	"	7	—	—
	0,5	"	6 0/0	"	1 0/0 " + 0,002 Meth.	"	12	—	—
	0,5	"	6 0/0	Eingedampfte Rückst.	0,4% " " "	"	29	—	—
	0,5	"	18 0/0	Eingedampft; 1 1/2 h trock. auf Wasserbad; 3fach konzentriert	0,4% " " "	"	45	—	—

noch einige weitere finden. Unter den einfachen Säuren dürfte weitaus die wichtigste die Milchsäure sein, deren atmungssteigernde Wirkung auf schwach extrahierte Muskulatur schon Thunberg erkannt hat ¹⁾. Er findet eine solche von etwa 40 %, die die Herabsetzung der Atmungsgrösse durch gelinde Extraktion ungefähr wieder aufhebt. Man kann nun zeigen, dass auch bei weiterer Extraktion die Milchsäure die Oxydationsgrösse steigert, sogar um 100 %. Aber wenn die Muskulatur ganz inaktiv geworden, der Atmungskörper ausgewaschen ist, dann gelingt die Restitution nicht. — Es sprechen vielerlei Gründe dafür — die bei späterer Gelegenheit diskutiert werden sollen —, dass in der zerkleinerten Muskulatur vor allem Milchsäure verbrennt. Dass nun weder direkt in zerkleinerter Muskulatur noch in völlig extrahierter, wohl aber in mittelstark ausgewaschener die Oxydation durch Milchsäure erheblich gesteigert wird, ist mit dieser Annahme im besten Einklang; denn im ersten Fall ist der Milchsäuregehalt infolge des Zerschneidens hoch genug, und daher führt in der Regel weiterer Milchsäurezusatz zu keiner Erhöhung der Atmungsgrösse; im zweiten Fall aber ist der Atmungskörper völlig ausgewaschen, den wir als ein Coferment der Atmung ansehen können. Wahrscheinlich ist seine Anwesenheit für die Milchsäureverbrennung erforderlich. Da es nun ein ziemlich hochmolekularer Stoff zu sein scheint (über engporigen Ultrafiltern reichert er sich erheblich an), so wird er wohl nicht ebenso schnell ausgewaschen wie die Milchsäure, und in diesem Zeitraum können wir die Atmung durch Milchsäurezusatz steigern.

Ein ähnliches Verhalten zeigt die Glyoxalsäure. Dagegen erweisen sich β -Oxybuttersäure, Oxyisobuttersäure, Glutarsäure, Glukose, Fruktose unter allen Umständen als unwirksam. Ebenso negativ verhält sich übrigens die Thioglykolsäure, die wie gezeigt wurde ²⁾, imstande ist, Sauerstoff in Gegenwart von gewaschener Acetonhefe zu übertragen. Aus der folgenden Tabelle XIX ersieht man, dass stets, wenn die extrahierte Muskulatur noch für sich eine gut messbare Sauerstoffzehrung zeigt, diese durch Milchsäure und Glyoxalsäure gesteigert wird, nicht aber, wenn sie völlig inaktiviert ist.

(Siehe Tabelle XIX S. 68—69.)

Von besonderer Wichtigkeit ist nun die Oxydierbarkeit von organischen Phosphorsäuren durch extrahiertes Muskelgewebe, an erster Stelle der Glycerinphosphorsäure. Diese Oxydation ist erheblich stärker als die von Fumar-, Zitronen-, Äpfelsäure, sie wird nur durch die Bernsteinsäureoxydation übertroffen; trotzdem ist sie merkwürdigerweise von den auf diesem Gebiete tätigen Forschern übersehen worden.

1) Skandinav. Arch. Bd. 25 S. 52. 1911.

2) Pflüger's Arch. Bd. 170 S. 428. 1918.

Tabelle
Oxydationssteigerung durch

Vers.- Nr.	Muskel- gewicht	Extraktion			Oxydierbare Substanz
		Zeit	Zahl	Wasser	
121	0,5	30'	4 ×	Leit.-W.	—
	0,5	30'	4 ×	"	$\frac{m}{40}$ - Milchsaurer Na.
122	0,5	45'	4 ×	Leit.-W.	—
	0,5	45'	4 ×	"	$\frac{m}{35}$ - Milchsaurer Na.
123	0,25	nicht extr.	—	—	—
	0,25	" "	—	—	$\frac{m}{40}$ - Milchsaurer Na.
	0,5	40'	2 ×	dest. W.	—
	0,5	40'	2 ×	"	$\frac{m}{50}$ - Milchsaurer Na.
	0,5	1 h 20'	4 ×	"	—
	0,5	1 h 20'	4 ×	"	$\frac{m}{50}$ - Milchsaurer Na.
124	0,2	nicht extr.	—	—	—
	—	—	—	—	$\frac{m}{50}$ - Milchsaurer Na.
	0,5	40'	2 ×	dest. W.	—
	0,5	40'	2 ×	"	—
	0,5	40'	2 ×	"	$\frac{m}{55}$ - Milchsaurer Na.
125	0,5	1 h	4 ×	dest. W.	—
	0,5	1 h	4 ×	"	$\frac{m}{40}$ - Glyoxalsaurer Na.
126	0,5	1 h 15'	3 ×	dest. W.	—
	0,5	1 h 15'	3 ×	"	$\frac{m}{30}$ - Glyoxalsaurer Na.
	0,5	1 h 15'	3 ×	"	$\frac{m}{15}$ - Glyoxalsaurer Na.
127	0,5	50'	2 ×	dest. W.	—
	0,5	50'	2 ×	"	$\frac{m}{20}$ - Glyoxalsaurer Na.

XIX.

Milchsäure und Glyoxalsäure.

Suspensionslösung	Versuchszeit	cmm O ₂	Zunahme %
1,5% Kphosph.	3 h 20'	23	—
1,2% „	3 h 20'	37	60
1,5% Kphosph.	4 h	3	—
1,2% „	4 h	3	—
1,5% Kphosph.	4 h	202	—
1,3% „	4 h	211	—
1,5% „	4 h	34	—
1,3% „	4 h	65	90
1,5% „	3 h	13	—
1,3% „	3 h	24	90
1,5% Kphosph.	3 h 40'	139	—
1,3% „	3 h 40'	128	—
1,5% „	2 h 30'	27	—
1,5% „ + 0,002 Meth.	2 h 30'	33	20
1,3% „	2 h 30'	39	40
1,3% „ + 0,002 Meth.	2 h 30'	51	(30)
1,5% Kphosph.	5 h 30'	15	—
1,0% „	5 h 30'	31	100
1,5% Kphosph.	3 h 30'	1	—
1 % „	3 h 30'	4	—
0,5% „	3 h 30'	5	—
1,5% Kphosph.	4 h 30'	21	—
0,6% „	4 h 30'	38	80

An zweiter Stelle kommt die Oxydation der Hexosephosphorsäure, auf die ich schon in einer der vorigen Mitteilungen hingewiesen habe. Doch ist diese letztere, wie zahlreiche Versuche ergeben haben, nicht nur recht gering, sondern auch nicht einmal konstant. Sie zeigt sich erst bei völliger Extraktion der Muskulatur, weil sonst die Hexosephosphorsäure (und die gleichzeitig von der Herstellung her anwesende Oxalsäure) hemmend auf die Atmung wirkt — auch habe ich grössere Ausschläge nur mit frischen Herbstfröschen, nicht aber mit Hungerfröschen (Winter) erhalten —; ob das einen besonderen Grund hat, lasse ich dahingestellt. Jedenfalls ist die Oxydationsgrösse der Hexosephosphorsäure mit Muskulatur viel geringer als mit Hefesafttrückstand, während umgekehrt die Glycerinphosphorsäure von ersterer erheblich stärker als von diesem oxydiert wird¹⁾. Immerhin erscheint es bemerkenswert, dass dies die einzigen definierten Substanzen sind, die sowohl von Muskel- wie Heferückstand oxydiert werden. Alle anderen genannten Säuren haben keine Wirkung auf den ultrafiltrierten Hefesaft, während umgekehrt „unreine Lävulose“ sowie Glukose und Galaktose in Verbindung mit Phosphat gegenüber dem extrahierten Muskelgewebe inaktiv sind, aber wirksam gegenüber dem Hefemacerationssaft. Von anderen organischen Phosphorsäuren hatte Nukleinsäure eine sehr schwache Wirkung auf den ultrafiltrierten Hefeextrakt, ist dagegen der Muskulatur gegenüber unwirksam; Lecithin ruft in beiden Fällen eine kaum merkliche Aktivierung hervor, die auf abgespaltener Glycerinphosphorsäure beruhen kann. Phytin-Na = Inositphosphorsaures Na (hergestellt durch Umsatz von Phytin mit Natriumoxalat) ist wirkungslos gegenüber der Muskulatur und aktiviert auch den Hefeextrakt nicht deutlich.

Zwei Versuche mit Hexosephosphorsäure sind schon mitgeteilt²⁾. Mehrere andere, 1 Jahr später (Herbst 1918) angestellt, hatten dasselbe Ergebnis. Dagegen erhielt ich in der Zwischenzeit meist nur recht kleine Ausschläge (etwa 10 cmm O₂ mehr als in der Kontrolle in 4—5 Stunden). In zwei Versuchen dieser Art wurde ungefähr der respiratorische Quotient 1 gefunden.

Versuch 128. Je 0,5 g Muskulatur, 4mal mit Leitungswasser in 45 Min. extrahiert.

	In 7 Stunden	cmm O ₂	cmm CO ₂
mit 1,5 % K-Phosphat		10	—
mit 0,04 m Hexosephosphat + 0,3 % K-Phosphat		26	26,5

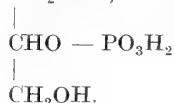
Genauer wurde die Oxydation der Glycerinphosphorsäure verfolgt, da nicht nur die Grösse derselben, sondern auch die naheliegende Möglichkeit, dass enge Beziehungen zur normalen Atmung bestehen, zu einer gründlichen Untersuchung aufforderten.

1) cf. Pflüger's Arch. Bd. 170 S. 465. 1918.

2) Zeitschrift f. physiol. Chem. Bd. 102 S. 28 u. 29. 1908.

Zunächst scheint dies bemerkenswert: Die Oxydation kann jedenfalls nur das Glycerin betreffen ¹⁾; trotzdem wird Glycerin in Gegenwart von Phosphat, und die wie die Glycerinphosphorsäure gebaute Glycerinessigsäure (Monacetin), ebenfalls in Gegenwart von Phosphat, durch Muskulatur nicht im geringsten oxydiert, während Glycerinsäure schwach, höchstens ein Fünftel so viel als Glycerinphosphorsäure aktivierend wirkt. Wie bei der Hexosephosphorsäure ist also auch hier die Phosphorsäure erforderlich, um den Sauerstoff auf das organische Molekül zu übertragen.

Benutzt wurden von mir vor allem zwei Merck'sche Präparate, ein frisch bezogenes: glycerinphosphorsaures Kalium 50%, und ein älteres: Glycerinphosphorsäure, etwa 40%, das vor Gebrauch mit NaOH neutralisiert wurde; im letzteren befanden sich einige Prozent abgespaltene Phosphorsäure, im ersteren nur eine Spur. Beide Präparate sind nach Angaben der Firma durch Kondensation von Glycerin und Phosphorsäure gewonnen und müssten demnach der symmetrischen Formel (II) von Willstätter entsprechen: $\text{CH}_2\text{OH}^2)$



Nach Tutin und Hann ³⁾ soll es sich auch in diesem Fall um ein Gemisch symmetrischer und asymmetrischer Säure handeln. Diese letztere müsste dann zu gleichen Teilen aus d- und l-Säure bestehen, während die natürliche Glycerinphosphorsäure links dreht. In einigen späteren Versuchen kam glycerinphosphorsaures Na (kristallisiert, Kahlbaum) zur Verwendung, was ebenso wirksam war wie die Merck'schen Präparate.

Ein Vergleich der Atmungsregung durch Muskelkochsaft und des Oxydationsvorgangs in Gegenwart von Glycerinphosphorsäure ergibt: Bei Extraktion der Muskulatur mit Leitungswasser wird die Oxydation erheblich verringert, aber doch nicht so stark wie die Atmungsregung durch Kochsaft; daher ist nach Extraktion mit Leitungswasser die Oxydation mit Glycerinphosphorsäure erheblich höher als die Atmungsgeschwindigkeit, während sonst erstere gegenüber letzterer mehr oder weniger zurückbleibt. Vor allem hält sie zwar mehrere Stunden an, der Abfall ist aber steiler als bei der Atmungsregung. Die Extraktionszeit wirkt ähnlich, vielleicht noch stärker auf die nachfolgende Oxydationsgrösse und Steilheit des Abfalls wie bei der Kochsafterregung ein. Durch Methylenblau wird die Oxydation ein wenig gesteigert. Gegen Blausäure und Narkotika ist die Oxydation

1) Die Möglichkeit, dass Glycerinphosphorsäure den Sauerstoff nur überträgt, und dass Muskelsubstanz oxydiert wird, wird durch das Folgende zwar nicht ausgeschlossen, aber sehr unwahrscheinlich.

2) Berl. Ber. Bd. 37 S. 3753. 1904.

3) Zitiert nach Hoppe-Seyler's Handbuch d. physiol.-chem. Analyse. 8. Aufl., S. 95.

Tabelle XX.

Vers.- Nr.	Extraktion		Glycerin- phosph. konz.	Suspensionsflüssigkeit und Zusätze	Versuchs- zeit	mm O ₂	% Hemmung od. Steigerung
	Zeit	Wasser					
129	1 h 5'	Leit.-W.	—	1,5% Kphosph. Muskelkochsft.	4 h 40'	4	—
	1 h 5'	"	—	"	"	53	—
	1 h 5'	"	m 12	0,5% Kphosph. "	"	92	—
	1 h 10'	dest. W.	—	1,5% ⁰ / ₀ Muskelkochsft.	"	7	—
	1 h 10'	"	—	"	"	214	—
	1 h 10'	"	m 18	0,5% Kphosph. "	"	140	—
130	1 h 10'	dest. W.	—	1,5% Kphosph. Muskelkochsft.	5 h	16	—
	1 h 10'	"	—	"	"	230	—
	1 h 10'	"	m 70	1,2% Kphosph. "	"	113	—
	1 h 10'	"	m 70	1,2% ⁰ / ₀ " + 0,002 Meth.	"	130	+ 15
	1 h 10'	"	m 70	"	"	185	—
	1 h 10'	"	m 20	0,5% ⁰ / ₀ "	"	—	—
131	1 h 15'	dest. W.	—	1,5% Kphosph. "	4 h	5	—
	1 h 15'	"	m 25	0,8% ⁰ / ₀ "	"	140	—
	1 h 15'	"	m 10	0,8% ⁰ / ₀ "	"	142	—
132	45'	dest. W.	—	1,5% Kphosph. Muskelkochsft.	4 h	11	—
	45'	"	—	"	"	263	—
	45'	"	m 25	0,8% ⁰ / ₀ Kphosph. "	"	179	—
	45'	"	m 25	0,8% ⁰ / ₀ " + 0,002 Meth.	"	190	+ 8

133	1 h 20'	dest. W.	—	0,35% NaCl + 0,3% Kphosph.	3 h	5	—
	1 h 20'	"	m 25	0,35% NaCl	"	158	—
	1 h 20'	"	m 25	7% Äthylurethan	"	38	75
	1 h 20'	"	m 25	11% "	"	9	95
	1 h 20'	"	m 25	n 250 KCN.	"	7	95
133a	1 h 10'	dest. W.	—	Kphosph.	4 h	5	—
	1 h 10'	"	m 12	NaCl	"	93	—
	1 h 10'	"	m 25	NaCl	"	85	—
	1 h 10'	"	m 50	NaCl	"	70	—
134	1 h 50'	dest. W.	—	0,65% NaCl	3 h	5	—
	1 h 50'	"	m 20	0,35% NaCl	"	72	—
	1 h 50'	"	m 20	9% Äthylurethan	"	15	80
	1 h 50'	"	m 20	gesätt. Phenylurethan	"	26	—
135	1 h 5'	dest. W.	—	1,5% Kphosph.	1 h	3	—
	1 h 5'	"	m 25	0,3% NaCl.	"	37	—
	1 h 5'	"	m 25	n 2000 KCN	"	24	35

unempfindlicher als die Atmung. Die Hemmungen betragen: durch $\frac{n}{2000}$ -KCN etwa 30 %, $\frac{n}{500}$ 85 %, $\frac{n}{250}$ 95—100 %; durch Äthylurethan: 3,5 %:0; 7 %:50—70 %; 9 %:80 %; 11 %:90—95 %; Phenylurethan gesättigt: 55 %. In Sauerstoff wurde die Atmung gegenüber Luft etwas höher gefunden; es liegt dies aber wahrscheinlich nur an besserer Sauerstoffversorgung, denn der Mehrbetrag beträgt nur etwa 10—15 %.

Das Oxydationsoptimum liegt bei $\frac{m}{20}$ Glycerinphosphorsäure; darüber hinaus nimmt die Atmung jedenfalls nicht mehr zu, während sie bei schwächerer Konzentration geringer ist. — Eine Anwesenheit von anorganischem Phosphat ist für die Oxydation der Säure im Gegensatz zur Atmung nicht erforderlich. Dass endlich auch gewaschene Lebergranula Glycerinphosphorsäure oxydieren, ist schon im Versuch 103 gezeigt. — Das Muskelgewicht in allen Versuchen der Tab. XX betrug 0,5 g.

(Siehe Tabelle XX S. 72—73.)

Es ist nun bemerkenswert, dass auch die Atmung der ungewaschenen Muskulatur durch Glycerinphosphorsäure gesteigert wird, bzw. dass die Oxydation der Säure auch dann noch in einem genügenden Umfang stattfindet, um den Sauerstoffverbrauch erheblich zu erhöhen. Doch ist diese Erhöhung nicht so stark wie die Oxydationserregung durch extrahiertes Muskelgewebe. Für die absoluten Zahlen ist zu bedenken, dass die für diese Messungen benutzte Menge Muskulatur nur 0,15—0,2 g gegenüber 0,5 g für ausgewaschene Muskeln beträgt. Auch unter Berücksichtigung dieses Umstandes ist der absolute Mehrbetrag des Sauerstoffverbrauchs doch meist erheblich kleiner als der Gesamtverbrauch der extrahierten Muskulatur. Dies liegt offenbar an zwei Gründen. Einmal ist doch die Sauerstoffversorgung in luftgesättigter Lösung nur gerade knapp ausreichend, um die Maximalatmung der fein verteilten Muskulatur zu ermöglichen. Wird diese aber noch gesteigert, so kommt die Sauerstoffdiffusion als beschränkender Faktor in Frage. Zweitens hemmt offenbar die Glycerinphosphorsäure neben gleichzeitiger Oxydation auch etwas den eigentlichen Atmungsvorgang. Denn die CO_2 -Bildung wird ein wenig verringert. Wie wir im folgenden sehen, liefert die Glycerinphosphorsäureoxydation einen sehr kleinen respiratorischen Quotienten; wir können daher schliessen, dass hier neben einer schwach gehemmten Atmung die Säure mehr oder minder umfangreich oxydiert wird. Zerriebene Leber und (nicht gewaschene) Lebergranula geben eine erheblich grössere Oxydationssteigerung mit Glycerinphosphorsäure als die Muskulatur.

Tabelle XXI.

Vers.-Nr.	Substanzgewicht	Glycerinphosphorsäurekonz.	Ver- suchszeit	cmm O ₂ ohne Glyc.	cmm O ₂ mit Glyc.	cmm CO ₂ ohne Glyc.	cmm CO ₂ mit Glyc.
136	0,2 g Muskel	$\frac{m}{25}$ {	2 h 4 h 30'	129 192	162 239	— —	— —
140	0,15 g Muskel	$\frac{m}{25}$	3 h 30'	225	241	257	255
150	0,2 g Muskel	$\frac{m}{50}$	2 h	80	97	—	—
150 a	0,15 g Muskel	$\frac{m}{20}$	5 h	234	225	251	187
150 b	0,2 g Muskel	$\frac{m}{20}$	4 h	348	416	—	—
151	0,3 g zerrie- bene Leber}	$\frac{m}{40}$ {	1 h 2 h	149 271	210 380	— —	— —
152	0,15 g zerrie- bene Leber}	$\frac{m}{40}$	3 h 30'	60	124	—	—
153	0,3 g zerrie- bene Leber}	$\frac{m}{40}$ {	1 h 2 h	132 228	160 270	— —	— —
154	0,75 ccm Gra- nulasusp. .}	$\frac{m}{30}$ {	1 h 30' 4 h 50'	138 294	146 392	— —	— —

Bei der Oxydationserregung durch Glycerinphosphorsäure wird Kohlensäure gebildet und Phosphorsäure abgespalten. Die CO₂-Bildung ist indes gering und beträgt $\frac{1}{10}$ — $\frac{1}{10}$ des O₂-Verbrauchs. Andererseits wird auf ein Molekül Sauerstoff ungefähr ein Molekül Phosphorsäure abgespalten. Neben einer grossen Zahl von Kontrollen zur P-Bestimmung wurden fünf Serien zu je zwei bis drei Einzelversuchen durchgeführt, bei denen gleichzeitig die abgespaltene Phosphorsäure und — in einem aliquoten Teil — der aufgenommene Sauerstoff gemessen wurde. In mehreren Fällen wurde neben dem Hauptversuch das Verhältnis beider Grössen auch bei teilweise sowie annähernd vollständig gehemmter Oxydation (mit Äthylurethan und KCN) bestimmt. Wie die Tab. XXIII a zeigt, ist dieser Quotient $\frac{[O_2]}{[H_3PO_4]}$ in den fünf Hauptversuchen 0,82; 1,23; 1,09; 0,94; 1,15; im Durchschnitt 1,05. Die Zahlen enthalten keinen sicheren Beweis, dass die Spaltung genau im stöchiometrischen Verhältnis stattfindet. Dies letztere ist bei dem allmählichen Nachlassen der Oxydation in den 6—7 Versuchsstunden auch kaum zu erwarten. Andererseits

enthalten sie auch keinen Gegenbeweis, und wenn man die nicht zu vermeidenden Ungenauigkeiten im Vergleich und in der Berechnung der Parallelversuche in Betracht zieht, darf man sagen, dass jedenfalls annähernd aufgenommener Sauerstoff und abgespaltene Phosphorsäure in allen Fällen äquimolekular sind. Für den Umstand, dass auf ein Molekül O_2 etwa ein Molekül H_3PO_4 abgespalten wird, bei geringer, aber wechselnder CO_2 -Bildung, kommen zwei verschiedene Erklärungen in Betracht. Entweder betrachtet man diese Zahlen nur als einen Mittelwert, der unter ähnlichen, wenn auch nicht identischen Bedingungen: Versuchszeit, Glycerinphosphatkonzentration, Muskulaturvorbehandlung usw. erreicht wird, aber weiter nichts besagt, als dass die verschiedenen Moleküle der Lösung verschieden weit zertrümmert werden, einige unter Abspaltung der Phosphorsäure total zu CO_2 verbrannt, andere nur gespalten, andere endlich teils gespalten, teils mehr oder weniger oxydiert werden. Auf der anderen Seite kann man auch annehmen, dass wenigstens zur Hauptsache ein Zerfall in stöchiometrischer Proportion stattfindet, der höchstens durch geringe Nebeneinflüsse, wie etwa allmählich ungleichmässiges Ineinandearbeiten der Oxydationsfermente, in seiner Reinheit getrübt wird. Allerdings kämen hier vorwiegend nur gleichzeitige Abspaltung der Phosphorsäure und Oxydation in Betracht. Wie und in welchem Masse dabei Kohlensäure entsteht, ist aus einer gemeinsamen Formel kaum abzuleiten. —

Tabelle XXII.

 CO_2 -Bildung bei der Glycerinphosphatoxydation.

(Extraktion mit destilliertem Wasser. Als Zusatz Kaliumphosphat.)

Vers.-Nr.	Muskelgewicht	Extrakt.-Zeit	Glyceroph.konz.	Versuchszeit	cmm O_2	cmm CO_2	Resp. Quot. ¹⁾
155	0,5 g	50'	—	4 h 30'	21	—	—
	0,5 g	50'	$\frac{m}{25}$	4 h 30'	201	67	0,3
156	0,5 g	1 h 15'	—	4 h	5	—	—
	0,5 g	1 h 15'	$\frac{m}{30}$	4 h	140	58	0,4
157	0,5 g	1 h 20'	—	4 h	10	—	—
	0,5 g	1 h 20'	$\frac{m}{20}$	4 h	193	75	0,35

1) Es ist entsprechend der Kontrolle ohne Glycerinphosphat Sauerstoff und CO_2 (= $\frac{3}{4}$ des Sauerstoffs) in Abzug gebracht.

Tabelle XXII (Fortsetzung).

Vers.-Nr.	Muskelgewicht	Extrakt-Zeit	Glyceroph.konz.	Versuchszeit	cm O ₂	cm CO ₂	Resp. Quot.
158	0,45 g	1 h 20'	—	4 h 30'	18	—	—
	0,45 g	1 h 20'	$\frac{m}{40}$	4 h 30'	164	24	0,1
159	0,45 g	1 h 15'	—	6 h	15	—	—
	0,45 g	1 h 15'	$\frac{m}{50}$	6 h	183	42	0,2
160	0,45 g	1 h	—	5 h	7	—	—
	0,45 g	1 h	$\frac{m}{12}$	5 h	185	58	0,3

Methodik und Ausführung der Phosphorsäure-Versuche: Wenn man in der Lösung abgespaltene Phosphorsäure bestimmen will, neben ungespaltener Glycerinphosphorsäure, ist zunächst eine Trennung beider erforderlich. Diese ist sehr einfach zu erreichen durch Fällung mit Ba(OH)₂ in der Kälte, bei der die Glycerinphosphorsäure in genügend verdünnter Lösung gelöst bleibt. Die Löslichkeit des synthetisch hergestellten glycerinphosphorsäuren Ba in der Kälte wird zu 2:100 angegeben¹⁾. Daher wurden Konzentrationen von $\frac{m}{20} - \frac{m}{25}$ Glycerinphosphat benutzt, die durch Ba(OH)₂-Zusatz dann noch um $\frac{1}{3}$ oder $\frac{1}{4}$ verdünnt werden. Der Ba-Salzgehalt ist dann etwa 1,5%. Wie Kontrollen ergeben, wird die Glycerinphosphorsäure so nicht gefällt; vielmehr sind die geringen, quantitativ kaum messbaren Spuren freier Phosphorsäure, die aus Glycerinphosphatlösungen auf diese Weise noch gefällt werden, auf einen minimalen Gehalt der Lösungen an freier Phosphorsäure zu beziehen, wie aus Versuchen mit verschiedener Verdünnung hervorgeht. Der Bariumphosphatniederschlag (der zugleich Bariumkarbonat enthält) wurde durch Zentrifugieren und Waschen in der Zentrifuge gereinigt, dann mit etwa 60% H₂SO₄ zersetzt, wobei höchstens 1,5 ccm konz. H₂SO₄ benutzt wurde. Das BaSO₄ wurde durch Zentrifugieren entfernt, der Niederschlag noch einmal ausgewaschen und dann in der schwefelsauren Lösung das Phosphat nach der alkalimetrischen Methode von Neumann bestimmt²⁾. Da es sich hier um Mengen von 1 mg P handelt, war zunächst festzustellen, ob die Methode in diesem Bereich noch brauchbar ist. Das ist in der Tat der Fall, wenn man die Verbesserungen von Gregersen³⁾ berücksichtigt, Fällung der Phosphorsäure in einem Volumen von 50 ccm in Gegenwart von 12—15% Ammoniumnitrat; ferner — besonders wichtig: nach Schluss der vorläufigen Titrierung, Ansäuern mit $\frac{n}{10}$ -HCl, Weg-

1) Hoppe Seylers Handbuch d. physiol. chem. Analyse S. 95. 8. Aufl.

2) Hoppe-Seyler's Handbuch S. 554.

3) Z. f. physiol. Chemie Bd. 53 S. 453. 1907.

kochen der Kohlensäure und endgültige Titration (unter Benutzung von CO_2 -freier NaOH). Nur habe ich statt der von Gregersen als Zusatz zum Fällungsmedium empfohlenen 5 ccm konzentrierter Schwefelsäure mich mit den für die Bariumphosphatzerersetzung verwandten 1—1,5 ccm begnügt und noch 1,5 ccm konzentrierte HNO_3 hinzugegeben. Sonst wird öfters die Ausscheidung sehr geringer Phosphatmengen durch die Schwefelsäure verhindert. — Titriert wurde aus Bequemlichkeit bei den so sehr geringen Phosphormengen mit $\frac{n}{10}$ -Massflüssigkeiten, statt, wie

üblich, mit $\frac{n}{2}$. Genauer werden die Bestimmungen dadurch nicht, denn

sie sind auch so auf $0,5 \text{ cmm } \frac{n}{10} = 0,1 \text{ ccm } \frac{n}{2}$ ungenau. Es ist in diesem

Fall erforderlich, zum Wegkochen des Ammoniaks 15—20 ccm $\frac{n}{10}$ - NaOH im Überschuss zuzugeben und auf ein kleines Volumen einzuengen, weil sonst die Entfernung des Ammoniaks über 1 Stunde dauern kann.

Abgesehen von den erwähnten Kontrollen bezüglich Nichtausfällung der Glycerinphosphorsäure und bezüglich der Genauigkeit der Methode mit gemessenen KH_2PO_4 -Lösungen (Kahlbaum'sches Salz, zur Analyse nach Sörensen) musste noch festgestellt werden, ob nach gut einstündiger Auslaugung der Muskulatur mit destilliertem Wasser a) nach Vermischen mit Glycerinphosphat + NaCl -Lösung (isotonisch) direkt freie Phosphorsäure nachzuweisen ist, b) ob durch sechsständiges Schütteln der Muskulatur in 0,65 %iger NaCl -Lösung noch eine weitere Menge Phosphat an die Lösung abgegeben wird. In beiden Fällen wird nur ein ganz schwach positives Resultat erhalten, das nicht mehr zu einer quantitativen Bestimmung ausreicht; es ist also durch die 1—1¼ stündige Auslaugung der fein zerschnittenen Muskulatur das anorganische Phosphat fast restlos entfernt; und beim momentanen Zusammenbringen der Muskeln mit Glycerinphosphorsäure wird keine Phosphorsäure frei. Doch wurde auf Grund von Schätzungen für das anorganische Phosphat des benutzten Präparates und für das aus der Muskulatur in der Versuchszeit ausgelaugte Phosphat eine Korrektur an den Werten vorgenommen, die zusammen durchschnittlich 1,5—2 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH betrug. —

Es gibt nun einen sehr schönen Beweis dafür, dass, abgesehen von dieser Korrektur, die am Schluss gefundene Phosphorsäure nicht nur durch die Anwesenheit der Muskulatur abgespalten ist, sondern in unmittelbarem Zusammenhang mit dem Oxydationsprozess. Hemmt man nämlich diesen durch $\frac{n}{250}$ - KCN fast vollständig, so ist (nach Abzug der

Korrektur) in dem Vergleichsversuch mit $\frac{n}{250}$ - KCN auch nur eine äusserst geringe Phosphorsäuremenge abgespalten, so dass die Hemmung beider Prozesse genau gleich ist. Und ein äh-

liches Resultat erhält man, wenn man die Oxydation durch 7% Äthylurethan etwa um 60–70% hemmt — dann ist auch die Phosphorsäurespaltung um einen ähnlichen Betrag verringert. Allerdings wird in diesem Falle die Hemmung etwas geringer gefunden; dies kann aber mit der progressiven Wirkung des Urethans zusammenhängen, da der Atmungsversuch erst $\frac{1}{2}$ Stunde nach Zusatz des Narkotikums beginnen kann, der Phosphorsäureversuch aber unmittelbar beginnt. Es muss daher für den Atmungsversuch ein hoher extrapoliertes Betrag hinzuaddiert werden. Eine solche Korrektur für die erste halbe Stunde nach Vermischen der Muskulatur mit Glycerinphosphat ist auch in den anderen Oxydationsversuchen anzubringen, weil die Oxydationsgeschwindigkeit mit der Zeit nachlässt, der Phosphorsäureversuch aber unmittelbar nach der Mischung beginnt, der Sauerstoffversuch aus methodischen Gründen erst $\frac{1}{2}$ Stunde danach. Doch ist diese Korrektur in den 6–7stündigen Versuchen nicht so sehr gross und leichter berechenbar: auch wurde diese Grösse gelegentlich direkt bestimmt, indem neben einem wie üblich ausgeführten Atmungsversuch in einem zweiten das Glycerinphosphat in den sackförmigen Anhang eines Atmungsgläschens (das sonst für CO_2 -Bestimmung dient) gefüllt und nach Schluss der Hähne in die Muskelaufschwemmung umgekippt wurde. In diesem Falle wird die gesamte von der Vermischung an aufgenommene Sauerstoffmenge gemessen. —

In der Regel wurde für den Phosphorsäureversuch die zehnfache Muskelmenge und zehnfache Flüssigkeitsmenge wie für die Sauerstoff-Versuche benutzt. Näheres ist aus der Tabelle XXIV zu ersehen. Die Suspension wurde während der Versuchszeit in Erlenmeyer-Kölbchen im Thermostaten von 22°C . stark geschüttelt — am Schluss ein aliquoter Teil der Lösung (im Durchschnitt 15 ccm) für die Phosphorsäurebestimmung verwandt. Diese Lösung wurde in einigen Versuchen mittels Wasserstrahlpumpe durch gehärtete Filter abgenutscht, in anderen Fällen durch scharfes Zentrifugieren gewonnen. Letzteres ist empfehlenswerter, weil die Filterporen durch die zerschüttelte Muskulatur schnell verstopft werden. Für die Umrechnung des Volumens wurde das spez. Gewicht der Muskulatur = 1 gesetzt und die Annahme gemacht, dass die Phosphorsäure in der Muskulatur in gleicher Konzentration wie in der Flüssigkeit enthalten sei. Beide Voraussetzungen treffen natürlich nicht genau zu.

Zuerst seien einige Kontrollbestimmungen angeführt, die mit KH_2PO_4 -Lösung (Sörensen) ausgeführt sind.

1. 2 ccm $\frac{m}{100}$ enthalten theoretisch 0,62 mg P; direkt nach Neumann bestimmt: 5,6 ccm $\frac{n}{10}$ -NaOH = 0,62 mg P;
2. 5 ccm $\frac{m}{100}$; theoretisch 1,55 mg P; mit BaOH gefällt, mit H_2SO_4 zersetzt, nach Neumann: 15,0 $\frac{n}{10}$ -NaOH = 1,66 mg P;

3. 5 ccm $\frac{m}{100}$, genau wie Versuch 2 behandelt: $13,7 \frac{n}{10} = 1,52$ mg P;
 4. 5 ccm $\frac{m}{100}$ mit Zusatz von 5 ccm $\frac{m}{10}$ -Glycerinphosphat, mit BaOH gefällt und wie oben angegeben behandelt: $15,5 \frac{m}{10}$ -NaOH = 1,72 mg P.

Nach direkten Bestimmungen sind in 5 ccm $\frac{m}{10}$ -Glycerinphosphat schätzungsweise 0,05—0,1 mg P (anorganisch) enthalten.

Schilderung eines durchgeführten Versuchs (160): 22 g Muskulatur in 1 Std. 15 Min. 4mal mit je 800 dest. Wasser gewaschen, auf 44 g abgenutscht. Im Sauerstoffversuch je 1 g (= 0,5 g Ausgangsmenge) im Phosphorsäureversuch je 10 g benutzt; beide Versuche 6 Std. 10 Min. bei 22° C.

I. Sauerstoffversuch:

1. 1 g Muskulatur mit 0,9 ccm K_2HPO_4 (1,5%) + 0,9 NaCl (0,65%): 15 cmm O_2 ;
2. 1 0,9 ccm $\frac{m}{12}$ -Glycerinphosphat + 0,9 NaCl: 183 cmm O_2 ;
3. 1 0,9 ccm NaCl; Zusatz von 0,9 Glycerinphosphat, nach Schluss des Hahnes durch Umkippen: 212 cmm O_2 ;
4. 1 0,9 ccm $\frac{m}{12}$ Glycerinphosphat + 0,75 NaCl + $0,15 \frac{n}{12}$ -KCN (= $\frac{n}{250}$ -KCN): 16 cmm O_2 ;
5. 1 0,9 ccm Glyc. + 0,4 NaCl + 0,5 Äthylurethan 40% (= 7% Äth.): 63 cmm O_2 .

Für (2) anzubringende Korrektur für $\frac{1}{2}$ Stunde O_2 -verbrauch vor Beginn unter Abzug des Verbrauchs für die letzte halbe Versuchsstunde = 20 ccm ergibt 203 cmm O_2 .

Für (5) anzubringende Korrektur, ebenso berechnet: 14 = 77 cmm O_2 .
 Für Berechnung des Hauptversuchs benutzt (3): 212 cmm O_2 = 0,304 mg = 0,0095 Millimol.

Für (4) 17 cmm O_2 = 0,0008 Millimol = 92% Hemmung.

Für (5) 77 cmm O_2 = 0,0035 Millimol = 65% Hemmung.

Phosphorsäureversuch:

- 3a. 10 g Muskulatur + 9,0 Glycerinphosphat $\frac{m}{12}$ + 9,0 NaCl;
- 4a. 10 + 9,0 $\frac{m}{12}$ + 7,5 NaCl + 1,5 KCN $\frac{n}{12}$;
- 5a. 10 + 9,0 $\frac{m}{12}$ + 4,0 NaCl + 5,0 Äthylurethan 40%.

Je 15 ccm (von 28) zur P-Bestimmung benutzt, durch Zentrifugieren gewonnen:

3a gibt in 15 ccm: 19,3 ccm $\frac{n}{10}$ -NaOH ab 2 ccm Korrektur = 17,3

4a gibt in 15 „ 3,6 „ „ „ „ „ „ = 1,6

5a gibt in 15 „ 9,4 „ „ „ „ „ „ = 7,4.

2,8 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH entsprechen 0,01 Millimol H_3PO_4 . Es ergibt sich umgerechnet auf 28 ccm

in 3a) 32,3 $\frac{n}{10}$ -NaOH = 0,116 Millimol. In $\frac{1}{10}$ Menge 0,0116 Millimol.

„ 4a) 3,0 $\frac{n}{10}$ -NaOH = 0,011 Millimol. Hemmung 90 %.

„ 5a) 13,8 $\frac{n}{10}$ -NaOH = 0,049 Millimol. Hemmung 58 %.

Es ist also das Verhältnis $\frac{[O_2]}{[H_3PO_4]}$ in allen drei Fällen fast dasselbe = 0,82.

Auf diese Weise sind die Daten der Tab. XXIII ermittelt. Extraktion stets viermal mit 800 dest. Wasser in 1 Std. 10 Min. bis 1 Std. 50 Min. Glycerinphosphat, KCN, Äthylurethan- und NaCl-Konzentration stimmen in allen Parallelversuchen genau überein. Das Muskelgewicht der Atmungsversuche betrug stets je 0,5 g umgerechnet auf das Ausgangsgewicht; bei den Phosphorsäureversuchen ist das Vielfache des Gewichts angegeben im Vergleich zu den O_2 -Messungen, ferner das Gesamtvolumen der Flüssigkeit (spez. Gewicht des Muskels = 1 gesetzt) und die für die Bestimmung benutzte Menge.

(Siehe Tabelle XXIII S. 82—83.)

Aus Tab. XXIII berechnen sich für die Quotienten $\frac{[O_2]}{[H_3PO_4]}$, bezogen auf die gleiche Menge Muskulatur, und für die Hemmungen durch KCN und Äthylurethan die in der folgenden Tab. XXIII a wiedergegebenen Grössen.

Betrachten wir zum Schluss dieses Kapitels noch einmal die Rolle der Phosphorsäure in den oxydierten Molekülen, so muss sie uns sehr merkwürdig erscheinen. Nur durch ihre Einführung in das Glycerin- bzw. Hexosemolekül werden diese dem Angriff der Oxydationsfermente zugänglich. Bedenken wir, dass auch bei der Gärung die Bildung der Hexosephosphorsäure für den Zuckerzerfall unentbehrlich ist, und ferner, dass bei der Atmung sich offenbar dasselbe Coferment wie in den Anfangsstadien der Gärung betätigt, so können wir die Hypothese aufstellen, dass ein grosser Teil der Nährstoffmoleküle erst durch Verbindung mit Phosphorsäure für die Stoffwechsellzyme angreifbar wird, und dass diese Verkoppelung der Anwesenheit des Coferments als einer Milieubedingung bedarf. (Dass das Coferment nur als Milieubedingung wirkt, ist aus kinetischen Gründen nahegelegt, da seine Konzentration, unabhängig von der Menge der anwesenden

Tabelle

Versuchs-Nr.	Glycerinphosphatkonzentration und Zusätze	Versuchszeit	O ₂ -Versuch		
			emm O ₂	Korrektur für Anfangszeit	Millimol O ₂
160	—	6 h 10'	15	—	—
	$\frac{m}{35}$	6 h 10'	212	—	0,0095
	$\frac{m}{35} + \frac{n}{250}$ -KCN	6 h 10'	16	1	0,0008
	$\frac{m}{35} + 7\%$ Äthylurethan . . .	6 h 10'	63	14	0,0035
161	—	6 h	9	—	—
	$\frac{m}{35}$	6 h	191	36	0,010
162	—	6 h 10'	9	—	—
	$\frac{m}{30}$	6 h 10'	96	17	0,0050
163	—	7 h	8	—	—
	$\frac{m}{25}$	7 h	258	23	0,0126
	$\frac{m}{25} + \frac{n}{250}$ -KCN	7 h	2	—	0,0001
164	—	6 h 5'	11	—	—
	$\frac{m}{30}$	6 h 5'	240	28	0,0120
	$\frac{m}{30} + \frac{n}{250}$ -KCN	6 h 5'	15	2	0,0008
	$\frac{m}{30} + 7\%$ Äthylurethan . . .	6 h 5'	49	ca. 24	0,0033

Zymase, nicht aber seine relative Menge für die Gärungsgeschwindigkeit massgebend ist ¹⁾.) Wenn man diese Hypothese akzeptiert, so kann man auch leicht einsehen, warum Phosphat ein so hervorragend günstiges Milieu für die Atmung darstellt: es würde sich eben chemisch am Oxydationsmechanismus beteiligen. Wir verstehen ferner, warum die Glycerinphosphatoxydation keiner Zugabe von anorganischem Phosphat und Coferment bedarf. Anders bei den mehrbasischen Säuren: von denjenigen, deren Oxydation sich im übrigen wie die Atmung verhält, könnte man dann vermuten, dass sie zur Verkoppelung

¹⁾ Zeitschr. f. physiol. Chemie Bd. 102 S. 185. 1918.

XXIII.

P-Versuch				
Vielfaches des Muskel- gewichts	Gesamt- flüssigkeit ccm	Zur P.be- stimmung ccm	$\frac{n}{10}$ -NaOH (korr.)	Millimol H_3PO_4 in Gesamt- flüssigkeit
—	—	—	—	—
10	28	15	17,3	0,116
10	28	15	1,6	0,011
10	28	15	7,4	0,049
—	—	—	—	—
9	19	10	10,7	0,073
—	—	—	—	—
12	27,5	15	8,4	0,055
—	—	—	—	—
10	25,5	17	24,6	0,134
10	25,5	17	1,2	0,006
—	—	—	—	—
10	28	15	15,3	0,104
10	28	15	1,8	0,012
10	28	15	7,6	0,052

gar kein oder nur eine Spur Coferment es bedürften, schliesslich die Bernsteinsäure aber auch ohne jedes Phosphat oxydiert werden kann. Dagegen benötigte die Milchsäure sowohl Coferment als Phosphat. Gelegentlich habe ich versucht, ob vielleicht die Glycerinphosphorsäure selbst als Coferment wirkt, und bei ihrem Zusatz die Milchsäure oder Fumarsäure stärker oxydiert werden (d. h. die Oxydationsgeschwindigkeit die Summe der beiden einzelnen Oxydationsgrössen übersteigt); dies ist aber nicht der Fall. Man könnte noch die Frage aufwerfen, ob alle oxydierbaren Säuren von demselben Enzym oder von verschiedenen oxydiert werden. Für die Bernsteinsäure ist ein solches selbständiges Enzym sehr wahrscheinlich, da diese Oxydation ganz

Tabelle XXIIIa.

Vers.-Nr.	Glycerinphosphat- konzentration und Zusätze	O ₂ -Versuch		P-Versuch			O ₂ H ₃ PO ₄
		Milli- mol O ₂	Hem- mun- gen in Proz.	Viel- faches	Milli- mol H ₃ PO ₄	Hem- mun- gen in Proz.	
160	$\frac{m}{35}$	0,0095	—	10	0,116	—	0,82
	$\frac{m}{35} + \frac{n}{250}$ -KCN	0,0008	92	10	0,011	92	(ca. 0,7)
	$\frac{m}{35} + 7\%$ Äthylurethan	0,0035	65	10	0,049	55	0,73
161	$\frac{m}{25}$	0,010	—	9	0,073	—	1,23
162	$\frac{m}{30}$	0,0050	—	12	0,055	—	1,09
163	$\frac{m}{25}$	0,0126	—	10	0,134	—	0,94
	$\frac{m}{25} + \frac{n}{250}$ -KCN	0,0001	99	10	0,006	96	—
164	$\frac{m}{30}$	0,0120	—	10	0,104	—	1,15
	$\frac{m}{30} + \frac{n}{250}$ -KCN	0,0008	93	10	0,012	88	(ca. 0,7)
	$\frac{m}{250} + 7\%$ Äthylurethan	0,0033	72	10	0,052	50	0,65
Aus den 5 Hauptversuchen berechnet Durchschnitt:							1,05

anderen Gesetzen folgt als die ihr nachfolgende Fumarsäureoxydation und auch als die übrigen Verbrennungsvorgänge. Für die anderen Stoffe lasse ich die Frage dahingestellt. Fumarsäure, Äpfelsäure, Zitronensäure sind chemisch sehr nahe verwandt. Sollte für jeden besonders gebauten Stoff und für jede Oxydationsstufe ein eigenes Enzym vorhanden sein, so würde diese ja nicht von der Hand zu weisende Möglichkeit den Erforscher des vitalen Oxydationsprozesses vor eine quantitativ unübersehbare Aufgabe stellen.

Zusammenfassung.

Die Untersuchung beschäftigt sich vor allem mit der Atmung fein zerschnittener Froschmuskulatur, ferner ähnlich behandelten

Lebergewebes und intakter Muskeln. Die wesentlichen experimentellen Ergebnisse sind:

Kap. 1. Sieht man von der Atmungssteigerung während der Erholungsperiode ab (Parnas), so beträgt die Atmungsgrösse von ruhenden intakten Froschmuskeln in Ringer-Lösung bei 22° C pro 1 g und 1 Stunde 30–48 cmm O₂, sowohl in 60 % wie 100 % Sauerstoff. Die Atmung ist also nicht vom Sauerstoffpartialdruck abhängig. In Luft ist die Atmung deshalb geringer, weil hier die Diffusionsgeschwindigkeit des Gases der begrenzende Faktor ist.

Kap. 2. Durch Zerschneidung der Muskeln wird die Atmung enorm gesteigert und beträgt unter optimalen Bedingungen: sehr feiner Aufteilung der Muskelsubstanz und Aufschwemmung in mit K₃HPO₄ isotonisch gemachtem Muskelkochsaft pro 1 g und 1 Stunde 400–540 cmm O₂, was dem zwölffachen Werte der Atmung intakter Muskeln entspricht. Unter diesen Umständen kann die Atmung 7 Stunden konstant sein, während sie bei Aufschwemmung in 1,5 % K₃HPO₄ infolge der Auslaugung von Stoffen aus den Muskelfetzen im Laufe von 2–4 Stunden mehr und mehr abfällt. Auch hier ist die Atmung unabhängig vom Partialdruck des Sauerstoffs und daher bei genügender Aufteilung in Luft und in reinem Sauerstoff gleich. Mechanische Schädigungen ohne Kontinuitätstrennung steigern die Atmung ebenfalls.

Kap. 3. Die Atmung des zum Vergleich herangezogenen Lebergewebes lässt in Sauerstoff und luftgesättigter Lösung nur solche Unterschiede erkennen, die sich aus der Diffusionsgeschwindigkeit als Grenzfaktor der Oxydationsgrösse erklären. Dagegen findet beim völligen Zerstören der Leberzellen durch Zerklopfen des Gewebes im Mörser (nach Warburg) in konzentrierten Suspensionen öfters eine nicht sehr erhebliche und ziemlich rasch vorübergehende Atmungssteigerung statt, die kein Analogon für die enorme Steigerung der Oxydation nach Zerschneidung des Muskels bietet.

Kap. 4. Für die Hemmung der Atmung zerschnittener Muskulatur durch Narkotika und Blausäure gelten die Strukturwirkungsstärken (Warburg). Methylenblau steigert die Atmung schwach in Phosphatlösung, stärker, 30–40 %, im Muskelkochsaft. Phosphat scheint einen spezifisch günstigen Einfluss, unabhängig von der H-Ionenkonzentration und vom osmotischen Druck, auf die Atmung auszuüben.

Kap. 5. Der respiratorische Quotient (im Durchschnitt von acht Versuchen) beträgt fast genau 1 (1,06). Ob der leichten Erhöhung über 1,0 eine Bedeutung zukommt, wird wegen der Möglichkeit der Oxydation vorgebildeter mehrbasischer Säuren nicht rundweg verneint. In Gegenwart von Methylenblau ist der respiratorische Quotient der gesteigerten Atmung der gleiche; auch hier dient also der Mehrverbrauch von Sauerstoff zur Kohlensäurebildung. Unter anaeroben Be-

dingungen wird keine die Versuchsfehlergrenze überschreitende Kohlen-säure gebildet (in der Leber höchstens 2—3 % der aerobgebildeten).

Kap. 6. Die durch erschöpfende Wasserextraktion atmungs-unwirksam gemachte Muskulatur wird durch Muskelkochsaft wieder in beträchtlichem Grade aktiviert. Die Extraktion mit Leitungswasser übt wegen dessen Calciumgehalt eine starke Schädigung aus. Bei Extraktion mit destilliertem Wasser und richtiger Art und Dauer derselben (viermal mit je 800 Wasser in ca. 1 Stunde und Abnutschen durch gehärtete Filter) kann man nach völliger Inaktivierung 50 % der Ausgangsatmung durch Zusatz von Muskelkochsaft wieder erhalten. — Durch Konzentrierung des Muskelkochsaffes bei 40° C. im Vakuum wird seine Wirkung erhöht, um so mehr, je geringer die absolute Atmungsgrösse der reaktivierten Atmung ist. — Dagegen wird der Muskelkochsaft durch mehrstündiges Erhitzen auf dem Wasserbad erheblich geschwächt. Der respiratorische Quotient beträgt im Gegensatz zur unbehandelten Muskulatur nur 0,75—0,8. Die atmungswirksame Substanz des Kochsaffes, der „Atmungskörper“, wird durch 85 % Alkohol zum Teil gefällt. Durch Äther lässt er sich aus angesäuerter Lösung nicht extrahieren. Entsprechend den früheren Cofermentstudien mit Ultrafiltrationsrückstand von Hefeextrakt kann man den Muskelkochsaft durch Leberkochsaft mit etwa der Hälfte bis zwei Drittel der Wirksamkeit des ersteren ersetzen.

Kap. 7. Die gewaschene Granulasuspension der Leberzellen (Warburg) verhält sich Muskelkochsaft und Leberkochsaft gegenüber ähnlich wie die extrahierte Muskulatur. Zweifellos spielt hier der „Atmungskörper“ eine ähnliche Rolle für die Atmung.

Kap. 8. Die von Thunberg sowie Batelli und Stern studierte Oxydation der Bernsteinsäure, Fumarsäure, Zitronensäure, Äpfelsäure durch Muskulatur wird nach verschiedenen Richtungen hin weiter untersucht. Es ergibt sich: Auch bei erschöpfender Extraktion des Muskelgewebes können Fumarsäure und Zitronensäure (und nicht nur Bernsteinsäure) noch oxydiert werden, vorausgesetzt, dass die Waschung der Muskulatur mit destilliertem Wasser erfolgt, und für den Atmungsversuch Phosphat in isotonischer Konzentration hinzugesetzt wird. Der gefundene respiratorische Quotient der Fumarsäureoxydation ist dann genau gleich dem theoretisch berechneten von 1,3. Bei gleicher Vorbehandlung der Muskulatur wird auch die Bernsteinsäure über die Fumarsäurestufe hinaus teilweise zu Kohlensäure oxydiert. Wenn man Bedingungen wählt, durch die die Bernsteinsäureoxydation viel stärker verlangsamt wird als die Verbrennung der Fumarsäure, wie es durch Natriumfluoridzusatz geschehen kann, erhält man bei ersterer respiratorische Quotienten bis 0,8. Ein derartiges Modell kann die Schwankungen des respiratorischen Quotienten ohne Änderung der

oxydablen Substanz erklären, falls kein Gleichgewichtszustand mehr besteht. Im übrigen ist die Bernsteinsäureoxydation viel resistenter als die Atmung: gegenüber Leitungswasser, Abwesenheit von Phosphat, Hypotonie, Temperatur 38°C. In maximo ist der Sauerstoffverbrauch von 1 g extrahierter Muskeln in 1 Stunde mit Bernsteinsäure etwa 350 cmm O₂, d. h. ebenso gross wie die Atmung der nicht extrahierten Muskulatur. Ebenso oxydieren gewaschene Lebergranula die Bernsteinsäure.

Kap. 9. Die merkwürdige Erscheinung, dass die „Atmungs-
erregung“ der gewaschenen Muskulatur durch Hefekochsaff meist erheblich grösser ist als durch Muskelkochsaff, wird dahin aufgeklärt, dass sie zum grössten Teil nichts anderes ist als Oxydation von Bernsteinsäure, die (infolge der Autolyse der Hefe) im Hefekochsaff enthalten ist. Dementsprechend stimmt das ganze Verhalten dieser Oxydations-
erregung weitgehend mit dem bezüglich der Bernsteinsäure festgestellten überein; unter anderem wird sehr wenig Kohlensäure dabei gebildet.

Kap. 10. Erepton, vollständig abgebautes Fleisch (Abderhalden), wirkt atmungserregend. Die Aktivierung ist der durch Muskelkochsaff hervorgerufenen sehr ähnlich und findet vor allem auch beim Ultrafiltrationsrückstand von Hefeextrakt statt. Sie dürfte daher durch den „Atmungskörper“ bedingt sein. Dieser wäre also gegen Verdauungsfermente resistent und mehrere Jahre lang haltbar. Ein aldehydartiges Coferment (Bach) konnte aus Erepton nicht gewonnen werden.

Kap. 11. Milchsäure und Glyoxalsäure wirken oxydationserregend nur bei unvollständiger Inaktivierung der Muskulatur. Von organischen Phosphorsäuren wird ausser schwach wirksamer Hexosephosphorsäure nur Glycerinphosphorsäure von extrahierter Muskulatur kräftig oxydiert. Diese Oxydation steht an Grösse nur wenig hinter der Atmungs-
erregung durch Muskelkochsaff zurück. Kohlensäure entsteht dabei in der Regel zu etwa einem Drittel des Sauerstoffverbrauchs. Gleichzeitig wird Phosphorsäure abgespalten, und zwar durchschnittlich auf ein Molekül O₂ ein Molekül H₃PO₄. Dass diese Abspaltung unmittelbar mit der Oxydation zusammenhängt, geht daraus hervor, dass sie durch Blausäure und Narkotika in demselben Umfange wie die Oxydation gehemmt wird. Gegen Extraktion der Muskeln mit Leitungswasser, ferner gegen Narkotika ist diese Oxydation etwas weniger empfindlich als die Atmung. Der Sauerstoffverbrauch ungewaschener Muskulatur und Leberzellen wird durch Glycerinphosphorsäure in der Regel stark gesteigert. Da andere Glycerinverbindungen unwirksam sind, ist die Phosphorsäure im Molekül offenbar für die Übertragung des Sauerstoffs unentbehrlich. Es wird die Hypothese aufgestellt, dass der Atmungskörper als Coferment sich bei der Verkoppelung der organischen Moleküle mit Phosphorsäure betätigt und sie dadurch für die Stoffwechselfermente angreifbar macht.

Zur Verbrennung der Milchsäure in der Erholungsperiode des Muskels.

Von

Otto Meyerhof.

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Kiel.)

(Eingegangen am 3. Januar 1919.)

Die naheliegende Annahme, dass das Verschwinden der bei der Muskelkontraktion gebildeten Milchsäure während der Erholungsperiode in Gegenwart von Sauerstoff auf einer vollständigen Verbrennung der Milchsäure beruht, ist bis vor ganz kurzer Zeit von den englischen Autoren Fletcher und Hopkins¹⁾, Hill²⁾, Peters³⁾ auf Grund ihrer Untersuchungen bzw. der daraus gezogenen Schlüsse bestritten worden⁴⁾. Es sollte sich vielmehr bei der Muskelerholung die Milchsäure in eine Vorstufe zurückverwandeln. Die Hauptargumente für diese Vorstellung sind diese beiden. Erstens: Nach Fletcher und Hopkins gibt es ein konstantes Maximum der Milchsäurebildung für die Muskeln vom Frosch und Säugetier 0,3–0,5 g Milchsäure auf 100 g Muskel, das sowohl durch Wärmestarre allein als nach wiederholter vorheriger Reizung und nachheriger Erholung in Sauerstoff durch die anschließende Wärmestarre erreicht wird. Es sieht dies so aus, als bliebe stets dieselbe Substanzmenge für die Umwandlung in Milchsäure verfügbar. Zweitens: Nach Peters und Hill ist die Wärmeproduktion im Vergleich zur verschwindenden Milchsäuremenge viel zu gering, um als Oxydationswärme der Säure gelten zu können. Ja, nach einer Rechnung von Hill⁵⁾ soll die ganze Wärmemenge, die mit dem Auftreten der Milchsäure in der Kontraktionsphase und dem Verschwinden in der Erholungsphase verbunden ist, in Summa nur ein Viertel derjenigen betragen, die bei der Verbrennung der zum Vorschein kommenden Milchsäuremenge gebildet werden würde, nämlich auf 1 g Milchsäure nur 900 cal. statt 3700 cal.

1) Fletcher und Hopkins, Journ. of physiol. vol. 35 p. 247. 1906/07. Fletcher, Journ. of physiol. vol. 43 p. 286; vol. 47 p. 361. 1913/14.

2) Zusammenstellung: Asher-Spiro's Ergebnisse XV. 1916 S. 340.

3) Journ. of physiol. vol. 47 p. 243.

4) Nach einer Bemerkung von Bayliss in Principles of general physiology. 2. Aufl. London 1918. S. 444 stimmen jetzt Fletcher und Hopkins der Annahme zu, dass die Milchsäure verbrannt wird.

5) Journ. of physiol. vol. 48 p. X. 1914. (H. 1.)

Das erste Argument hat aber seine Beweiskraft verloren durch die Feststellung von Laquer ¹⁾, dass das Säurebildungsmaximum nur der Erfolg der Hemmung des Prozesses durch die wachsende Azidität ist, und dass (nach vorheriger Zerkleinerung des Muskels) durch Wärmerstarre in alkalischer Lösung (2% NaHCO_3) mehr als das Doppelte an Milchsäure gebildet werden kann, als dem Maximum der englischen Autoren entspricht. Vorher hatten schon Fletcher und Brown, ohne diesen Schluss zu ziehen, gefunden, dass das Säuremaximum in verdünnter Salzsäurelösung erheblich tiefer als das normale liegt ²⁾.

Das zweite Argument ist in seiner Bedeutung erschüttert durch die wichtigen Versuche von Parnas ³⁾, aus denen hervorgeht, erstens, dass die angeführte Rechnung von Hill unzutreffend ist, da allein in der Erholungsperiode das Verschwinden von 1 g Milchsäure mit 1700 cal. verbunden ist. und daraus folgend, dass die Gesamtwärmebildung in der Kontraktions- und Erholungsphase für die Verbrennung der auftretenden Milchsäuremenge völlig ausreicht; zweitens, dass der Mehrverbrauch an Sauerstoff während der Erholung über den Ruheumsatz geradeso gross ist, wie die Oxydation der Milchsäure zu Kohlensäure erfordert. Gleichzeitig führten aber Parnas' Versuche zu dem sicheren Resultat, dass das Verschwinden der Milchsäure mit knapp der Hälfte der Wärmebildung verbunden ist, als sich für die Oxydationswärme berechnet.

Je nachdem man das Hauptgewicht auf die Äquivalenz von Sauerstoffverbrauch und Milchsäureschwund oder auf die Divergenz der berechneten Oxydationswärme und der gemessenen legt, wird man, unter Berücksichtigung bekannter thermochemischer Erfahrungsregeln zu einer von den folgenden beiden Vorstellungen kommen (abgesehen von noch komplizierteren, die aber nicht mehr leisten). Beruht die Divergenz der theoretischen und gefundenen Wärme auf chemischen Vorgängen, so müsste mindestens ein Teil des Sauerstoffs nicht zur Verbrennung, sondern zum Aufbau peroxydartiger Verbindungen dienen, die erst nach Ablauf der Erholungsperiode, am wahrscheinlichsten aber bei der nächsten Kontraktion in die Endprodukte zerfielen. Dies wäre eine modernisierte Erneuerung der Pflüger-Hermann'schen Theorie der intramolekularen Sauerstoffatmung des Muskels und des „Sauerstoffdepots“. Es müsste hierbei in der Erholungsphase des Muskels weniger Kohlensäure entstehen, als Sauerstoff aufgenommen wird und als der Milchsäureverbrennung entspricht; die fortgebliebene Kohlensäure müsste dann erst späterhin bzw. bei der nächsten Kontraktion erscheinen. Mindestens ein

1) Zeitschr. f. physiol. Chem. Bd. 93 S. 60. 1914/15.

2) Journ. of physiol. vol. 48 p. 201. 1914.

3) Zentralblatt für Physiologie Bd. 30 S. 1. 1915.

Teil der Milchsäure wäre danach während der Muskelerholung anaerob verschwunden, vielleicht in die Vorstufe zurückverwandelt.

Andrerseits auf Grund der Äquivalenz des Sauerstoffverbrauchs und des Milchsäureschwunds wird man aber auf die Verbrennung der gesamten Milchsäure schliessen, und dann müsste höchstwahrscheinlich die Verringerung der gemessenen Wärme gegenüber der berechneten Verbrennungswärme auf physikalischen Prozessen, die stark endotherm sind, beruhen, da die vorhandenen chemischen Substanzen des Muskels ausser bei erkennbaren, sich im grossen Umfange abspielenden Reduktionen zu solchen endothermen Umwandlungen nicht befähigt erscheinen. Von Parnas wird auch die Möglichkeit diskutiert, dass statt Milchsäure ein Kohlehydrat mit äquivalentem Sauerstoffbedarf verbrannt wird; indes würde diese Annahme die Schwierigkeit nicht beheben, und es spricht auf Grund der jetzt feststehenden Tatsachen nichts für sie.

Gegen eine Erneuerung der Hermann-Pflüger'schen Theorie in irgendwelcher Form sprechen nun schon die Versuche von Fletcher und Brown ¹⁾, die zeigen, dass während der Wärmestarre des Muskels, die einer Dauerkontraktion gleichzusetzen ist, unter annähernd anaeroben Bedingungen die abgegebene Kohlensäure nicht neu gebildet, sondern nur durch die zunehmende Azidität ausgetrieben ist.

Ich habe nun durch einige direkte Versuche festgestellt, dass während der Erholungsperiode der respiratorische Quotient, will sagen das Verhältnis der gebildeten Kohlensäure (nicht etwa nur der zufällig abgegebenen) zum verbrauchten Sauerstoff genau gleich 1,0 ist, also nicht allein so viel Sauerstoff aufgenommen, sondern auch so viel Kohlensäure entstanden ist, als die Verbrennung der verschwundenen Milchsäuremenge erfordert. Dies ist eine weitere Stütze für die Annahme, dass in der Tat die Milchsäure in der Erholungszeit restlos verbrennt. Daraus folgt dann mit Wahrscheinlichkeit, dass gleichzeitig eine „physikalische“ Restitutionsarbeit mit starker Bindung von Wärme geleistet wird, deren Natur völlig unbekannt ist. (Es sei aber nicht übersehen, dass auch der Begriff einer physikalischen Energiespeicherung, die nicht etwa dem Vorgang der Erschlaffung entspricht, sondern ohne sichtbare und mechanische Äusserungen des Muskels längere Zeit hindurch im Anschluss an die Kontraktion vor sich geht, nicht ohne Schwierigkeit ist.)

Die gebildete Kohlensäure ergibt sich aus der Differenz der präformierten und der am Schluss vorhandenen: Die Versuche wurden mit den Warburg'schen Methoden der Sauerstoff- und Kohlensäure-

1) Journ. of physiol. vol. 48 p. 177. 1914, besonders p. 195ff.

bestimmung vermittels Barcroftmanometern ausgeführt ¹⁾, nur mit der Modifikation, dass die Atmung in sauerstoffgesättigter statt in luftgesättigter Lösung stattfand. Zu diesem Zweck wurde durch die an die Manometer angeschlossenen Atmungsgläschen vor Beginn der Atmungsmessungen 20—30 Minuten lang Sauerstoff hindurchgeleitet. Man kann nun mit zwei Gastrocnemien eines Frosches, die erfahrungsgemäss als ganz gleich betrachtet werden können, den respiratorischen Quotienten auch ohne exakte Bestimmung des Sauerstoffverbrauchs dadurch bestimmen, dass man a) zu Beginn nach Ansäuern mit 20 % Phosphorsäure den positiven Druck der ausgetriebenen (präformierten) Kohlensäure misst; b) nach mehrstündiger Atmung und darauf folgendem Ansäuern. Erhält man jetzt denselben positiven Druck, so ist die entstandene Kohlensäure gleich dem verschwundenen Sauerstoffvolumen, ohne dass man genau die Grösse beider zu kennen braucht. Nur zur Berechnung einer Korrektur für b), nämlich für die in der Flüssigkeit gegenüber a) mehr absorbierte Kohlensäure muss man einigermaassen genau die Menge des gebildeten CO₂ kennen. Zu diesem Zweck wurde an einem dritten Gastrocnemius von fast demselben Gewicht, nach völlig gleicher Vorbehandlung der Sauerstoffverbrauch in der Versuchszeit bestimmt und nach entsprechender Korrektur für geringe Abweichung des Gewichts hieraus die absolute Grösse O₂ und CO₂ für das erste Muskelpaar ermittelt. Ausserdem wurde gelegentlich am zweiten Gastrocnemius des zweiten Beinpaares der Sauerstoffverbrauch ohne vorherige Reizung des Muskels bestimmt. Wir haben dann vier Versuche, davon 1. 2. 3. nach vorheriger Reizung.

1. Präformierte Kohlensäure: erstes Beinpaar, Gastrocnemius 1;
2. präformierte plus neugebildete Kohlensäure minus Sauerstoffverbrauch: erstes Beinpaar, Gastrocnemius 2;
3. verbrauchter Sauerstoff: zweites Beinpaar, Gastrocnemius 1;
4. verbrauchter Sauerstoff ohne Reizung: zweites Beinpaar, Gastrocnemius 2.

Für die Reizung des Muskels hielt ich mich an die Angaben von Peters und Parnas, dessen letzteren Ergebnisse betreffend die Atmung der Erholungsperiode nach direkter und indirekter Muskelreizung, kürzerem und längerem Tetanisieren ich völlig bestätigen kann. Nach etwa einstündiger indirekter Reizung mit dem Induktionsschlitten und 25 Unterbrechungen pro Sekunde (vermittels vorgeschaltetem Bernstein-Unterbrecher), allmählich verringertem Rollenabstand und Einschaltung kurzer Ruhepausen erhält man in der nachfolgenden Erholungsperiode in Sauerstoff für die ersten 4—5 Stunden eine

1) Vgl. Siebeck in Abderhalden's Handbuch VIII. 1914 und O. Warburg, Zeitschr. f. physiol. Chem. Bd. 92 S. 232. 1914.

Tabelle I.

Ver- suchs- Nr.	Atmungs- zeit	Gewicht der Kontroll- muskeln ¹⁾	O ₂ -Verbrauch in Kubikmillimetern des ungereiz- ermüdeten ten Muskels	Pro 1 g und 1 ^h O ₂ -Verbrauch in Ruhe nach Reizung	Gewicht der Muskeln für CO ₂ -Be- stimmung	Berech- neter O ₂ - Verbrauch in Kubik- millimetern	Berechnete CO ₂ - Bildung in Kubik- millimetern	Respir. Quotient	
1	4 ^h 40'	0,24 g	—	102	107	0,24	102	105	1,03
2	4 ^h 30'	0,27 g	34	101	85	0,27	101	103	1,02
3	3 ^h 30'	0,32 g	35	109	97	0,35	117	120	1,02
4	5 ^h	0,27 g	—	116	83	0,27	—	118	1,02

Respiratorischer Quotient im Durchschnitt:

1,02

1) Vgl. den Text.

Atmungssteigerung auf etwa das Dreifache gegenüber dem Ruheumsatz, die dann sehr allmählich zurückgeht. Für die Kohlensäurebestimmungen wurden nur die ersten Stunden benutzt, da sich ja der respiratorische Quotient mit der Zeit hätte nach 1 zu verändern können. Die Muskeln sollen nur etwa 0,3 g wiegen, damit die Sauerstoffdiffusion ins Innere nicht verlangsamt auf die Oxydationsgeschwindigkeit wirkt.

Bei derartigen Versuchen ergibt sich nun, wenn man die präformierte Kohlensäure möglichst bald nach erschöpfender Muskelermüdung und gründlicher Sauerstoffdurchleitung in ausgekochter Ringer-Lösung (ohne NaHCO_3) bestimmt, dass aus Muskeln von etwa 0,3 g Gewicht nur 1—2 cmm CO_2 durch Ansäuern ausgetrieben werden. Es ist also durch die spontane Säurebildung fast alle gebundene Kohlensäure schon vorher entfernt worden. Infolgedessen kann man ohne grossen Fehler unter diesen Umständen die präformierte Kohlensäure vernachlässigen und nun mit einem Gastrocnemienpaar sowohl Sauerstoff wie Kohlensäure bestimmen, indem man, wie üblich, verfährt und in der Rechnung die am Schlusse gemessene Kohlensäure der gebildeten gleichsetzt. Während die ersten drei Versuche auf die anfangs beschriebene Weise durchgeführt sind, ist Versuch Nr. 4 in dieser vereinfachten Form angestellt.

Betreffend der absoluten Atmungsgrösse der Muskeln sei bemerkt, dass, wie ich in der voranstehenden Arbeit gezeigt habe, der Sauerstoffverbrauch pro 1 g und 1 Stunde für den maximal sauerstoffversorgten Froschmuskel in der Ruhe bei 22°C . 28—48 cmm O_2 beträgt.

Die hier verwendeten Frösche geben bei der benutzten Temperatur von 22°C . stets die niedrigen Werte um 30 cmm O_2 .

Bei der indirekten Reizung wurde dafür gesorgt, dass alle drei Nerven einer Versuchsserie gleichmässig über denselben Elektroden lagen, so dass die Ermüdung und daher auch der Betrag der Atmungssteigerung in der Erholung für die drei Muskeln möglichst gleich war.

Die nebenstehende Tabelle I fasst die Resultate (unter Weglassung von Kontrollen und Vorversuchen) zusammen.

Der Einfluss der H-Ionenkonzentration und der Phosphorsäure auf Erregbarkeit und Leistungsfähigkeit der Muskeln.

(Geprüft mit Phosphat- und Glykokollgemischen.)

Von

Trude Neugarten, cand. med. aus Mainz.

(Aus dem Institut für animalische Physiologie, Frankfurt a. M.)

Mit 3 Textabbildungen und 9 Tabellen.

(Eingegangen am 13. Januar 1919.)

Von den quergestreiften Muskeln ist bereits bekannt, dass sie beim Verweilen in Lösungen von relativ hohem oder sehr niedrigem H-Ionen-gehalt in Kontraktur geraten¹⁾ und dabei meist ihre Erregbarkeit einbüßen. Bei meinen Versuchen sollte es sich um den Einfluss geringerer, noch nicht kontrakturerregender Abweichungen von der neutralen Reaktion auf die Dauer der Erregbarkeit der Muskeln einerseits und auf die Dauer und Grösse der Leistungsfähigkeit (bei ununterbrochener rhythmischer Tätigkeit) andererseits handeln. Mit anderen Worten: 1. Es wurde untersucht, bei welchem H-Ionen-gehalt der umgebenden Lösung die Erregbarkeit des Muskels am längsten erhalten bleibt, wenn der Muskel während des Aufenthalts in der Lösung möglichst seltenen Prüfungsreizen unterworfen wird. 2. Andere Versuche wurden in der Weise angestellt, dass die Muskeln ununterbrochen alle 2 Sekunden mit einem eben maximalen Induktionsschlag gereizt und festgestellt wurde, bei welchem H-Ionengehalt der umgebenden Lösung die längsten Zuckungsreihen erhalten werden können (Dauer der Leistungsfähigkeit). Die Flächenintegration dieser Zuckungsreihen ergaben dann ein Bild der Grösse der Leistungsfähigkeit.

Wie die Erfahrungen während des Verlaufs der Untersuchungen gezeigt haben, gehen diese Prozesse einander nicht parallel. Es gibt Lösungen, in denen sich die Erregbarkeit lange erhält, wenn der Muskel nicht zu arbeiten braucht, in denen sie aber eine geringere Ausdauer haben als in anderen Lösungen, in denen die Erregbarkeit schneller erlischt.

1) Literatur bei Kopyloff, Arch. f. d. ges. Phys. Bd. 153 S. 226. 1913., Schwenker, Arch. f. d. ges. Phys. Bd. 157 S. 371. 1914.

Da Säuren wie Alkalien nach den Angaben von Schwenker in Muskeln eindringen, die Aussenflüssigkeit also an H-Ionen resp. OH-Ionen durch die Adsorption verliert, so konnten die Aussenflüssigkeiten nicht durch Zufügen kleiner Mengen starker Säuren und Alkalien zur Ringer-Lösung hergestellt werden. Sie würden sonst bei kleinen Abweichungen vom Neutralitätspunkt sehr schnell ihren Titer verändert haben. Daher konnten nur Gemische von schwachen Säuren und Alkalien angewandt werden, wie solche seit dem Vorgehen von Fels zur Herstellung von Lösungen mit wohl definiertem H-Ionen-gehalt angewandt werden.

Ich benutzte Gemische von primärem und sekundärem Natriumphosphat einerseits und von Glykokoll mit Kochsalz und Natronlauge bzw. Salzsäure andererseits. (Boruttau¹⁾, der in einer mir erst vor kurzem zu Gesicht gekommenen Arbeit den Einfluss verschiedener H-Ionenkonzentrationen auf den Aktionsstrom von Muskeln und Nerven untersuchte, benutzte Borsäure-Natriumacetatgemische.) Die Anwendung reiner Gemische dieser Art verbot sich aber, weil sie allzusehr von der normalen Aussenflüssigkeit der Muskeln abweichen und daher schnell Schädigungen hervorrufen (fibrilläre Zuckungen, Verlust der Erregbarkeit usw.; siehe die Versuche). Dagegen führten Versuche mit Gemischen solcher Flüssigkeiten mit Ringer-Lösung zum Erfolg. Das Ziel, in jeder Versuchsreihe nur die H-Ionenkonzentration zu ändern und alle anderen Bedingungen unverändert zu lassen, war allerdings bei diesem Verfahren nicht in vollem Umfange zu erreichen, da es beim Zusammengiessen der alkalischen Phosphatgemische mit Ringer-Lösung zu einer Ausfällung von Kalk kommt. Diese Gemische unterschieden sich also von den sauren Gemischen nicht nur durch einen geringeren H-Ionengehalt, sondern auch durch ihre Kalkarmut.

Inwieweit die angewandten Lösungen ihren Titer während der Versuchsdauer behielten, wird später diskutiert werden.

Um trotz der Verschiedenheit der Muskeln verschiedener Frösche in bezug auf Erregbarkeitsdauer und Leistungsfähigkeit die Versuche untereinander vergleichen zu können, wurde von den beiden Sartorien eines Frosches in der Regel der eine in Ringer-Lösung, der andere in der zu untersuchenden Flüssigkeit einer im übrigen ganz gleichen Behandlung ausgesetzt. Der Ringer-Muskel war also der Massstab für die Veränderung des anderen. In manchen Fällen wurden aber auch die beiden Muskeln in ihrem Verhalten gegen Lösungen von verschiedenem H-Ionengehalt, aber sonst gleicher Zusammensetzungen verglichen.

1) Zentralbl. f. Physiol. Bd. 31 S. 1. 1917.

Methodik.

Die Versuche wurden fast ausschliesslich im Winter 1915/16 und 1916/17 an Sartorien von *Rana esculenta* angestellt. Ich bediente mich für dieselben der gleichen Apparatur, die schon von Kopyloff¹⁾ und Schwenker²⁾ zu ihren Versuchen über die Säurekontraktur des Muskels angewandt wurde. Dieselbe besteht im wesentlichen aus zwei möglichst gleichen und leichten zweiarmigen Hebeln (Abb. 1), an deren kurzen Arm je einer der zu vergleichenden Muskeln mit seinem einen Ende durch einen feinen Platindraht (*P*) befestigt ist. Dieser Aufhängedraht dient zugleich zur Stromzuführung. Das andere Ende jedes Muskels wird an einem Metallhaken angehakt, der aus dem gebogenen Glasrohr hervorsticht und als anderer Pol dient. Mit Hilfe des Glasrohres können die Muskeln in ein doppelwandiges Gefäss³⁾ (s. Kopyloff a. a. O. Abb. 1) zur Aufnahme der zu vergleichenden Flüssigkeiten eingetaucht werden. Die Gefässe sind so eingerichtet, dass ihr Inhalt schnell gewechselt werden

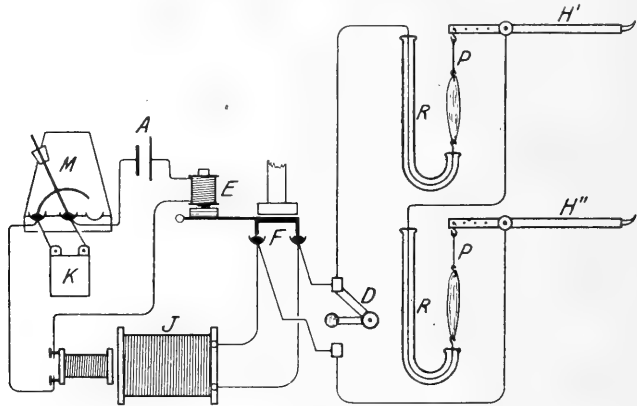


Abb. 1.

kann. Jeder Muskel wurde durch seinen Hebel und sein angehängtes Gewicht mit insgesamt 10 g belastet.

Beide Hebel schrieben auf dieselbe Trommel. Der von der sekundären Spirale eines Induktionsapparates *J* kommende Induktionsschlag wurde so geleitet, dass er beide Muskeln in der gleichen Richtung durchsetzte. Die Schliessung und Öffnung des primären Stroms wurde durch ein Metronom *M*, das auf Sekundenschlag eingestellt war, bewirkt. In den primären Strom war ein Elektromagnet *E* eingeschaltet, welcher eine Ablendungsvorrichtung (*F*) für die Schliessungsschläge antrieb, so dass also beiden Muskeln alle 2 Sekunden ein Öffnungsschlag zugesandt werden konnte, falls nicht der Dubois'sche Schlüssel (*D*) geschlossen war. Als

1) Kopyloff, Arch. d. ges. Phys. Bd. 153 S. 226. 1913.

2) Schwenker, Arch. d. ges. Phys. Bd. 157 S. 371. 1914.

3) Der Aussenraum des Gefässes wurde mit Wasser gefüllt, um die Temperatur gleichmässig zu erhalten. Die Versuche wurden bei Zimmertemperatur angestellt, welche um 18° C. herum lag. Im Minimum 13° C. und im Maximum bei 20° C.

Antrieb diente der Akkumulator *A*. Parallel zur primären Spirale war ausserdem ein Post-Kondensator *K* zum Ausgleich des Öffnungsfunkens angebracht. — Die Umlaufgeschwindigkeit des Kymographions betrug 25 Minuten (1,9 cm Weg in der Minute).

Beim Vergleich zweier Muskeln wurde mit Sorgfalt darauf geachtet, dass die Wirkung des Reizes auf beide gleich war. Zu dem Zweck wurden beide Muskeln zunächst in Ringer-Lösung mit Schwellenreizen geprüft und darauf die Reizstärke jedesmal bis zu maximaler Wirkung gesteigert. Wurde diese bei einem der Muskeln bei geringerer Reizstärke erreicht als beim anderen, so wurde das Flüssigkeitsniveau in seinem Aufenthaltsgefäss geändert, bis der gleiche Reiz für beide Muskeln gleich wirksam war. Dies liess sich annähernd immer erreichen. In der Regel lag das Flüssigkeitsniveau dicht über dem oberen Ende der Muskeln. Beim späteren Wechsel der Aussenflüssigkeit der Muskeln wurde auf genaue Einhaltung des ausprobierten Niveaus geachtet.

Bei gut vorbereiteten und gleich aufgehängten Muskeln waren die Zuckungshöhen in der Regel gleich. Mit dieser Reizstärke wurde später gearbeitet. Unnötige Reizungen der Muskeln wurden vermieden, um die Muskeln nicht zu ermüden.

Nachdem einige maximale Zuckungen von beiden Muskeln aufgeschrieben waren, erhielt der eine Muskel (Vergleichsmuskel) frische Ringer-Lösung, der andere die zu untersuchende Lösung, zum Beispiel ein Phosphat-Ringer-Gemisch von neutraler Reaktion. (In einigen Fällen [s. oben] wurden auch beide Muskelbehälter mit Phosphat- resp. Glykokollgemischen beschickt.) Die Muskeln blieben für eine Zeit von ungefähr 4 Minuten in den neuen Lösungen in vollkommener Ruhe¹⁾; dann begann der eigentliche Versuch, der verschieden verlief, je nachdem die Dauer der Erregbarkeit oder die Leistungsfähigkeit bzw. deren Dauer festgestellt werden sollte.

a) Erregbarkeitsdauer. Bei gleichmässigem Gang des Metronoms wurde der Reizstrom durch Öffnung des Schlüssels *D* für die Dauer von vier Reizen zu beiden Muskeln zugelassen und darn die Reizung je nach Verlauf des Versuchs mit Pausen von einigen Minuten bis zu mehreren Stunden von Zeit zu Zeit wiederholt. Das Kymographion lief nur während der Reizperioden. Die Länge der Pausen wurde notiert. Wie lange Pausen gemacht werden konnten, um einen genügenden Überblick zu erhalten, wurde aus dem Ausfall der Reizung beurteilt. Hiermit wurde bei einer Anzahl von Versuchen fortgefahren, bis beide Muskeln nicht mehr auf die Reize antworteten. Da die Erregbarkeit in manchen Lösungen sehr viel früher erlosch als in der Vergleichslösung, so wurde bei einigen Versuchen nur gewartet, bis der eine Muskel unerregbar geworden war. Die vermutliche Erregbarkeitsdauer des anderen wurde dann an der Hand ganz zu Ende geführter Versuche durch graphische Extrapolation ermittelt.

b) Dauer und Grösse der Leistungsfähigkeit bei ununterbrochener rhythmischer Tätigkeit. Die Ausführung der Versuche unterschied sich von den früher beschriebenen nur dadurch, dass die Reizung beider Muskeln mit eben maximalen Induktionsschlägen im Abstand von 2 Sekunden ohne Unterbrechung andauerte, bis beide Muskeln aufhörten, auf dieselben zu antworten. Dieser Zeit-

1) Nach Ablauf der 4 Minuten waren manchmal die Zuckungshöhen bereits herabgesunken.

punkt wurde verständlicherweise sehr viel schneller erreicht als das Aufhören der Erregbarkeit bei möglicherst hoher Ruhighaltung der Präparate. Es wurde dann eine Reizpause von 15—120 Minuten eingelegt, um zu sehen, ob sich die Muskeln inzwischen erholt hätten. Bisweilen wurden auch nach dem erneuten Eintritt der Unerregbarkeit die differentiellen Lösungen gegen Ringer-Lösung vertauscht, um zu sehen, ob in dieser eine bessere Erholung möglich sei. Die Trommel des Kymographions lief auch während dieser Versuche nicht ununterbrochen, sondern wurde, um Raum zu sparen und um die Übersicht zu erhöhen, immer nur für die Zeit von sechs bis acht Zuckungen in Bewegung gehalten, worauf sie auf 5—20 Minuten wieder zum Stillstand gebracht wurde, während die Reizung weiterging.

Die Stammlösungen für meine Versuche hatten folgende Zusammensetzung:

1. Ringer-Lösung: NaCl, 60 g; CaCl₂, 2,0 g; KCl, 1,0 g im Liter Wasser.

Ein Teil dieser Lösung wurde zum Versuch mit 9 Teilen Wasser gemischt. Die entstandene Lösung ist annähernd $\frac{1}{9}$ normal und hat eine H-Ionenkonzentration von ca. $1 \cdot 10^{-7}$.

2. Saure Phosphatlösung: $\frac{1}{10}$ Mol. Lösung von primärem Natriumphosphat (11,99 g des kristallisierten Salzes im Liter). CH ungefähr $1 \cdot 10^{-4,5}$.
3. Alkalische Phosphatlösung: $\frac{1}{10}$ Mol. Lösung von sekundärem Natriumphosphat (14,19 g des Salzes nach Sørensen auf 1 l Wasser). CH ungefähr $1 \cdot 10^{-9,5}$.
4. Neutrale Phosphatlösung wurde nach Sørensen hergestellt durch Mischen von 4 Teilen saurer und 6 Teilen alkalischer Phosphatlösung. CH ungefähr $1 \cdot 10^{-7}$.

Diese vier Lösungen sind nach meinen Berechnungen ungefähr einer $\frac{1}{9}$ n NaCl-Lösung isotonisch.

5. Saure Glykokolllösung¹⁾: 9,9 Teile Glykokoll-NaCl-Lösung²⁾ und 0,1 Teil 0,1 norm. HCl. CH ungefähr $10^{-4,5}$.
6. Alkalische Glykokolllösung: 8 Teile Glykokoll-NaCl-Lösung und 2 Teile 0,1 normal NaOH. CH ungefähr $10^{-9,4}$.
7. Neutrale Glykokolllösung: 9,9 Teile Glykokoll-NaCl-Lösung und 0,1 Teil 0,1 normal NaOH. CH ungefähr $10^{-7,8}$.

Versuche.

Bei den Versuchen wurden zuerst die reinen Phosphatlösungen gegen Ringer verglichen. Doch, wie oben schon erwähnt, waren die reinen Lösungen nicht zu verwenden, da die Muskeln fibrilläre Zuckungen und Kontraktionen aufwiesen³⁾. Es wurden deswegen Mischun-

1) Sørensen, Ergebnisse der Physiologie 1912 S. 432 u. 436.

2) 7,505 g Glykokoll und 5,85 g Natriumchlorid auf 1 l Wasser.

3) Anm. Biedermann (Elektrophysiologie 1895 S. 90) hat bereits auf das Auftreten von rhythmischen Zuckungen in Lösungen, welche Na₂HPO₄ enthalten, hingewiesen (5 NaCl + 2 Na₂HPO₄ + 0,4—0,5 Na₂CO₃ in 1000 H₂O). Da auch in anderen alkalischen Lösungen fibrilläre Zuckungen beobachtet wurden, so schob er ihr Auftreten auf die Alkalimität selbst.

gen von Ringer-Lösung mit Phosphatlösungen ausprobiert, deren H-Ionentiter theoretisch von einer reinen Phosphatlösung nicht verschieden sein sollte. Die Kontrollen mit Indikatoren haben diese Voraussetzung im allgemeinen bestätigt. Bei Mischungen von $\frac{1}{2}$ -Ringer und $\frac{1}{2}$ -Phosphat finden sich immer noch fibrilläre Zuckungen. Bei diesen Versuchen zeigten sich interessante Abweichungen vom normalen Erregungsablauf, welche in einer späteren Arbeit beschrieben werden sollen.

In Mischungen von $\frac{1}{2}$ -Phosphat und $\frac{3}{4}$ -Ringer blieben die Muskeln vollkommen in Ruhe. Mit solchen Lösungen wurden die Hauptversuche angestellt.

I. Versuche mit Phosphatgemischen.

a) Dauer der Erregbarkeit.

Die Dauer der Erregbarkeit in reinen Phosphatlösungen, verglichen mit Ringer, ist ausserordentlich gering. Die Dauer ist verhältnissmässig am grössten bei neutralem Phosphatgemisch, geringer bei saurem, am geringsten bei alkalischem. Die absolute Dauer der Erregbarkeit in den betreffenden Lösungen (in Stunden) und das Verhältnis der Erregbarkeitsdauer in den einzelnen Lösungen zur Dauer derselben in Ringer-Lösung in Prozenten der letzteren (Zeit der Erregbarkeitsdauer im Phosphatgemisch dividiert durch Zeit der Erregbarkeitsdauer in Ringer mal hundert) ist aus den Zahlen der Tabelle 1 zu ersehen.

Tabelle I.

Erregbarkeitsdauer in reinen Phosphatlösungen im Vergleich zu Ringer-Lösung.

Lösungen	Mittlerer Stundenwert	Z. Phosphat Z. Ringer · 100	Zahl der Versuche
Ringer	25,3	—	6
Neutrales Phosphat . .	2,33	9	6
Alkalisches Phosphat. .	0,66	2,5	4
Saures Phosphat. . . .	1,25	4,9	3

In Gemischen von Phosphatlösungen und Ringer im Verhältnis 1:1 war die Erregbarkeitsdauer bereits besser; sie blieb aber auch im neutralen Phosphatgemisch immer noch hinter der in reiner Ringer-Lösung zurück. Wie aus der Tabelle 2 zu ersehen, ist die Haltbarkeit im alkalischen Gemisch wieder am geringsten.

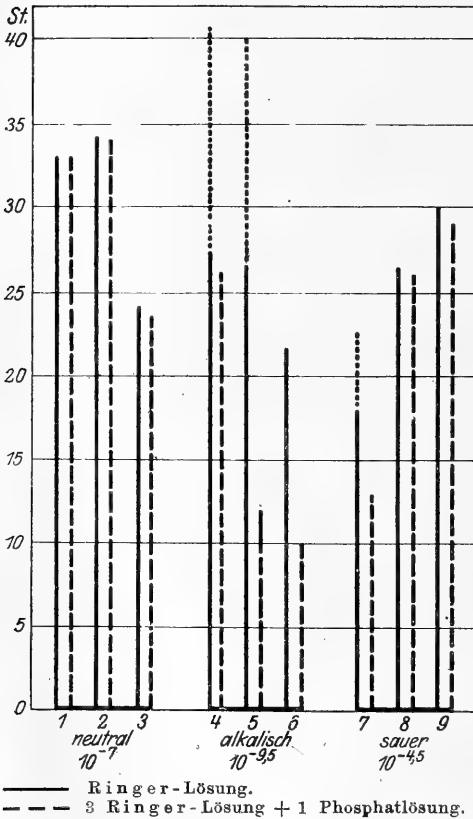
Diese Deutung erscheint jedoch nicht richtig, da ich aufschreibbare rhythmische Kontraktionen auch in neutralen und saueren Phosphatlösungen erhielt. Aus der letzteren Tatsache ergibt sich auch, dass das Auftreten der Zuckungen nicht auf die einfache Ausfällung von Kalk bezogen werden kann.

Tabelle II.

Erregbarkeitsdauer in Gemischen von 1 Teil Phosphatlösung und 1 Teil Ringer im Vergleich zu Ringer-Lösung.

Lösungen	Z. Phosphat Z. Ringer · 100	Zahl der Versuche
1/2 Ringer	94,6	3
1/2 neutrales Phosphat		
1/2 Ringer	33,3	1
1/2 alkalisches Phosphat		
1/2 Ringer	50	1
1/2 saures Phosphat.		

In Gemischen von drei Teilen Ringer und ein Teil Phosphat war die Erregbarkeitsdauer beim neutralen Phosphatgemisch ungefähr gleichwertig mit der Erregbarkeitsdauer in Ringer. Im sauren Phosphat war sie deutlich unterlegen, im alkalischen Phosphatgemisch erreichte sie nicht einmal 50% (Abb. 2 und Tabelle III).



Die Dauer der Erregbarkeit in den verschiedenen Lösungen ist aus der graphischen Darstellung mehrerer Versuche in Abb. 2 zu ersehen. Die Erregbarkeitsdauern sind als gerade Striche angegeben, deren Länge die Zeit bedeutet. Das Resultat des Ringer-Muskels ist ausgezogen, das des zugehörigen Phosphatmuskels gestrichelt. Zusammengehörige Ringer- und Phosphatmuskel bilden immer eine Untergruppe. (Die getüpfelten Teile der ausgezogenen Linien bedeuten, dass dieser Teil der Zeit

Abb. 2.

durch Extrapolation gefunden ist; vgl. S. 97). Zu jedem Phosphatversuch war ein Vergleichsversuch mit Ringer-Lösung angestellt. Die Erregbarkeitsdauer in der Phosphatlösung wurde für jedes Versuchspaar in Prozenten der Dauer in Ringer-Lösung ausgedrückt und der Durchschnittswert aus allen gleichartigen Versuchen in die Tab. III (wie auch in die beiden ersten und die späteren Tabellen) aufgenommen.

Tabelle III.

Erregbarkeitsdauer in Gemischen von 1 Teil Phosphatlösung und 3 Teilen Ringer im Vergleich zu Ringer-Lösung.

Lösungen	$\frac{\text{Z. Phosphat}}{\text{Z. Ringer}} \cdot 100$	Zahl der Versuche
$\frac{3}{4}$ Ringer	97,2	3
$\frac{1}{4}$ neutrales Phosphat		
$\frac{3}{4}$ Ringer	47,1	3
$\frac{1}{4}$ alkalisches Phosphat		
$\frac{3}{4}$ Ringer	86,7	3
$\frac{1}{4}$ saures Phosphat		

Bemerkenswert ist, dass der immerhin noch relativ hohe Phosphatgehalt der letzten Versuchsreihe die Dauer der Erregbarkeit bei neutraler Reaktion nicht beeinträchtigt, und dass sich die Muskeln bei allen untersuchten Mischungsverhältnissen in dem sauren Phosphat wesentlich besser halten als im alkalischen.

b) Dauer und Grösse der Leistungsfähigkeit.

Die Dauer und Grösse der Leistungsfähigkeit bei ununterbrochener rhythmischer Reizung ist nur in Gemischen von drei Teilen Ringer und ein Teil Phosphat ausprobiert worden. Es zeigte sich bei diesen Versuchen, dass die Muskeln im neutralen Phosphatgemisch in bezug auf die Dauer der Leistungsfähigkeit denen in reiner Ringer-Lösung weit überlegen sind¹⁾. Auch im alkalischen Gemisch war die Dauer der Leistungsfähigkeit immer noch grösser als in reiner Ringer-Lösung, während die Muskeln im sauren Gemisch nur 50% der Leistungsdauer in Ringer-Lösung erreichten (s. Tab. IV; Dauer der Leistungsfähigkeit im Phosphatgemisch durch Dauer derselben in Ringer mal hundert).

1) Während die Dauer der Erregbarkeit bei Einschaltung längerer Ruhepausen (die unter a beschriebenen Versuche) bis zu 50 Stunden betrug, stellten die Muskeln bei diesen Versuchen, wo dauernd gereizt wurde, ihre Zuckungen nach längstens 2 Stunden 25 Minuten ein.

Vor allem ist auffallend, dass bei diesen Dauerreizungen die Haltbarkeit im alkalischen Gemisch grösser war als im sauren, während sich dies bei den vorher beschriebenen Versuchen über die Erregbarkeitsdauer (seltene Reizungen) umgekehrt verhielt.

Tabelle IV.

Dauer der Leistungsfähigkeit in Gemischen von 1 Teil Phosphat-lösung und 3 Teilen Ringer im Vergleich zu Ringer-Lösung.

Lösungen	D. L. Phosphat D. L. Ringer · 100	Zahl der Versuche
$\frac{3}{4}$ Ringer	164,5	3
$\frac{1}{4}$ neutrales Phosphat		
$\frac{3}{4}$ Ringer	109	3
$\frac{1}{4}$ alkalisches Phosphat		
$\frac{3}{4}$ Ringer	50,1	3
$\frac{1}{4}$ saures Phosphat.		

Um die Grösse der Leistungsfähigkeit zu bestimmen und untereinander zu vergleichen, wurden die unmittelbar erhaltenen Zuckungskurven, in welchen gleichen Abszissenwerten gleiche Zeiten nicht entsprachen, so umgezeichnet, dass die Ordinatenhöhen der einzelnen Zuckungsgruppen zu zeitlich entsprechenden Abszissenwerten auf gutem Millimeterpapier aufgetragen wurden. Die so umrissenen Kurvenflächen wurden ausgeschnitten und gewogen. In der Tab. V sind die Gewichte aller zusammengehörenden Versuche zusammengestellt. Hinter jedes Versuchspaar ist das Äquivalent der Leistung

Tabelle V.

Grösse der Leistung bei Dauerreizung bis zur vollkommenen Unerregbarkeit.

Nr.	Gewicht der ausgeschnittenen Kurvenflächen		Phosphatlösg. Ringer · 100	Mittel
	Ringer	3 Teile Ringer 1 Teil Phosphat		
1	0,138	0,157	114	177
2	0,065	0,086		
3	0,0465	0,131		
4	0,1155	0,049	48	161
5	0,081	0,143		
6	0,050	0,129		
7	0,063	0,049	78	74
8	0,059	0,045		
9	0,160	0,110		

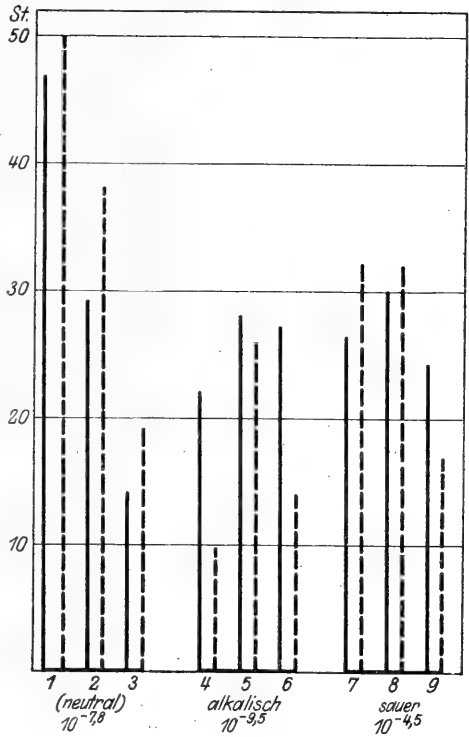
des Phosphatmuskels, ausgedrückt in Prozenten des Äquivalentes des Ringer-Muskels, gesetzt ¹⁾. Im letzten Stab sind die Durchschnittswerte aus den gleichartigen Versuchen zusammengestellt. Es ist daraus ersichtlich, dass das neutrale Phosphatgemisch in noch höherem Grade, als dies bei der Leistungsdauer der Fall war, hier bei der Leistungsgrösse die reine Ringer-Lösung übertrifft, und dass nur das saure Gemisch dieser unterlegen ist.

II. Versuche mit Glykokollgemischen.

Analog den Versuchen mit Phosphatlösungen wurden Versuchsreihen mit Glykokollgemischen angestellt, deren H-Ionengehalt — wenigstens der Grössenordnung nach — dem der benutzten Phosphatgemische gleich war. Es geschah dies, um zu sehen, ob die beschriebenen Wirkungen allein auf dem verschiedenen H-Ionengehalt der Phosphatgemische beruhten, oder ob der Phosphorsäuregehalt dabei eine spezifische Rolle spielte. Von den oben (S. 98) erwähnten Stamm-lösungen wurden jeweils ein Teil mit drei Teilen Ringer gemischt.

a) Dauer der Erregbarkeit.

Die Erregbarkeitsdauer war im neutralen Glykokollgemisch durchschnittlich grösser als in reiner Ringer-Lösung, in saurem Gemisch etwa gleich, während sie im alkalischen nur 62% derselben betrug. Auch hier sind die einzelnen Versuche wieder graphisch dargestellt und wie beim Phosphat in Gruppen zusammengestellt (s. Abb. 3). Weiteren Aufschluss gibt die Tab. VI.



— Ringer-Lösung.
 - - - 3 Ringer-Lösung + 1 Glykokollgemisch.

Abb. 3.

1) Die Unterschiede der Wirkung der Phosphatgemische gegenüber

Tabelle VI.

Erregbarkeitsdauer in Gemischen von 1 Teil Glykokollgemisch und 3 Teilen Ringer im Vergleich zu Ringer-Lösung.

Lösungen	$\frac{Z. \text{ Glykokoll}}{Z. \text{ Ringer}} \cdot 100$	Zahl der Versuche
$\frac{3}{4}$ Ringer	124	3
$\frac{1}{4}$ neutrales Glykokollgemisch		
$\frac{3}{4}$ Ringer	62	3
$\frac{1}{4}$ alkalisches Glykokollgemisch		
$\frac{3}{4}$ Ringer	99	3
$\frac{1}{4}$ saures Glykokollgemisch		

b) Dauer und Grösse der Leistungsfähigkeit.

Die Dauer der Leistungsfähigkeit ist gerade so wie bei den Phosphatgemischen der Erregbarkeitsdauer nicht entsprechend. Hier wie dort haben die sauren und alkalischen Lösungen in bezug auf ihre Wirkung den Platz gewechselt, während die neutrale Lösung ihren Platz behalten hat. Der Muskel im neutralen Glykokollgemisch übertrifft in der Dauer seiner Leistungsfähigkeit den Muskel in reiner Ringer-Lösung; ebenso verhält sich der im alkalischen Gemisch besser als der in Ringer, während der im sauren nur 79% erreicht. Die Unterschiede gegen die Vergleichsmuskeln sind aber, besonders beim neutralen Gemisch, viel geringer als bei den Phosphatversuchen (s. Tab. VII).

Tabelle VII.

Dauer der Leistungsfähigkeit in Gemischen von 1 Teil Glykokollgemisch und 3 Teilen Ringer im Vergleich zu Ringer-Lösung.

Lösungen	$\frac{D. L. \text{ Glykokoll}}{D. L. \text{ Ringer}} \cdot 100$	Zahl der Versuche
$\frac{3}{4}$ Ringer	106	3
$\frac{1}{4}$ neutrales Glykokollgemisch		
$\frac{3}{4}$ Ringer	104	3
$\frac{1}{4}$ alkalisches Glykokollgemisch		
$\frac{3}{4}$ Ringer	79	3
$\frac{1}{4}$ saures Glykokollgemisch		

In derselben Weise wie bei den Phosphatversuchen wurde die Grösse der Leistung graphisch und durch Wägen ausgewertet. Die Tab. VIII gibt eine Zusammenstellung der Gewichte der ausgeschnittenen Kurvenflächen, der prozentischen Verhältnisse der der Ringer-Lösung sind auch hier stets eindeutig, bis auf den Versuch 4, welcher für das alkalische Phosphatgemisch einen abnorm niedrigen Wert ergab.

Einzelversuche und im letzten Stab das Mittel aus dem prozentischen Verhältnis jeder Versuchsgruppe.

Tabelle VIII.

Grösse der Leistung bei Dauerreizung bis zur vollkommenen Unerregbarkeit.

Nr.	Gewicht der ausgeschnittenen Kurvenflächen		Glykokollgemisch Ringer · 100	Mittel
	Ringer	3 Teile Ringer 1 Teil Glykokollgemisch		
1	0,093	0,110	118	} 100
2	0,146	0,105	72	
3	0,070	0,077	110	
		neutrales Glykokoll- gemisch		
4	0,161	0,099	61	} 120
5	0,126	0,227	180	
6	0,058	0,069	119	
		alkalisches Glykokoll- gemisch		
7	0,110	0,079	72	} 100
8	0,076	0,079	104	
9	0,074	0,092	124	
		saures Glykokoll- gemisch		

Anders als bei den Phosphatgemischen ist hier in bezug auf die Leistung ein erheblicher Einfluss der H-Ionenkonzentration nicht zu bemerken.

Es bleibt noch zu untersuchen, ob sich durch die Tätigkeit der Muskeln der H-Ionentiter in den Lösungen ändert. — Es geschah dies mit Hilfe von Indikatoren. Die Farben, die zur Untersuchung verwandt wurden, sind nach Sörensen aufgelöst, und zwar:

1. Methylrot 0,02 g + 60 ccm Alkohol + 40 ccm dest. Wasser.
2. Neutralrot 0,01 g + 50 ccm Alkohol + 50 ccm dest. Wasser,
3. Phenolphthalein 0,1 g + 100 ccm Alkohol + 100 ccm dest. Wasser,
4. Rosolsäure 0,1 g + 100 ccm Alkohol + 100 ccm dest. Wasser.

Zuerst wurden einige Versuche gemacht, die darin bestanden, dass die zu untersuchenden Flüssigkeiten 1. in einem offenen Reagenzglas (Jenenser Glas, ausgedämpft), 2. in einem geschlossenen und 3. in einem Versuchsgefäss ohne Muskeln stehen blieben, um zu sehen, ob nicht auch das Glas irgendwelche H-Ionen-Veränderung hervorruft. Es ergab sich aber, dass das Glas des Versuchsgefässes auch bei stundenlangem Stehen ohne Einwirkung auf den Titer war. Die Lösungen zeigten in allen Gefässen mit den oben angegebenen Farben versetzt die gleichen Färbungen, und diese entsprachen den von Sörensen für den betreffenden H-Ionengehalt angegebenen Farbtönen.

Bei den eigentlichen Versuchen wurde ein Muskel in je einem Untersuchungsgefäss in der zu untersuchenden Lösung aufgehängt, von denen der eine bis zur Reaktionslosigkeit ununterbrochen gereizt wurde, während der andere in Ruhe blieb. Eine gleichgrosse Menge der Lösung wurde zur Kontrolle ohne Muskel in einem verschlossenen Reagenzglas aufgehoben. Eine halbe Stunde später wurden dann alle drei Flüssigkeitsmengen nach

Herausnahme der Muskeln in gleichgrossen Reagenzgläsern mit der gleichen Menge Indikator versetzt und verglichen.

Erhebliche Änderungen der H-Ionenkonzentration konnten nicht nachgewiesen werden. Die sauren Gemische (Phosphat und Glykokoll) blieben sauer, die alkalischen alkalisch. Jedoch zeigte sich übereinstimmend in drei Versuchsreihen, dass alle Lösungen, in denen Muskeln gehalten hatten, gleichgültig, ob dieselben gereizt worden waren oder nicht, sich wenn auch nur wenig so doch meist deutlich nach der alkalischen Seite hin verändert hatten. Dies traf auch für reine Ringer-Lösung zu.

Dieses Resultat entsprach nicht meinen Voraussetzungen: Ich hatte vielmehr erwartet, dass sich, wenn überhaupt, ein Unterschied zwischen der Lösung zeigen würde, in welcher der Muskel gereizt war, und der, in welcher er nicht gereizt war, und zwar in dem Sinne, dass die Lösung im ersten Fall saurer sein würde. Dies traf aber nicht zu. Herausdiffundierende, bei der Tätigkeit gebildete saure Stoffwechselprodukte stören jedenfalls den Versuch nicht. Worauf die geringe Zunahme der Alkaleszenz (sowohl in sauren wie in neutralen und alkalischen Gemischen) beruht, habe ich nicht untersucht. Es kam im wesentlichen darauf an, zu zeigen, dass sich die Muskeln während der Dauer der Versuche in einem Gemisch von nahezu gleichbleibendem H-Ionentiter befanden.

Resultate und Schlussfolgerungen.

1. Die Erregbarkeit ausgeschnittener Sartorien von *Rana esculenta* wird durch Ringer-Lösungen, deren H-Ionenkonzentration nur so weit (durch Zusatz von Phosphat- resp. Glykokollgemischen) erhöht oder vermindert ist, dass sie noch nicht Kontraktur erzeugend wirken, schneller herabgesetzt, als durch reine Ringer-Lösung oder durch solche Mischungen von Ringer-Lösung und Phosphat- bzw. Glykokollgemischen, welche neutrale Reaktion besitzen. Alkalische Reaktion ($\text{CH } 10^{-9,5}$) setzt die Erregbarkeit erheblich schneller herab als saure Reaktion ($\text{CH } 10^{-4,5}$). Voraussetzung ist dabei, dass die Muskeln nur seltenen Prüfungsreizen ausgesetzt werden (s. Tab. IX).

2. Werden die Muskeln während des Aufenthalts in den alkalischen resp. sauren Lösungen dauernd gereizt (alle 2 Sekunden ein maximaler Induktionsschlag), so kehrt sich das Verhältnis um. Die Dauer der Leistungsfähigkeit ist in den alkalischen Lösungen gleich gross oder etwas grösser als in reiner Ringer-Lösung, während sie in den sauren Lösungen gegenüber dieser stark vermindert ist. Gegenüber der reinen Ringer-Lösung zeigt das neutrale Ringer-Glykokollgemisch (3:1) in bezug auf die Dauer der Leistungsfähigkeit keine besonderen Vorteile, während das neutrale Ringer-Phosphatgemisch (3:1) die Dauer der Leistungsfähigkeit wesentlich erhöht (Tab. IX).

3. Die Grösse der Leistung wird durch neutrale, alkalische und saure Ringer-Glykokollgemische bei Reizung bis zur vollkommenen Reaktionslosigkeit nicht wesentlich gegenüber reiner

Tabelle IX.

Einfluss von Gemischen (aus 3 Teilen Ringer-Lösung und 1 Teil isotonischem Phosphat- bzw. Glykokollgemisch) von verschiedenem H-Ionengehalt auf die Erregbarkeitsdauer, Dauer der Leistungsfähigkeit und Leistung von Sartorien von Rana esculenta. Die Werte der Vergleichsmuskeln in Ringer sind gleich 100 gesetzt.

C_H	Erregbarkeitsdauer		Dauer der Leistungsfähigkeit b. ununterbrochener Reizung		Größe der Leistung	
	Phosphat	Glykokoll	Phosphat	Glykokoll	Phosphat	Glykokoll
10^{-7} — $10^{-7,8}$ (neutral)	97	124	165	106	177	100
$10^{-9,5}$ (alkalisch)	47	62	109	104	161	120
$10^{-4,5}$ (sauer)	87	99	50	79	74	100

Ringer-Lösung verändert. (Die geringere Dauer der Leistungsfähigkeit in dem sauren Gemisch wird durch etwas höhere Zuckungen fast vollkommen ausgeglichen.) Die Ringer-Phosphatgemische beeinflussen dagegen auch die Grösse der Leistung in sehr erheblichem Umfang. Bei saurem Phosphatgemisch bleibt die Leistung gegenüber reiner Ringer-Lösung erheblich zurück (infolge stark herabgedrückter Leistungsdauer), bei alkalischem und noch mehr bei neutralem Phosphatgemisch ist sie wesentlich erhöht infolge langer Leistungsdauer und grosser Hubhöhe (Tab. IX).

4. Die Verschiedenheit in der Wirkung der Glykokoll-Ringer-Gemische und der Phosphat-Ringer-Gemische von gleichem H-Ionengehalt weist darauf hin, dass zu der Wirkung der H-Ionen bei den Phosphatgemischen noch eine spezifische Phosphatwirkung hinzukommt.

Als Wirkung einer Erhöhung des H-Ionengehalts ist allein die Verminderung der Leistungsdauer und vielleicht auch der Leistung (bei Dauerreizung) anzusehen, als Folge einer Verminderung des H-Ionengehalts die Verminderung der Erregbarkeitsdauer (bzw. der Lebensdauer) des möglichst ungeretzten Präparats¹⁾. Die Erhöhung der Leistungsdauer und

1) Boruttan hat bei Einwirkung von Borsäure-Natriumazetat-Ringer-Gemischen im Bereich einer C_H von 10^{-5} — 10^{-9} (Zentralbl. für Physiologie Bd. 31 S. 1. 1917) während mehrerer Stunden einen Einfluss auf Grösse und Ablauf des Aktionsstromes der Muskeln nicht feststellen können. Da er wohl keine Dauerreizung vorgenommen hat, so sind seine Versuche nur mit dem Anfangsteil unserer Versuche über die Erregbarkeitsdauer zu vergleichen. Bei dieser macht sich aber, nach der Zuckungshöhe beurteilt, der Einfluss einer veränderten C_H erst nach mehreren Stunden deutlich bemerkbar.

besonders der Leistung selbst, welche nur bei den neutralen und alkalischen Phosphatgemischen gefunden wurde, wird auf eine spezifische Wirkung der Phosphorsäure zurückzuführen sein, falls nicht spätere Versuche zeigen sollten, dass sie auch durch andere Anionen resp. Kationen zu erzielen ist. Sollte sich der Einfluss der Phosphorsäure als spezifisch herausstellen, so würde damit von einer ganz neuen Seite her ein Beweis für die Richtigkeit der Anschauungen Emdens¹⁾ über die Wichtigkeit derselben für den Stoffwechsel des Muskels erbracht sein.

5. Bei langdauernden Versuchen an Muskeln wird sich auf Grund dieser Versuche ein Zusatz von neutralem Phosphatgemisch empfehlen.

6. Der untersuchte Skelettmuskel erweist sich gegenüber Veränderungen der C_H sehr viel weniger empfindlich als das Herz, der Darm usw. Es erscheint daher wohl wahrscheinlich, dass der ungünstige Einfluss, welche schon kleine Erhöhungen der C_H auf diese Organe ausüben, nicht von einem Einfluss auf die Muskulatur derselben herrührt.

7. Die ungünstige Wirkung alkalischer Reaktion der Ringer-Lösung auf die Dauer der Erregbarkeit dürfte auf eine Beschleunigung der Stoffwechselfvorgänge zurückzuführen sein. Man könnte allerdings auch an einen begünstigenden Einfluss auf die Tätigkeit von Bakterien oder an eine Verminderung der Konzentration der Calciumionen denken. Die erste Erklärung wird aber, auch ohne ausschliessende Versuche, aus verschiedenen Gründen als die wahrscheinlichere gelten dürfen. Derselbe Umstand wird bei der Dauerreizung, bei welcher die Erregbarkeit 10—20mal früher erlischt, begünstigend auf die Grösse der Leistung und auf die Leistungsdauer einwirken. Bei der Dauerreizung wird sich im besonderen die ungünstige Wirkung saurer Gemische daraus erklären, dass die Abgabe saurer Stoffwechselprodukte verzögert und so eine Anhäufung von „Ermüdungsstoffen“ herbeigeführt wird.

Zusatz.

Die Arbeit von Fräulein Neugarten lag schon seit längerer Zeit fast fertig vor, als die Verbindung zwischen meinem Institut und Mainz, dem Wohnort von Fräulein Neugarten, durch die Besetzung seitens der Franzosen unterbrochen wurde. Da eine weitere Verzögerung des Druckes unerwünscht erschien, so habe ich die Arbeit so in den Druck gegeben, obwohl an einigen Stellen Erweiterungen des Textes auf Grund des Zahlen- und Kurvenmaterials erwünscht gewesen wären.

Bethe.

1) Untersuchungen über Lactacidogen, Sonderabdruck aus Zeitschr. für physiologische Chemie Bd. 93. 1914.

Die Allgültigkeit des zweiten Hauptsatzes der Thermodynamik.

Von

Dr. Curt Wachtel, Breslau.

In früheren Ausführungen¹⁾ wurde darauf hingewiesen, dass ein völlig exakter, zahlenmässiger, rein experimenteller Beweis für die Gültigkeit des zweiten Hauptsatzes für Vorgänge im tierischen Organismus nicht existiert. Deshalb beschränkte sich die damalige Darstellung auf die Erwähnung derjenigen Untersuchungen, welche trotz der Unzulänglichkeit ihrer zahlenmässigen Resultate mehr oder weniger ausdrücklich Schlüsse über die Allgültigkeit des zweiten Hauptsatzes aufstellen. Danach verblieb allein als stichhaltig der rein formale Beweis auf Grund der Irreversibilität der Vorgänge im tierischen Organismus, dessen eingehende physikalische Begründung in einer, in erster Linie für Mediziner bestimmten Darstellung notwendig erschien.

Hierzu ist nachzutragen, dass bereits früher Zwaardemaker diesen Gesichtspunkt bemerkt hat, indem er sagte: „Aus der Unumkehrbarkeit von bestimmten Teilstücken des Stoffwechsels darf man, weil sie eine thermodynamische Eigenschaft ist, wie mir scheint, ohne weiteres auf die Herrschaft des zweiten Hauptsatzes für den Gesamtprozess schliessen“²⁾.

In diesem Zusammenhange mögen noch einige Bemerkungen über die Frage angebracht sein, welche Bedeutung dem Nernst'schen Wärmetheorem für die Behandlung physiologischer Vorgänge zukommt. Seine Anwendung wird sich erstrecken:

1. auf die Ermittlung thermochemischer Daten in physiologisch-chemischen Reaktionen;
2. auf die Kontrolle experimenteller Arbeiten.

1) Pflüger's Arch. Bd. 171 S. 66. 1918.

2) Zwaardemaker, Zentralbl. f. Physiol. Bd. XXI Nr. 3. — Herr Prof. Zwaardemaker machte mich liebenswürdigerweise auf diese seine Ausführungen, die mir seinerzeit bei Abfassung meiner Arbeit entgangen waren, aufmerksam. Es sei hier deshalb ausdrücklich auf die Arbeit Zwaardemaker's über „Die Allgültigkeit des zweiten Hauptsatzes“ hingewiesen.

Báron und Pólányi¹⁾ berechneten die Reaktionskonstante für die Oxydation des Zuckers im Organismus zu

$$k = 1,10^{-525}.$$

Da dieser extreme Wert der Reaktionskonstanten eine Folge der starken Wärmetönung ist, so lässt sich dieses Ergebnis auf die übrigen Verbrennungen im Organismus verallgemeinern, so dass also die Reaktionskonstante nicht direkt experimentell bestimmbar ist.

Für die Kontrolle experimenteller Arbeiten gewinnt das Nernst'sche Wärmetheorem nach dem bemerkenswerten Vorgang von Báron und Pólányi wesentliche Bedeutung, indem es durch eine Art von Überschlagsrechnung die Prüfung ermöglicht, ob die Annahme gewisser chemischer Reaktionen im Organismus vom energetischen Standpunkt aus als möglich oder wahrscheinlich anzusehen ist.

Solange es also nicht gelingt, auf dem Gebiete der Physiologie dieselben exakten Grundlagen mittels ausreichend genauer zahlenmässiger Experimentalergebnisse zu erlangen wie auf dem Gebiete der reinen Physik, wird auch die Anwendung des zweiten und dritten Hauptsatzes der Thermodynamik nur qualitativ, im besten Falle für die Ausführung von Überschlagsrechnungen denkbar sein.

1) Báron und Pólányi, Biochem. Zeitschr. Bd. 53 S. 1. 1913.

Vergleich der Wirkung von Atropin und l-Hyoscyamin auf den isolierten Säugetierdünndarm.

Von

Dr. G. Liljestrand.

(Aus dem pharmakologischen Institut der Reichsuniversität Utrecht.)

Mit 9 Textabbildungen.

(Eingegangen am 14. Januar 1919)

Trotz zahlreicher Untersuchungen über die Wirkung des Atropins auf den intakten und den isolierten Dünndarm von Säugetieren ist es bisher nicht gelungen, zu eindeutigen und übereinstimmenden Ergebnissen zu gelangen. Nachdem Hagen¹⁾ die erregende Wirkung mittlerer Atropindosen beobachtet hatte, stellte Magnus²⁾ am isolierten Katzendarm fest, dass grosse Dosen (0,3% in 200 Ringer) lähmen, während mittlere Mengen (0,025—0,075%) oft Erregung und Regularisierung zur Folge haben. Diese Erregung, die ihren Angriffspunkt im Auerbach'schen Plexus hat, trat nicht immer mit Sicherheit ein; sie war „besonders deutlich, wenn aus irgendeinem Grunde die Darmbewegung vorher schwach und wenig ausgiebig war“. Am intakten Darm wurde die Erregung gelegentlich vermisst, während sie konstant bei plexushaltigen Längsmuskelstreifen zu finden war. Unger³⁾ fand darauf am Katzendarm, dass Dosen, welche den von Magnus gebrauchten gut entsprachen (60—500 mg auf 2 l) und die als mittlere bezeichnet werden können, erregend wirken, während grössere Dosen Lähmung verursachten. Dagegen konnte er aber beobachten, dass sehr kleine Atropinmengen (im allgemeinen 0,1—1 mg auf 2 l, in einigen Fällen 20—50 mg) eine deutliche Hemmungswirkung hatten: die Pendelbewegungen wurden kleiner, und auch der Tonus nahm gewöhnlich ab. Magnus⁴⁾ konnte aber in einer genauen Nach-

1) Hagen, Über die Wirkung des Atropins auf den Darmkanal. Diss. Strassburg 1890.

2) R. Magnus, Versuche am überlebenden Dünndarm von Säugetieren V. Mitt. Wirkungsweise und Angriffspunkt einiger Gifte am Katzendarm. Pflüger's Arch. Bd. 108 S. 1. 1905.

3) M. Unger, Beiträge zur Kenntnis der Wirkungsweise des Atropins und Physostigmins auf den Dünndarm von Katzen. Pflüger's Arch. Bd. 119 S. 373. 1907.

4) R. Magnus, Versuche am überlebenden Dünndarm usw. VII. Mitt. Pflüger's Archiv für Physiologie. Bd. 175.

prüfung diesen letzteren Befund nicht bestätigen, und auch Pätz ¹⁾, der in demselben (Breslauer) Laboratorium arbeitete wie Unger, kam zu demselben Ergebnis wie Magnus. Kress ²⁾ fand am isolierten Dünndarm von Kaninchen und Hunden nach mittleren Dosen ebenfalls Erregung, nach grösseren Lähmung. Kleine Dosen wurden von ihm nicht geprüft.

Nachdem Neukirch ³⁾ im hiesigen Institut die Technik der Versuche am überlebenden Dünndarm weiter ausgearbeitet hatte, wurden zahlreiche Erfahrungen auch über Atropinwirkung von Neukirch, Guggenheim und im Praktikum gesammelt, deren Ergebnisse noch nicht veröffentlicht sind. Dabei zeigte sich, dass in vielen Fällen eine Hemmung der Darmbewegungen durch kleinste Atropindosen eintrat, so dass also der Unger'sche Befund jetzt bestätigt werden konnte. Van Lidth de Jeude ⁴⁾ sah im gleichen Institut am Kaninchendünndarm in Tyrodelösung nach kleinen und mittleren Dosen meistens Hemmung auftreten, während die Erregung nach mittleren Dosen in Tyrodelösung nur ausnahmsweise und auch in Ringer-Lösung nur etwas häufiger zu sehen war. Eine Erklärung für diese widerspruchsvollen und unregelmässigen Ergebnisse konnte bisher nicht gegeben werden.

Auch P. Trendelenburg ⁵⁾ erhielt sehr wechselnde Resultate mit Atropin. Am Kaninchendarm im Körper des Tieres trat stets Hemmung und niemals Erregung ein (dasselbe stellte Katsch ⁶⁾ am Kaninchen mit Bauchfenster fest). Am isolierten Dünndarm dagegen trat regellos entweder Hemmung oder Erregung der Peristaltik ein. Am isolierten Meerschweinchendarm dagegen erhielt Trendelenburg stets Hemmung der Peristaltik.

Zur Wirkung kleinster Atropinmengen auf den Darm. Pflüger's Arch. Bd. 123 S. 95. 1908.

1) W. Pätz, Beitr. z. Kenntnis der Wirkung des Arekolins auf den Darm. Zeitschr. f. exp. Pathol. und Therapie Bd. 7 S. 577. 1910.

2) K. Kress, Wirkungsweise einiger Gifte auf den isolierten Dünndarm von Kaninchen und Hunden. Pflüger's Arch. Bd. 109 S. 608. 1905.

3) P. Neukirch, Physiolog. Wertbestimmung am Dünndarm. Pflüger's Arch. Bd. 147 S. 153. 1912.

4) A. P. v. Lidth de Jeude, Quantitative onderzoekingen over het antagonisme van sulfas atropini etc. Diss. Utrecht 1916. — Derselbe, Quant. Untersuch. über den Antagonismus von Giften I. Pilocarpin — Atropin. Pflüger's Arch. Bd. 170 S. 523. 1918.

5) P. Trendelenburg, Eine neue Methode zur Registrierung der Darmtätigkeit. Z. Biol. Bd. 61 S. 67. 1913. — Derselbe, Physiol. u. pharm. Untersuchungen über die Dünndarmperistaltik. Schmiedeberg's Arch. Bd. 81 S. 55. 1917.

6) G. Katsch, Pharm. Einflüsse auf den Darm bei physiolog. Versuchsordnung. Z. exp. Path. u. Therap. Bd. 12 S. 253. 1912.

Hirz¹⁾ sah am isolierten Katzendarm entweder Erregung oder Hemmung, am Kaninchendarm dagegen ausnahmslos Hemmung eintreten.

Bei dieser Sachlage ist es wünschenswert, die Ursache dieser verschiedenen und wechselnden Reaktionsweise aufzufinden. Als ein Glied dieser Untersuchungsreihe wurde ein Vergleich zwischen der Wirkung des Atropins und des l-Hyoscyamins angestellt. Den Ausgangspunkt bildete folgende Überlegung. Cushny²⁾ hat festgestellt, dass Atropin (= d-l-Hyoscyamin) und l-Hyoscyamin in ihren physiologischen Wirkungen nicht gleichwertig sind. Auf das Zentralnervensystem der Säugetiere wirken beide Gifte qualitativ und quantitativ gleich. Ebenso auf das Herz und die motorischen Nervenendigungen des Frosches. Dagegen wirkt Atropin kräftiger erregend auf das Rückenmark des Frosches. Auf die Nervenendigungen in den Speicheldrüsen, auf den Herzvagus und auf die Pupille bei Hund und Katze dagegen wirkt l-Hyoscyamin etwa doppelt so stark als Atropin. Auch zur Aufhebung der Pilokarpinwirkung auf die Speichelsekretion war nur die Hälfte der Dosis l-Hyoscyamin erforderlich als von Atropin. Durch besondere Versuche mit d-Hyoscyamin wurde wahrscheinlich gemacht, dass die Ursache für dieses Verhalten darin zu suchen ist, dass d-Hyoscyamin auf das Froschrückenmark stärker wirkt als l-Hyoscyamin, während es an der Speicheldrüse, dem Herzvagus und der Pupille des Säugetieres, an denen der Atropineffekt nur halb so stark ist als der von l-Hyoscyamin, nur eine sehr schwache Wirkung entfaltet.

Ausserdem hat kürzlich Macht³⁾ interessante Ergebnisse am Ureter mitgeteilt. Atropin in kleinen Dosen erregt die Kontraktionen oder ist wirkungslos, während es in grösseren Dosen hemmt. Dieses erklärt sich dadurch, dass l-Hyoscyamin ein rein erregendes, d-Hyoscyamin ein rein hemmendes Gift für den Ureter ist. Genauere Angaben über Tierart und Versuchstechnik werden in der (vorläufigen) Mitteilung von Macht nicht gemacht.

Es ist klar, dass durch diese Arbeiten es möglich erscheinen musste, dass die Verschiedenheit der Wirkung des Atropins am Darm in den Händen verschiedener Untersucher und zu verschiedenen Zeiten darauf beruht, dass die Atropinpräparate nicht identische gewesen sind und verschiedene Mengen optisch aktiven Hyoscyamins enthalten haben. Dass letzteres tatsächlich sehr wahrscheinlich ist, wird unten gezeigt

1) O. Hirz, Unters. am überlebenden Darm usw. Schmiedeberg's Arch. Bd. 74 S. 318. 1913.

2) A. R. Cushny, Atropine and the hyoscyamines — a study of the action of optical isomers. Journ. of Physiol. vol. 30 p. 176. 1903.

3) D. I. Macht, The action of some optic isomers on the ureter. — Journ. of pharm. and exp. therap. vol. 9 p. 351. 1917.

werden. Wenn aber d- und l-Hyoscyamin qualitativ verschieden auf den Darm wirken, wie in den Versuchen von Macht auf den Ureter, oder wenn ihre hemmende und ihre erregende Wirkung auf den Darm sich quantitativ verschieden verhält, wie in den Versuchen von Cushny am Zentralnervensystem und an den von ihm untersuchten peripheren Organen des Säugetieres, so muss bei Benutzung von Atropinpräparaten von wechselndem Hyoscyamingehalt die hemmende oder die erregende Wirkung mehr in den Vordergrund treten.

Ich habe deshalb vergleichende Versuche mit Atropin und l-Hyoscyamin am isolierten Kaninchen-, Katzen- und Meerschweinchen-dünndarm angestellt. Zu meiner Verfügung standen vier Präparate, zwei von l-Hyoscyamin (Merck) und zwei von Atropinsulfat, das eine (1) von Böhringer, das andere (2) von unbekannter Herkunft. Im hiesigen pharmazeutischen Institut wurden durch die Freundlichkeit von Prof. Schoorl die erst im Vakuumexsikkator über P_2O_5 getrockneten Präparate im Mikropolarimeter untersucht, und zwar geschah die Untersuchung des Hyoscyamins nach Lösung in absolutem Alkohol, während das Atropin in wässriger Lösung untersucht wurde. Bei der Berechnung des Gehaltes an l-Hyoscyamin wurde die spezifische Drehung desselben nach Hammerschmidt gleich $-21,016^\circ$ ($-0,154$ c.) gesetzt und die von Hyoscyaminsulfat (wasserfrei) nach Hesse gleich $-28,6^\circ$, demnach auf das Alkaloid berechnet gleich $-33,5^\circ$. In der folgenden Tabelle sind die gefundenen Werte und der daraus berechnete Gehalt an l- und r-Hyoscyamin [und an Atropin¹⁾] zusammengestellt.

	Hyoscyamin		Atropinsulfat	
	1	2	1	2
Spezifische Drehung . . .	$-20,3^\circ$	$-11,3^\circ$	$-5,7^\circ$	$-1,11^\circ$
Spezifische Drehung, auf freies Alkaloid berech- net	($c = 4^{1/2}/\%$)	($c = 6^{1/2}/\%$)		
Spezifische Drehung, be- rechnet für abs. reines Präparat	—	—	$-6,7^\circ$	$-1,33^\circ$
Gehalt l-Hyoscyamin	$-21,7^\circ$	$-22,0^\circ$	0°	0°
„ r-Hyoscyamin	$96,5\%$	$75,75\%$	60%	52%
„ Atropin	$3,5\%$	$24,25\%$	40%	48%
	7%	$48,5\%$	80%	96%

Wie man sieht, ist keines der vier Präparate wirklich rein, der Grad der Verunreinigung ist sehr verschieden. l-Hyoscyamin Nr. 1 enthält 7% Atropin, l-Hyoscyamin Nr. 2 sogar 48,5% Atropin.

1) Für Atropin wurde die Formel $(C_{17}H_{23}NO_3)_2H_2SO_4 \cdot H_2O = 2 \times 347$ zugrunde gelegt.

Atropinsulfat Nr. 1 enthält einen Überschuss von 20% l-Hyoscyamin, Atropin Nr. 2 nur 4%. Diese mit gewöhnlichen Handelspräparaten erhaltenen Ergebnisse mahnen zu grosser Vorsicht bei der Anstellung genauer pharmakologischer Versuche und lassen es als berechtigt erscheinen, einmal zu untersuchen, inwiefern die verschiedenen Ergebnisse der Experimente über Atropinwirkung am Darm auf verschiedener Beschaffenheit der verwendeten Präparate beruhen können.

Bei den im folgenden zu schildernden Versuchen wurden immer, wenn nicht anders bemerkt ist, die beiden reinsten Präparate, nämlich Hyoscyamin 1 und Atropin 2 verwendet¹⁾. Nur in einigen Fällen wurde Hyoscyamin 2 gebraucht. Atropin 1 wurde nicht zu Versuchen benutzt und dient hier nur als Beispiel, dass Atropinpräparate von ziemlich hohem Gehalt an l-Hyoscyamin im Handel vorkommen.

Die benutzten Lösungen wurden täglich frisch bereitet. Im nachstehenden wird mit „Atropin“ immer das Atropinsulfat bezeichnet. Die Lösungen von l-Hyoscyamin wurden mit $\frac{1}{10}$ N-Schwefelsäure genau neutralisiert; die Angaben über die Hyoscyaminmenge beziehen sich aber immer auf das freie Alkaloid. Um daraus die entsprechende Menge des Sulfats zu erhalten, muss man die Zahl mit 1,14 multiplizieren.

Die Dünndarmschlingen wurden in sämtlichen Versuchen in Tyrodelösung unter Durchleitung von Luft (manchmal auch von Sauerstoff) untersucht. Die Flüssigkeitsmenge betrug in den Experimenten am Kaninchen- und Katzendarm stets 75 ccm, bei den Versuchen am Meerschweinchendarm 150 ccm.

Die Versuche am Kaninchendarm wurden in der von Neukirch²⁾ beschriebenen Weise ausgeführt. Meist wurde der Darm nur an demselben Tage benutzt, an welchem das Tier getötet war, in einigen Fällen auch am folgenden Tage. Meist wurden Parallelversuche mit Atropin und l-Hyoscyamin in der Weise ausgeführt, dass mehrere Darmstücke von demselben Tier gleichzeitig in getrennten Gefässen mit Tyrodelösung aufgehängt wurden. Nach genügend langer Vorperiode wurden Darmstücke zu den vergleichenden Versuchen ausgesucht, welche möglichst gleichartige Bewegungen ausführten, und dann die zu prüfenden Lösungen zugesetzt. Im ganzen wurden etwa 50 Versuche ausgeführt.

Das Ergebnis am Kaninchendarm war folgendes:

1) Wenngleich weder Hyoscyamin 1 reines l-Hyoscyamin noch Atropin 2 reines Atropin darstellt, so ist doch der Unterschied zwischen beiden Präparaten gross genug, dass ein Unterschied in der Wirkung, falls er vorhanden ist, im Versuche zutage treten muss. Leider standen zurzeit nicht genügend grosse Alkaloidmengen zur Verfügung, um ganz reines d- und l-Hyoscyamin darzustellen.

2) P. Neukirch a. a. O.

Bei Zusatz von Atropin wurde nach kleinen Dosen (bis 0,2 mg) nur ein einziges Mal eine Reizwirkung beobachtet, während 20mal Hemmung und 9mal keine Wirkung auftrat. Nach mittelgrossen Dosen (1—15 mg) erfolgte dagegen 10mal eine mehr oder weniger deutliche Reizwirkung, 9mal Hemmung und 1mal keine Wirkung. Die Reizwirkung zeigte sich sowohl in Tonussteigerung wie in Vergrösserung der Pendelbewegungen, welche beide Veränderungen nicht immer gleichzeitig auftraten.

Für das 1-Hyoscyamin liegen nun die Verhältnisse durchaus ähnlich. Zufällig fand sich auch hier bei kleinen Dosen (bis 0,2 mg) auch einmal eine Reizwirkung, dagegen 16mal Hemmung und 11mal keine Wirkung. Nach mittleren Dosen war auch hier die Erregung sehr häufig (16 mal), Hemmung fand sich nur 3mal, und 4mal trat keine Wirkung ein.

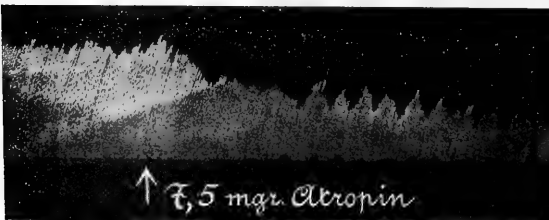


Abb. 1 (10. Oktober 1918). Kaninchen, am 9. Oktober getötet, Darm auf Eis aufbewahrt. Nach 7,5 mg Atropin 2 Hemmung: die Pendelbewegungen werden kleiner, unregelmässige Darmtätigkeit nach Atropin. Geschwindigkeit des Kymographions in diesem wie in allen anderen Versuchen 4,5 mm pro Minute.

Die angeführten Zahlen, welche nur das allgemeine Ergebnis der Versuche veranschaulichen sollen, zeigen, dass die qualitative Wirkung des Atropins und 1-Hyoscyamins auf den iso-

lierten Kaninchendarm genau die gleiche ist. Ebenso wurden in einigen Versuchen mit dem Präparat Hyoscyamin 2 sowohl Hemmung bei kleinen als Erregung bei mittleren Dosen erhalten. Die Hemmung war nur gering, doch trat dasselbe beim gleichen Tier auch nach kleinen Atropindosen ein.

Überhaupt kann man häufig beobachten, dass, wenn ein Darmstück eines Tieres in einer bestimmten charakteristischen Weise auf Atropin reagiert, durch die entsprechende Dosis 1-Hyoscyamin an einem anderen Darmstück desselben Tieres ein ganz gleichartiger Effekt hervorgerufen wird. Schon diese Beobachtung zeigt deutlich, dass die verschiedenartigen Wirkungen des Atropins auf den Darm nicht durch eine Verschiedenheit der Präparate, sondern durch verschiedene Eigenschaften der Versuchstiere bzw. deren Därme und durch die Vorbehandlung derselben bedingt sein müssen.

Die Gleichheit der qualitativen Wirkung von Atropin und 1-Hyoscyamin ist am besten durch einige Kurvenbeispiele zu veranschaulichen (Abb. 1—6).

In den Abb. 1 und 2 haben Atropindosen von 7,5 bzw. 10 mg in dem einen Falle eine deutliche Hemmung der Pendelbewegungen, in



Abb. 2 (10. Oktober 1918). Von demselben Tier wie Abb. 1. Nach 10 mg Atropin 2 tritt eine mächtige Tonussteigerung ein, wobei die Pendelbewegungen an Grösse abnehmen.

dem anderen dagegen eine starke Tonussteigerung bewirkt. An Darmstücken desselben Tieres wirken aber die entsprechenden Hyoscyamin-



Abb. 3 (10. Oktober 1918). Von demselben Tier wie Abb. 1. Die Wirkung von 10 mg l-Hyoscyamin 1 ist genau dieselbe wie von Atropin in Abb. 1.

dosen in genau der gleichen Weise. Auf Abb. 3 (Hemmung durch 10 mg Hyoscyamin 1 findet man sogar dieselbe Irregularisierung



Abb. 4 (10. Oktober 1918). Von demselben Tier wie Abb. 1. Die Wirkung von 7,5 mg l-Hyoscyamin 1 ist dieselbe wie von Atropin in Abb. 2.

wieder wie in Abb. 1. Auf Abb. 4 sieht man nach 7,5 mg l-Hyoscyamin 1 die gleiche Erregung eintreten wie nach Atropin in Abb. 2.

Die Abb. 5 und 6 wurden an einem anderen Tiere parallel gewonnen und geben ein Beispiel von der erregenden Wirkung mittlerer Dosen

auf die Pendelbewegungen. Die hemmende Wirkung kleiner Dosen wird weiter unten in den Abb. 7 und 8 veranschaulicht.

Nachdem auf diese Weise festgestellt ist, dass zwischen Atropin und l-Hyoscyamin kein qualitativer Unterschied in ihrer Wirkung auf den isolierten Darm vorhanden ist, erhebt sich die Frage, ob die beiden Präparate quantitativ verschieden wirken. Um dieses zu untersuchen, bestimmt man am besten die untere Grenzkonzentration,



Abb. 5 (12. Oktober 1918). Kaninchendarm. Der Versuch wird etwa 5 Stunden nach dem Tode des Tieres ausgeführt. Durch 7,5 mg Atropin 2 werden die Pendelbewegungen grösser, der Tonus bleibt unverändert.

welche gerade noch einen deutlichen Effekt hervorruft. Für die erregende Wirkung wurden derartige Versuche im Zusammenhang mit den in Abb. 5 und 6 wiedergegebenen ausgeführt, und zwar insgesamt 5 Atropin- und 6 Hyoscyaminversuche. Immer entstand hierbei (nach mittleren Dosen) entweder eine Erregung von demselben Typus wie in Abb. 5 und 6 oder keine Wirkung, dagegen niemals Hemmung.

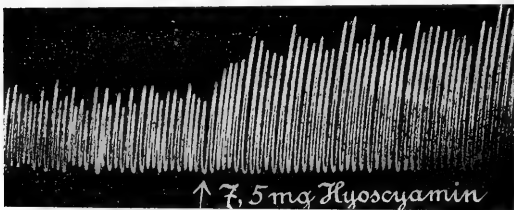


Abb. 6 (12. Oktober 1918). Parallelversuch zu Abb. 5. Genau dieselbe Wirkung von 7,5 mg l-Hyoscyamin 1.

Von Atropin gab 7,5 mg in zwei Versuchen gute Erregung, nach 5 mg trat einmal schwache Erregung und einmal keine Wirkung ein. In den Hyoscyaminversuchen wurde nach 7,5 mg zweimal gute und einmal keine Reizwirkung gesehen, während nach

5 mg einmal eine gute, einmal eine schwache und einmal keine Erregung vorhanden war. Die Grenzdosis liegt also für beide Präparate bei etwa 5 mg.

Auch für die Hemmungswirkung wurden ähnliche quantitative Versuche ausgeführt. Bei einem Tier, dessen einzelne Darmstücke regelmässig Hemmung nach kleinen Dosen zeigten, wurden erst zehn Versuche mit immer kleineren Dosen ausgeführt. Schwache Wirkung wurde sowohl mit Atropin wie mit l-Hyoscyamin durch Grenzdosen von 0,002 mg hervorgerufen. Um aber von den Schwierigkeiten, ganz gleich

empfindliche Darmstücke zu erhalten, unabhängig zu werden, wurden die weiteren Versuche so ausgeführt, dass die beiden Gifte an demselben Darmstück geprüft wurden, indem die Tyrodeflüssigkeit nach jedem Einzelversuch gewechselt und die Darmschlinge gründlich ausgewaschen wurde. Es hat sich nämlich in Versuchen, welche im hiesigen Laboratorium durch Storm van Leeuwen und le Heux ausgeführt

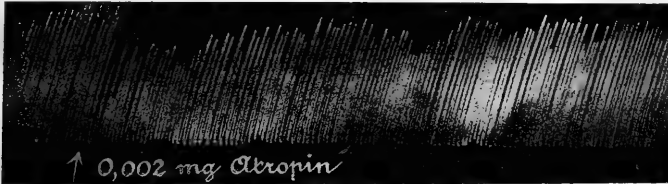


Abb. 7 A.

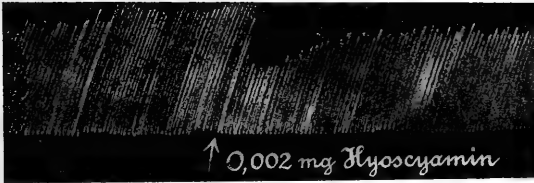


Abb. 7 B.

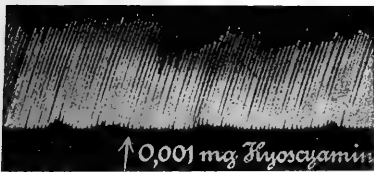


Abb. 7 C.

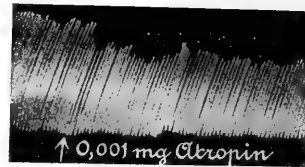


Abb. 7 D.

Abb. 7 (5. November 1918). Versuche an derselben Kaninchendarmschlinge, 6 Stunden nach der Tötung des Tieres. Zwischen den Einzelversuchen Auswaschen mit Tyrodelösung. Nach 0,002 mg Atropin 2 und 1-Hyoscyamin 1 erfolgt deutliche, nach 0,001 mg beider Gifte schwache Hemmung. Die Hemmung ist bei A ungefähr ebenso stark wie bei B und bei C ungefähr ebenso stark wie bei D.

wurden und über die in anderem Zusammenhange berichtet werden wird, herausgestellt, dass sich die Wirkung kleinster Atropindosen am Darm durch Auswaschen vollständig rückgängig machen lässt, so dass man nachher quantitativ die gleichen Wirkungen wiederbekommen kann wie beim ersten Giftzusatz. Nach dem Auswaschen wurde ein neuer Giftzusatz erst dann vorgenommen, wenn sich wieder gute und regelmässige Bewegungen hergestellt hatten. In den Abb. 7 und 8

werden diese Versuche mitgeteilt. Sie zeigen in deutlichster Weise, dass für beide Gifte die Schwellendosis die gleiche ist. Sie liegt in Abb. 8 bei 0,001 mg, in Abb. 7 vermutlich noch etwas niedriger.



↑ 0,002 mg Hyoscyamin

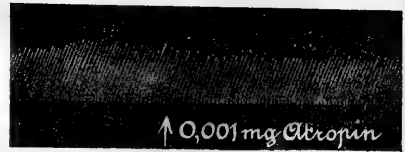
Abb. 8 A.



↑ 0,002 mg Atropin

Abb. 8 B.

Abb. 8 (5. November 1918). Darm von demselben Tier wie in Abb. 7, 6 Stunden nach dem Töten des Tieres. Zwischen den verschiedenen Einzelversuchen Auswaschen mit Tyrodelösung. Nach 0,002 mg Atropin 2 (B) und 1-Hyoscyamin 1 (A) erfolgt gleich starke deutliche Hemmung. Nach 0,001 mg Atropin (C) und 1-Hyoscyamin (D) erfolgt schwache Hemmung von gleichem Ausmaasse.



↑ 0,001 mg Atropin

Abb. 8 C.



↑ 0,001 mg Hyoscyamin

Abb. 8 D.

Am überlebenden Kaninchendünndarm ist also weder qualitativ noch quantitativ irgendein Unterschied in der Wirkung des Atropins und 1-Hyoscyamins nachzuweisen, sowohl was die hemmende Wirkung kleinerer als die erregende Wirkung mittlerer Dosen betrifft.

Diese Ergebnisse sind so deutlich, und die Empfindlichkeit der verwendeten Methoden ist so gross, dass die geringe Verunreinigung der verwendeten Präparate (Atropin 2 mit 7% 1-Hyoscyamin und Hyoscyamin 1 mit 4% Atropin) das Resultat nicht verschleiern kann. Wäre ein Unterschied in der qualitativen oder quantitativen Wirkungsweise beider Präparate vorhanden, so hätte er sich in diesen Versuchen deutlich herausstellen müssen.

An der Muscularis des Katzendarms wurden Versuche nach Abtragung der Schleimhaut und Submucosa angestellt. In zwei Ver-

suchen, in denen ursprünglich sehr schwache Pendelbewegungen vorhanden waren, entstanden nach 10 mg Atropin und der gleichen Dosis l-Hyoscyamin ausserordentlich starke Pendelbewegungen mit gleichzeitiger Tonussteigerung, und zwar in beiden Fällen in gleicher Stärke. Im übrigen dienten die Versuche am Katzendarm dazu, um zu untersuchen, ob die beiden Präparate in gleicher oder verschiedener Weise antagonistisch gegen Pilokarpin wirken. Diese Experimente wurden freundlicherweise von Frl. v. d. Broeke für mich ausgeführt. Für quantitativen Vergleich wurde dabei in folgender Weise vorgegangen. Durch Zusatz einer erregenden Pilokarpindosis wird die Darmmuskulatur in kräftige Erregung versetzt, die sich besonders in Tonussteigerung äussert. Genau 3 Minuten nach dem Pilokarpinzusatz wird dann das zu prüfende Präparat zugesetzt. Tritt eine Wirkung ein, so äussert sie sich in einem Absinken des Tonus. Nach genau 3 Minuten wird der Versuch abgebrochen, das Darmstück wird gründlich ausgewaschen und kann danach zu einem neuen Versuche verwendet werden. Arbeitet man mit Atropindosen, welche der Schwellendose nahe liegen, so kann das Niveau, bis zu welchem der Schreibhebel nach 3 Minuten abgesunken ist, zur quantitativen Bestimmung der Atropinmenge benutzt werden. Genauere Mitteilungen über diese sehr brauchbare Methode werden demnächst von Storm van Leeuwen und Frl. v. d. Broeke gemacht werden.

Im ganzen wurden drei Versuchsreihen ausgeführt. Abb. 9 gibt die eine derselben wieder. Die erregende Pilokarpindosis beträgt stets 3,5 mg. 0,0004 mg Atropin wirkt fast vollständig antagonistisch (A) 0,0003 mg (B) fast ebenso stark, 0,0002 mg dagegen deutlich weniger. 0,0003 mg l-Hyoscyamin (D) wirkt ungefähr ebenso stark wie 0,0003 mg Atropin, 0,0002 mg l-Hyoscyamin (E) ungefähr ebenso stark wie 0,0002 mg Atropin. Zum Schlusse wird noch einmal mit 0,0003 mg Atropin festgestellt, dass sich die Empfindlichkeit des Darmstückes während des Versuches nicht wesentlich geändert hat.

Dieser Versuch zeigt also, dass die beiden Präparate quantitativ ungefähr gleich stark antagonistisch gegen Pilokarpin am isolierten Darm wirken. In einer anderen Versuchsreihe ergab sich nach 0,03 mg Pilokarpin, dass 0,0003 mg Atropin ebenso stark antagonistisch wirkte wie 0,0003 mg l-Hyoscyamin. In der dritten Versuchsreihe wirkte nach 0,03 mg Pilokarpin 0,0001 mg l-Hyoscyamin stärker als 0,0001 mg Atropin, dagegen deutlich schwächer als 0,0002 mg Atropin.

Das Ergebnis dieser Versuchsreihe ist also, dass l-Hyoscyamin keinesfalls doppelt so stark antagonistisch gegen Pilokarpin am isolierten Darm wirkt als Atropin, wenn es auch nicht vollkommen ausgeschlossen ist, dass eine es etwas stärkere Wirkung entfaltet. Die Ver-

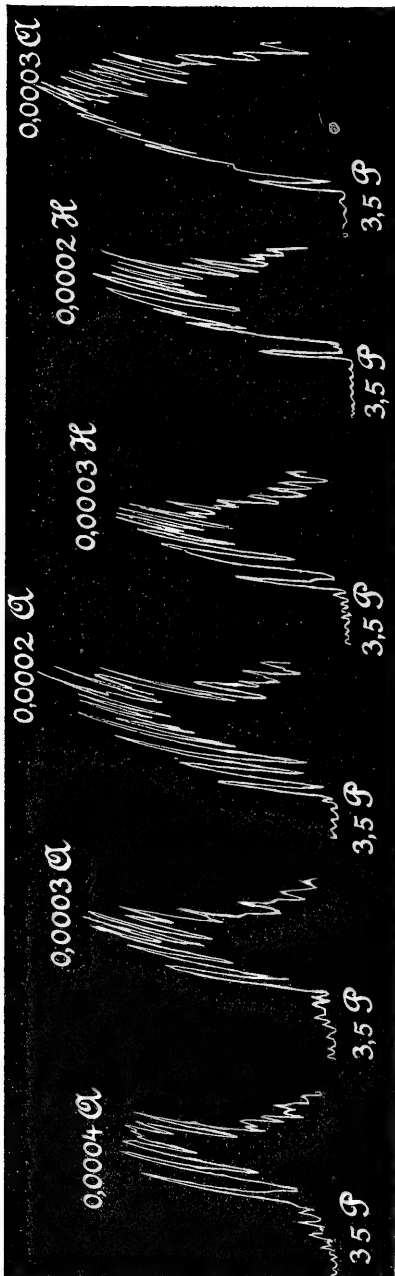


Abb. 9.

suche konnten leider wegen Mangel an l-Hyoscyamin nicht weiter fortgesetzt werden.

Schliesslich wurde noch nach dem Verfahren von P. Trendelenburg¹⁾ die Wirkung der beiden Präparate auf die Peristaltik des Meerschweinchendünndarmes untersucht. Es sollte hierbei nur festgestellt werden, ob qualitative Unterschiede vorhanden seien. Denn Trendelenburg hat angegeben, dass am Meerschweinchendünndarm Atropin ausnahmslos hemmend und niemals erregend wirkt. Etwaige Erregungserscheinungen durch l-Hyoscyamin wären also von besonderem Interesse gewesen. Es stellte sich heraus, dass durch Dosen von 1—3 mg l-Hyoscyamin (auf 150 ccm Tyrodelösung) die durch Steigerung des Innendruckes auslösbare Peristaltik vollständig gehemmt wird; dasselbe geschah nach etwa 2 mg Atropin. Zu einem quantitativen Vergleich waren die Versuche nicht geeignet. Mittelgrosse Dosen wurden nur von Atropin geprüft, wo sie im allgemeinen vollständige Hemmung ergaben. Ein einziges Mal wurde aber eine deutliche Erregung der Pendelbewegungen gesehen.

Das Ergebnis aller Versuche ist also eindeutig. Es findet sich weder qualitativ noch quantitativ ein Unter-

1) P. Trendelenburg a. a. O.

schied in der Wirkung des Atropins und l-Hyoscyamins auf den isolierten Dünndarm. Der Befund steht im Gegensatz zu den von Macht am Ureter erhaltenen Ergebnissen. Der Darm verhält sich gegen Atropin und l-Hyoscyamin wie das Zentralnervensystem der Säugetiere nach den Versuchen Cushny's, und nicht wie Vagus, Pupille und Speicheldrüse. Für die erregende Atropin- und Hyoscyaminwirkung kann das auch nicht weiter wundernehmen, weil nach den Versuchen von Magnus¹⁾ diese Erregung ihren Angriffspunkt in den Zentren des Auerbach'schen Plexus hat. Für die Hemmungswirkung kleinster Atropindosen ist der Angriffspunkt bisher nicht festgestellt worden. Merkwürdig ist nur, dass nach den Versuchen von Cushny beim Antagonismus gegen Pilokarpin das l-Hyoscyamin an der Speicheldrüse die doppelte Wirksamkeit besitzt als Atropin, während nach meinen, allerdings beschränkten, Versuchen am Darm beide Gifte etwa die gleiche Wirkungsstärke besitzen. Da Cushny am intakten Tier mit subkutanen Injektionen gearbeitet hat, so könnte dieser Unterschied darauf beruhen, dass in Cushny's Versuchen es sich um eine verschiedene Verteilung der beiden Gifte im Körper handelt in der Weise, dass die Speicheldrüse aus dem Blute nur l-Hyoscyamin aufzunehmen imstande wäre, während d-Hyoscyamin nicht eindringt. Hierüber müssten besondere Versuche entscheiden.

Jedenfalls folgt aber aus den hier geschilderten Untersuchungen, dass der nachweislich stark wechselnde Gehalt verschiedener Atropinpräparate an l-Hyoscyamin die widerspruchsvollen Ergebnisse über die Wirkungsweise des Atropins auf den Darm, welche verschiedene Forscher zu verschiedenen Zeiten erhalten haben, nicht erklären kann.

Auch in meinen Versuchen stellte es sich im allgemeinen heraus, dass die erregende Atropinwirkung etwas leichter eintrat, wenn der Darm vorher weniger gut arbeitete. Aber auch bei sehr gut arbeitenden Darmstücken wurde oft Erregung erzielt. Und in einer Vergleichsreihe, in welcher in der Hälfte der Fälle eine alte, schlechte Tyrodelösung (mit Bodensatz), in der anderen Hälfte frische Lösung benutzt wurde, fielen zwar in den erstgenannten Versuchen die Vorperioden viel unregelmässiger aus, irgendein sicherer Unterschied in der Atropinwirkung bestand aber nicht. Ebenso war es gleichgültig, ob Luft oder Sauerstoff durch die Lösung perlte. Sicher ist aber, dass die Reaktionsweise mit den Einzeltieren individuell wechselt und dass die verschiedenen Darmschlingen desselben Tieres häufig in der gleichen Weise reagieren. Bisweilen bekommt man bei einem Tiere überhaupt keine Erregung,

1) R. Magnus, Pflüger's Arch. Bd. 108 S. 13. 1905.

sondern nur Hemmung, bisweilen dagegen rein erregende Wirkungen. Der Zustand des Darmes selbst ist also wahrscheinlich von entscheidendem Einfluss auf die Reaktionsweise. Hierüber sind weitere Versuche im hiesigen Institut im Gange.

Zusammenfassung.

Handelspräparate von Atropin (d-l-Hyoscyamin) sind in sehr wechselndem Grade mit l-Hyoscyamin, Präparate von l-Hyoscyamin in wechselndem Grade mit Atropin verunreinigt.

Die ausserordentlich wechselnde Wirkung des Atropins auf den isolierten und den intakten Darm, welche sich in den Händen verschiedener Forscher und auch beim gleichen Untersucher zu verschiedenen Zeiten bald als Erregung, bald als Hemmung äussert, beruht nicht auf dieser Inkonstanz der Präparate.

Vielmehr üben Atropin und l-Hyoscyamin auf den isolierten Kaninchen-, Katzen- und Meerschweinchendünndarm dieselbe qualitative und am Kaninchen- und Katzendarm auch quantitativ dieselbe Wirkung aus.

Die vermutliche Lösung der Halterenfrage.

Von

Prof. Dr. W. v. Buddenbrock, Heidelberg.

Mit 18 Textabbildungen.

(Eingegangen am 14. Januar 1919.)

Es ist von sehr grossem Reiz, einem Problem nachzuforschen, das, wie die Halterenfrage, die Naturforscher nunmehr seit zwei Jahrhunderten beschäftigt, hierbei von den verschiedensten Seiten beleuchtet worden ist und trotzdem einer wirklich befriedigenden Lösung bis zum heutigen Tage widerstand.

Als Halteren oder Schwingkölbchen oder kurzweg als Schwinger bezeichnet man bekanntlich die umgestalteten Hinterflügel der fliegenartigen Insekten. Es sind durchweg sehr kleine, auch bei den grösseren Formen meist nur 1—2 mm lange Gebilde, sie haben die Gestalt eines Stäbchens, das an seinem distalen Ende in eine kugelige Blase ausläuft, und sind proximal gelenkig am Thorax befestigt. Während des Fluges führen sie um ihr Basalgelenk als Drehpunkt lebhaft schwirrende Bewegungen aus. Der Schwinger ist durch eine grosse Anzahl von Sinneszellen ausgezeichnet, die sich an seiner Basis in verschiedener Ausgestaltung finden.

Wir wissen seit 1711, in welchem Jahre Derham ¹⁾ zum ersten Male diese eigentümlichen Organe untersuchte und beschrieb, dass die Schwinger keineswegs verkümmerte Flügelrudimente sind, sondern dass ihnen eine sehr wichtige Funktion zukommt: Entfernt man sie, so ist das Tier — wenigstens gilt dies für die meisten Dipteren — durchaus unfähig zu fliegen.

So leicht es nun ist, sich von dieser handgreiflichen Tatsache immer wieder von neuem zu überzeugen, ebenso schwer ist eine wissenschaftliche Analyse derselben. Ohne Übertreibung kann man sagen, dass sämtliche Autoren, die sich bisher mit der Halterenfrage beschäftigt haben, einen falschen Weg gegangen sind.

Überblickt man die Reihe der Lösungsversuche, welche die einzelnen Forscher in Vorschlag brachten, so sieht man eine bestimmte Auffassung vom Wesen der Schwinger immer wieder von neuem

1) Derham, *Theologie physique*, Leide 1769. Englische Originalausgabe 1711—1712.

hervortreten: Mit grosser Beharrlichkeit wird seit 1711 behauptet, die Schwinger seien Steuer- und Gleichgewichtsorgane. In der neueren Zeit fängt man an, die erstgenannte Funktion zu leugnen; dass die Halteren der Erhaltung des Gleichgewichts dienen, kann aber auch noch heutzutage als die herrschende Auffassung gelten. Es ist sehr leicht einzusehen, wie dies kommt: Die einfache Beobachtung lehrt, wie gesagt, dass die halterenlose Fliege nicht mehr ordentlich fliegen kann. Diese durch die Operation entstehende Flugunfähigkeit ist nun von fast allen Autoren sehr summarisch als ein Unvermögen des Insekts, zu steuern und das Gleichgewicht zu erhalten, gedeutet worden, wobei man erstaunlicherweise immer wieder von neuem übersah, dass neben Steuern und im Gleichgewichte-Bleiben zum Fliegen noch ein Drittes gehört, nämlich eine gewisse Energie der Bewegung, welche die Schwere des Körpers und den Luftwiderstand überwindet. Niemand hat daher die naheliegende Frage aufgeworfen, ob das Nichtfliegenkönnen der halterenlosen Fliegen nicht einfach ein Zeichen von Kraftlosigkeit sei.

Eine genauere Beschreibung der früher geäusserten Ansichten vom Wesen der Schwinger findet sich in Weinland's¹⁾ ausführlicher Arbeit vom Jahre 1891, auf die ich hierzu verweise. Ich entnehme ihr nur soviel, um darzutun, in wie verschiedener Weise die einzelnen Autoren sich die Tätigkeit der Halteren als Steuer und Gleichgewichtsorgane vorstellen. Derham (1711—12) vergleicht sie mit den Balancierstangen der Seiltänzer; Jousset de Bellesme (1878) meint, dass der Schwinger bei seiner variabel gedachten Bewegung den Ausschlag der Flügel nach hinten durch Anschlagen an denselben je nach Bedarf behindern könnte und derart die Flügeltätigkeit reguliert. Man sagt nicht zuviel, wenn man beide Auffassungen als absurd bezeichnet, in Anbetracht der sehr grossen mechanischen Leistung, die hier von den winzig kleinen Schwingern gefordert wird.

Weinland hat beide Auffassungen ausführlich kritisiert und widerlegt; indessen kann ich nicht finden, dass seine eigene Hypothese wesentlich glücklicher sei. Ich erwähne an dieser Stelle nur den Kernpunkt seiner Theorie; genauer wird in einem späteren Kapitel von ihr die Rede sein. Nach ihm erzeugt der Schwinger durch seine rapiden Bewegungen eine Zentrifugalkraft, die sich als ein kräftiger Zug auf den Thorax äussert. Durch diesen Zug wird je nach der Art der Schwingerbewegung der Schwerpunkt des Tieres in einen oder im anderen Sinne verlegt und damit die Flugrichtung mannigfaltig beeinflusst. Die oben gegebene Kritik gilt auch hier: Die Vorstellung, dass zum Beispiel eine Kuhbremse oder eine andere grosse

1) E. Weinland, Über die Schwinger der Halteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 51. 1891.

Fliege durch die Zentrifugalkraft ihrer winzigen Schwinger, also letzten Endes durch die Kraft der mikroskopisch kleinen Schwinger-muskeln, im Hundertstel einer Sekunde aus ihrer Bahn gerissen werden könne, ist völlig unmöglich und unstatthaft.

Wie man leicht sieht, ist das Gemeinsame der älteren Theorien, dass sie die mechanische Bewegung des Schwingers für das Maassgebliche halten. Die Sinnesorgane dienen nur dazu, ebendiese Bewegung in geeigneter Weise zu beaufsichtigen und zu regulieren.

In der letzten Zeit ist man von einer solchen ganz sicher unrichtigen Anschauung ein wenig abgekommen. In diesem Sinne erwähne ich zwei Autoren, die sich freilich nur nebenher mit dem vorliegenden Gegenstande beschäftigt haben. Stellwaag 1916¹⁾, der die Halteren als Gleichgewichtsorgane betrachtet, schreibt: „Jede passive Bewegung des Schwingkölbchens in einer bestimmten Ebene des Raumes bringt die Endgebilde einer bestimmten Papillengruppe an ihrer Basis zum Ausschlagen . . .“ Hier ist also das Sinnesorgan die Hauptsache und die mechanisch bewegten Schwinger ein Hilfsgebilde, ähnlich etwa wie der Statolith in der Statocyste. In einem prinzipiell verwandten Sinne äussert sich auch Demoll in seinem Buch über die Sinnesorgane der Arthropoden (1917)²⁾. Nach ihm haben, wenn ich ihn recht verstehe, die Chordotonalorgane der Halteren Kontrolle zu üben, dass die Zahl der Schwingungen der Flügel die normale Höhe einhält. Also wiederum ist die bewegliche Haltere ein Hilfsorgan, welches erst das Wesentliche, die rhythmische Erregung der Sinneszellen, hervorruft.

Wir werden später sehen, dass diese Grundanschauung richtig ist, wengleich im einzelnen auch diese beiden Autoren den Wagen so wenig auf das richtige Gleis geschoben haben wie ihre zahlreichen Vorgänger.

So ungefähr war der Stand der Dinge, als ich mich zum ersten Male mit der Halterenfrage beschäftigte. Ich habe im Sommer 1916 vom Felde aus einen kleinen Artikel veröffentlicht unter dem Titel: „Einige Bemerkungen über den Schwirflug der Insekten mit besonderer Berücksichtigung der Halteren der Zweiflügler“, in dem, meines Wissens zum ersten Male, ein neuer Weg zur Erforschung des Halterenproblems eingeschlagen wurde. Der Aufsatz, der meines Wissens nirgends Beachtung gefunden hat, war hypothetischen Charakters; neue Versuche wurden in demselben nicht gebracht. Ich schrieb ihn lediglich, um einige Ideen festzuhalten, die mir über die mögliche

1) Stellwaag, F., Wie steuern die Insekten im Flug? 1916. Die Naturwissenschaften. Viertes Jahrgang. Heft 1910. 20.

2) Demoll, R., Die Sinnesorgane der Arthropoden, ihr Bau und ihre Funktion. 1917. Vieweg u. Sohn, Braunschweig.

Funktion der Halteren auf dem Wege vergleichender Beobachtung gekommen waren.

Die vorliegende grössere Arbeit ist im wesentlichen die experimentelle Prüfung des damals Behaupteten, und ich empfinde einige Genugtuung darüber, dass sich meine theoretisch entwickelten Gedanken im Kernpunkte als richtig herausgestellt haben. Hieran wird nichts durch die Tatsache geändert, dass viele ins einzelne gehende Behauptungen sich als unrichtig erwiesen haben. Anderes wiederum konnte bisher nicht experimentell geprüft werden. Der als richtig erwiesene Hauptinhalt des ersten Aufsatzes stellt sich, aus dem Übrigen herausgeschält, folgendermaassen dar.

Die Halteren der Zweiflügler sind den sogenannten Hörkölbchen der Medusen zu vergleichen. In beiden Fällen haben wir ein klöppelförmiges Gebilde, das sich (passiv oder aktiv) hin und her bewegt. Durch diese Bewegung werden in beiden Fällen Sinnesorgane bzw. Sinneszellgruppen gereizt, die an der Basis des Klöppels stehen. Dieser Reiz nun wirkt erregend auf die Bewegungsmuskeln des Tieres. Wird der Klöppel an seiner Bewegung gehindert, so tritt bei der Meduse, wie wir durch Uexküll's geistreiche Untersuchung über diese Frage wissen, völliger Stillstand der Schirmmuskulatur ein; geschieht das gleiche bei der Fliege, so wird die Beweglichkeit der Flügel herabgesetzt. Die Halteren sind folglich keine Steuer- und Gleichgewichts-, sondern Organe zur Erzeugung nervöser Erregung.

Aus diesem Satze ergibt sich die Einteilung unseres Stoffes von selbst. Zunächst haben wir die soeben aufgestellte Behauptung experimentell zu beweisen. Anschliessend soll die bisherige Auffassung vom Wesen der Halteren als Gleichgewichts- und Steuerorgane eingehend kritisiert werden, und schliesslich werden einige theoretische Probleme ihre Erörterung finden, denen wir im Laufe unserer Experimente begegnen.

Material and Technik.

Ich habe die vorliegende Untersuchung nicht in irgendeinem wissenschaftlichen Laboratorium, sondern während meiner Freizeit, die mir der militärische Dienst liess, in meinem Mietszimmer in Baden-Baden ausgeführt. Unter diesen Umständen musste ich von vornherein die Technik meiner Versuche möglichst einfach gestalten. Der einzige Hilfsapparat, der mir zur Verfügung stand, war ein Schusskymograph, den ich nach den Angaben von W. Ritter¹⁾ in der Werkstätte von Herrn Runne in Rohrbach bei Heidelberg bauen liess. Der Heidelberger Akademie der Wissenschaften, welche die Güte hatte, mir für die An-

1) Ritter, W., 1911. Thy flying apparatus of the blow fly. Smithson. misc. Coll. Vol. 56. No. 12.

schaffung des Apparats eine ausreichende Unterstützung zu gewähren, spreche ich dafür meinen aufrichtigsten Dank aus.

Der Apparat besteht im wesentlichen aus einem schmalen berussten Glasstreifen, der auf einen Holzschlitten gespannt ist, welcher seinerseits an zwei Stahldrähten entlang gleitet. Durch Federkraft wird der Schlitten samt der Russplatte an dem Insekt vorbeigeschleudert, das an einem Stativ befestigt schwirrt (Abb. 1). Die beistehende Photographie möge das über den Apparat Gesagte erläutern. Derselbe ist nach dem Abschuss dargestellt. Rechts sieht man die Feder. Der Stift, der den Apparat links überragt, ist die Dämpfungsfeder, die den Stoss des abgeschossenen Schlittens auffängt. Die Fixierung der Fliege geschieht derart, dass sie mittels eines Syndetikontropfchens mit der Dorsalseite ihres Thorax am Ende eines Drahtes festgeklebt wird. Sie kann so in jede beliebige Lage gebracht werden. Indem sie schwirrt, zeichnet sie auf der vorbeigleitenden Russplatte jeden ihrer Flügelschläge in Form eines Striches auf. Die Geschwindigkeit, mit welcher sich der Schlitten bewegt, beträgt nahezu 2 m pro Sekunde. Sie ist natürlich nicht ganz gleichmässig, sondern nimmt allmählich ab, so dass am Ende der Russplatte die Flügelstriche

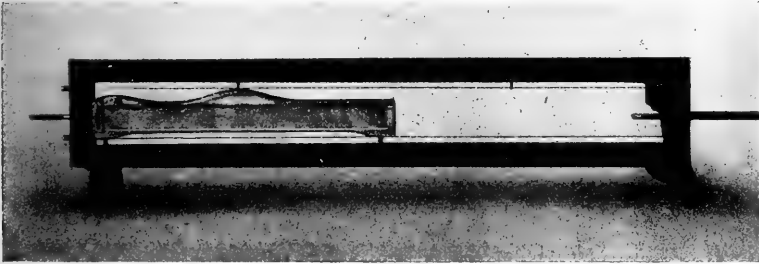


Abb. 1. Schusskymograph nach W. Ritter. Nähere Erklärung siehe im Text.

des Tieres stets einander näher stehen als am Anfang. Im übrigen kann, was die einzelnen Versuche anlangt, die Geschwindigkeit des Apparats als konstant angenommen werden.

Mit diesem Apparate sind viele Fragen lösbar, die an die Frequenz des Flügelschlages anknüpfen.

Ich bin indessen im Laufe meiner Arbeit zu der Einsicht gelangt, dass die technischen Erfordernisse für eine wahrhaft experimentelle Untersuchung des Halterenproblems wesentlich grösser sind. Vor allem ist der Kinematograph zur exakten Lösung vieler Einzelfragen unentbehrlich. Da mir ein solcher nicht zur Verfügung stand, musste ich mich vielfach mit deduktiven Schlüssen und vergleichenden Beobachtungen begnügen an Stelle des allein beweisenden Experiments.

Ich gebe dies als grossen Mangel meiner Arbeit offen zu. Wenn ich sie trotzdem veröffentliche, so liegt dies in meiner festen Überzeugung begründet, dass meine Darlegungen im allgemeinen das Richtige getroffen haben und eine genauere experimentelle Nachprüfung nur ihre Bestätigung ergeben wird. Sollte sich mir später die Gelegenheit zu kinematographischen Aufnahmen bieten, so werde ich das jetzt Versäumte nachholen.

Meine hauptsächlichsten Versuchstiere waren verschiedene Arten der Gattung *Tipula* sowie die gewöhnliche Fleischfliege *Sarcophaga*

carnaria. Die Tipuliden sind wegen der Grösse und gänzlich freien Lage ihrer Halteren sehr geeignete Objekte. Es lassen sich mit ihnen manche Beobachtungen und Versuche anstellen, die mit anderen Dipteren un- ausführbar wären. Zum Vergleich habe ich alle möglichen anderen Arten herangezogen, die mir gerade in die Hände gelangten.

An den Anfang unserer Untersuchung stelle ich eine kurze Zusammen- stellung der wichtigsten bisher bekannten Tatsachen, die sich auf die Funktion der Halteren und das Benehmen des halterenlosen Tieres be- ziehen.

Die Exstirpation der Halteren und ihre Folgen.

Wenn man mit Hilfe einer spitzen Pinzette einer Fliege die Halteren ausreisst, wobei darauf zu achten ist, dass man die verbreiterte Basis mit entfernt, an welcher die Sinneszellen sitzen, so lässt sich im all- gemeinen beobachten, dass das Tier fortan nicht mehr ordentlich fliegen kann. Weinland sagt darüber in seiner sehr ausführlichen Arbeit S. 126:

„Der vollständige Verlust beider Schwinger hat zur Folge, dass die Fliege nur noch sehr langsam abwärts fliegen kann, oft auch direkt nach abwärts fällt (Eristalis, Caliphora). Meist findet dies Zubodensinken, besonders wenn die Höhe eine beträchtliche ist, in ziemlich senkrechter Linie statt; die Fliege fällt, am Boden angekommen, oft auf den Rücken und hat manchmal Mühe (Musca), wieder auf die Beine zu kommen.“

Diesen Worten, die im allgemeinen richtig sind, möchte ich aus eigener Beobachtung Folgendes zur Ergänzung beifügen. Zunächst muss ich betonen, dass die einzelnen Fliegenarten sich so verschieden verhalten, dass man eine allgemein gültige Regel kaum aufstellen kann. Ich glaube zu dem Ausspruch berechtigt zu sein, dass, je besser eine Art fliegt, sie destoweniger ihrer Halteren zum Fluge bedarf.

Nicht ganz zutreffend ist die Bemerkung Weinland's, dass die operierten Fliegen nur abwärts fliegen können. Gerade hierin zeigt sich der erwähnte Unterschied der Arten. Vom Boden aus kommen allerdings manche, wie z. B. Sarcophaga, kaum hoch; andere aber, und dies ist die Mehrzahl, vermögen sehr wohl kleine derartige Flüge auszuführen, bei denen sie naturgemäss zunächst ein Stück in die Höhe fliegen, um freilich sehr bald wieder zu Boden zu sinken. Wieder andere schliesslich sind sichtbar wenig beeinflusst. Hierzu gehören zum Beispiel die Bremsen, die als schnelle und ausdauernde Flieger bekannt sind. Kleinere Flüge vom Boden aus von 1—2 m Weite, bei denen sie sich immerhin bis $\frac{1}{2}$ m in die Höhe hoben, vermochten manche meiner Versuchstiere gleich nach der Operation auszuführen. Einen Tag darauf flogen die kräftigeren von ihnen von meinem Ver- suchstisch aus ohne weiteres unter normaler Erhebung bis zum ca. 3 m weit entfernten Fenster; sicherlich hätten sie noch bedeutend Besseres geleistet, wenn ihnen das Glas keinen Halt geboten hätte. Eine Anthrax, die zufälligerweise in mein Zimmer kam, vollführte gleich

nach Entfernung der Halteren nicht nur einen schönen Flug zum Fenster, sondern erhielt sich daselbst noch ziemlich lange schwebend an einer Stelle. Ich muss sie trotz der Operation als einigermaassen normal hinsichtlich ihres Flugvermögens bezeichnen.

Schliesslich habe ich einmal ein besonders kräftiges Männchen einer grossen *Tipula*-Art beobachtet, das ebenfalls nach der Halterenoperation keinerlei Störungen in seiner Flugfähigkeit aufwies. Es vermochte bereits eine halbe Stunde nach der Operation vom Boden des Zimmers aus am Fenster in die Höhe zu fliegen und schwirrte daselbst, einen Ausgang ins Freie suchend, längere Zeit in ganz normaler Weise lebhaft hin und her. Ich öffnete hierauf das Fenster; es war sonniges, windstilles Wetter. Das Tier flog ins Freie, stieg sehr schnell in die Höhe, überflog das gegenüberliegende Haus und die darüber gespannten Telegraphendrähte und entschwand schliesslich meinen Blicken.

Von der vollkommenen Flugunfähigkeit, die man in einzelnen Fällen findet, bis zu diesen Beispielen ungehinderten Vermögens verläuft eine kontinuierliche Reihe. Überblickt man sie, so lässt sich behaupten, dass das Flugvermögen durch die Halterenoperation in wechselndem Maasse kleiner geworden ist als beim normalen Tier, ohne dass anscheinend die Bewegungen der Flügel eine qualitative Änderung erfuhren.

Reines Abwärtsfliegen in verschieden geneigter Bahn lässt sich in den meisten Fällen beobachten, wenn man das Tier erst frei schweben und dann loslässt. Ich klebe hierzu der Fliege ein kleines Papierstückchen auf die Dorsalseite des Thorax, an welchem ich sie dann leicht mit der Pinzette hochheben kann. Das seines Halts mit den Füßen beraubte Insekt fängt trotz des Verlusts seiner Halteren meist lebhaft an zu schwirren. Lasse ich jetzt los, so fliegt die halterenlose Fliege in schrägem, mitunter sehr steilem Fluge zur Erde. Das normale Dipter fliegt unter gleichen Umständen auch erst abwärts, ändert aber sehr bald seine Flugrichtung und fliegt schräg aufwärts zum Fenster (s. Abb. 2).

Beim oben besprochenen Flug vom Boden aus ist häufig zu beobachten, dass die Fliege beim Landen auf den Rücken fällt, wie dies längst bekannt ist. Genaueres Zusehen ergibt, dass sich das Tier meist nach vorn überschlägt, also einen Purzelbaum macht. Ich habe dies zum Beispiel bei *Eristalis* beobachtet. Besonders deutlich ist das Überschlagen bei gewissen *Tipula*-Arten, die es fortwährend tun, aber zum Unterschied von *Eristalis*, *Musca* usw. beim Abfliegen, nicht beim Landen.

Schliesslich können wir zur Vervollständigung des Bildes noch hinzufügen, dass die halterenlose Fliege beim Flug vom Boden oft

einen Richtungswechsel vornimmt. Sie dreht sich kurz vor dem Niedergehen, so dass sie beispielsweise beim Versuch, aufs Fenster zuzufliegen, quer zu diesem landet.

Abgesehen vom Fluge zeigt die halterenlose Fliege aber auch sonst noch einige Eigentümlichkeiten, nämlich in der Bewegung der Beine.

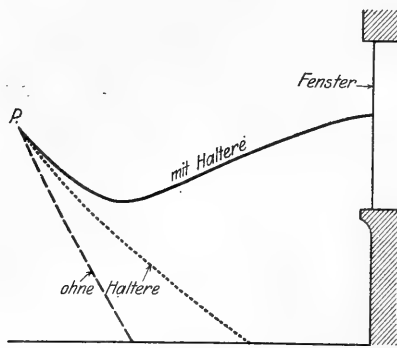


Abb. 2. Nähere Erklärung siehe Text.

Freilich gilt dies, wie ausdrücklich bemerkt sei, nur für gewisse Arten und auch für diese nur mit starken individuellen Schwankungen. Schon Schelver, 1802¹⁾, berichtet, dass die Tipuliden ihre Halteren auch zum Gehen und Sitzen benutzen. Dies kann ich bestätigen. Der Effekt wird besonders deutlich, wenn man dem Tiere zuvor die Flügel abschneidet und es so zur Ruhe zwingt. Beraubt man solche Tiere ihrer Schwinger,

so findet man stets einige Individuen, die nur noch mit grosser Schwierigkeit und dementsprechend langsam ihre langen Beine bewegen können. Sie bringen dieselben beim Gehen in absonderlichster Weise durcheinander, und wenn das Tier zum Sitzen kommt, nimmt es meist eine ganz unnormale Haltung ein. Manchmal liegt es buchstäblich auf der „Nase“ (s. Abb. 3). Ähnlich



Abb. 3. Unnormale Ruhestellung von *Tipula spec.* nach Entfernung der Halteren. In *b* ist das Tier genau senkrecht von oben betrachtet. Man sieht, dass es sehr stark nach der rechten Seite geneigt ist. Auch beachte man die Haltung des rechten Vorderbeines.

verhält sich eine kleine bräunliche Fliege, die sich häufig im Walde auf Sträuchern findet, und die ich als *Musca rustica* bestimmte. Weinland schreibt über diesen Gegenstand: „Die Fliege pflegt beim

1) Schelver, F. J., Entomolog. Beobacht. usw. über den Flug und das Gesumme einiger zweiflügeliger Insekten und insbesondere über die Schwingkölbchen und die Schüppchen unter den Flügeldecken. Wiedemanns Archiv f. Zoologie 1802.

Gehen ihre Beine etwas breiter als sonst auseinanderzuspreizen (zum Beispiel *Eristalis*, *Musca*), ist infolgedessen mit ihrem Leib der Erde etwas näher als gewöhnlich.“ Auch dies kann ich bestätigen. Die bisherigen Autoren haben aus diesen theoretisch sehr interessanten Wahrnehmungen nichts Rechtes zu machen gewusst; wir werden ausführlich darauf zurückkommen.

Sehr kurz kann ich mich fassen über die einseitige Operation und ihre Folgen. So behandelte Tiere fliegen wohl ein wenig schlechter als normale, d. h. langsamer und unsicherer, aber ganz bedeutend besser als beiderseits operierte. Ein Überwiegen der nicht angegriffenen Seite, das etwa durch Manegebewegungen im Fluge zum Ausdruck käme, ist niemals wahrgenommen worden. Um so auffallender ist es, dass Jousset Kreiselbewegungen beobachtet haben will, wenn von dem operierten Schwinger noch der Stiel oder ein Teil des Stiels vorhanden ist. Ich kann dies nicht bestätigen und halte es für einen Beobachtungsfehler, der vielleicht auf einer vorgefassten Meinung über die Funktion der Schwinger basiert. Auch wäre diese Erscheinung theoretisch kaum zu verstehen. Denn da nach vollständiger Entfernung der einen Haltere keine Kreiselbewegungen eintreten, würde dies bedeuten, dass die einseitige Teiloperation wirksamer wäre als die einseitige Totaloperation. Dies ist wohl doch unmöglich.

Schiefsitzen in der Ruhe nach völliger Entfernung einer Haltere scheint vorzukommen, denn Weinland schreibt S. 128: „Individuen von *Musca* sah ich, wenn ein Schwinger fehlte, mehrmals gleich nach der Operation, längere Zeit schief stehen, derart, dass die eine Seite höher lag als die andere . . .“

Festkleben der Halteren, so dass sie sich nicht mehr bewegen können, hat den gleichen Erfolg wie operative Entfernung. Wir verdanken diesen sehr interessanten Versuch Jousset de Bellesme. Er ist besonders leicht bei *Tipula* auszuführen.

Die hier gebotene kurze Zusammenstellung der wichtigsten Beobachtungen und Experimente erlaubt uns nunmehr, an die schwierige Aufgabe der Deutung der Halterenfunktion vorsichtig heranzutreten. Ich beginne gleich mit dem wichtigsten Punkte:

Die Halteren als Tonus erzeugende Organe.

Die obengenannte Beobachtung, nach der *Tipula* und einige anderen Fliegen nach Verlust ihrer Halteren in der Bewegung und Haltung ihrer Beine behindert sind, lässt keinen Zweifel offen. Es ist klar, dass es sich hierbei um nichts Anderes als um den Wegfall der tonischen Erregungen handelt, die normalerweise von den Halteren aus den Beinen dieser Dipteren zufließen. Fallen diese Reize infolge

der Operation weg, so ist eine Schwächung der Beinmuskeln die Folge, wie wir ganz Ähnliches bei anderen Tieren nach Exstirpation der Statocysten oder des Labyrinths beobachten. Die Fliege biegt infolgedessen beim Gehen die Beine mehr durch und kommt mit dem Leibe der Erde näher (Weinland), oder sie wird unfähig, die Beine schnell und sicher zu bewegen, wie dies *Tipula* so deutlich zeigt. Hier haben wir also einen ersten unzweifelhaften Beweis für die tonuserzeugende Tätigkeit der Halteren. Wirken sie nun auf die Flügel ebenso? Die bisherigen Beobachtungen geben dafür manchen Anhalt, indem vielerlei beobachtet wurde, was als Schwächung der Flügel aussieht: Abwärtsflug, schlechtes Hochkommen beim Abflug usw. Immerhin könnten alle diese Dinge schliesslich auch anders gedeutet werden. Um so überzeugender ist der folgende Versuch: Die gewöhnliche Fleischfliege, *Sarcophaga carnaria*, verliert unter gewissen Umständen durch die Exstirpation ihrer Halteren die Bewegungsfähigkeit ihrer Flügel nahezu völlig. Vorbedingung für diese sehr interessante Erscheinung ist die Entfernung der Beine, die bei diesem Tier offenbar mit den Halteren zusammen die nervöse Erregung der Flügelmuskel bestimmen.

Eine derart operierte *Sarcophaga* bringt es in den meisten Fällen, auch nach starker mechanischer Reizung, höchstens zu einem ganz schwachen Schwirren, das zwar die Flügel sehr schnell vibrieren lässt, aber so gut wie ohne jeden Ausschlag verläuft. Nur selten kommt es zu einer kurzen, kräftigeren Flügelbewegung, die aber gleich darauf wieder völliger Erschöpfung Platz macht. Lässt man dem Tier die Beine, so ist von solch einer „Lähmung“ nichts zu sehen. Die halterenlose *Sarcophaga* ist zwar sehr flugunlustig, kann aber, zum Beispiel freischwebend am Thorax gehalten, sehr wohl zu langdauerndem, kräftigem Schwirren gebracht werden. Schneidet man dem Tiere jetzt nach und nach sämtliche Beine ab, so kommt man früher oder später wieder zu dem beschriebenen Stadium nahezu völliger Bewegungslosigkeit.

Man könnte nun leicht denken, dass es sich um eine Shokwirkung nach dem ausserordentlich groben Eingriff handelt, welchen das Abschneiden der Beine ja ohne Zweifel bedeutet. Es ist aber durch eine Umkehr in der Reihenfolge der Operationen sehr leicht, das Gegenteil nachzuweisen. Schneide ich nämlich einer *Sarcophaga* erst die Beine ab, so kann das Tier mit Flügeln und Halteren genau so gut fliegen wie ein normales. Es fliegt, in der Mitte des Zimmers in die Höhe geworfen, ohne weiteres zum Fenster und schwirrt dort herum. Die erwähnte Lähmung tritt aber nun sofort wieder ein, wenn man jetzt auch noch die Halteren entfernt.

Dieser Versuch ist für das ganze Halterenproblem von ausser-

ordentlicher Bedeutung und geradezu der Mittelpunkt dessen, was ich hier vorzutragen habe.

Zunächst ist es ganz selbstverständlich, dass diese experimentell hervorgerufene Bewegungslosigkeit nicht mit all den Deutungen vereinbar ist, die man bisher den Halteren beilegte: Gleichgewichts-, Steuerorgan usw. Vielmehr beweist der Versuch klar, dass die Halteren wirklich das sind, wofür ich sie bereits in meinem ersten Aufsatz ausgab: Organe zur Erzeugung nervöser Erregung. Im Verein mit den in dieser Beziehung gleichwertigen Beinen schicken sie dauernd Nervenregungen den Flügeln zu, nach deren Fortfall eine normale Bewegung der Flügel nicht mehr möglich ist, sondern eine Art von Lähmung eintritt.

Der Versuch beweist uns nun vor allem auch, wie die Halteren eigentlich wirken, denn davon wussten wir ja bisher noch gar nichts. Sie beeinflussen die Amplitude des Flügelschlages, die ohne sie nur ganz minimal ausfällt. Die Frequenz der Schläge bleibt dabei nahezu die gleiche, und da die Energieleistung des Fluges dem Produkt von Frequenz und Amplitude entspricht, so ergibt sich, dass die Halteren diese Leistung wesentlich mitbestimmen. Der in meiner ersten Veröffentlichung S. 504 aufgestellte Leitsatz: „Das Schwirren der Halteren bei den Fliegen . . . befördert in irgendeiner Weise die Energieleistung des Flügelschlages“ ist also fortan keine theoretische Behauptung mehr, sondern eine experimentell bewiesene Tatsache.

Sarcophaga ist eine Ausnahme. Bei allen übrigen von mir untersuchten Fliegenarten tritt nach Entfernung der Halteren und der Beine keine Lähmung der Flügelmuskeln ein. Ich bin aber der Meinung, dass man hieraus durchaus nicht etwa den Schluss ziehen darf, dass die Halteren bei *Sarcophaga* eine prinzipiell andere Rolle spielen als bei den übrigen Dipteren. Die bemerkbaren Unterschiede dürften vielmehr auf folgendem beruhen. Bei *Sarcophaga* stammt die Nervenenergie, die den Flügeln zufließt, nur aus zwei Quellen, den afferenten Impulsen der Halteren und der Beine. Fällt beides fort, so sinkt die Erregung der Flügel auf Null, sie stehen still. Bei den übrigen Dipteren sind offenbar neben Halteren und Beinen noch verschiedene andere Faktoren an der Erregung der Flügel beteiligt, die zu eliminieren bisher nicht gelang. Daher gibt die Exstirpation der genannten Gliedmaassen bei ihnen nicht den ausserordentlichen Effekt der völligen Flügellähmung.

Immerhin tritt bei vielen Dipteren nach dieser Operation eine bedeutende Herabsetzung der Erregbarkeit ein, die man vielleicht als Vorstufe der beschriebenen Lähmung werten kann. Ich habe dies vor allem bei *Tipula* und bei *Musca rustica* beobachtet. Man braucht hierzu nur eine grössere Zahl beinloser Individuen mit Halteren

zu vergleichen mit ebensolchen, denen die Halteren extirpiert sind. Die zu vergleichenden Tiere werden, am besten in grösserer Anzahl, in zwei Glasschalen verteilt. Schütteln derjenigen Glasschale, in der die Fliegen mit Halteren sich befinden, hat bei den meisten Individuen lebhaftes Herumschwirren zur Folge, während die halterenlosen Vergleichstiere im anderen Glase auf die gleiche Behandlung meist gar nicht reagieren, sie liegen da wie tot; schwirren sie doch einmal, so tun sie es meist mit geringer Amplitude und auch nur kurz.

Aus diesem äusserst groben, aber immerhin recht lehrreichen Versuche ziehe ich den Schluss, dass die Halteren wohl sämtlicher Fliegen erregend auf die Flügelmuskulatur einwirken; es dürften quantitative, nicht qualitative Unterschiede sein, welche die einzelnen Arten trennen.

Dass die Halterenoperation eine Verringerung der Flügelamplitude zur Folge hat, davon habe ich mich übrigens bei einzelnen Individuen von *Tipula* auch ohne vorherige Entfernung der Beine überzeugen können.

Eines ist noch nachzutragen. Wir haben davon gesprochen, dass bei vielen Dipteren neben den Halteren und Beinen noch andere Organe bei der Sendung erregender Impulse zu den Flügeln beteiligt sein dürften; es liegt sehr nahe, hierbei besonders auch an die Flügel selbst zu denken, die ja bekanntlich an ihrer Basis ebenfalls Sinnesorgane tragen.

Ist diese Auffassung, dass die Sinnesorgane der Flügel selbst auf die Flügelmuskeln erregend wirken, richtig — sie dürfte sehr schwer zu beweisen sein —, so ergibt sich vom Wesen der Halteren eine sehr einfache Auffassung:

Die funktionelle Umwandlung der Hinterflügel in diese Organe wäre dahin zu erklären, dass sie unter Verlust ihrer Eigenschaften als Trag- und Steuerfläche ihre schon vorher bestehende Nebenfunktion als Erzeuger nervöser Erregung beibehalten und gesteigert hätten.

Die hier vorgetragene, experimentell begründete Auffassung erlaubt nun, uns vom Wirken der Halteren das folgende Bild zu machen.

Das Primäre an ihnen ist die Bewegung. Dieselbe kann beim ruhig sitzenden Tiere (*Tipula*) mit Leichtigkeit durch Berührung eines Beines oder irgendeines anderen empfindlichen Körperteils hervorgerufen werden. Man sieht, die Halterenmuskeln sind die Erfolgsorgane verschiedenster Reflexbögen, die von den sensiblen Endigungen der Extremitäten und anderer Körperteile ihren Ausgang nehmen. Dies ist biologisch sehr einleuchtend. Der schädliche Reiz der Berührung löst derart einen Reflex aus, der die sofortige Flugbereitschaft des Tieres zur Folge hat.

Die hin und her schwingende Bewegung der Haltere bewirkt unmittelbar eine Reizung der basalen Sinnesorgane. Der Reiz fliesst

den Flügeln zu und ermöglicht denselben ihre frequente und weit ausholende Bewegung.

Wir verstehen jetzt auch, warum die Halteren so klein sind — was den älteren Autoren immer unüberwindliche Schwierigkeiten machte —; wenn sie nichts Anderes zu tun haben, als die an ihrer Basis befindlichen Sinnesorgane zu reizen, dann können sie in der Tat beliebig klein sein. Es ist ferner verständlich, dass sie zu ihrem eigenen Schutze so häufig unter der Hut des sogenannten Schüppchens stehen. Die blutgefüllte Endblase wirkt nachweisbar als Schwungkörper. Schneidet man sie ab (*Tipula*), so sinkt die Amplitude der Schwingerbewegung um ein bedeutendes (s. Abb. 9c).

Wir können schliesslich noch ein Wort über die Sinneszellen sagen, die sich an der Basis der Halteren befinden. Es ist natürlich ganz hoffnungslos, physiologisch irgend etwas davon ermitteln zu wollen, was nun die verschiedenen Sorten von Papillen und Chordotonalorganen jede für sich für eine Bedeutung haben mögen. Das Studium der Halteren lehrt aufs drastischste, dass Histologen und Physiologen leider meistens aneinander vorbeireden und sich nur sehr wenig wechselseitig unterstützen können. Vom Standpunkte unserer experimentell gewonnenen Kenntnisse müssen wir annehmen, dass alle diese verschiedenen Typen von Sinneszellen die gleiche oben besprochene Bedeutung haben, sie wirken tonuserregend. Je nach der Art ihrer Befestigung dürfte nur das reizgebende Moment ein verschiedenes sein. Die Chordotonalorgane sind einem Zuge ausgesetzt, wenn durch die Bewegung des Schwingers die Entfernung der Chitinwände voneinander sich ändert, zwischen denen sie ausgespannt sind. Die Papillenorgane dagegen werden gereizt, wenn die sie begrenzende Chitinwand gegen die Basis des Halterenerven sich verschiebt.

Weiteres hierüber zu sagen, scheint mir wenig nützlich zu sein.

Es ist hier schliesslich der Ort, unsere Blicke zum Zwecke eines Vergleichs auf die verschiedenen Tonusorgane zu werfen, die in der Natur sich finden. Das gemeinsame Prinzip besteht darin, dass infolge Reizung bestimmter Gruppen von Sinneszellen ein Erfolgsmuskel, der zu einem gänzlich anderen Reflexbogen gehört, energischer auf den ihm adäquaten Reiz reagiert als ohne diese Reizung.

Der periphere Reiz ist hierbei beliebiger Art, meist freilich mechanischer Natur. Er kann eine Nebenerscheinung eines anderweitig funktionierenden Organs sein. Dies ist zum Beispiel bei den Beinen der Fall, wo der wirksame Reiz durch die Berührung des Tarsus mit dem Boden oder die Bewegung der Glieder in ihren verschiedenen Gelenken erzeugt werden dürfte. Oder wir finden besondere Reizorgane, zu deren Hauptfunktion die Hervorbringung ebendieses Reizes gehört. Hierzu gehören die Statocysten, ferner die Sinnes-

kölbchen der Medusen und schliesslich die hier zu besprechenden Halteren.

Der nähere Vergleich dieser drei Gebilde ist in vieler Hinsicht lehrreich (s. Abb. 4).

Bei den Statocysten (Abb. 4 A) wird durch die Bewegungen des Körpers der Statolith in dauernd tanzender Bewegung auf den Sinneshaaren erhalten und hierdurch der Reiz erzeugt. Bei manchen Tieren (Pterotrachea) findet sich sogar eine aktive Bewegung der Sinneshaare, die den Kristall rhythmisch in die Höhe werfen und wieder auffangen und so für ständige Erneuerung des Reizes sorgen. Vielleicht ist diese interessante Erscheinung bedeutend verbreiteter, als wir heute wissen.

Das Sinneskölbchen der Medusen (Abb. 4 B) wird durch die Bewegungen des Tieres und des umgebenden Wassers in fortwährend

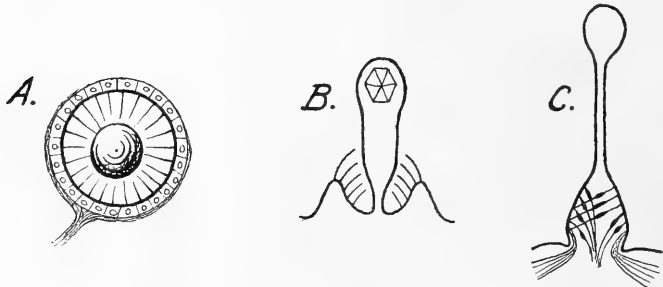


Abb. 4. A. Statocyste, B. Sinneskölbchen einer Meduse, C. Haltere einer Fliege. Drei Beispiele tonuserzeugender Organe.

pendelnde Bewegungen versetzt. Es erzeugt den Reiz durch Anschlagen an die ringsherum stehenden Sinneshaare.

Von hier bis zu den Halteren (Abb. 4 C) ist nur noch ein ganz kleiner Schritt; und damit komme ich auf meine Behauptung der Wesensgleichheit beider Organe zurück, die ich in meinem ersten Aufsatz theoretisch als Forderung aufstellte. Das Experiment hat dies über alles Erwarten bestätigt. Genau so, wie die Schwimm-muskulatur der Meduse stillsteht, wenn die Sinneskölbchen entfernt oder an ihrer Bewegung verhindert sind, ebenso verharret die Flügel-muskulatur der beinlosen Sarcophaga in Ruhe, sobald die Halteren herausgerissen oder festgeklebt sind.

Dieser völligen Gleichheit der Funktion entspricht die Übereinstimmung im morphologischen Bau beider Organe, die sich Schritt für Schritt bis in alle Einzelheiten verfolgen lässt.

Der Unterschied zwischen beiden besteht nur darin, dass die Bewegung beim Sinneskölbchen eine passive, bei der Haltere eine aktive

ist, und dass die Sinneszellen bei letzterer ins Innere des Organs verlegt sind.

Es fragt sich nun, wieviele von den uns bereits bekannten sonstigen Beobachtungen dadurch erklärt sind, dass die Halteren dauernd Nerven-
erregungen zum Flügel schicken, die Fliege also durch Wegnahme
der Halteren einen namhaften Teil ihrer Flugenergie einbüsst. Hier
ist zunächst an den bekannten Abwärtsflug zu denken, den die halteren-
lose Fliege beim Fluge vom erhabenen Startpunkt aus stets vollführt.
Wir können uns diesen Abwärtsflug als Folge verminderter Flug-
energie, d. h. verminderten Auf- und Vortriebs, in höchst einfacher
Weise erklären, und ich bitte, hierzu die beistehende Skizze betrachten

zu wollen. Wir denken uns der Ein-
fachheit halber den Schwerpunkt des
Körpers mit der Flügelbasis zusammen-
fallend, was in diesem Zusammenhange
erlaubt ist. Dann ergibt sich die Flug-
richtung des Tieres als die Resultierende
aus der Schwerkraft S und dem durch
die Flügelbewegung bedingten Auf-
trieb A (Abb. 5). S ist konstant; je
grösser A ist, desto mehr ist folglich der
Flug nach oben gerichtet. Wird jetzt
die Halterenoperation vorgenommen
mit dem Erfolge, dass die Flugenergie,
also A , sich verringert, so bekommt
die neue Resultante notwendigerweise
eine nach abwärts führende Richtung
(OH). Die Richtung von A , also die
Qualität des Flügelschlages, braucht
sich hierzu absolut nicht zu verändern.

Wir brauchen also zur Erklärung des
Abwärtsfluges keineswegs eine veränderte Steuerung des operierten
Tieres oder ein verringertes Vermögen, das Gleichgewicht zu erhalten,
anzunehmen. Mit Hilfe des Kinematographen müsste es gelingen,
diese Anschauung direkt experimentell zu beweisen.

Betrachten wir Abb. 1, so muss die kinematographische Aufnahme
ergeben, dass die halterenlose Fliege beim Fluge von P aus mit geringerer
Frequenz oder Amplitude sich bewegt als die normale. Leider war
mir dieser Weg verschlossen.

Zur Bekräftigung des Satzes, dass also der Abwärtsflug des halteren-
losen Tieres eigentlich ein Abwärtssinken ist und keineswegs ver-
ursacht durch eine Abwärtssteuerung, können wir noch das Folgende
anführen. Die Richtung des Auftriebs des halterenlosen und des nor-

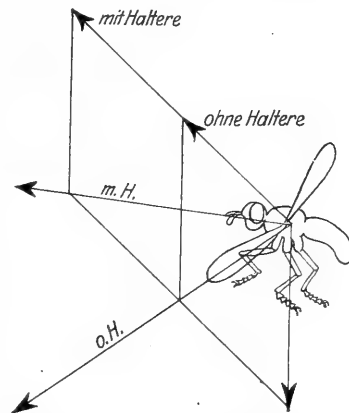


Abb. 5. Bewegungsrichtung einer Fliege; $m. H.$ mit Halteren, $o. H.$ ohne solche. Sie ergibt sich in beiden Fällen als die Resultante aus dem Vor- und Auftrieb einerseits und der Schwerkraft anderseits.

malen Tieres lässt sich sehr einfach experimentell bestimmen; sie ergibt sich in beiden Fällen als gleich.

Ich bediene mich hierzu eines kleinen Apparats, der aus einer sehr leicht drehbaren, horizontalen Hauptachse (senkrecht zur Zeichenebene) besteht und drei Nebenachsen, die, senkrecht zur Hauptachse

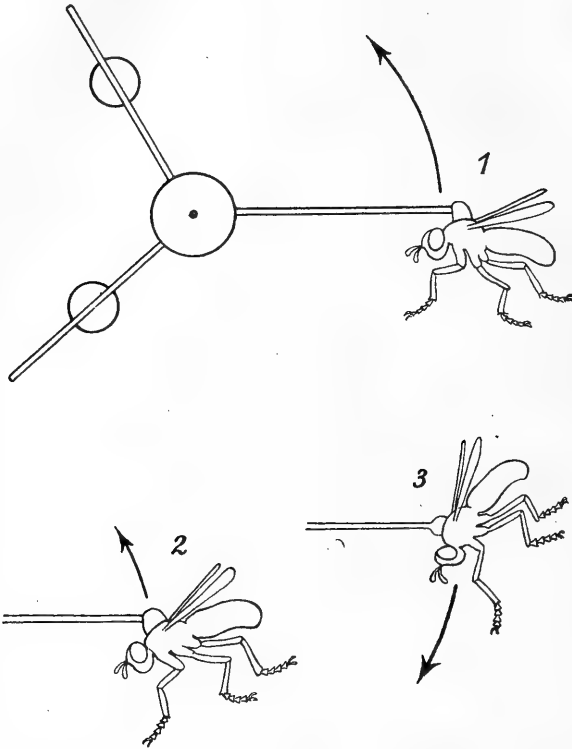


Abb. 6. Apparat zur Bestimmung der Richtung des Auf- und Vortriebs der halterenlosen Fliege beim Fluge. *H. A.* Hauptachse (senkrecht zur Zeichenebene). *N. H.* Nebenachsen. Die Pfeile geben die Richtung der Drehung des Apparats um die Hauptachse an, die eintritt, sobald die an der einen Nebenachse festgeklebte Fliege zu schwirren anfängt.

stehend, unter sich Winkel von 120° bilden (Abb. 6). An der einen Nebenachse wird die Fliege mit Leim an der Dorsalfläche ihres Thorax festgeklebt, auf den anderen befinden sich zwei Balanciergewichte. Schwirrt jetzt die Fliege von Stellung 1 aus, so dreht sie den Apparat in der Richtung des Pfeiles, besitzt also bei horizontaler Lage des Leibes eine Auftriebsrichtung, die das Tier notwendigerweise nach oben führen muss. Auch noch bei Lage 2, also bedeutender Schrägstellung des Körpers, ist noch immer ein Auftrieb zu verspüren, und erst in Abb. 3 sehen wir diejenige

Stellung der Fliege, die eine Drehung des Apparates im umgekehrten Sinne erzwingt.

Es kann also gar nicht davon die Rede sein, dass die von der Pinzette frei abfliegende Fliege, die ja die Lage 1 einnimmt, ihren Abwärtsflug durch eine veränderte Richtung des Flügelldrucks auf die umgebende Luft, also eine Steuerbewegung, erreicht. Er kommt vielmehr einfach durch eine Verringerung der Flugenergie bei an sich gleicher Flugrichtung zustande.

Sehr instruktiv ist schliesslich noch der folgende Vergleichsversuch. Die Flugenergie einer Fliege lässt sich ohne Verletzung der Halteren in sehr einfacher Weise dadurch vermindern, dass man ihr die Flügel stutzt. An solchen Tieren kann man nun beim Abflug vom erhabenen Startpunkt genau das gleiche langsame Abwärtssinken beobachten wie bei der halterenlosen Fliege. Durch verschiedenartiges Stutzen lassen sich alle individuellen Unterschiede in täuschender Weise nachmachen, die nach der Halterenoperation zutage treten.

Aus dieser übergrossen Ähnlichkeit ist ohne weiteres der Schluss zu ziehen, dass beide Versuchsobjekte sich dem normalen Tiere gegenüber gleich verhalten: ihre Flugenergie ist verringert.

Als zweites haben wir nun zu studieren, inwieweit das charakteristische Benehmen des halterenlosen Insekts beim Abflug vom Boden aus durch den Wegfall der erregungsteigernden Wirkung dieser Organe erklärbar ist. Wir unterscheiden bei diesem Phänomen zwei Phasen: Den Anstieg, der vom Abflugpunkt bis zum Scheitelpunkte der Flugkurve geht, und den Abstieg von hier bis zum Landungspunkte.

Insgesamt unterscheidet sich die Flugkurve des operierten Tieres von derjenigen des normalen

nur durch seine Grösse. Auch dieses letztere muss ja, nach genügend langem Fluge, auch einmal wieder den Abstieg zur Bodenfläche beginnen, also genau wie die halterenlose Fliege im Bogen sich bewegen. Nur ist dieser Bogen ausserordentlich gross, während der Flugbogen des operierten Tieres meist nach Zentimetern misst (Abb. 7).

Der Beginn des Abwärtsfluges des normalen Tieres ist entweder bestimmt durch den Willen desselben, wenn es ein bestimmtes Ziel am Boden erreichen will, oder aber, bei dauernder Absicht des Weiterfluges, schliesslich durch seine Ermüdung.

Bei der halterenlosen Fliege ist die letztere Erklärung ohne weiteres die gegebene. Wenn ich die Fliege auf den Tisch setze, so weiss ich ja genau, was sie will: sie möchte infolge ihres starken phototropischen Triebes zum Fenster fliegen, läuft ja auch dauernd darauf los und versucht ihre Flügel stets in dieser Richtung. Wenn sie trotzdem bereits nach wenigen Zenti- oder Dezimetern mit dem Abflug beginnt, so kann dies unmöglich an einer Änderung der Absicht des Tieres liegen, die vielmehr durch den Instinkt des Phototropismus durchaus

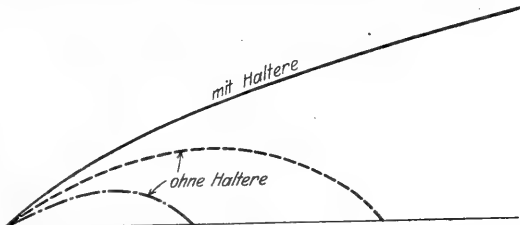


Abb. 7. Schema. Abflug normaler und halterenloser Fliegen vom Boden. Die normalen beschreiben einen ausserordentlich grossen Flugbogen, die operierten einen sehr kleinen.

festgelegt ist. Es kann aber auch nicht ein Fehler im Steuermechanismus die bedingende Ursache des Abwärtsfluges sein. Denn dann ist nicht zu verstehen, wie die Fliege fähig sein soll, den ansteigenden Teil der Kurve richtig und exakt wie ein normales Tier zurückzulegen. Der Mangel des Steuerapparats müsste sich doch gleich anfangs bemerkbar machen.

Es bleibt folglich nur eine Erklärung: Im Vergleich zur grossen Ausdauer des normalen Insekts ermüdet die halterenlose Fliege äusserst schnell, so dass sie bereits nach einem Fluge von meist nur wenigen Zenti- oder Dezimetern nicht mehr die Kraft besitzt, sich in der Luft zu halten, und dementsprechend zu Boden sinkt. Diese Ermüdung ist durch den Wegfall der tonischen Erregungen, die sonst von der Haltere ausgehen, völlig erklärt. Auf die theoretische Bedeutung dieser Erscheinung kommen wir noch zurück. Der exakte Beweis wäre auch hier nur durch entsprechende kinematographische Aufnahmen zu erbringen. Es müsste sich ergeben, dass Amplitude oder Frequenz oder beides beim Aufwärtsflug grösser als beim Abwärtsflug sind.

Dass die halterenlose Fliege beim Abflug vom Boden aus überhaupt in die Höhe kommt, was ihr beim Abflug von der Pinzette nie gelingt, ist einigermaassen schwer verständlich. Wir müssen jedenfalls annehmen, dass das halterenlose Tier für ganz kurze Zeit wohl zu einer gesteigerten Energieleistung imstande ist, allerdings um hinterher nur desto schneller zu ermüden. Wie dies möglich ist, davon soll im theoretischen Teile der Arbeit die Rede sein.

Biologisch betrachtet ist diese Erscheinung recht wohl verständlich. Beim Abflug vom Boden entfaltet jedes fliegende Tier eine bedeutendere Kraft als während des sonstigen Fluges. Denn es gilt hierbei nicht nur den schweren Leib in die Höhe zu heben, sondern es muss ihm auch eine beträchtliche Beschleunigung zuteil werden.

Drittens ist jetzt die Frage zu erörtern, wie es kommt, dass die halterenlosen Fliegen so oft beim Landen oder beim Abfliegen auf den Rücken fallen. Dieser Punkt scheint ja zunächst sehr für eine Störung im Gleichgewicht zu sprechen und unserer Anschauung sehr ungünstig zu sein.

Wir wollen uns daher die Wirkung verminderter Flugenergie zunächst auf einem anderen Wege klarmachen und alsdann Rückschlüsse auf die halterenlose Fliege ziehen. Der einfachste Weg, der Fliege mit Sicherheit einen Teil ihrer Flugenergie zu nehmen, besteht, wie wir schon wissen, in einem Stutzen der Flügel. Hierdurch wird zwar die Muskelkraft an sich nicht beeinträchtigt, sie wird aber ihrer Wirksamkeit beraubt.

Es ist nun von grossem Interesse, dass man an solchen Präparaten, vorausgesetzt, dass die Flügel im richtigen Maasse gestutzt sind, nicht

nur den schrägen Abwärtsflug beobachten kann, sondern dass sie auch, genau wie die halterenlose *Tipula*, beim Versuch, vom Boden abzufliegen, häufig auf den Rücken fallen. Da es nun ganz sicher ist, dass im vorliegenden Falle eine Störung eines eventuell vorhandenen Gleichgewichtssinnes nicht vorliegt, mahnt uns dies zur Vorsicht. Wir sehen, dass unter Umständen dieses Umfallen eine Folge verminderter Flugenergie sein kann, und wir müssen die gleiche Möglichkeit in Betracht ziehen, wenn wir das geschilderte Benehmen der halterenlosen Fliege erklären wollen.

Das Umfallen des Stutzflüglers können wir einigermaßen analysieren (Abb. 8). Beobachtet wurde *Eristalis tenax*. Wir können hier wieder den schräg nach oben gerichteten Auftrieb A zerlegen in eine horizontale Komponente H und eine vertikale V . Beim Stutzflügler ist nun V zu klein, um das Tier in die Luft zu heben ($V < \text{Schwerkraft}$). Dieses bleibt also mit den Füßen am Boden haften und wird nun an dem Hebelsarm, den Rumpf und Beine bilden, durch die Komponente H in die Rückenlage geworfen. Je nach der Richtung, die das Tier willkürlich dem Auftrieb

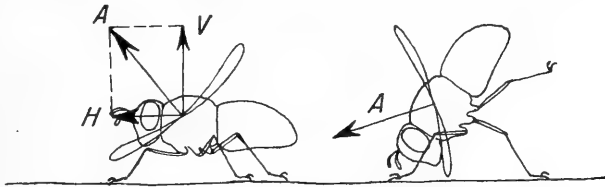


Abb. 8. Umfallen einer Fliege, deren Flügel gestutzt sind, beim Versuche, abzufliegen.

gibt, erfolgt das Überschlagen nach vorn oder nach hinten. In gewissen mittleren Lagen bleibt es aus.

Die hier durchgeführte Analyse, die unmittelbar auf der Beobachtung fusst, erlaubt ohne weiteres eine Übertragung auf die Verhältnisse, welche die halterenlose *Tipula* bietet. Vielleicht kommt hier noch dazu, dass dieses Tier infolge der uns bekannten Einwirkung der Halteren auf die Beine vor dem Abflug häufig eine unnormale, nach vorn übergeneigte Haltung einnimmt, welche den Überschlag nach vorn begünstigt.

Wesentlich komplizierter liegen nun diejenigen Fälle, in denen die halterenlose Fliege sich nicht beim Abflug, sondern beim Landen überschlägt, wie dies sehr häufig und bei zahlreichen Arten zu beobachten ist. Ich behaupte keineswegs, von dieser schwierig zu deutenden Erscheinung eine Analyse von zwingender Beweiskraft geben zu können. Hierzu wären wiederum kinematographische Aufnahmen unbedingt erforderlich.

Immerhin können wir durch theoretische Überlegung die ungefähre Richtung festlegen, in welcher die Lösung zu finden sein dürfte. Hierzu

ist eine genaue Analyse derjenigen Kräfte erforderlich, welche das Insekt im Fluge beherrschen.

Wenn wir den Körper einer schwebenden Fliege in beliebigen Anfangslagen aufzeichnen, so wirken auf ihn zunächst zwei Kräfte, die an zwei verschiedenen Punkten angreifen: im Schwerpunkt die Schwerkraft S und an der Flügelbasis der Auftrieb A (Abb. 9). Letztere können wir uns nach dem Parallelogramm der Kräfte zerlegt denken in eine der Schwerkraft gleiche, aber entgegengesetzte Kraft S_1 und in die Kraft A_1 , welche die resultierende Bewegungsrichtung des Körpers angibt. Gleichzeitig bilden S und S_1 ein sogenanntes Drehmoment, welches bestrebt ist, den Körper im Sinne des oberen Pfeiles solange zu drehen, bis der Schwerpunkt unter dem Basalpunkte der Flügel liegt. Es ist aber bei den Fliegen infolge der sehr geringen Entfernung zwischen Schwerpunkt und Flügelbasis äusserst gering und praktisch

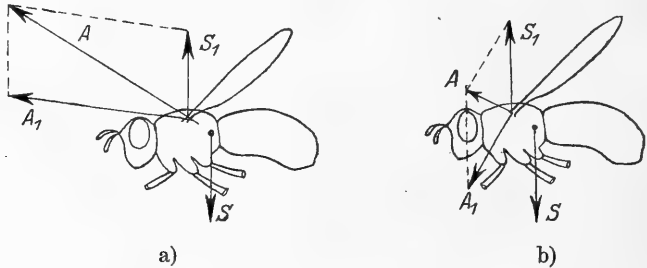


Abb. 9 a) und b). Die Kräfte, welche die Bewegungsrichtung und die Lage eines Insekts während seines Fluges bestimmen. A Auf- und Vortrieb, S Schwerkraft. A_1 resultierende Bewegungsrichtung. S_1 bildet mit S ein sogenanntes Drehmoment.

fast zu vernachlässigen. Ihm wirkt eine zweite Drehkraft entgegen, die vom Luftwiderstand herrührt und der ersten entgegengesetzt ist. Sie sucht den Körper so einzustellen, dass er bei seiner Vorwärtsbewegung einem Minimum von Widerstand begegnet (Längsachse = Flugrichtung). Die beiden Drehkräfte halten sich in irgendeiner mittleren Lage das Gleichgewicht, und hierdurch ist die Stellung des Körpers im Raum während der Bewegung gegeben.

Wenden wir diese allgemein gültigen Sätze auf zwei Einzelfälle an, in denen der Auftrieb bei an sich gleich bleibender Richtung das eine Mal sehr gross, das andere Mal sehr klein ist, so erhalten wir das folgende Resultat.

1. Der Auftrieb ist sehr gross. Dann ist auch A_1 sehr gross. Das Tier bewegt sich mit grosser Geschwindigkeit schräg nach oben, und der dementsprechend sehr bedeutende Luftwiderstand zwingt den Körper in eine Lage, in welcher die Längsachse mit der Flugrichtung

einigermaassen zusammenfällt. Dies ist das bekannte Bild des normalen Vorwärtsfluges.

2. Der Auftrieb ist sehr klein. Beispiel die halterenlose Fliege in der zweiten Phase ihres Flugs vom Boden aus. Die Zeichnung lehrt, dass in diesem Falle die Kraft A_1 fast senkrecht nach unten gerichtet ist: das Tier sinkt bei nur geringer Vorwärtsbewegung. Wiederum versucht der Luftwiderstand den Körper längs der Bewegungsrichtung einzustellen, was zur Folge hat, dass es mit dem Kopf nach unten am Boden ankommt und sich alsdann überschlägt. Diese theoretische Deduktion können wir für den sehr ähnlich liegenden Fall, dass der Auftrieb gleich Null ist, leicht einer experimentellen Prüfung unterziehen und damit indirekt bestätigen: Die Sinklage des unbewegten, zum Beispiel toten Fliegenkörpers ist fast stets mit dem Kopf nach unten.

Damit sind wir am Ende dieses Abschnittes angelangt. Es hat sich in summa ergeben, dass alle Erscheinungen, welche die halterenlose Fliege darbietet, durch die Verringerung ihrer Flugenergie erklärbar sind, die als Folge der Halterenoperation sich einstellt. Vor allem aber wurde der unbestreitbare experimentelle Beweis dafür erbracht, dass die Halteren in die Kategorie der tonuserzeugenden Organe gehören, also den Sinneskölbchen der Medusen, den Statocysten der Wirbellosen und dem Labyrinth der Wirbeltiere sich vergleichen lassen.

Nun wissen wir von den zwei letztgenannten Organtypen, dass sie eine Doppelfunktion besitzen: sie sind Tonuserzeuger und Gleichgewichtsorgane in einem. Es fragt sich, ob dies nicht auch für die Halteren Geltung haben könnte und also die bisherige Auffassung dieser Organe nicht schliesslich doch berechtigt sei. Dies führt uns zum nächsten Abschnitt.

Sind die Halteren Gleichgewichtsorgane ?

An den Anfang der hier durchzuführenden Untersuchung möchte ich die Bemerkung stellen, dass ein einwandfreier experimenteller Beweis für oder gegen die Natur der Halteren als Gleichgewichtsorgane bisher nicht vorliegt. An sich ist es ja sehr leicht, sich ein derartiges Experiment auszudenken, das allem Anschein nach zum Ziele führen müsste. Die Insekten fliegen ja bekanntlich alle im stabilen Gleichgewicht, das durch die tiefe Lage des Schwerpunkts des Körpers bedingt ist. Er liegt bedeutend unter dem sogenannten Aufhängepunkt, d. h. der Flügelbasis.

Eine aktive Gleichgewichtsregulierung kann daher nur nach Ausschaltung dieses automatisch wirkenden Stabilisators erkannt werden.

Hierzu kann man folgendermaassen vorgehen. Man klebt auf die Dorsalseite des Fliegenthorax ein Stück Hollundermark, durchsticht

es mit einer langen Nadel, so dass sich das Tier mit Leichtigkeit um diese Nadel als Achse drehen kann, und bringt schliesslich auf der der Fliege entgegengesetzten Seite des Markstückchens ein passendes Gegengewicht an, welches den Tierkörper ausbalanciert.

Ich stelle jetzt dieses sehr leicht drehbare System so ein, dass die Nadelachse horizontal steht, während sich Fliege und Gegengewicht das Gleichgewicht halten. Besitzt jetzt das Tier eine aktive Gleichgewichtsregulierung, so muss es sich, sobald es zu schwirren beginnt, aus dieser Anfangslage so bewegen, dass der Rücken wieder nach oben gerichtet ist. Auch müsste es sich nachprüfen lassen, ob die betreffende Regulierung auch nach Entfernung der Halteren noch bestände. Merkwürdigerweise ist mir aber dieser so einfach aussehende Versuch nie gelungen. Die Tiere schwirrten mit und ohne Halteren, stets ohne ihre Anfangslage zu verlassen. Es sieht dies so aus, als ob hier eine Gleichgewichtsregulierung überhaupt fehlte. Da aber eine solche von anderer Seite in sehr bestimmter Weise behauptet worden ist, möchte ich diesen Schluss vorläufig nicht wagen. Wir verfügen nun aber bereits über eine grosse Zahl gewichtiger Argumente gegen die Annahme, dass speziell die Halteren als Gleichgewichtsorgane fungierten, die vorzubringen immerhin nicht unnütz sein dürfte.

Wir wissen, dass für die Funktion der Halteren ihre Bewegung wesentlich und unerlässlich ist. Bewiesen wird dies, wie erinnerlich durch den schönen Versuch von Jousset de Bellesme, welcher zeigte, dass Festkleben der Halteren die gleichen Folgen hat wie völlige Entfernung.

Hieran knüpft sich die Frage, ob diese ausserordentlich rapide Bewegung der Halteren mit dem Wesen eines Gleichgewichtsorgans vereinbar ist. Was versteht man denn unter einem solchen? Einen Reflexapparat, welcher das Tier, sobald es sich aus seiner Normallage zur Schwerkraft entfernt, automatisch in dieselbe zurückführt. Hierzu gehört, dass das aufnehmende Sinnesorgan die ungewöhnliche Schräglage wahrnimmt. Dies geschieht nun bei sämtlichen Gleichgewichtsorganen, die wir kennen, in einer ganz typischen Weise: Durch die Schrägstellung des Körpers wird eine passive Verschiebung der einzelnen Teile des Organs zueinander (zum Beispiel Statolith zur Statocystenwand) hervorgerufen, was eine Änderung des Normalreizes zur Folge hat, der von dem Sinnesapparat zu den Gefolgs-muskeln fliesst. Durch die hierdurch bedingte kompensatorische Bewegung wird das Tier in seine normale Ausgangslage zurückgebracht. Nach diesem Grundschema sind alle Gleichgewichtsapparate gebaut, die wir kennen, und man sieht, dass für eine aktive Bewegung hierin kein Platz ist. Mit keinem Mittel menschlicher Logik scheint es mir möglich zu sein, den Sinn zu eruieren, welchen die schwingende Bewegung der Hal-

teren für ihre vermeintliche Funktion als Gleichgewichtsorgane haben könnte.

Wären sie ein solches, so müsste man vielmehr gerade erwarten, dass sie unbewegt seien. In diesem Falle könnte man nämlich annehmen, dass die Haltere je nach der Lage des Fliegenkörpers im Raum durch das Gewicht des Endköpfchens in verschiedene Winkelstellungen zu ihrer Basis gezogen wird, mit dem Erfolg einer verschiedenen Reizung der basalen Sinnespapillen. Dann hätten wir die für Gleichgewichtsorgane charakteristische Lageverschiebung. Hieran hat offenbar Stellwaag gedacht, wenn er schreibt: „Jede passive Bewegung des Schwingkölbchens in einer bestimmten Ebene des Raumes bringt die Endgebilde einer bestimmten Papillengruppe an ihrer Basis zum Ausschlagen und orientiert den Körper nicht nur über die Richtung, sondern auch über die Schnelligkeit des Fluges“ (S. 259). Eine derartige passive Bewegung der Haltere gibt es aber überhaupt nicht. Vielmehr ist die Stellung der Haltere zur Basis und damit die Reizung der Sinneszellen in jedem Moment durch die aktive Bewegung des Stiels gegeben. Ich nehme nun später zu Besprechendes vorweg, wenn ich betone, dass die Schwirrbewegung der Haltere in Ausmaass und Richtung ein für allemal konstant und für jede Lage, die das Tier im Raum einnimmt, die gleiche ist. Damit kommen wir zum Schlussglied unserer Beweiskette: Die Reizung der basalen Sinnesorgane ist völlig unabhängig von der Lage des Tieres im Raum; folglich können die Halteren aller Voraussicht nach keine Gleichgewichtsorgane sein.

Gehen wir nun einen Schritt weiter, und suchen wir durch eine vergleichende Betrachtung mit anderen Insekten Klarheit über die Funktionsmöglichkeit der Halteren als Gleichgewichtsorgane zu gewinnen. Es ist meines Erachtens nicht angängig, eine Tierform aus dem gesamten Kreis ihrer natürlichen Verwandten herauszureissen und isoliert zu betrachten, wie dies stets bisher mit den Fliegen geschehen ist bei der funktionellen Betrachtung ihrer Halteren. Wenn ich zwei Tiere vor mir habe, die als nahe Verwandte den gleichen Bauplan besitzen und auch die gleiche Lebensweise führen, so müssen auch die wichtigeren Organe bei beiden die gleichen sein. Umgekehrt: Finde ich bei dem einen Tier ein Organ, welches dem anderen fehlt, so ist eben entweder die Lebensweise doch nicht die gleiche, oder aber das andere Tier besitzt für das ihm fehlende Organ irgendeinen funktionellen Ersatz, den zu erforschen meine Aufgabe ist.

Das hier Vorgetragene ist ein Fundamentalsatz vergleichend physiologischer Betrachtungsweise von sehr grossem heuristischen Wert und kann daher nicht eindringlich genug empfohlen werden. Auf unser Spezialproblem angewandt, bedeutet er: Die Zweiflügler stimmen in

ihrem allgemeinen Bau und in dem hier in Frage kommenden Teil ihrer Lebensweise, dem Flugvermögen, mit den anderen Insekten durchaus überein. Das Fehlen der Hinterflügel ist physiologisch kein trennendes Merkmal, denn bei zahlreichen anderen Insekten sind bekanntermaassen die Hinterflügel durch Haftborsten mit den Vorderflügeln zu einer funktionellen Einheit verbunden, so dass sie genau wie die Fliegen mit nur einem Flügelpaare fliegen. Auch die Art des Fluges ist bei den Fliegen nicht wesentlich abweichend, indem es bei allen Insektengruppen gute und schlechte, schnelle und langsame Flieger gibt. Bei dieser völligen Übereinstimmung kann das Vorhandensein eines besonderen Gleichgewichtsorganes nicht für eine Insektengruppe allein behauptet werden. Wer die Halteren der Fliegen als solche ansieht, muss konsequenterweise auch behaupten, dass die übrigen Insektengruppen analoge Organe besitzen. Warum soll zum Beispiel die Biene ohne spezielle Gleichgewichtsorgane auskommen, wenn die Fliege dies nicht vermag. Nun wissen wir von solchen hypothetischen Organen bei anderen Insekten gar nichts. Ja, wir können auf Grund unserer weitgehenden anatomischen Kenntnisse positiv behaupten, dass sie keine besitzen. Folglich können auch die Halteren nicht gut als Gleichgewichtsorgane betrachtet werden. Damit soll natürlich nicht gesagt werden, dass die Insekten überhaupt keine aktive Gleichgewichtsregulierung besitzen. Einige neuere Autoren, wie Stellwaag und Voss, sprechen sich, wie schon gesagt, sehr dafür aus, dass sie aktive kompensatorische Bewegungen beobachtet hätten. Aber, wenn dies so ist, so handelt es sich vermutlich um einen von den Eingeweidenerven vermittelten Lagereflex, wie ein solcher bei Krebsen und Vögeln bekannt ist, nicht um die Tätigkeit irgendwelcher peripheren Sinnesorgane.

Diese vergleichende Überlegung besteht natürlich auch zu Recht, soweit die Halteren Tonuserzeuger sind. Hier aber treffen wir, was das Vorkommen analoger Organe bei den sonstigen Insekten anlangt, keine Schwierigkeiten. Schon bei den Fliegen sind mitunter die Beine in dieser Hinsicht den Halteren funktionell gleichwertig. Ähnliches dürfte auch für die anderen Insekten gelten, und schliesslich kann eine jede Gruppe von Sinneszellen tonuserzeugend wirken, so dass an analogen Organen kein Mangel ist. Vor allem liegt, wie schon früher erwähnt, der Gedanke sehr nahe, dass die Flügel selbst tonuserzeugend wirken, um so mehr als wir wissen, dass sie in ihrer Basis ähnliche Sinnespapillen wie die Halteren besitzen.

Wir können jetzt zu einer weiteren noch zu erledigenden Frage übergehen:

Sind die Halteren Steuerorgane?

Während das Gleichgewichtsproblem merkwürdigerweise niemanden gefunden hat, der es näher ausgebaut und eine diesbezügliche genauere Theorie über die Halteren aufgestellt hätte, gelangen wir bei Erörterung dieser zweiten Frage auf etwas festeren Boden. Weinland, der letzte Autor, der sich mit der Physiologie der Halteren beschäftigte, hat in seiner Arbeit sehr genau auseinandergesetzt, wie er sich die Tätigkeit der Schwinger als Steuerorgane vorstellt.

Bevor wir zur genaueren Besprechung seiner Auffassung übergehen, wollen wir indessen das ganze Problem von einem allgemeineren Standpunkte aus betrachten.

Zunächst den entscheidenden Versuch: Die Fliegen können auch ohne Halteren steuern. Er lässt sich freilich nicht an jeder Fliege demonstrieren; man muss eine Art nehmen, die unter der Operation nicht allzusehr leidet und nachher noch imstande ist, einen einigermaßen schrägen, nicht zu steilen Abwärtsflug auszuführen. Nebenbei muss die Art gut phototropisch sein. Ein solches Tier nun beraubt man seiner Halteren und wirft es in der Mitte eines einfenstrigen Zimmers in die Luft. Stets ist zu beobachten, dass das Tier seinen Abwärtsflug nach dem Fenster zu macht und in dessen Nähe am Boden landet.

An der Steuerfähigkeit der halterenlosen Fliege ist also absolut nicht zu zweifeln, und damit ist im Grunde genommen das ganze Problem erledigt.

Immerhin möchte ich nicht ganz an einer Darlegung weiterer Argumente gegen diese Auffassung vorübergehen, weil dies uns Veranlassung gibt, noch einige experimentelle Einzelheiten kennen zu lernen.

Vom vergleichend physiologischen Standpunkte aus muss es zunächst prinzipiell bestritten werden, dass die Halteren irgendwie zum Steuern dienen. Wir kennen keine analogen Steuerorgane bei anderen Insekten und sind nach unseren heutigen Kenntnissen vollkommen zu der Annahme berechtigt, dass alle Insekten mit den Flügeln steuern. Dies hat besonders Stellwaag betont. Aus welchem Grunde sollten die Dipteren von dieser durchgängigen Regel eine Ausnahme machen?

Das schwerwiegendste Argument ist schliesslich, dass das Steuern eine mechanische Leistung ist. Stellwaag hat in einem Aufsatz in den „Naturwissenschaften“ darauf aufmerksam gemacht, dass man bei den Organismen genau so gut wie in der Technik Drucksteuer, Gewichtssteuer und Stabilisierungsapparate unterscheiden muss. All diese Apparate wirken durch bedeutende Steuerflächen oder durch grosse Massen, deren Verlagerung notwendigerweise eine Richtungsänderung des ganzen Körpers bedingt. Es ist schwer, sich ein Organ

vorzustellen, dass zu einer derartigen Leistung seinem Bau und seiner Grösse nach ungeeigneter wäre als die winzigen Halteren.

Auch das folgende Argument darf nicht ausser acht gelassen werden. Wären die Halteren in irgendeinem Sinne Steuerorgane, so würde das sicherlich in ihrer Bewegung irgendwie zum Ausdruck kommen, die also variabel sein müsste. Nun ist es bei manchen grossen Arten, zum Beispiel *Tipula gigantea* oder *Tabanus bovinus*, ein leichtes, festzustellen, dass sich im Gegensatz hierzu die Halteren stets nur in einer streng fixierten und unabänderlichen Weise bewegen, nämlich in einer Bahn, die einigermassen senkrecht zur Längsachse des Körpers verläuft.

Hier ist die Stelle, an der wir in den näheren Gedankengang Weinlands eindringen können. Weinland hat diesen Kernpunkt der

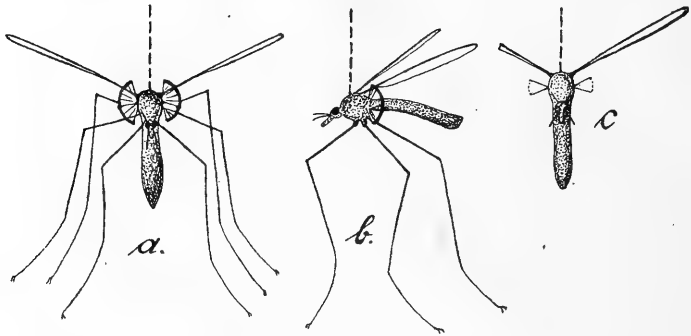


Abb. 10. Bewegung der Haltere bei *Tipula* bei Ansicht des Tieres *a* von vorn, *b* von der Seite. Es ist hierbei ganz gleichgültig, welche Lage das Tier im Raume einnimmt. *c* Bewegung der Haltere nach Abschneiden des als Schwungkörper dienenden Köpfchens. Man sieht die bedeutende Verringerung der Amplitude.

ganzen Frage, die Variabilität der Halterenbewegung, sehr wohl erkannt, und es ist sehr interessant zu verfolgen, wie er sich das zu Beobachtende für seine Theorie zurechtgelegt hat.

In seiner Zusammenfassung (S. 161) behauptet er geradezu:

„Der Schwinger kann eine grosse Zahl verschiedener Bewegungen ausführen, welche durch ein zweites an seinem Grunde befindliches Gelenk ermöglicht werden.“

Worauf gründet sich nun dieser ausserordentlich wichtige Satz? Zunächst auf keine Beobachtung am lebenden Tier. Ich finde in der ganzen Arbeit von Weinland keine einzige Angabe, dass er verschiedenes Schwingen der Halteren jemals beobachtet habe. Er schreibt vielmehr S. 123:

„Was nun die Anteilnahme der beiden oben dargelegten Bewegungsweisen des Schwingers (in den zwei verschiedenen Gelenken v. B.) an

seiner Bewegung am lebenden Tiere betrifft, so dürfte es schwer halten, darüber Beobachtungen herbeizubringen.“

Im weiteren spricht er nur noch von gelegentlichen Beobachtungen einer Bewegung des Schwingers nach hinten, wohl bemerkt aber kein Hin- und Herschwingen, sondern „er blieb in der nach hinten gebogenen Stellung“; „auch die Beobachtung, dass eine Caliphora, Eristalis, Musca, deren Schwinger berührt wird, denselben plötzlich, wie mir scheint, nach hinten versteckt, mag hierher gehören“.

Nun ist es sehr leicht, klarzustellen, was es mit diesem zweiten Gelenk auf sich hat, dessen Zusammenarbeit mit dem ersten die Vielseitigkeit der Bewegung der Haltere ermöglichen soll. Es handelt sich nämlich bei dem von Weinland beobachteten Umlegen der Haltere nach hinten einfach um die Einnahme einer Ruhestellung. Sehr viele Insekten können ihre Flügel in zwei verschiedenen Lagen unbewegt halten. Ich unterscheide erstens eine Bereitschaftsstellung, von der aus der Flug unmittelbar beginnen kann, und bei welcher die Flügel um einen gewissen Winkel vom Leibe abgespreizt werden, und zweitens eine Ruhestellung mit meist dicht an den Leib und gegeneinander gelegten Flügeln, wie sie zum Beispiel einem jeden Schmetterlingssammler von zahlreichen Nachtschmetterlingen her bekannt ist. Diese beiden verschiedenen Lagen kann man nun auch bei den Flügeln der Dipteren beobachten, und es entspricht dem Wesen der Halteren als umgebildete Hinterflügel, dass auch für sie das Gesagte gilt.

Ich bringe nachstehend zwei möglichst naturgetreue Abbildungen von *Tipula*, einem meiner Hauptversuchstiere. Abb. 11a zeigt dieses Dipter in Ruhestellung: die Flügel liegen übereinandergefaltet über dem Rücken, die Halteren sind weit nach hinten umgelegt, so dass sie mit dem Hinterleib einen nur recht kleinen Winkel einschliessen. Abb. 11b dagegen veranschaulicht die im allgemeinen häufiger zu sehende Bereitschaftsstellung mit abgespreizten Flügeln und Halteren.

Ich brauche jetzt nur noch zu erwähnen, dass bei den Fliegen häufig die Halteren in Bereitschaftsstellung bleiben, während die Flügel in Ruhestellung sind, um alles zur Beurteilung der Weinland'schen Beobachtung beisammen zu haben: Er hat ganz einfach den Übergang der Haltere in die Ruhestellung beobachtet. Es ist klar, dass der Muskel, welcher dies bewirkt, beim Flügel so wenig wie bei der Haltere irgend etwas mit dem Fluge zu tun hat. Beide kommen während ihrer Bewegung niemals in eine Lage, die der Ruhestellung auch nur angenähert wäre. Weinland ist also den Beweis für seine Behauptung, der Schwinger könne eine grosse Anzahl verschiedener Bewegungen ausführen, durchaus schuldig geblieben, und

damit fällt seine ganze übrige Hypothese naturgemäss in sich selbst zusammen.

Ich will daher auch nicht mehr besonders eingehend auf dieselbe zu sprechen kommen, sondern nur den hauptsächlichsten Punkt herausgreifen, bestrebt, nachzuweisen, dass Weinland bei seiner Anschauung von einer irrthümlichen physikalischen Vorstellung ausgeht.

Er fasst die Schwinger als eine Art dynamischer Steuerorgane auf, d. h. sie wirken nach ihm nicht durch ihr ja nur äusserst geringes Gewicht, sondern durch die Zentrifugalkräfte, die sie infolge ihrer rapiden Bewegung auf ihre Basis ausüben sollen. In diesem Sinne schreibt er: „Wenn wir jeden der beiden Schwinger einer Fliege als

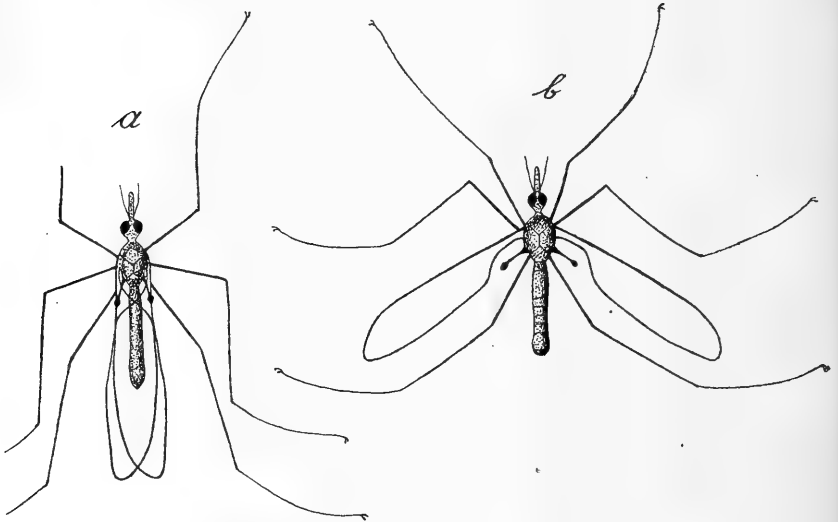


Abb. 11. *Tipula a* in Ruhe, *b* in Bereitschaftsstellung.

eine gestielte, mit Blut gefüllte und also ziemlich schwere Blase auffassen, welche seitlich mit dem hinteren Teil des Thorax verbunden ist, . . . so wird die Bewegung des Schwingers einen Zug nach unten auf den hinteren Teil des Thorax ausüben . . . also den Schwerpunkt der Fliege . . . etwas weiter nach hinten zu rücken streben.“ Hiergegen ist einzuwenden, dass ein Zug zwischen den Teilen eines starren Systems lediglich eine Spannung zwischen ebendiesen Teilen verursacht, die nach aussen hin überhaupt nicht zur Geltung kommt und den Schwerpunkt des ganzen Systems in keiner Weise verändert. Eine Verlagerung des Schwerpunktes könnte nur insofern in Frage kommen, als infolge des Zuges eine vorübergehende Deformierung der Nachbarteile eintritt. Natürlich könnte dies selbst im besten Falle infolge der winzigen Muskelkraft der Haltere nur in einem so gering-

fügigen Maasse geschehen, dass dieses für die Bewegung der Fliege überhaupt keine Rolle spielen würde.

Die Theorie der Halterenwirkung.

Die Tatsache, welche im Mittelpunkte der vorliegenden Arbeit steht, dass nämlich *Sarcophaga carnaria* nach Verlust der Halteren und Beine ihre Flügel so gut wie überhaupt nicht mehr bewegen kann, heisst in einer allgemeineren Ausdrucksweise: Durch Wegfall gewisser peripherer Reize kann ein Muskelapparat, der augenscheinlich zu einem ganz anderen, völlig intakten Reflexbogen gehört, eine Lähmung erleiden. Wir müssen im folgenden versuchen, diese äusserst interessante Erscheinung zu erklären.

Die einfachste Annahme, welche zu einem Verständnis führen könnte, wäre offenbar, dass die Halteren eben doch in irgendeiner reflektorischen Verbindung mit den Flügelmuskeln stehen. Das nähere Wie dieser Annahme ergibt sich leicht aus dem folgenden Sachverhalt. Wir wissen, dass Flügel und Halteren sich synchron bewegen. Bei *Tipula* mindestens kann man sich durch ein kleines Experiment sehr leicht davon überzeugen. Wir schneiden hierzu einer möglichst grossen *Tipula*-Art, zum Beispiel *Tipula gigantea*, den einen Flügel so weit ab, dass er gleichlang wie die Haltere wird, und kleben mit je einem winzigen Leimtröpfchen irgendein sehr dünnes und biegsames Fädchen quer über Flügel und Haltere. Es gelingt dies nach einiger Übung ziemlich leicht. Ist das Fädchen festgeklebt, so kann man bei günstiger Beleuchtung direkt die synchrone Bewegung von Flügel und Haltere daran erkennen, dass sich das Fädchen parallel zu sich selber bewegt (s. Abb. 12). Dies ist offenbar nur möglich, wenn beide Organe im gleichen Moment den höchsten sowie den tiefsten Punkt ihrer Bahn erreichen.

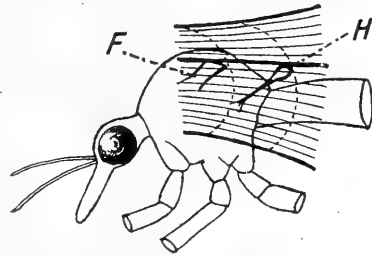


Abb. 12. *Tipula*. Beweis des normalerweise synchronen Schwingens von Flügel und Haltere. Über beide ist ein äusserst dünnes Fädchen geklebt, das sich beim Schwirren sichtbarerweise parallel zu sich selbst bewegt.

Ich halte den Analogieschluss von *Tipula* auf die übrigen Dipteren für zulässig und sehe daher den normalerweise bestehenden Synchronismus beider Organe als bewiesen an.

Die Annahme einer reflektorischen Einwirkung der Haltere auf die Flügel gewinnt alsdann die folgende Form: Eine jede Bewegung der Haltere wirkt als auslösender Reiz für die darauf folgende Bewegung des Flügels. Bewegt sich also die Haltere nach oben, so verursacht

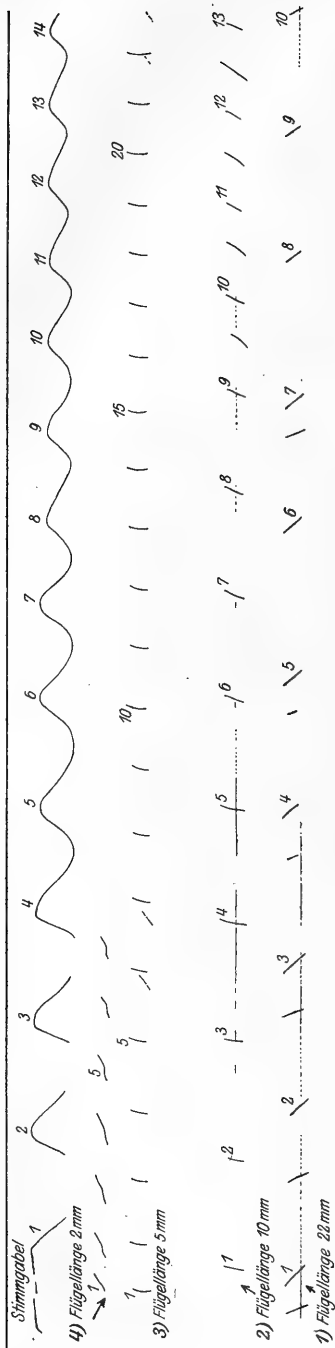


Abb. 13.

die hierdurch bedingte Reizung der Sinneszellen an der Halterenbasis eine anschließende Kontraktion derjenigen Muskeln, welche den Flügel nach unten ziehen, also der Flügelsenker; bewegt sich die Haltere nach unten, so tritt eine Bewegung der Flügelheber ein. Wir würden, wenn dies richtig wäre, hier ganz ähnliche Verhältnisse vorfinden wie bei der Flügelbewegung der Taube, wo wir durch Trendelenburg wissen, dass die durch die Bewegung hervorgerufene Reizung der sensiblen Nervenendigungen der Extremität den Reiz für die jeweils folgende Bewegung derselben abgibt. Bei unseren Fliegen liegen die Verhältnisse aber doch wesentlich anders, wie der folgende Versuch beweist.

Es ist klar, dass die oben angenommene reflektorische Beeinflussung des Flügels durch die Haltere den strengsten Synchronismus zur Voraussetzung hat, wie wir ihn bei *Tipula* fanden.

Diesen Synchronismus können wir nun aber durch einen sehr einfachen Eingriff, nämlich durch Stützen des Flügels, völlig zerstören, ohne dass die Bewegung des Flügels und die Wirksamkeit der Halteren darunter leidet. Die vorliegenden Aufnahmen am Schusskymographen lehren uns zunächst (Abb. 13)¹⁾, dass die Frequenz des Flügels im stärksten Maasse von der Belastung desselben abhängt. Verringere ich den Luftwiderstand, der sich dem Flügel entgegen-

1) Die Erklärung der Abbildungen 13—17 befindet sich auf S. 164.

Halterenfrage.

stemmt, durch Stutzen des letzteren, so steigt die Frequenz um so höher, je kleiner der restliche Flügelstumpf ist. Bei dem betreffenden Individuum von *Tipula* speziell beträgt die normale Flügellänge 22 mm. Die Frequenz des ungestutzten Flügels verhält sich zu der des Flügelstummels von 10 und von 5 mm wie 9 : 12 : 20. Dieselbe Erscheinung zeigt Abb. 14, wo wir die Frequenz des unbelasteten, d. h. des normalen Flügels vergleichen können mit derjenigen des künstlich durch ein aufgeklebtes Pappstückchen belasteten, sowie mit der Frequenz des gestutzten, der als unterbelastet zu gelten hat. Ich hoffe auf diese für die Physiologie des Insektenfluges sehr wichtigen Beobachtungen sowie auf einige andere hier nicht veröffentlichte an anderer Stelle ausführlicher zurückkommen zu können. An Abb. 15 lässt sich die interessante Feststellung machen, dass beim Stutzflügler die Frequenz des Flügels höher ist, ja sogar um ein Mehrfaches höher sein kann als diejenige der Haltere, welche unentwegt im Rhythmus des normalen Tieres weiterschwingt. In unserem Falle verhalten sich die Schwingungszahlen von Haltere und Flügel ungefähr wie 10 : 27.

Unter diesen Umständen müsste gemäss der soeben entwickelten Auffassung eine reflektorische Einwirkung der Haltere auf den Flügel völlig unmöglich sein. Wir können uns aber durch ein sehr einfaches Experiment davon überzeugen, dass auch beim Stutzflügler die Halteren ihre Funktion weiter ausüben. Es ist nämlich möglich, den Flügel so weit zu stutzen, dass sich seine Frequenz zur Normalfrequenz und folglich auch zur Halterenfrequenz wie 5 : 4 verhält, ohne dass hierdurch die Flugfähigkeit des Insekts leidet. Es fliegt ganz gut; die Verschlechterung gegenüber dem normalen Tiere ist ohne Zweifel auf die schädliche Verkleinerung der Tragflächen zurückzuführen. Nehme ich ihm aber jetzt noch seine Halteren, so ist das Insekt, wie nicht anders zu erwarten, völlig flugunfähig geworden.

Also: Die Wirksamkeit der Halteren bleibt die gleiche, auch wenn ihre Fre-

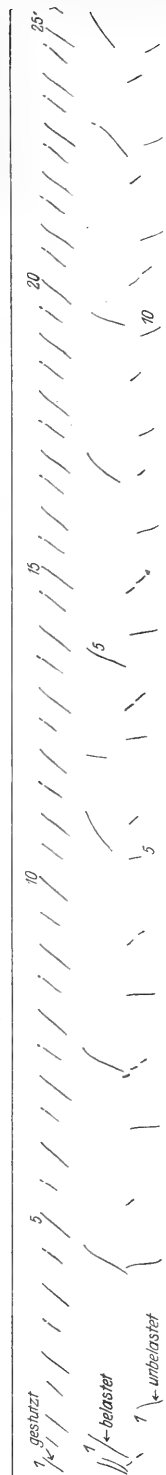


Abb. 14.

quenz nicht mit der der Flügel übereinstimmt. Da unter diesen Umständen an eine reflektorische Beeinflussung des Flügels nicht zu denken ist, muss die Funktion der Halteren auf einem anderen Prinzipie beruhen. Dies scheint mir vollkommen beweisend zu sein.

Weniger durchsichtig in theoretischer Hinsicht ist die folgende Erscheinung. Es ist häufig, aber keineswegs immer, zu beobachten, dass die Flügelfrequenz nach Entfernung der Halteren ein wenig abnimmt. Schon einer der älteren Beobachter hat dies festgestellt; ich kann es durchaus bestätigen.

Die Abb. 15, 16 und 17 überzeugen uns hiervon in objektivster Weise. In Abb. 15 sehen wir, dass der halterenlose Flügelstummel 25 Schwingungen macht in der gleichen Zeit, in welcher der des unoperierten Tieres 30 Schwingungen ausführt. Abb. 16, die sich ebenfalls auf einen Stutzflügler bezieht, zeigt ein ähnliches Verhalten. Abb. 17 endlich lehrt, dass auch der unnormale überlastete Flügel, der also nicht gestutzt und zudem durch ein besonderes Gewicht beschwert ist, sich im Prinzip gleich verhält. Die Verminderung ist beim Stutzflügler prozentualiter nicht unerheblich grösser als beim normallangen Flügel. Worauf dies beruht, vermag ich ebensowenig zu sagen, wie ich den Umstand erklären kann, dass diese Frequenzverminderung nicht immer, sondern nur manchmal auftritt. Ich begnüge mich daher mit der Feststellung der Tatsache und dem Hinweis, dass die Verminderung der Frequenz nach Operation der Halteren auf alle Fälle so häufig ist, dass man nicht an einen Zufall denken kann.

Wie ist nun diese Erscheinung zu deuten? Lässt sich behaupten, dass die Haltere dem Flügel ihre eigene Frequenz, die Normalfrequenz, aufzwingt, die nach Halterenverlust der niedrigeren Eigenfrequenz des Flügels Platz macht? Offenbar nein, denn wir sehen ja, dass trotz Anwesenheit der Halteren die Normalfrequenz und der Synchronismus mit der Haltere verloren geht, sobald wir den Flügel auch nur ein wenig stutzen.

Einer der letzten Autoren, der sich mit der Funktion der Halteren, wenn auch nur theoretisierend, beschäftigt hat, Demoll, scheint tatsächlich an eine Wirksamkeit dieser Organe in dem soeben erwähnten Sinne gedacht zu haben. Er schreibt S. 47 über das Chordotonalorgan der Halteren: „Wenn es richtig ist, dass die Ausspannung des Organs die Bedeutung hat, eine stehende Welle entstehen zu lassen — und anders lässt sich ein Funktionieren kaum denken —, so ist zu beachten, dass nach Maassgabe der Spannung und des ganzen Baues des Organs die Zahl der Schwingungen in der Sekunde eine ganz bestimmte sein muss, soll eine stehende Welle zustande kommen, und diese Zahl wird eben die Normalzahl der Schwingungen sein. Findet man, dass normale Tiere stets mit derselben Schwingungszahl fliegen, so wäre darin eine

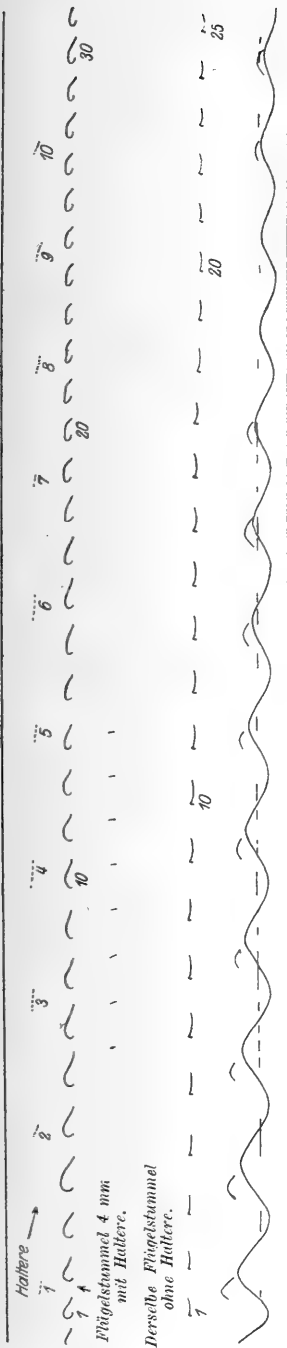


Abb. 15.

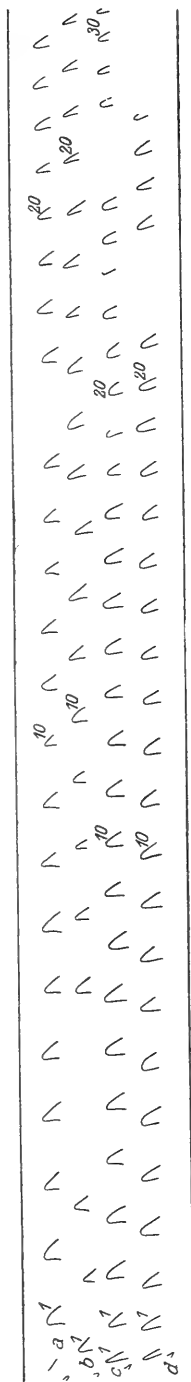


Abb. 16.

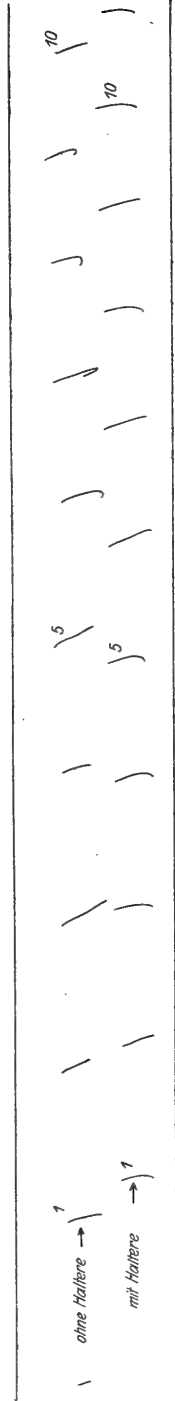


Abb. 17.

Stütze dieser Ansicht zu erblicken. Die Chordotonalorgane hätten danach Kontrolle zu üben, ob die Zahl der Schwingungen die normale Höhe einhält.“

Ich kann mich, nochmals gesagt, dieser Auffassung nicht anschliessen. Die experimentelle Forschung lehrt, dass die Halteren eine jede beliebige Frequenz der Flügel, ob sie mit der eigenen übereinstimmt oder nicht, ein wenig erhöhen. Dies kann meines Erachtens nur so verstanden werden, dass die Halteren dem Flügel, ganz allgemein gesagt, Energie zuführen; dieses Plus an Energie äussert sich in einer Erhöhung der jeweiligen Frequenz.

Ist somit an eine reflektorische Einwirkung der Halteren auf die Flügel nicht zu denken, so wäre jetzt zu untersuchen, ob uns das sogenannte Dehnungsgesetz von Uexküll weiterbringt. Es sagt bekanntlich aus, dass in einfacher gebauten Nervensystemen die Erregung stets den gedehnten Muskeln zufliesst, wobei es unentschieden bleiben kann, ob dieses Phänomen auf einer zentralen Schaltung oder



Abb. 18. Einwirkung eines rhythmischen Reizes auf ein rhythmisch sich bewegendes Erfolgsorgan gemäss dem Uexküll'schen Dehnungsgesetz. Die Reize sind durch Punkte, die Dehnungsphasen der Muskeln durch Striche angedeutet.

einer Unerregbarkeit des kontrahierten Muskels beruht. Die Anwendung dieses Gesetzes auf die Halteren würde also besagen, dass die fortwährenden Reize, die von ihnen ausgehen, stets nur die jeweils gedehnten Thoraxmuskeln erregen, und dass hierdurch der Flugrhythmus zustande kommt.

Aber auch diese Auffassung versagt. Uexküll's Gesetz hat einen kontinuierlichen Reiz zur Voraussetzung, der durch einen rhythmischen nur ersetzt werden kann, wenn die Rhythmik des Reizes vielfach schneller ist als die der Erfolgsmuskeln. Kommen viele Einzelreize auf eine einzige Dehnungsphase des Muskels, dann ist unter allen Umständen dafür gesorgt, dass die gedehnten Muskeln wirklich gereizt werden. Ist aber die Reizfrequenz nur wenig schneller, gleich schnell oder gar langsamer als die Frequenz der Muskelkontraktionen, dann ist, wie die nachstehende Zeichnung überzeugend lehrt, die Gefahr sehr gross, dass der einzelne Reiz mit der Dehnungsphase des Muskels überhaupt nicht zeitlich zusammenfällt und daher eine wirksame Reizung gar nicht eintritt (Abb. 18). Dieser Fall liegt aber vor, sobald

wir die Flügelspitze stützen, und da die Halteren auch unter diesen Verhältnissen ihre volle Wirksamkeit entfalten, kommt auch das Uexküll'sche Dehnungsgesetz für eine Erklärung der Halterenfunktion nicht in Frage.

Die Unzulänglichkeit der bisher angeführten Prinzipien geht auch sehr deutlich aus der zu beobachtenden Wechselwirkung zwischen den Halteren und den Beinen hervor.

Manche Individuen der Gattung *Tipula* können, wie wir wissen, nach Verlust ihrer Halteren die Beine infolge grosser Muskelschwäche nicht ordentlich beherrschen, laufen höchst ungeschickt und langsam und sitzen in der Ruhe in sich zusammengesunken und völlig schief da.

Bei oberflächlicher Betrachtung könnte man dies durch den Wegfall einer von den Halteren ausgehenden tetanischen Reizung entstanden denken. Nun wissen wir aber, dass beim normalen Tier, das seine Beine sicher und gewandt setzt, die Halteren keineswegs immer in Funktion, d. h. in Bewegung sind. Sie ruhen normalerweise beim Gehen und werden nur auf besondere äussere Reize oder vor dem Abflug in Schwirren versetzt. Sie ruhen ferner stets, wenn das Insekt unbewegt sitzt, und trotzdem also während dieser Zeit von einer tetanischen Reizung seitens der Halteren keine Rede sein kann, behalten die Beine ihre straffe Haltung bei, die nach der Operation verschwindet. Dies ist offenbar nur durch eine zeitliche Nachwirkung der Halteren zu verstehen, und so kommen wir zu der Vorstellung, dass die Halteren gewissermaassen auf Vorrat arbeiten. Die Nervenenergie, die im Zeitpunkt *A* von der Haltere ausgeht, wird irgendwie gespeichert und kann sich dann in dem viel späteren Zeitpunkt *B* in Muskeltonus umsetzen. Wir nähern uns auf diesem Wege ganz zwanglos den Anschauungen, die Uexküll in seinen zahlreichen Arbeiten und nach ihm Jordan und am glücklichsten Matula über die Natur tonischer Erregungen vertreten haben. Auch die tonuserzeugende Wirkung der Beine, die wir bei *Sarcophaga* kennen lernten, ist nur unter diesem Gesichtswinkel zu verstehen. Taktile Reize entstehen in den sensiblen Apparaten der Beine sicherlich nur, wenn die Füsse den Boden berühren oder die Beine in Bewegung sind, nicht aber, wenn sie, wie beim Fluge, still gehalten werden. Gerade in diesem letzteren Falle aber kommt bekanntermaassen die tonussteigernde Wirkung der Beine auf die Flügel zum Ausdruck. Vor allem ist es nun aber die Einwirkung der Halteren auf die Flügel selbst, die wir erst jetzt in Anlehnung an die Uexküll-Matula'sche Auffassung vom Tonus verstehen können: Wenn die Halteren nicht direkt auf die Flügel wirken, wie dies in einem gewöhnlichen Reflexbogen der Fall ist, wenn sie vielmehr nur Nervenenergie erzeugen, die im Zentrum gespeichert und nach Bedarf den Flügeln zugeführt wird, dann sind

wir all den Schwierigkeiten enthoben, die sich aus der bewiesenen Unabhängigkeit der Flügelrhythmik von derjenigen der Halteren für jede andere Auffassung ergeben.

Ich möchte an dieser Stelle ein wenig ausführlicher auf die theoretischen Schlüsse eingehen, die Matula¹⁾ in seiner Arbeit über die Atmung der Libellenlarven aus seinen Beobachtungen zog, und die eine weitgehende Ähnlichkeit mit unseren Resultaten haben.

Die Atmung der Libellenlarven geschieht mit Hilfe des Enddarmes. Wir sehen zu diesem Zwecke das Abdomen der Larve rhythmische Atembewegungen ausführen. Matula konnte nun nachweisen, dass das I. Thorakalganglion, ohne zum eigentlichen Reflexbogen der Atemmuskeln zu gehören, die Frequenz der Atmung bedeutend beeinflusst. Seine Zerstörung hat momentan eine bedeutende Frequenzerniedrigung der Atmung zur Folge. Auch die Amplitude der Atembewegungen ist vermindert. Es ist naheliegend anzunehmen, dass zum I. Thorakalganglion afferente Bahnen ziehen, deren Erregung die Atmung auf reflektorischem Wege beeinflussen. Tatsächlich hat Abschneiden der Vorderbeine die gleiche Frequenzerniedrigung zur Folge wie die Entfernung des I. Thorakalganglions. Aber diese Erniedrigung tritt nicht plötzlich, sondern langsam und allmählich ein. Dies beweist, dass die von den Beinen ausgehenden Impulse nicht reflektorisch auf die Atmung wirken, da sonst der Abfall ein plötzlicher sein müsste.

Auch vom Kopf gehen derartige Impulse aus, so dass die Frequenzabnahme nach Abschneiden der Beine nur beim geköpften Tiere deutlich bemerkbar ist.

Schneidet man einem solchen Tiere alle Beine ab, so zeigt es nach einiger Zeit einen immer geringer werdenden Umfang der Atembewegungen, bis schliesslich Atemstillstand und Tod eintritt. Solange dagegen noch ein einziges Beinpaar am Körper ist, kann das kopflose Tier noch tagelang leben.

Dies sind die hauptsächlichsten Beobachtungen.

Wie man sieht, finden sich hier sehr ähnliche Verhältnisse wie bei unseren Fliegen. Hier wie dort sehen wir nach Zerstörung gewisser afferenter Bahnen den völligen Stillstand eines Muskelsystems eintreten, obgleich der eigentliche Reflexbogen, zu dem diese Muskeln gehören, vollkommen intakt ist.

Hier wie dort ist es unmöglich, die Erscheinung als eine reflektorische aufzufassen. Bei den Libellenlarven wegen des allmählichen Abklingens der Erregung, bei den Fliegen wegen der besonderen Bedingungen, die

1) Matula, J., Untersuchungen über die Funktionen des Zentralnervensystems bei Insekten. Pflüger's Archiv Bd. 138. 1911.

zur reflektorischen Reizung der Flügel gehören würden, und die nicht erfüllt sind.

Matula schliesst nun aus seinen Beobachtungen das Folgende:

„Wir haben also anzunehmen, dass die Erregungen, welche zum ersten Thorakalganglion fliessen, zur Erzeugung einer potentiellen (latenten) Energie Anlass geben, auf deren Kosten die nervöse Arbeit beim Reflexvorgang geschieht, und von deren Menge die Frequenz dieser Atemrhythmik abhängt. Denn auch der nervöse Vorgang des Reflexes bedarf einer gewissen Quantität von Energie; es handelt sich doch darum, dass eine oft geringe afferente Erregung eine oft sehr bedeutende efferente Erregung, die einen grossen Muskelapparat in Bewegung setzt, auszulösen hat. Um diese Energie aufzubringen, ist die geringe Energie der afferenten Erregung zu schwach; es muss dies ohne Zweifel auf Kosten der im Körper gespeicherten Energien geschehen. Zu diesem Zwecke muss in den Nervenzentren ein brauchbares Arbeitsmaterial vorhanden sein . . . Die Erzeugung einer für die Reflexmaschinen brauchbaren potentiellen Arbeitsenergie wird also durch die afferenten Impulse zum ersten Thorakalganglion veranlasst“ (S. 420—421).

Wir lesen dann weiter (S. 422): „Es ist also unbedingt zur Auslösung des Reflexes notwendig, dass neben der zentripetalen oder afferenten Erregung auch ein gewisses Quantum einer zentralen Energie da ist; fehlt dieses Quantum, so kann der Reflex nicht ausgelöst werden, trotz der afferenten Erregung, so wenig eine Flinte ohne Pulver trotz Losdrücken des Hahnes losgeht.“

Schliesslich sucht Matula auf Grund seiner Beobachtungen einen klareren Einblick in das Wesen des Refraktärstadiums zu gewinnen, wohlgermerkt: in das Refraktärstadium dieses bestimmten Falles:

„Das Refraktärstadium ist nach unserer Auffassung ein Stadium, in welchem die potentielle Nervenenergie zum mindesten sehr verringert ist, da sie von dem vorhergegangenen Reflex zum grössten Teil verbraucht wurde . . . Erst wenn die verbrauchte Energie ersetzt wurde, kann ein neuer Reflex ausgelöst werden. Die Zeit also, welche nötig ist, um die verbrauchte Energie zu restituieren, ist identisch mit dem Refraktärstadium.“

Anschliessend können wir im Sinne Matula's folgendes über die Ermüdung sagen, die bekanntlich dahin zu definieren ist, dass bei Applizierung einer Reihe gleichstarker Reize der Reizerfolg für jede zunehmende Reizung sich verringert: Sie tritt ein, wenn der Zustrom neuer potentieller Energie geringer ist als der dauernde Verbrauch, und zwar um so schneller, je grösser der Unterschied zwischen beiden ist. Ich bringe diese ausführlichen Beobachtungen und Zitate aus Matula's Libellenarbeit aus zwei Gründen:

einmal, weil die Ähnlichkeit mit dem hier vorliegenden Problem so gross ist, dass wir ohne weiteres Matula's äusserst klare und logische Schlussfolgerungen zu den unseren machen können;

zweitens und hauptsächlich tue ich es aber, um die Aufmerksamkeit der physiologisch interessierten Forscher erneut auf ein Gebiet

zu lenken, das bisher, wie man fast meinen könnte absichtlich, von den Fachphysiologen vernachlässigt wurde.

Es handelt sich hierbei im allgemeinen um Untersuchungen der Uexküll'schen Schule, denn im letzten Sinne gehen alle diese Anschauungen, wie sie auch in dem vorliegenden Aufsatz und in der Arbeit Matula's zum Ausdruck kommen, auf Uexküll zurück. Nun ist ja gewiss zuzugeben, dass manche Vorstellungen vom Tonus, der statischen Erregung, der potentiellen Nervenenergie, oder wie man diese Dinge auch sonst nennen mag, nicht in den Ideenkreis der zünftigen Fachphysiologie hineinpassen. Es ist wohl auch zuzugeben, dass sie z. T. durchaus eine Korrektur vertragen. Sie sind nichts anderes und wollen nichts anderes sein als vorläufige Erklärungsversuche, deren wir nun einmal in der Naturforschung nicht entraten können.

Gegen eine sachliche Kritik dieser Dinge wird also niemand etwas einzuwenden haben. Dagegen macht man beim Durchlesen der Fachliteratur immer wieder von neuem die merkwürdige und wenig erfreuliche Entdeckung, dass einfach die Tatsachen verschwiegen werden, auf denen diese neueren Vorstellungen sich aufbauen.

Aus der Fülle des Materials, das sich dem kritischen Leser bietet, möchte ich hier nur zwei Beispiele herausgreifen. Das erste ist die als „Physiologie des Nervensystems“ betitelte Abhandlung von S. Baglioni in Winterstein's Handbuch der vergleichenden Physiologie, in welcher sich der italienische Forscher ein unsterbliches Denkmal mangelnder Objektivität und geringer Sachlichkeit gesetzt hat. Baglioni versichert zwar an den verschiedensten Stellen, dass die Vorstellungen Uexküll's völlig unhaltbar, grob mechanisch, längst widerlegt seien, und was dergleichen Epitheta mehr sind, die massgebenden Versuche aber, aus denen Uexküll seine Anschauungen ableitet, werden grösstenteils einfach verschwiegen. Ich stelle dies fest für Sipunculus und für die Echinodermen, zwei Vertreter der wirbellosen Tiere, zu deren Kenntnis Uexküll eine Fülle neuen und wichtigen Materials herbeigebracht hat.

Ganz davon abgesehen, was sich Menschliches über ein derartiges Vorgehen sagen liesse, scheint mir hier wissenschaftlich eine Vogel-Strauss-Politik vorzuliegen, über welche sich niemand freuen kann, dem der Fortschritt der Wissenschaft am Herzen liegt.

Das zweite Beispiel liefert das im Jahre 1914 veröffentlichte Buch Verworn's „Erregung und Lähmung“, das seiner ganzen Anlage nach auf die Formulierung allgemeingültiger Gesetze ausgeht, von denen folglich die Wirbellosen logischerweise nicht auszuschliessen sind.

Über die Lähmungen, die uns hier interessieren, lesen wir S. 263: „Eine einfache Überlegung ergibt zunächst die Möglichkeit, dass Lähmungen, d. h. Verlangsamungen des normalen Lebensvorgangs eines

lebendigen Systems auf sehr verschiedene Weise entstehen können. Da der normale Stoffwechsel einerseits sich aus sehr zahlreichen chemischen Partialprozessen zusammensetzt, und da andererseits diese einzelnen Partialprozesse in engster Weise voneinander abhängig sind, so muss jeder Faktor, der auch nur einen dieser Partialprozesse beschleunigt oder verzögert, sekundär auch den Ablauf des ganzen Getriebes beeinflussen. Es ist also eine Fülle von Möglichkeiten für Lähmungsvorgänge gegeben.“

Aus diesen Zeilen und aus allem, was Verworn des weiteren über die Lähmungserscheinungen schreibt, geht mit aller Deutlichkeit hervor, dass es für ihn nur ein Erklärungsprinzip für dieselben gibt, nämlich die Stoffwechselfvorgänge. Man wird nun nicht gut leugnen können, dass auch das, was Matula an seinen Libellenlarven beschrieben hat, eine richtige Lähmungserscheinung ist, sowie, dass das Wesen dieser Lähmung etwas völlig Neues ist, nicht zu vergleichen mit den bekannten Erscheinungen der Lähmung durch Kälte und Wärme, Sauerstoffmangel oder Gift. — Genau das gleiche gilt natürlich auch für die hier beschriebene Lähmung der Flügelmuskulatur von *Sarcophaga*. — Wir haben hier eine Kategorie von Lähmungserscheinungen vor uns, die ohne jeden Zweifel nicht auf irgendeiner Beeinträchtigung des normalen Stoffwechsels beruht, sondern gänzlich anderer Herkunft ist. Gerade darum müsste sie meines Erachtens das besondere Interesse Verworns' erfordern, mindestens als Ausnahme seiner Regel. Trotzdem hat Verworn die Entdeckung Matula's in seinem oben zitierten Werke auch nicht mit einem Worte erwähnt, obgleich sie ihm ohne Zweifel bekannt war.

Hoffentlich tragen diese Zeilen dazu bei, den besonders auf nervenphysiologischem Gebiete allzu missachteten Wirbellosen zu einer etwas gerechteren Würdigung zu verhelfen.

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

1. Die Halteren der Fliegen sind weder als Gleichgewichtsorgane noch als Steuerorgane aufzufassen, sie sind vielmehr Organe zur Erzeugung potentieller Nervenenergie, die den Flügeln zufließt und ihnen ihre frequente und weit ausholende Bewegung ermöglicht.

Sie sind bis in alle Einzelheiten den Sinneskölbchen der Medusen vergleichbar: In beiden Fällen dient die hin und her schwingende Bewegung des Klöppels dazu, die an der Basis des Organs befindlichen Sinneszellen zu reizen. Dieser Reiz wirkt erregend auf gewisse Bewegungsmuskeln des Tieres.

2. Die Entfernung der Halteren bewirkt folglich eine Herabsetzung der Flugenergie. Sämtliche an operierten Tieren zu beobachtenden Erscheinungen lassen sich hierauf zurückführen.

3. Bei *Sarcophaga carnaria* sind die afferenten Erregungen, die von den Halteren und den Beinen ausgehen, die einzigen Quellen für

die Erregung der Flügel. Entfernung der Beine und Halteren zugleich hat daher nahezu völlige Bewegungsunfähigkeit der Flügel zur Folge.

4. Bei *Tipula* und einigen anderen Fliegen wirken die Halteren nicht nur auf die Flügel, sondern auch auf die Muskulatur der Beine, in deren Benutzung das halterenlose Tier oft beträchtlich behindert ist.

5. Die Halteren sind nicht befähigt, Schwirrbewegungen in verschiedenen Ebenen auszuführen. Die Halterenbewegung ist vielmehr in ihrer Richtung unabänderlich fixiert und verläuft in einer Ebene, die auf der Längsachse des Körpers einigermaßen senkrecht steht; veränderlich ist nur das Ausmass der Bewegung.

6. Beim ruhenden Tier (*Tipula*) kann Bewegung der Halteren durch mechanische Reizung der Beine und anderer Körperteile hervorgerufen werden.

7. Haltere und Flügel bewegen sich beim normalen Tier synchron (*Tipula*). Stutzt man die Flügelspitzen, so schlagen die Flügel schneller als vorher, während die Halteren ihren ursprünglichen Rhythmus beibehalten; der Synchronismus zwischen beiden Organen geht also verloren. Solche Tiere können noch fliegen, solange sie ihre Halteren besitzen und die Tragfläche der Flügel nicht allzusehr vermindert ist. Die Wirkung der Haltere auf den Flügel ist folglich nicht an den Synchronismus beider Organe gebunden; sie kann daher nicht reflektorischer Natur sein.

8. Entfernung der Halteren hat häufig, nicht immer, eine geringe Verringerung der Frequenz des Flügelschlages zur Folge.

Erklärung der Abbildungen 13—17.

Aufzeichnung der Bewegungen der Flügel und der Haltere mit Hilfe des Schusskymographen:

Abb. 13. *Tipula spec.* Abhängigkeit der Flügelfrequenz von der Belastung. Verringerung derselben, durch Stutzung der Flügel herbeigeführt, ergibt Erhöhung der Frequenz. Ganz oben Aufzeichnung einer Stimmgabel mit 80 Schwingungen pro Sekunde.

Abb. 14. *Tipula spec.* Dasselbe wie 13. Vergleich der Frequenzen eines normalen (unbelasteten) Flügels mit der eines gestutzten (unterbelasteten) und eines künstlich durch ein aufgeklebtes Pappstückchen belasteten. Die Frequenz steigt mit zunehmender Entlastung.

Abb. 15 obere Serie. Vergleich der Frequenzen eines 4 mm langen Flügelstummels und der Haltere desselben Individuums. Man sieht, dass die Haltere bedeutend langsamer schwingt; ihre Frequenz bleibt die gleiche wie die des normalen Flügels. Die untere Serie zeigt die Frequenz des gleichen Flügelstummels nach Entfernung der Halteren. Die Frequenz ist bedeutend, um ein Sechstel, gesunken. Darunter zum Vergleich Stimmgabelkurve 80 Schwingungen pro Sekunde.

Abb. 16 und 17. Abhängigkeit der Flügelfrequenz von den Halteren. 16 Stutzflügler, 17 normaler Flügel, wie bei 14 belastet. Man sieht das deutliche Absinken der Frequenz nach Verlust der Halteren.

Bioelektrische Studien an der Magenmuskulatur.

I. Mitteilung:

Das Elektrogastrogramm (Egg) bei Spontanrhythmik des isolierten Froschmagens.

Von

Prof. Dr. A. v. Tschermak, Prag.

Mit 1 Textabbildung und 8 Abbildungen auf Tafel I.

(Eingegangen am 22. Januar 1919.)

I. Einleitung.

Die Frage, wie weit die mechanischen Leistungen der glatten Muskulatur, welche einerseits aus vorübergehenden, speziell rhythmisch sich wiederholenden Form- oder Spannungsänderungen, andererseits im Herstellen und längerdauernden Beibehalten verschiedener Form- oder Spannungszustände bestehen, bioelektrisch einbegleitet sind, und welches Verhältnis zwischen den elektrischen und den mechanischen Leistungen besteht, ist noch keineswegs erschöpfend beantwortet. Sichere Nachweise¹⁾ von Erregungs-

1) Andeutungen von Erregungsströmen haben vielleicht beobachtet G. Fano und V. Fayod (De quelques rapports entre les propriétés contractiles et les propriétés électriques des oreillettes du cœur. Arch ital. de Biol. vol. 9 p. 143. 1888) an der glatten Muskulatur im Vorhofe des Schildkrötenherzens, P. W. Reid (Electrical phenomena during movements of the iris. Journ. of physiol. vol. 17 p. 433. 1895) an der quergestreiften (Sphinkter) wie an der glatten Muskulatur (Dilatator) der Iris von Kaninchen und Katzen. Als bioelektrischen Ausdruck der Vasokonstriktorenerregung deutet H. Straub (Ein wahrscheinlicher Nachweis von Aktionsströmen der Gefäße durch das Saitengalvanometer. Zeitschr. f. Biol. Bd. 53 S. 123. 1910 — vgl. auch W. Straub, Arch. di fisiol. vol. 7 p. 411. 1910) die Dauerablenkung der Galvanometersaite bei toxisch ausgelöster Blutdrucksteigerung an Kaninchen und Katzen, an denen von Vorder- und Hinterpfote abgeleitet war. An überlebenden Arterien des menschlichen Nabelstranges erhielt E. Blumenfeldt (unter Leitung von K. Hürthle — Experimentelle Untersuchungen über die Natur der pulsatorischen Gefäßströme. Pflüger's Arch. Bd. 162 S. 390. 1915) bei künstlichen Durchströmungsstößen elektrische Schwankungen in Form eines Ausschlages mit 4—6 Nachschwingungen von etwa 0,1 Sekunden Dauer — im Gegensatz zu den nachschwingungslosen, rein physiologischen Strömungsströmen an sonstigen lebenden wie toten Arterien. Er deutet die ersten Erscheinungen als Aktionsströme; ich möchte jedoch nicht in jenen raschen Schwingungen, sondern in der in

strömen¹⁾ an glatter Muskulatur liegen bisher überhaupt nur vor an den vom Gehirn aus gereizten *M. retractores*²⁾ am vorderen Körperende des marinen Wurms *Sipunculus nudus* [R. F. Fuchs³⁾ und Buytendyk⁴⁾], an dem spontan oder infolge von Reizung des fördernden Nervus pudicus „tonisch“ kontrahierten *M. retractor penis* des Hundes [E. Th. v. Brücke, zum Teil mit Oinuma⁵⁾] und an dem in spontaner Rhythmik begriffenen Ureter des Hundes [Orbeli und E. Th. v. Brücke⁶⁾], andeutungsweise auch an der glatten Muskulatur des Kaninchenösophagus bei Vagusreizung [E. Th. v. Brücke und Inouye⁷⁾]. Eine gleichzeitige Registrierung der bioelektrischen und der mechanischen Leistung — wie sie für die Entscheidung vieler Spezialfragen unerlässlich ist — hat nur E. Th. v. Brücke⁸⁾ in einzelnen Versuchen am *M. retractor penis* des Hundes vorgenommen.

Im Prinzip könnten die langdauernden mechanischen Leistungen bzw. Längen- oder Spannungsverschiedenheiten an einem glatten

Abb. 10, Tafel VIII sichtbaren nachfolgenden Schwankung von anscheinend diphasischem Charakter und trägem Verlauf einen wahren Erregungsstrom der Gefäßmuskulatur erblicken. Man vergleiche damit das weitgehend analoge Bild des diphasischen Erregungsstromes auf Dehnungsreiz am Magenring (Versuch 21, Abb. 8 auf Tafel I meiner Abhandlung).

1) Ich ziehe diese Bezeichnung dem üblichen Ausdruck „Aktions- oder Tätigkeitsströme“ (Hermann) vor. Sie knüpft an den Terminus „Reiz- oder Erregungswelle“ (Bernstein) an.

2) Nebenbei auch an der Hautmuskulatur von *Sipunculus*.

3) R. F. Fuchs, Die elektrischen Erscheinungen am glatten Muskel. Sitzungsber. d. physikal. med. Ges. in Erlangen Bd. 40 S. 201. 1908; 3. Tagung der deutschen physiol. Gesellschaft in Würzburg 1909, Ref., Zentralbl. f. Physiol. Bd. 23 S. 296. 1909; Pflüger's Arch. f. Physiol. Bd. 136 S. 65. 1910.

4) F. J. J. Buytendyk, Beiträge zur Muskelphysiologie von *Sipunculus nudus*. Biol. Zentralbl. Bd. 29 S. 753. 1909.

5) E. Th. v. Brücke, Beiträge zur Physiologie der autonom innervierten Muskulatur. I. Die elektromotorischen Wirkungen des *M. retractor penis* im Zustande tonischer Kontraktion. Pflüger's Arch. Bd. 133 S. 313. 1910; E. Th. v. Brücke und S. Oinuma, Beiträge usw. IV. Über die Wirkungsweise der fördernden und hemmenden Nerven. Ebenda Bd. 136 S. 502. 1910.

6) L. Orbeli und E. Th. v. Brücke, Beiträge zur Physiologie der autonom innervierten Muskulatur. Die Aktionsströme der Uretermuskulatur während des Ablaufs spontaner Wellen. Pflüger's Arch. Bd. 133 S. 341. 1910.

7) E. Th. v. Brücke und T. Inouye, Beiträge usw. V. Die Aktionsströme der Muskulatur des Kaninchenösophagus bei Reizung des N. vagus mit Einzelreizen. Pflüger's Arch. Bd. 145 S. 152. 1912. (Die Autoren beobachteten öfters neben einer raschen ersten Phase, welche zweifellos der quergestreiften Muskulatur zugehört, eine auffallend träge zweite.)

8) a. a. O. (I) 1910, spez. Abb. 2 a und b, Tafel V — unter Benützung getrennter Schreibflächen gewonnen.

Muskel von zweierlei Natur sein: das eine Mal alternativen Charakter tragen, d. h. auf rhythmischer, oszillierender Erregung beruhen und einer Summation bzw. Superposition und Verschmelzung in der mechanischen Leistung, also einem wahren Tetanus entsprechen.¹ Das andere Mal könnte es sich um eine verschiedene Gleichgewichtslage nicht-alternativen Charakters, um einen wahren Verkürzungs- oder Spannungszustand, um einen wahren Myotonus handeln.

Am Nerven kennen wir wohl bioelektrisch einerseits Einzelerregungen und Erregungsreihen, wie sie auch dem nur mechanisch kontinuierlich erscheinenden Muskeltetanus zugrundeliegen, andererseits — so wenigstens am N. vagus der Säuger — reine Niveauverschiedenheiten des Längsquerschnittstromes, welche am peripheren Vagusstumpf einem afferenten Neurotonus in Abhängigkeit vom jeweiligen Füllungs- oder Dehnungszustand der Lungen entsprechen [Einthoven¹], am zentralen Vagusstumpf den Bestand bzw. den Wegfall eines efferenten Neurotonus, speziell der Herzhemmungsfasern, verraten [A. v. Tschermak²]. — Die Angaben, dass sich der Herzmuskeltonus bioelektrisch im Sinne einer Dauererminderung des Längsquerschnittstromes, speziell an der Vorhofmuskulatur des Schildkrötenherzens, verrate, so dass dieser bei detonisierender Vagusreizung in Form einer positiven Schwankung ansteige (Gaskell, Fano, Boruttau, Meek und Eyster, Samojloff, Schürholz) erscheinen durch die Nachprüfung seitens Einthoven und Rademaker³) wiederlegt oder wenigstens sehr problematisch geworden. — Ob überhaupt etwas Analoges wie bezüglich des Neurotonus auch für den sogenannten Myotonus gilt, ob es also einen wahren Muskeltonus nicht-alternativer bzw. nicht-tetanischer Natur gibt, ist meines Erachtens heute noch nicht sicher entschieden.

Nicht einmal für die glatte Muskulatur können wir dies — trotz alles Anscheines⁴) — mit voller Bestimmtheit behaupten, noch viel

1) W. Einthoven, Über Vagusströme. Pflüger's Arch. Bd. 124 S. 246. 1908 und Quart. Journ. of exper. Physiol. vol. 1 p. 243. 1908.

2) A. v. Tschermak, Über bioelektrische Äusserung des Vagus-tonus. Studien über tonische Innervation. II. Mitteilung. Pflüger's Arch. Bd. 136 S. 692. 1911.

3) W. Einthoven und A. C. A. Rademaker, Über die angebliche positive Stromschwankung in der Schildkrötenvorkammer bei Vagusreizung nebst Bemerkungen über den Zusammenhang zwischen Kontraktion und Aktionsstrom. Pflüger's Arch. Bd. 166 S. 109. 1916.

4) Als ein solches Moment sei angeführt das Fehlen einer Steigerung des Gaswechsels am tonisierten glatten Schliessmuskel der Teichmuschel auch bei langdauernder Gewichtsbeanspruchung (J. Parnas, Energetik glatter Muskeln. Pflüger's Arch. f. Physiol. Bd. 134 S. 441. 1910). Weniger Gewicht möchte ich legen auf die Steigerung des Kreatingehaltes bei sogenanntem Tonus der quergestreiften Muskulatur (C. A. Pekelharing).

weniger für die quergestreifte Muskulatur¹⁾. Konnte doch E. Th. v. Brücke, wie erwähnt, bei der sogenannt tonischen Dauerkontraktion am glatten M. retractor penis des Hundes bioelektrisch teils regelmässige, teils unregelmässige rhythmische Wellen (3—9 pro Minute) nachweisen, welche zum Teil Einzelerregungen entsprechen, zum Teil zusammengesetzter Natur sind; er betrachtet daraufhin die Dauerspannung jenes Muskels als eine alterative Leistung, als eine sogenannt tonische Kontraktion bzw. als einen Tetanus. An anderen Objekten scheint allerdings ein wahrer Tonus zu bestehen, für den an den langsam reagierenden Sperrfasern im Schliessmuskel der Herzmuschel — abgeleitet an zwei Oberflächenpunkten — kein bioelektrischer Paralleleffekt gefunden wurde, sobald die Aktionsströme der rasch reagierenden Arbeitsfasern abgelaufen waren [A. Fröhlich²⁾]. Hingegen ist an der Maler- und der Teichmuschel — bei Ableitung von zwei Einkerbungen der Schalenränder und reflektorischer Auslösung des Schalenschlusses durch mechanische Reizung des Mantelrandes — einerseits ein rasch ablaufender ein- oder zweiphasischer „Zuckungsstrom“, andererseits eine ganz langsame Saitenablenkung zu beobachten, welche die ganze Schliessdauer (3—6 Minuten) begleitet und als „Tonusstrom“ bezeichnet wird [W. F. Ewald³⁾].

Bezüglich der quergestreiften Skelettmuskulatur vertritt P. Hoffmann⁴⁾ eine alterative — möglicherweise alterativ-reflektorische — Grundlage, und zwar einen rhythmisch-tetanischen Charakter des

1) Zunächst wenigstens möchte ich grössere Zurückhaltung üben, als ich selbst es in der übersichtlichen Darstellung „Die Lehre von der tonischen Innervation“ (Wiener klin. Wochenschrift Nr. 13, 1914) diesbezüglich getan. — Beispiele für die Heterogenität des bisher unter „Tonus“ zusammengefassten Beobachtungsmaterials gibt E. Th. v. Brücke, Über einige Fragen aus dem Gebiete des Muskeltonus. S. Ber d. naturw.-med. Ver. Innsbruck Bd. 36 S. 55. 1917 und Neue Anschauungen über den Muskeltonus. D. med. Wochenschr. 44. Jg. S. 121. 1918.

2) A. Fröhlich und H. H. Meyer, Untersuchung über die Aktionsströme anhaltend verkürzter Muskeln. (Versuche am tetanusvergifteten Katzenmuskel und am Schliessmuskel von Cardium tuberculatum.) Zentralblatt f. Physiol. Bd. 26 S. 269. 1912.

3) W. F. Ewald, Über den Tonusstrom. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1910 S. 122 und Festschrift für Richard Hertwig, Jena 1910.

4) P. Hoffmann (betreffe oszillatorisch-rhythmischer elektrischer Vorgänge in sogenannt tonisierten Augenmuskeln), Über die Aktionsströme der Augenmuskeln bei Ruhe und beim Nystagmus. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1913 S. 23 und Über die Innervation der Augenmuskeln. Sitzungsber. d. physik.-mediz. Ges. zu Würzburg 1913; (betreffe oszillatorisch-rhythmischer Prozesse als Grundlage der Veratrin-Dauerkontraktur) Über die Aktionsströme des mit Veratrin vergifteten Muskels. Zeitschr. f. Biol. Bd. 58 S. 631. 1914; Die Beziehungen der Sehnenreflexe zur willkürlichen Bewegung und zum Tonus. Zeitschr. f. Biol. Bd. 68 S. 351, spez. S. 369. 1918.

sogenannten Tonus, der somit nichts anderes sei als ein schwacher Tetanus. — Im Prinzip besteht natürlich die Möglichkeit, dass sich — wenigstens in gewissen Fällen — eine nicht-alterative, wahrhaft tonische und eine elementar-alterative oder eine tetanisch-alterative Leistung kombinieren. Doch müssen über die Frage nach der Existenz eines wahren Myotonus erst weitere Untersuchungen an geeigneten Objekten Aufschluss geben. Immerhin sprechen — neben physiologischen und toxikologischen Beobachtungen — auch klinische Erfahrungen¹⁾ für das Bestehen einer Scheidung von Peristaltik und Dauerspannung bzw. Myotonus der Magen-Darm-Muskulatur — und zwar auf Grund von Fällen diskrepanten Verhaltens —, ohne freilich darüber etwas auszusagen, ob dem letzteren alterativ-tetanischer oder nicht-alterativer; wahrhaft tonischer Charakter zukommt.

Auch die Grundlage der spontanen Rhythmik glatter Muskulatur bedarf noch der genaueren bioelektrischen Analyse. Zwar hat die Vorstellung, dass es sich dabei um nicht-alterative Schwankungen einer Gleichgewichtslage, eines wahren Myotonus, handeln könnte, von vornherein wenig für sich: Doch bleibt jedenfalls die Frage zu entscheiden, ob der sich wiederholende alterative bzw. kontraktive Vorgang bei Spontanrhythmik elementare oder zusammengesetzte Natur, also den Charakter einer Einzelerregung oder einer Erregungsserie bzw. einer Einzelzuckung oder eines Tetanus hat. Zunächst hat, wie erwähnt, R. F. Fuchs die bei indirekter Reizung ausgelöste langdauernde Reaktion der Sipunculusretraktoren bioelektrisch als eine ein- oder zweiphasische Einzelerregung bzw. als wahre Einzelzuckung erkannt. Sodann haben Orbeli und E. Th. v. Brücke als Grundlage der spontanen Rhythmik am Ureter des Hundes Einzelerregungsströme nachgewiesen und damit den Charakter der rhythmischen Kontraktionen des Ureters als Einzelzuckungen, nicht als Tetani festgestellt. Weitere bioelektrische Untersuchungen über die Grundlage der spontanen Rhythmik glatter Muskulatur liegen nicht vor.

Speziell geeignet und wichtig erschien mir darum das bioelektrische Studium der Magenmuskulatur, da dieser sowohl ein stark wechselnder wahrer oder scheinbarer Tonus zukommt als spontane Rhythmik. Am Magen suchte ich zunächst die Frage zu entscheiden, ob der spontanen Rhythmik bioelektrische Vorgänge entsprechen, und welcher Natur diese sind, ob somit rhythmische Erregungen und Kontraktionen vorliegen, und ob die letzteren im Prinzip Einzelzuckungen oder Tetani darstellen, ob endlich die Magenmuskulatur zwar auf Einzelzuckungen beansprucht, jedoch prinzipiell auch zu Summation und Tetanus befähigt erscheint.

1) Vgl. speziell R. Schmidt, Klinik der Magen- und Darmerkrankungen einschliesslich Röntgendiagnostik. Berlin-Wien 1916, spez. S. 121, 145, 219.

Diese und verwandte zunächst theoretischen Probleme sind es, welche in den folgenden Mitteilungen behandelt werden sollen. Gleichzeitig ist damit allerdings die Absicht verknüpft, neue Gesichtspunkte und Methoden auch für die praktische Medizin — für die Untersuchung der normalen wie pathologischen Tätigkeit des Magens — zu gewinnen.

II. Methodik der ersten Versuchsreihe.

Die vorliegende Mitteilung soll sich beschränken auf die erste Beobachtungsreihe der bioelektrischen Erscheinungen, wie sie bei Spontanrhythmik des isolierten Froschmagens auftreten — Versuche, welche übrigens weitergeführt werden.

Zu diesem Behufe wurde nach dem Vorgange von Morgen (unter Bernstein) und Winkler das mittlere Drittel des Magens von Eskulenten herausgeschnitten und der so gewonnene, etwa 7 mm breite Magenring (mit Schleimhaut) zwischen zwei geeignet geformten Glas-haken ($H_1 H_2$) horizontal ausgespannt, so dass der eine Haken die kleine Krümmung (kenntlich durch den Ansatz des Mesogastriums, an dem das Präparat gut zu tragen ist), der andere die grosse Krümmung unterfasste. Der eine Haken (H_1) war festgestellt (zwischen zwei belederten Metallplättchen), der andere (H_2) führte zu einem Faden, welcher mittels Rollenübertragung (R_1) über die grössere Rolle (R_2) eines Horizontalmyographions lief, während das Belastungsgewicht (G) von 3 oder 5 g mittels Fadens an der kleinen Rolle (R_3) angriff ($R_2:R_3 = 2:1$). Eine senkrecht zur Rollenaxe ($R_2 R_3$) angesetzte Zeigernadel (Z) spielte, nach aufwärts gerichtet, vor dem Horizontalspalt eines Photokymographions. Durch den Nadelschatten wurden somit in Tangentenwerten — oder mit einer von der Lotstellung aus wachsenden Vergrösserung (in der Lotstellung selbst siebenfach) — die rhythmischen Verengerungen und Erweiterungen des frei schwebenden, glattgespannten Magenringes registriert. Das für die zweite Versuchsreihe vervollkommnete Horizontalmyographion (mit Triebverstellung des „festgestellten“ Hakens) sei durch nachstehende Abbildung illustriert (Abb. 1)

Die Erregungsströme des Magenringes wurden mit Ringergetränkten Wollfäden von etwa 2 mm Breite zu unpolarisierbaren Kalomelelektroden (nach Oker Blom) geleitet. Von den etwa 15 mm langen, an die Elektrodenpinsel festgeknoteten Wollfäden wurde der eine bzw. die „festgestellte“ Elektrode an die kleine, der andere bzw. die bewegliche Elektrode an die grosse Krümmung so angelegt, dass er nur die relativ trocken gehaltene unversehrte Oberfläche, nicht den Anschnitt des Magenringes berührte und diese Lage während der Längenänderungen des Ringes — wobei sich die Elektrodenzwischenstrecke von 3 bis 12 mm ändern konnte — tadellos beibehielt. Die

Ableitung geschah zu einem Einthoven-Edelmann'schen Saiten-galvanometer mit feiner Platinsaiten von 8500Ω , welche so weit gespannt war, dass der zur Eichung benutzte Strom eines Weston'schen Normalelements von $1,019 \text{ Volt}$ — mit $101\,800 \Omega$ Vorschaltwiderstand im Hauptkreise und 100Ω Nebenschliessung während der Eichung — bei alleiniger Leitung durch das Galvanometer (8500Ω) einen Ausschlag von $13,2 \text{ mm}$ bzw. $6,6$ Ordinaten teilen, bei Leitung durch das Präparat (34000Ω) selbst einen solchen von $3,3 \text{ mm}$ bzw. $1,65$ Ordinaten teilen ergab. Es entsprach demnach (in beiden Fällen) 1 mm bzw. $0,5 \text{ SkT. } 0,88 \cdot 10^{-8} \text{ Ampère}$. Es bedeutet das etwa das $1\frac{1}{2}$ fache an Empfindlichkeit, wie sie bei Aufnahme des Ekg (1 mm bzw. $0,5 \text{ SkT. } 1,0$ bis $1,5$ Hunderttausendstel Milliampère) verwendet zu werden pflegt, also eine weitgehende Entspannung der Saite, welche

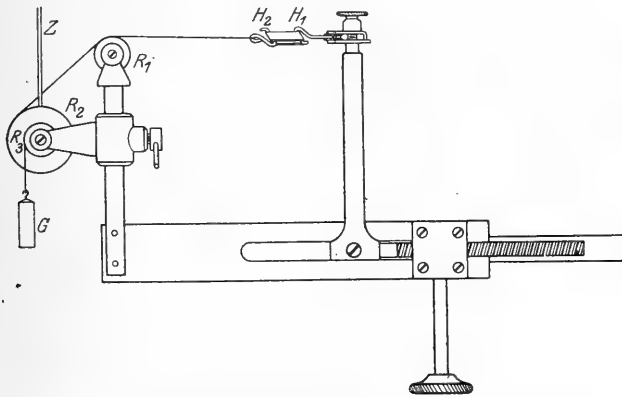


Abb. 1. Horizontalmyographion mit Triebverstellung
(im Verhältnis $2,5:1$ verkleinert).

dieselbe schon etwas in die Gefahr des „Klebenbleibens“ an den Polshuhen bringt. Da der Präparatenkreis in Ruhe eines Eigenstromes nahezu ganz entbehrte, wurde im allgemeinen auf Kompensation oder auf Einschaltung von Kondensatoren verzichtet, hingegen der Saitenschatten mittels des seitlichen Triebes des Projektionsokulars an geeignete Stelle gerückt. Analoges wurde am Zeichenhebel durch Längsverstellen des „fixen“ Präparatenhakens bzw. seines Trägers (in der zweiten Beobachtungsreihe mittels feinen Triebes) erreicht.

Auf den Spalt der Registriertrommel warfen demnach ihren Schatten: 1. die Zeigernadel bzw. der Zeichenhebel, 2. die Galvanometersaiten, 3. der Hebel eines Jaquet'schen Chronographen, so dass die gewonnenen Kurven das Mechanogramm, das Elektrogramm und Sekundenmarken enthalten — nebst den nach Garten's Episkotistermethode verzeichneten Ordinaten und den Abszissen (mit 2 mm Ab-

zissenintervall bzw. Ordinateneinheit). Um übersichtliche Kurven zu gewinnen, musste angesichts der ausserordentlichen Langsamkeit der Spontanrhythmik des isolierten Froschmagens (mit Intervallen von 32—86'') eine sehr geringe Geschwindigkeit der Registriertrommel gewählt werden, etwa 1,5—1,7 mm pro 1'', so dass die Ordinatenintervalle bzw. Abszisseneinheiten von etwa 2 mm 1,2—1,3'' entsprechen. Die 53 cm lange, mit einem 50 cm-Rollfilm bespannte Mantelfläche der Trommel hat demnach eine Umlaufzeit von etwa 5½ Min. Der Gang der Trommel war leider in der ersten Beobachtungsreihe kein ganz gleichmässiger, infolge von Mängeln des Uhrwerkes.

Da die „Spontanrhythmik“ erst einige Zeit nach dem Herstellen und Einschalten des Präparates deutlich wird, andererseits bei der zunächst gewählten Anordnung ohne Vertrocknungsschutz gearbeitet wurde, so dass die Tätigkeit des Magenringes bald wieder abnahm, konnte im einzelnen Versuch in der Regel nur eine beschränkte Anzahl von Aufnahmen (mit dem Index Bl. = Blatt I ff. bezeichnet) gewonnen werden. Doch war es auch sehr lehrreich, in den Zwischenpausen auf einer unterhalb des Registrierspaltes angebrachten gut reflektierenden Papierskala das langsam verlaufende Wechselspiel von Hebel- und Saitenschatten direkt zu beobachten. Die erste Versuchsreihe, über welche hier allein berichtet sei, umfasst 21 Versuche. Das Froschmaterial war im Juni und Juli 1918 recht ungleichwertig.

III. Übersicht der Ergebnisse.

Das übereinstimmende Ergebnis der Versuche lautet dahin, dass unter geeigneten Bedingungen die Spontanrhythmik ¹⁾ des isolierten Froschmagenringes von deutlichen bioelektrischen Erscheinungen bzw. Potentialdifferenzen zwischen grosser und kleiner Krümmung einbegleitet ist, welche unverkennbar den Charakter von alternativen oder Tätigkeits- bzw. Erregungsströmen tragen. Es lässt sich neben dem Mechanogastrogramm (Mgg) ein Elektrogastrogramm (Egg) verzeichnen. Für dieses schlage ich vor — in Analogie zu der von R. H. Kahn ²⁾ eingeführten kurzen Bezeichnung Ekg für das Elektrokardiogramm — das Symbol Egg zu gebrauchen. Ein Blick auf ein typisches Egg (Abb. 1

1) Über deren mechanographisches Verhalten siehe speziell P. Schultz, Zur Physiologie der längsgestreiften (glatten) Muskeln. 3. Beitrag. Spontane Bewegungen, Tonus, Peristaltik. Arch. f. Anat. u.) Physiol. 1897 S. 322; G. Kautzsch (unter A. v. Tschermak's Leitung), Studien über die rhythmischen Kontraktionen der Froschmagenmuskulatur. Pflüger's Arch. Bd. 117 S. 133. 1907.

2) R. H. Kahn, Drei Vorschläge zur physiologischen Namengebung und -schreibung. Zentralbl. f. Physiol. Bd. 32 Nr. 7 S. 285. 1917 und Das Elektrokardiogramm. Ergebn. d. Physiol. Bd. 14 S 1. 1914.

und 2 auf Tafel I) überzeugt uns, dass hier auf bioelektrischem Gebiete keine die mechanische Leistung begleitende Änderung eines Tonusniveaus vorliegt, sondern ein typischer Erregungsstrom, dessen Beginn dem des mechanischen Effektes deutlich vorangeht, der relativ träge verläuft — ähnlich der trägen mechanischen Leistung — und während deren Kreszente absinkt. Der Erregungsstrom der rhythmisch tätigen Magenmuskulatur verhält sich sonach analog jenem des quergestreiften Muskels. Bei der Spontanrhythmik des Froschmagens handelt es sich nicht um Schwankungen einer myotonischen Gleichgewichtslage, sondern um alterative Leistungen, um echte Kontraktionen, welche bald auf eine höhere, bald auf eine tiefere tonische Grundlinie aufgesetzt erscheinen.

Das Weiteren lehrt die Analyse der bioelektrischen Stromkurven, dass bei der Spontanrhythmik des Froschmagens im Prinzip Einzeleregungen, nicht Erregungsgruppen erfolgen, dass also die mechanische Leistung hierbei trotz ihres trägen Verlaufes im Prinzip als einer ziemlich steil ansteigenden, sehr träge abfallenden Einzelzuckung, nicht einem Tetanus entsprechend anzusehen ist. Für die durch indirekte Reizung ausgelöste langdauernde Kontraktion der Sipunculus-Retraktoren hat, wie erwähnt, zuerst R. F. Fuchs bioelektrisch den Charakter als Einzelzuckung¹⁾ festgestellt.

Der Nachweis, dass die mechanische Leistung bei der Spontanrhythmik des Magens im Prinzip den Charakter einer einfachen Zuckung besitzt, hat eine spezielle Bedeutung für die Lehre von der Thermodynamik der Muskelkontraktion. Auf diesem Gebiete hat J. Bernstein²⁾ sowohl für Spontankontraktionen als speziell für Kontraktionen nach faradischer Reizung von 1 Sekunde Dauer den Nachweis erbracht, dass das beobachtete, fortgepflanzte Geschwindigkeitsmaximum der Wärmebildung vor das Verkürzungsmaximum fällt, bzw. dass der überwiegend grössere Teil der chemischen Energie im glatten Muskel schon in der ersten Hälfte der Kreszente umgesetzt wird. Gegen die daraus sich ergebenden wichtigen Schlussfolgerungen war nun bisher der Einwand³⁾ möglich, dass die mechanische Reaktion in diesen

1) Auch an die mechanographische Analyse der Magenkontraktion auf Einzelreize bei P. Schultz (Die längsgestreifte (glatte) Muskulatur der Wirbeltiere. II. Mitt. Ihre Verrichtung. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1897 S. 307, spez. S. 310 und IV. Mitt. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1903, spez. S. 58ff) sei erinnert.

2) J. Bernstein, Über den zeitlichen Verlauf der Wärmebildung bei der Kontraktion des Muskels. Pflüger's Arch. Bd. 159 S. 521. 1914.

3) Vgl. meine Darstellung in „Julius Bernstein's Lebensarbeit“. Pflüger's Arch. Bd. 174, spez. S. 64. 1919; auch separat. Berlin, Springer 1919.

Beobachtungsfällen keine einfache Zuckung, sondern eine summierte, eventuell tetanische Reaktion mit verlängerter Kreszentendauer gewesen sei. Dieser Einwand ist nun gegen Bernstein's Beobachtungen an gelegentlichen Spontankontraktionen hinfällig oder wenigstens sehr abgeschwächt (es bliebe nur die Hilfsannahme einer zufälligen binären Superposition); bezüglich des Charakters der Reaktionen auf faradische Reizung von 1 Sekunde Dauer (mit einer Kreszentendauer von etwa 39 Sekunden und einer Kontraktionsdauer von 60—99 Sekunden an Winterfröschen) müssen erst besondere Versuche entscheiden. Übrigens beabsichtige ich solche mit gleichzeitiger Registrierung des Elektrogastrogramms, des Mechanogastrogramms und des Thermogastrogramms.

Die Form des bioelektrischen Effektes bei der Spontanrhythmik des isolierten Magenringes ist keine ganz einheitliche¹⁾: es kann von Versuch zu Versuch, ja innerhalb des Versuches — eventuell in regulärem Alternieren (vgl. Versuch 11, Bl. 1 und 2, Abb. 3 und Versuch 11, Bl. 5, Abb. 4 auf Tafel I) — sowohl die Richtung als die Form wechseln, letztere zunächst von reiner Monophasie (Versuch 14 Abb. 1 auf Tafel I) bis zu ausgesprochener Diphasie (Versuch 11, Bl. 4, Abb. 2 auf Tafel I). Mitunter ist zwischen beiden Phasen ein deutliches Intervall zu beobachten (so speziell Versuch 13, Bl. 1). Wie der Vergleich mit dem Längsquerschnittstrom eines Nerven lehrte, entspricht Bewegung der Saite in der Richtung der Kreszente des Mechanogramms — ein solcher Ausschlag sei als positiv bezeichnet und in den Abbildungen nach oben gerichtet dargestellt — einer Negativität bzw. Erregung der kleinen Krümmung, Bewegung in der Richtung der Dekreszente einer Negativität bzw. Erregung der grossen Krümmung — ein solcher Ausschlag sei als negativ bezeichnet und als nach unten gerichtet dargestellt. Es ergibt sich demnach, dass bei Spontanrhythmik bald die Muskelemente der kleinen, bald jene der grossen Krümmung die Führung haben bzw. voraneilen oder überwiegen, die Erregung infolge von Dekrement bald auf die ersteren, bald auf die letzteren beschränkt bleiben kann (Monophasie) oder scheinbar von den einen auf die anderen übergreift (Diphasie). Mitunter ist die zweite Phase nur angedeutet, was auf ein Dekrement der Erregung bei „Ausbreitung“ bezogen werden kann; doch kommt auch (zum Beispiel Versuch 11, Bl. 1 und 2, Abb. 3 auf Tafel I; Versuch 13, Bl. 1) das umgekehrte Grössenverhältnis vor. Der Saitenausschlag ist ja, wie nachdrücklich betont sei, nur das Anzeichen einer bioelektrisch sich äussernden Erregungsdifferenz beider Magenregionen. Genauer ist er daher als Differenz-Elektrogastrogramm zu bezeichnen. Es gilt

1) Vgl. die analogen Angaben von R. F. Fuchs (a. a. 1910 S. 82, spez. S. 93) für den Sipunculusretractor.

vom Egg Analoges wie vom Ekg, in dem meines Erachtens speziell die erste Kammergruppe (*QRS*) als Resultat von Interferenz einerseits der Erregungsströme der einzelnen Kammeranteile (Einthoven), andererseits aber speziell der Erregungsströme des sog. Reizleitungssystems und des Leistungssystems (Spannungs-Arbeitssystems) aufzufassen ist, welche beide hier histologisch differenziert sind, und zwar schon in einem recht kleinen Kammerstückchen. — Nach dem Dargelegten bedeutet somit ein zweiphasischer Saitenausschlag Ungleichzeitigkeit des Erregungsablaufes an beiden Ableitungsstellen — beispielsweise bei positiv-negativem Charakter Voraneilen bzw. primäres Erregungsübergewicht der kleinen Kurvatur und Nachfolgen bzw. sekundäres Erregungsübergewicht der grossen Kurvatur, ohne dass dabei notwendig die Erregung von der einen Ableitungsstelle ausgehen und sich von dieser bis zur anderen Ableitungsstelle „fortpflanzen“ müsste. Ist doch gerade bei Spontanrhythmik sehr wohl mit der Möglichkeit zu rechnen, dass die Erregungsausbreitung nur eine scheinbare ist ¹⁾, also nicht myogen, sondern neurogen vermittelt ist, nach Art des sukzessiven Anschlagens nebeneinandergelegener Tasten einer Klaviatur bei einem sogenannten Lauf.

Die nicht selten (zum Beispiel in Versuch II, Bl. 5, Abb. 2 auf Tafel I) bemerkbaren kleinen Knickungen und Unstetigkeiten der einzelnen Hauptphasen des ein- oder zweiphasischen Erregungsstromes berechtigen meines Erachtens nicht dazu, die prinzipielle Zurückführung der Spontanrhythmik auf Einzelschwankungen bzw. Einzelzuckungen in Zweifel zu ziehen. Da ja ein relativ breites Ringstück, also die Elemente einer sehr grossen Anzahl von nebeneinanderliegenden „Elementarringen“, und in jedem Elementarring wieder eine grosse Anzahl von Segmenten, d. h. Einzelmuskelzellen, gleichzeitig abgeleitet werden, muss sich ein einigermaassen unsteter Gesamtstromverlauf als algebraische Summe bzw. als Resultat von Interferenz der nicht genau synchronen und phasengleichen Einzelerregungen der einzelnen, gleichweit von der Elektrode gelegenen Muskelemente ergeben. Der Schein eines Fortschreitens der Erregung von der kleinen zur grossen Kurvatur oder umgekehrt besteht eben an der kompliziert gegliederten, kompliziert innervierten Magenmuskulatur nur für den groben Durchschnitt. Die Verhältnisse liegen am Magenring wesentlich anders als an einem quergestreiften Muskel mit paralleler, durchlaufender Faserung — gar bei direkter Reizung an dem einen Ende. Bekanntlich ergibt sich aber auch am quergestreiften Muskel

1) Dazu kommt noch, dass bei einem Hohlmuskel physiologisch nicht die Erregungsausbreitung innerhalb eines einzelnen Ringstückes, sondern die peristaltische Erregungsausbreitung von Ringstück zu Ringstück entscheidend ist.

bei indirekter Reizung und ungleicher Höhenlage der Nerveneintrittsstellen — so am parallelfaserigen *M. adductor magnus et longus*, noch mehr an dem eine Sehneninskription aufweisenden *M. semimembranosus* eine Unstetigkeit bzw. Mehrgipfeligkeit der Einzelschwankung, wenn man mit sehr flink reagierenden Instrumenten untersucht [speziell beschrieben von Bernstein und A. v. Tschermak¹⁾]. — Auch der mitunter weitgehende Wechsel in der Verlaufsform des Gesamt-erregungsstromes findet eine befriedigende Erklärung aus dem Charakter als Additions- bzw. Interferenzkurve (vgl. speziell Versuch 11, Bl. 1, 2, 5; Versuch 13, Bl. 1).

Betrachten wir das zeitliche Verhältnis von Elektrogastrogramm (Egg) und Mechanogastrogramm (Mgg), so fällt der sehr erhebliche Zeitunterschied im Beginne beider Kurven auf. Als Beispiele seien folgende Zahlenwerte angeführt:

	Blatt 1	Blatt 2	Blatt 3	Blatt 4	Blatt 5
Vers. 11	(7,3—14'')	(9,0—10,5'')	(9,0—10,3'')	(11,0—14,0'')	(4,0—13,0'')
	(32,3 : 3)	(39,5 : 4)	(38,6 : 4)	(77,0 : 6)	(49,5 : 5)
	10,8''	9,9''	9,7''	12,8''	9,9''
	Gesamtmittel 10,76''				
Vers. 12	(6,75—7,0'')	(7,8—11,8'')			
	(13,75 : 2)	(19,6 : 2)			
	6,88''	9,8''			
Vers. 13	(4,0—11,5'')	(5,5—6,6'')			
	(20,5 : 3)	(42,7 : 7)			
	6,8''	6,1''			
Vers. 15	(2,0—2,5'')				
	(18,6 : 8)				
	2,3''				
Vers. 17	(3,6—4,3'')	(3,0—5,4'')			
	(28,3 : 7)	(20,9 : 5)			
	4,04''	4,2''			

Es wurden somit Werte von 2,0—14,0 Sekunden für das Bruttolatenzstadium bei spontaner Rhythmik des Magenringes ermittelt. Man darf nun diese stark wechselnden Bruttozahlen nicht einfach dem Zeitunterschied von elektrischer und mechanischer Reaktion gleichsetzen, obzwar offensichtlich beim glatten Muskel noch weit mehr als beim quergestreiften Muskel der Beginn des bioelektrischen Prozesses, in dem wir den Ausdruck des Erregungsvorganges erblicken, dem Beginn des myomechanischen Prozesses vorangeht. Als Nettolatenzstadium an der nicht spontan tätigen Froschmagenmuskulatur (bei Reizung mit einem maximalen Öffnungs-

1) J. Bernstein und A. v. Tschermak, Über die Beziehungen der negativen Schwankung des Muskelstromes zur Arbeitsleistung des Muskels. Pflüger's Arch. Bd. 89 S. 289, spez. S. 311. 1902.

induktionsschlag) hat P. Schultz¹⁾ etwa 1 Sekunde, am atropinisierten Präparat als Minimum 0,75 Sekunden ermittelt, Winkler²⁾ im Mittel 3 Sekunden (bei Reizung mit einem einzelnen Induktionsschlag). Die Latenzzeit scheint beim glatten Muskel ebenso wie die Form, Höhe und Dauer der Einzelkontraktion von der Art, Stärke, Dauer und Verlaufsform³⁾ des Reizes (ebenso wie von der Belastung, dem Zustand des Präparates u. a.) abzuhängen.

In meinen Versuchen war mitunter die allerdings eventuell durch Interferenz verkürzte erste Phase des diphasischen Erregungsstromes ganz oder fast abgelaufen, ehe die Kontraktion sichtlich anhebt, so dass der bioelektrische Vorgang völlig oder grösstenteils in das Bruttolatenzstadium fallen kann (so in Versuch 11, Blatt 1 und 2). Der monophasische Erregungsstrom, noch mehr die zweite Phase des diphasischen reicht allerdings oft weit in die Kreszente hinein. Immerhin mag uns gerade das Verhalten beim glatten Muskel [zuerst von R. F. Fuchs⁴⁾ geschildert] sinnfällig an die Notwendigkeit und Bedeutung einer klaren Scheidung von Erregungsprozess und Leistungsvorgang erinnern⁵⁾. — Das Bruttointervall erscheint in meinen Beobachtungen dadurch vergrössert, dass bei Spontanrhythmik des Magens die Anregung zu einer neuen Kontraktion erfolgt — oft erheblich früher erfolgt —, ehe noch die vorangehende Kontraktion völlig abgelaufen ist, also ihre Dekreszente die Kontraktions-Nullinie (von einem eventuellen Tonusniveau abgesehen) erreicht hat⁶⁾. Die Kreszente der neuen Kontraktion verlangsamt daher zunächst bloss den Abfall der vorangehenden Kontraktion und

1) P. Schultz a. a. O. (1903), spez. S. 50.

2) K. Winkler, Ein Beitrag zur Physiologie der glatten Muskeln. Pflüger's Arch. Bd. 71 S. 378. 1898.

3) P. Schultz a. a. O. (1903), spez. S. 29 sowie H. Winkler a. a. O., spez. S. 386.

4) a. a. O. (1910), spez. S. 86.

5) Bezüglich der geschichtlichen Entwicklung und der prinzipiellen Bedeutung dieser hochwichtigen Scheidung vgl. meine Darstellung in der Monographie: „Julius Bernstein's Lebensarbeit, zugleich ein Beitrag zur Geschichte der neueren Biophysik“. Pflüger's Arch. Bd. 174 S. 1 spez. S. 39. 1919; auch separat Berlin, Springer 1919.

6) Vgl. die analogen, rein mechanographischen Beobachtungen von P. Schultz, Zur Physiologie der längsgestreiften (glatten) Muskeln. III. Beitrag. Spontane Bewegungen, Tonus, Peristaltik. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1897 S. 322 und IV. Beitrag. Ebenda. Suppl. 1903 S. 1, spez. S. 121ff., auch S. 48 u. 49, wo die Dauer einer ganzen Kontraktion des Froschmagenringes auf 80—100 Sekunden veranschlagt wird, jene der Kreszente auf 15—20 Sekunden, das Verhältnis von Kreszente zu Dekreszente auf etwa 1:5. Die Ringmuskeln des Magens sind im Vergleich zu anderen, flinken glatten Muskeln (z. B. Membrana nictitans der Katze) träge zu nennen.

tritt als Knickung der Kurve bzw. als Hebung erst von dem Punkte ab in Erscheinung, wo Erschlaffungs- und Kontraktionsprozess einander das Gleichgewicht ¹⁾ halten. — Auch ist zu berücksichtigen, dass es sich beim Mgg des Magenringes um eine Total-Längenregistrierung handelt, bei welcher die algebraische Summe der Längenänderungen an den einzelnen, in kompliziertem Erregungsablauf beanspruchten Ringelementen zum Ausdruck kommt, — beim Egg um die Differenz des bioelektrischen Potentials (genauer der Stromintensität) zwischen der grossen und der kleinen Krümmung bzw. der einen und der anderen Ringhälfte. Das am quergestreiften Muskel als korrekter anerkannte Verfahren von lokaler Dickenregistrierung und entsprechender Ableitung [Bernstein ²⁾] konnte zunächst nicht angewendet werden. — Infolge der eben angedeuteten Komplikation ist es verständlich, dass die Form der Gesamtzuckung bei mono- und bei diphasischem Erregungsstrom — also bei verschiedenem Ablaufe der Erregung innerhalb des Magenringes — nicht identisch ausfällt. So sehen wir in Abb. 3 Tafel I (Versuch 11, Blatt 2, — ähnlich in Versuch 13, Blatt 1) einen deutlich steileren Anstieg der Kontraktion (Kreszente 17 Sekunden gegen 19,5 Sekunden bei Gipfelhöhe 7,5 SkT. gegen $5,2 + 0,8 = 6,0$ SkT.), (in diesem Falle zugleich eine Verkürzung des elektro-mechanischen Bruttointervalls: 9 gegen 10,5 Sekunden) bei monophasischem als bei dem hier regulär damit wechselnden diphasischen Erregungsstrom.

Der Gipfel des Erregungsstromes fällt häufig noch in das Brutto-latenzstadium (so speziell der Gipfel der ersten Phase bei diphasischer Schwankung), sonst früh in die Kreszente. Die Gipfelhöhe des Erregungsstromes lässt — Übereinstimmung im Charakter vorausgesetzt — eine gewisse Beziehung zur Kontraktionsgrösse erkennen ³⁾: beide variieren gleichsinnig, die erstere jedoch in weit geringerem Ausmaasse als die letztere. (Auch kann an einem Präparate die mechanische Leistung schon schwach, ja nur eben noch merklich sein, während die bioelektrische Erregungsschwankung recht ausgiebig ist [so Versuch 11, Blatt 4 — Abb. 2 auf Tafel I, noch mehr Versuch 19, E₈ bis E₁₀]. Umgekehrt kann ein motorisch leistungsfähiges Präparat im Differenz-Egg immerhin enttäuschen.) Als Beispiel sei folgende Messung angeführt (Versuch 12, Blatt 3):

1) Mit dieser bildlichen Ausdrucksweise sei die Möglichkeit einer komplizierteren, hemmenden Einflussnahme des ersteren Vorganges auf den letzteren nicht ausgeschlossen.

2) Vgl. meine Ausführungen Pflüger's Arch. Bd. 174 S. 1, spez. S. 13, 21, 27, 58.

3) Vgl. die analogen Beobachtungen von R. F. Fuchs (a. a. O. (1910), spez. S. 85) am Sipunculusretraktor.

	Kontraktion			
	1	2	3	4
A. Gipfelhöhe des Erregungsstromes (in Ordinatenstrichen)	1,4	1,2	1,6	1,1
B. Zuckungshöhe.				
1. Höhe über dem Fusspunkt . .	6,9	1,0	9,9	0
2. Differenz gegenüber dem tiefsten Niveau	+ 1,5	+ 1,4	+ 0	+ 2,3
3. Gesamthöhe	8,4	2,4	9,9	2,3

Ob und wie weit auch beim glatten Muskel die mechanische Leistung, sei sie Arbeitsleistung mit oder ohne Vorbelastung, sei sie Spannungsproduktion, die Gipfelhöhe und den abfallenden Teil des Erregungsstromes beeinflusst, der oft weit in die Leistungskreszente hineinreichen kann, bleibt noch zu untersuchen.

Allerdings erscheint die Beantwortung dieser und verwandter Fragen dadurch sehr kompliziert, dass die Höhe und Form der einzelnen Kontraktionen bei spontaner Rhythmik in hohem Maasse wechselt¹⁾. Nur zum Teil ist dies darauf zurückzuführen, dass sich die Kontraktionen auf ein noch weit langsameren Schwankungen unterliegendes „Tonusniveau“ daraufsetzen. Die Fusspunkte der aufeinanderfolgenden Kontraktionen liegen dadurch einmal in einer abfallenden, einmal in einer ansteigenden Linie, wodurch der Höhenvergleich kompliziert wird. Diese Differenzen sind nicht etwa bloss auf ein langsamerer Aufeinanderfolgen im ersteren, auf ein rascheres (bzw. auf Verwendung von Kontraktionsrückständen) im letzteren Falle zurückzuführen: ist doch ein „Tonusniveauschwanken“ zu beobachten auch bei gegensätzlichem Verhalten der Intervalle der einzelnen Kontraktionen. Allerdings bringt der Umstand, dass diese nicht genau gleich bleiben, selbst wieder Komplikationen mit sich. Ein völliges Erreichen und Beibehalten einer horizontalen Grundlinie zwischen zwei Kontraktionen kam in meinen Versuchen (trotz Intervallen von 32 bis zu 86,2 Sekunden bei ziemlich regelmässiger Rhythmik) überhaupt nicht zur Beobachtung. Der Versuch, dies durch Abkühlung zu erreichen, ist beabsichtigt.

In nicht wenigen Versuchen kamen geringe, aber oft ganz regelmässige träge Änderungen der Saitenstellung vor während der ganzen Kontraktionsdauer, speziell während der Deskreszente bis knapp zu dem Wiedereinsetzen eines Erregungsstromes, dessen Beginn dann eventuell schwer zu bestimmen ist. Als Beispiele für ein solches Verhalten seien die Versuche 13, 14, 15, 16 angeführt. Eine Andeutung

1) Es besteht eben bei der Spontanrhythmik keine Konstanz der Reaktionsweise. Die Magenmuskulatur unterliegt offensichtlich nicht dem für das Blutherz geltenden Gesetze „alles oder nichts“.

hiervon ist in Abb. 1 (Versuch 15), Abb. 3 (Versuch 11), Abb. 7 (Versuch 14) auf Tafel I zu sehen.

Gegen die naheliegende Zurückführung dieser sehr geringen kontraktionsbegleitenden Saitenschwankung, welche zunächst einfach als „Kontraktionsschwankung“ bezeichnet sei, auf Widerstandsänderungen oder Elektrodenverschiebungen spricht der Umstand, dass sie auch bei fast fehlendem Dauerstrom und bei sehr schwachen Kontraktionen vorkommen können (so in Versuch 16). Von dem Versuche einer Erklärung muss zunächst abgesehen werden ¹⁾.

Bezüglich der Form der Kontraktionskurven sei bemerkt, dass mitunter eine ausgesprochene Steilform und eine ausgesprochene Flachform unterschieden werden kann. Diese Typen wiederholen sich nicht selten — und zwar abwechselnd Steilform mit monophasischem, Flachform mit diphasischem Differenz-Erregungsstrom (so in Versuch 11) — in grosser Regelmässigkeit, woraus auf eine gewisse Stabilität des Ursprungsortes und der Verlaufweise der Erregung im einzelnen Falle zu schliessen ist. Einen Beleg dafür liefert die weitgehende Übereinstimmung der Erregungsströme und der Kontraktionen in Versuch 11, Blatt 4 (Abb. 2) und in Versuch 15 (Abb. 1), ferner die Identität der Gruppe $Ko_1 + Ko_2$ in Versuch 11, Blatt 1, verglichen mit $Ko_1 + Ko_2$ in Versuch 11, Blatt 2 (Abb. 3). Andererseits wechseln bei Spontanrhythmik der „Ausgangspunkt“ und der „Verlaufsweg“ oft in erheblichem Maasse — nach der Form des Egg und des Mgg zu schliessen (z. B. Versuch 11, Blatt 5, Abb. 4 auf Tafel I). — Dass die Kurvenform im übrigen infolge der Tangentenwertschreibung auch von der Ausgangsstellung des Hebels abhängt, braucht kaum nochmals betont zu werden.

So wenig daran zu zweifeln ist, dass der Spontanrhythmik im Prinzip Einzelerregungen zugrunde liegen, so wenig darf verkannt werden, dass häufig Doppelerregungen und binäre Kontraktions-Superpositionen vorkommen, nicht selten abwechselnd mit Einzelerregungen und Einzelzuckungen, so in Versuch 12, 14 (Abb. 7), 17, Blatt 1 (Abb. 5) und Blatt 2 (Abb. 6 auf Tafel I), 18, 19. Eine mehr als binäre Superposition (sc. in der Kreszente) bzw. eigentlicher Tetanus kam bei Spontanrhythmik nicht zur Beobachtung; wohl aber können in der Dekreszente mehrere Zuckungen recht nahe aneinanderschliessen (vgl. Versuch 14, Abb. 7 auf Tafel I). — Hingegen besteht in drei oder vier Fällen (Versuch 15 Ko. 5, Versuch 17, Blatt 1, Ko. 8 und Blatt 2 Ko. 5 [Abb. 6 auf Tafel I], Versuch 18 Ko. 4 der

1) Die Analogisierung mit der T-Zacke bzw. der zweiten Kammergruppe (TU) des Ekg liegt gewiss nahe. Mit geringerem Rechte könnte man auch den Tonusstrom nach W. F. Ewald (vgl. oben S. 168 Anm. 3) zum Vergleiche heranziehen.

allerdings noch strittige Anschein, dass eine Doppelerregung von einer Einzelzuckung gefolgt wäre, dass also der zweite Impuls in ein Refraktärstadium fiel¹⁾. Zutreffenden Falles wäre zu schliessen, dass nach einmal erfolgter Muskeleerregung und begonnener mechanischer Leistung eine neuerliche Erregung schon früher möglich wäre als eine neuerliche Kontraktion. Es wäre demnach eine Verschiedenheit des Refraktärstadiums für die Erregbarkeit und die Kontraktilität des Muskels anzunehmen. Eine Entscheidung dieses gewiss sehr reizvollen Problems begegnet leider dadurch grossen Schwierigkeiten, dass die Höhe und Form der Kontraktionen bei Spontanrhythmik des Magenringes häufig stark wechselt, und zwar auch dann, wenn nach dem bioelektrischen Verhalten zweifellos Einzelzuckungen vorliegen. Es ist daher mechanographisch schwer zu entscheiden, ob im konkreten Fall — so in meinen Beobachtungsfällen — die mit Doppelerregung kombinierte Kontraktion eine wirklich einfache oder nur eine scheinbar einfache bzw. frühzeitig superponierte ist. In anderen Fällen, so in Versuch 14 (Abb. 7) auf Tafel I und Versuch 19, wurden deutliche Doppelkontraktionen bei relativ rascher Aufeinanderfolge (etwa 3 Sekunden) von zwei Erregungsschwankungen beobachtet. Die Dauer der Refraktärphase scheint recht verschieden zu sein, speziell im Verlaufe des Absterbens stark abzunehmen. — Auf jeden Fall ist das Refraktärstadium (der Kontraktilität) an der Magenmuskulatur als relativ nicht lang, gewiss nicht weit in die Kreszente hineinreichend zu bezeichnen²⁾. Näheres über die Dauer sowie über die

1) Vielleicht handelt es sich bei der von R. F. Fuchs (a. a. O. 1910, spez. S. 97) mitunter beobachteten Doppelschwankung bei frequenter Reizung um eine ähnliche Erscheinung.

2) Am rhythmisch tätigen wie am ruhenden Froschmagen hat Woodworth (Studies on the contraction of smooth muscle. *Americ. Journ. of physiol.* vol. 3 p. 26. 1899), ebenso P. Schultz (a. a. O. 1903, spez. S. 79ff.), am atropinisierten Präparate ohne Spontanrhythmik arbeitend, das Bestehen einer Refraktärphase überhaupt in Abrede gestellt. Analoges hat C. Stewart für die Harnblasenmuskulatur der Katze angegeben (*Mammalian smooth muscle. Americ. Journ. of physiol.* vol. 4 p. 185, spez. p. 193. 1900). — An den Retraktoren bei *Sipunculus* erhielt R. F. Fuchs (a. a. O.) bei rhythmischer Reizung des Gehirns keine Erregungsreihe; aus eigens angestellten Versuchen schliesst er, dass der glatte Muskel (von *Sipunculus*) keinen Tetanus zeigt, weil er ein allerdings stark wechselndes langdauerndes Refraktärstadium besitze. Auch R. Magnus (Versuche am überlebenden Dünndarm von Säugetieren. *Pflüger's Arch.* Bd. 102, I. Mitt.: S. 123, II. Mitt.: S. 349. 1904 und speziell IV. Mitt.: Rhythmizität und refraktäre Periode. *Ebenda* Bd. 103 S. 525. 1904) konstatierte an der Längsmuskulatur des Katzendarms mit anhaftendem Plexus myentericus Auerbach ein langdauerndes, für sehr starke elektrische Reize bis in den ersten Beginn der Erschlaffung hinein reichendes Refraktärstadium, welches nach Ausschaltung jenes Plexus in Wegfall

eventuelle Verschiedenheit der Refraktärphase für Erregbarkeit und für Kontraktilität können erst die im Gang befindlichen Versuche mit künstlicher Reizung und gleichzeitiger mechano- wie elektrographischer Registrierung ergeben ¹⁾. Heute schon kann man, nach den Beobachtungen von Doppelerregung und Kontraktionssuperposition, sagen, dass die typische Seltenheit der Erregungen bzw. Einzelkontraktionen bei Spontanrhythmik nicht etwa auf das Bestehen einer relativ sehr langen Refraktärphase zu beziehen ist, wie sie nach meinen Untersuchungen ²⁾ dem embryonalen Fischherzen im zweiten Stadium zukommt, welches spontan so rasch schlägt, als es die Refraktärphase überhaupt zulässt. Am Froschmagen erfolgen eben die spontanen Impulse, unabhängig von der Dauer des Refraktärstadiums, relativ selten. Mechanische Reizung — und zwar Dehnung —, von der hier vorläufig nur ein Beispiel (Versuch 21 — Abb. 8 auf Tafel I) vorgeführt sei, löst nur einen einfachen Erregungsstrom aus — in der Abbildung diphasisch mit starkem Dekrement — und dementsprechend eine Einzelzuckung nach einem anscheinend relativ kurzen Latenzstadium. Über die Wirkung elektrischer Reizung wird erst später berichtet werden. — Obzwar bei spontaner Rhythmik kein wahrer Tetanus zur Beobachtung kam, ist doch — schon nach den mechanographischen Beobachtungen von P. Schultz ³⁾ — an der Möglichkeit, einen solchen an der Froschmagenmuskulatur durch künstliche Reizung hervorzurufen, nicht zu zweifeln (seither durch eigene Versuche bestätigt!).

Nach dem Gesagten wird die Magenmuskulatur bei Spontanrhythmik in der Regel auf Einzelerregung und Einzelzuckung beansprucht, öfters allerdings auch auf Doppelerregung und eventuell binär-superponierte Zuckung, nicht jedoch auf eigentlichen Tetanus, obzwar Summation bzw. Superposition und Tetanus im Prinzip möglich sind. Die Magenmuskulatur des Frosches ist nicht etwa durch ein überlanges Refraktärstadium von dieser Reaktionsweise ausgeschlossen. Die Magenmuskulatur verhält sich diesbezüglich allem Anscheine

komme. (Näheres betr. Literatur über die Refraktärphase an glatter Muskulatur siehe bei A. v. Tschermak, Pflüger's Arch. f. Physiol. Bd. 119 S. 165, spez. S. 222. 1907).

1) Ich beabsichtige dieses Problem auch am Herzen zu bearbeiten.

2) A. v. Tschermak, Physiologische Untersuchungen am embryonalen Fischherzen. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss. Abt. III Bd. 118 S. 1, spez. S. 40. 1909.

3) P. Schultz, Zur Physiologie der längsgestreiften (glatten) Muskeln der Wirbeltiere. IV. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1903 Suppl. S. 1—148, spez. S. 93.

nach¹⁾ wie das Lymphherz des Frosches, nicht wie das Blutherz unter normalen Bedingungen. Die Magenmuskulatur steht dadurch in Gegensatz zur Skelettmuskulatur (sowie zum Krebsherzen), welche unter physiologischen Verhältnissen immer nur auf zusammengesetzte, tetanische Reaktion von sehr verschiedener Dauer beansprucht wird, obzwar sie, wie das Ergebnis künstlicher Reizung lehrt, im Prinzip auch zu einfacher, elementarer Reaktionsweise, zu Einzel-erregung und Einzelzuckung, befähigt ist.

Die hier mitgeteilten Studien werden fortgesetzt und auf den Magen unversehrter Tiere und des Menschen — eventuell unter gleichzeitiger Röntgenuntersuchung — ausgedehnt werden²⁾.

IV. Zusammenfassung.

1. Am isolierten Froschmagen ist die Spontanrhythmik von bioelektrischen Erscheinungen einbegleitet, deren als Elektrogastrogramm (Egg) bezeichnete Registrierung mit einem hinlänglich empfindlich eingestellten Saitengalvanometer sehr wohl gelingt.

2. Die im Differenz-Egg (bei Ableitung von der grossen und der kleinen Kurvatur) verzeichneten bioelektrischen Erscheinungen tragen sichtlich den Charakter von ein- oder zweiphasischen Aktionsströmen oder besser Erregungsströmen. Der Spontanrhythmik des Magens liegen demnach nicht Schwankungen einer myotonischen Gleichgewichtslage zugrunde, sondern echte Kontraktionen, die sich bald auf ein höheres, bald auf ein tieferes sogenanntes Tonusniveau aufsetzen.

3. Der Spontanrhythmik des Froschmagens liegen nach Ausweis der bioelektrischen Analyse im Prinzip Einzelerregungen bzw. Einzelzuckungen, öfters Doppelerregungen bzw. binäre Superpositionen, nicht aber Erregungsserien bzw. Tetani zugrunde.

4. Die kleinen Knickungen und Unstetigkeiten der Hauptphasen im Differenz-Egg berechtigen nicht zur Annahme eines tetanischen Charakters der Reaktion, sondern sind auf nicht genau synchronen und phasengleichen Ablauf des Erregungsstromes in den von jeder Ableitungselektrode gleichweit abliegenden Einzelmuskelzellen zu beziehen.

5. Bei Vergleich des Elektrogastrogramms (Egg) und des Mechano-gastrogramms (Mgg) vom rhythmisch tätigen Magen geht der Beginn

1) Vgl. A. v. Tschermak, Studien über tonische Innervation der hinteren Lymphherzen bei den anuren Batrachieren. Pflüger's Arch. Bd. 119 S. 165, spez. S. 209. 1907. — Die definitiv entscheidende Untersuchung des bioelektrischen Verhaltens der kokzygealen Lymphherzen bei normaler Rhythmik steht noch aus, ist jedoch von mir seit längerem geplant.

2) Für die Gewährung einer Subvention zu diesem Zwecke bin ich der Akademie der Wissenschaften in Wien sehr zu Dank verpflichtet.

der ersteren Kurve, als des bioelektrischen Ausdruckes des Erregungsvorganges, dem Beginn der letzteren Kurve, als des Ausdruckes des Leistungsprozesses, deutlich voran. Allerdings erscheint das mechanische Bruttolatenzstadium dadurch erheblich verlängert, dass die nächste Kontraktion schon zu einer Zeit einsetzt, wo die vorangehende noch nicht völlig abgeklungen ist. — Zwischen Gipfelhöhe des Erregungsstromes und Zuckungshöhe besteht eine gewisse gleichsinnige Beziehung; doch kann die erstere noch deutlich sein, wenn die mechanische Leistung bereits sehr gering geworden ist. Das Refraktärstadium der Magenmuskulatur reicht jedenfalls nicht weit in die Kreszente hinein. Vielleicht besteht eine verschiedene Refraktärphase für Erregbarkeit und mechanische Leistungsfähigkeit, so dass auf zwei hinlänglich rasch aufeinanderfolgende Erregungsströme eine einfache Zuckung folgen könnte.

6. Das häufige Vorkommen von spontaner, binärer Superposition gestattet im Verein mit mechanographischen Erfahrungen bei künstlicher Reizung (und neuen seitherigen Versuchen) den Schluss, dass die Magenmuskulatur auch zu einer Erregungsserie bzw. zu zusammengesetzter Méchanoreaktion (Summation bzw. Superposition und Tetanus) befähigt ist, jedoch unter physiologischen Verhältnissen meist nur auf Einzelerregungen und elementare, einfache Zuckungsreaktion beansprucht wird. Die Magenmuskulatur verhält sich bezüglich der physiologischen Zuckungsbeanspruchung bei Befähigung zum Tetanus so wie — allem Anscheine nach — das Lymphherz, nicht wie das Blutherz, auch nicht wie der wohl zu Einzelzuckung befähigte, aber stets tetanisch beanspruchte Skelettmuskel.

Tafelerklärung.

Abb. 1. Versuch 15, Kontraktion 2 und 3. Negativer monophasischer Erregungsstrom mit angedeuteter positiver Kontraktionsschwankung.

Ko ₂ : Bruttolatenzstadium	2,4"
Gipfelzeit des Erregungsstromes	2,9"
Kreszente	11,0"
Höhe	3,7 SkT.
	(Fusspunkt — 0,1 gegen Ko ₃)
Intervall	33,5"
Ko ₃ : Bruttolatenzstadium	2,5"
Gipfelzeit des Erregungsstromes	3,0"
Kreszente	11,5"
Höhe	3,8 SkT.
Intervall	35,7"

Abb. 2. Versuch 11, Blatt 4, Kontraktion 1, 2, 3. Negativ-positive diphasische Erregungsströme.

Ko ₁ : Bruttolatenzstadium	14,0"
Kreszente	14,0"

Höhe	1,6 SkT.
Intervall	54,0 "
Ko ₂ : Bruttolatenzstadium	13,5 "
Kreszente	15,0 "
Höhe	2,15 SkT.
Intervall	51,5 "
Ko ₃ : Bruttolatenzstadium	13,5 "
Kreszente	13,5 "
Höhe	1,95 SkT.
Intervall	45,0 "

Abb. 3. Versuch 11, Blatt 2, Kontraktion 1 und 2. Positiver monophasischer Erregungsstrom (mit Andeutung von positiver Kontraktionschwankung) und steile Kontraktionsform wechselnd mit negativ-positivem diphasischem Erregungsstrom und flacher Kontraktionsform (ebenso Versuch 11, Blatt 1).

Ko ₁ : Bruttolatenzstadium	9,0 "
Kreszente	17 "
Höhe	7,5 SkT.
Ko ₂ : Bruttolatenzstadium	10,5 "
Kreszente	19,5 "
Höhe	5,2 SkT.

(Fusspunkt + 0,8 höher als bei Ko₁)

Abb. 4. Versuch 11, Blatt 5, Kontraktion 3, 4, 5. Erregungsstrom 1 positiv-monophasisch mit steiler Kontraktionsform, Erregungsstrom 2 negativ-positiv-diphasisch mit minder steiler Kontraktionsform, Erregungsstrom 3 positiv-monophasisch (vielleicht mit einer Spur eines negativen Vorschlages) mit ganz flacher Kontraktionsform.

Ko ₃ : Vor-Intervall	56,0 "
Bruttolatenzstadium	11,5 " (!)
Kreszente	14,0 "
Höhe	3,55 SkT.
Intervall	56,0 "
Ko ₄ : Bruttolatenzstadium	13,0 " (!)
Kreszente	15,0 "
Höhe	3,3 SkT.
Intervall	55,0 "
Ko ₅ : Bruttolatenzstadium	4,0 " (!)
Kreszente	14,75 "
Höhe	3,8 SkT.

Abb. 5. Versuch 17, Blatt 1, Kontraktion 2 und 3 + 4. Negativer monophasischer Erregungsstrom mit Einzelkontraktion (Ko₂), gefolgt von zwei negativen monophasischen Erregungsströmen (E₃ und E₄) mit Superposition der Kontraktion 3 + 4.

Ko ₂ : Bruttolatenzstadium	3,0 "
Kreszente	11,3 "
Höhe	10,6 SkT.

(Fusspunkt + 3,2 höher als bei Ko₂)

Ko ₃ +Ko ₄ : Bruttolatenzstadium	5,4 "
Scheinbarer Beginnunterschied von E ₃ und E ₄	10,9 "
(E ₄ wird merklich 5,5 " nach Kreszenten-	
anfang bzw. kurz nach halber Kreszente).	
Höhe	10,5 SkT.

Abb. 6. Versuch 17, Blatt 2, Kontraktion 4, 5, 6. Doppel-Erregungsströme mit superponierter Kontraktion 4 und 6, anscheinend einfacher Kontraktion 5; Doppelung des Erregungsstromes E_5 fraglich.

Ko_4 : Bruttolatenzstadium.	3,8" (+ 5,5" ?)
Intervall E_{4a} und E_{4b}	etwa 6,0"
Kreszente	ca. 17,6"
Höhe	ca. 15,6 SkT
Intervall	41,0"
Ko_5 : Bruttolatenzstadium.	4,3" (+ 9" ?)
Kreszente	12,7"
Höhe	8,1"
	(+ 0,9 über Fusspunkt von Ko_4)
Intervall	43,9"
Ko_6 : Bruttolatenzstadium.	4,4" (+ 7,8" ?)
Kreszente	—
Höhe	—
	(— 2,4 unter Fusspunkt von Ko_4)
Intervall E_{6a} und E_{6b}	7,4"

Abb. 7. Versuch 14. Kontraktion 5 + 6 und 7 + 8. Negative Doppel-erregungsströme mit Doppelkontraktionen sowie andeutungsweisen positiven „Kontraktionsschwankungen“.

Ko_{5+6} : Bruttolatenzstadium etwa	10,0" (?)
E_6 wird merklich noch im Bruttolatenzstadium, etwa 1" vor dessen Ende, etwa 9" nach Beginn von E_5 .	
Abstand von Gipfel E_5 zu Gipfel E_6	3,1"
Höhe Ko_5	3,1 SkT.
Höhe Ko_6	2,8 SkT.
Ko_{7+8} : Bruttolatenzstadium	6,5" (?)
E_8 wird merklich noch im Bruttolatenzstadium, etwa 2,3" vor dessen Ende, etwa 4,2" nach Beginn von E_7 .	
Abstand von Gipfel E_7 zu Gipfel E_8	2,5"
Höhe Ko_7	1,8 SkT.
	(+ 0,65 über Fusspunkt von Ko_5)
Höhe Ko_8 etwa	0,6 SkT.
	(+ 0,65 über Fusspunkt von Ko_5)

Abb. 8. Versuch 21, Blatt 2, Dehnung 3. Auf eine positive steile Störungsschwankung (Elektrodenverschiebung infolge plötzlicher Dehnung) folgt ein negativ-positiver diphasischer Erregungsstrom (zweite Phase schwach). Dehnungsdauer 1", Scheinkreszente 15". — Rückkehr zu gleicher Höhe nach der Dehnung in 5,5". Höhe der Kontraktion 7,9 bzw. 10,7 SkT. Dauer des Latenzstadiums anscheinend recht gering.

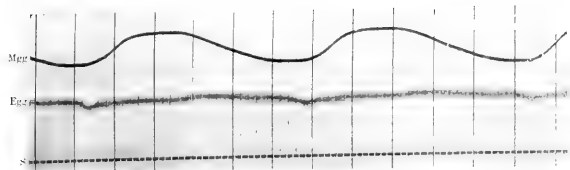


Abb. 1

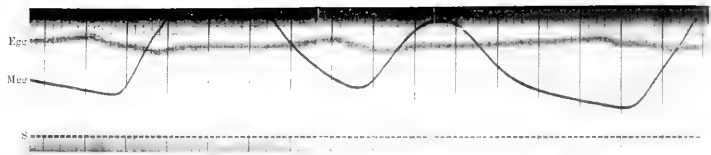


Abb. 6

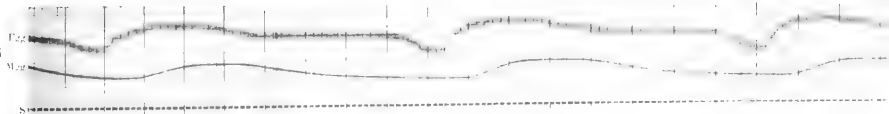


Abb. 2

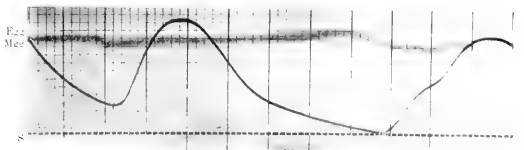


Abb. 5

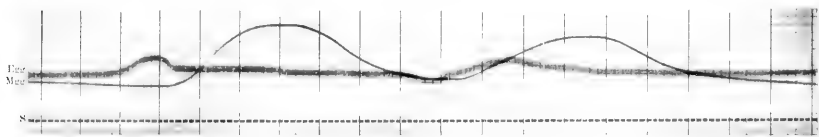


Abb. 3

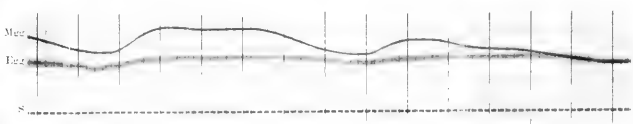


Abb. 7

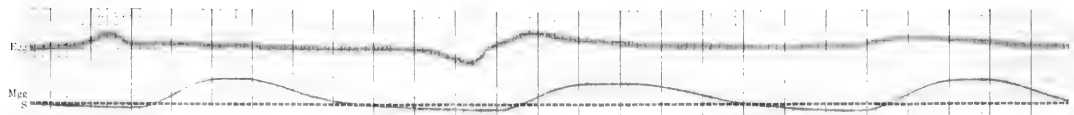


Abb. 4

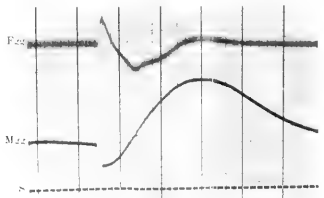
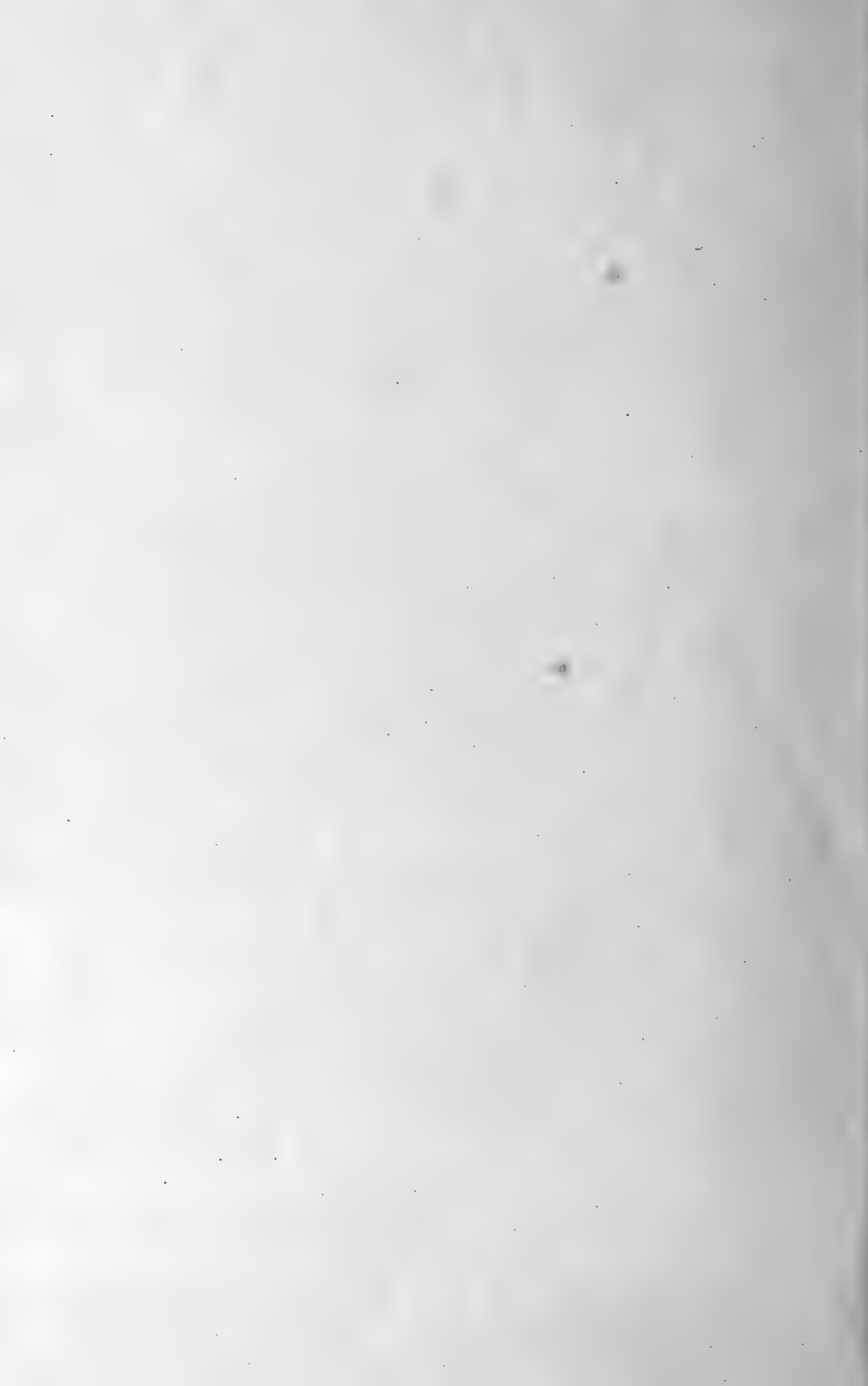


Abb. 8



Studien über den Einfluss der Art der Nahrung auf das Wohlbefinden des einzelnen Individuums, seine Lebensdauer, seine Fortpflanzungsfähigkeit und das Schicksal der Nachkommenschaft.

Von
Emil Abderhalden.

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Halle a. S.)

Mit Tafel II.

(Eingegangen am 27. Januar 1919.)

Die im folgenden beschriebenen Untersuchungen erstrecken sich über eine Zeitspanne von 18 Jahren. Die ersten Beobachtungen sind im Physiologischen Institute der Universität Basel gemacht worden. Das Ziel der ganzen Forschung war, an einem sehr grossen Tiermaterial die auch praktisch wichtigen Probleme nach der Bedeutung der Art der Nahrung auf den Zustand des einzelnen Individuums, seine Lebensdauer und seine Fortpflanzungsfähigkeit zu verfolgen. Ferner sollten ausgedehnte Untersuchungen darüber Aufschluss geben, ob durch die Art der Nahrung bewirkte Schädigungen der Eltern oder eines derselben von Einfluss auf das Schicksal der Nachkommen ist. Ich führte in den Jahren 1897—1902, angeregt durch meinen verehrten Lehrer Gustav Bunge, zahlreiche Untersuchungen über die Zusammensetzung des Blutes¹⁾, der Milch und des Körpers von Neugeborenen²⁾ aus, und ferner verfolgte ich an einem grossen Tiermaterial den Einfluss der Nahrung³⁾ und des Höhenklimas auf die Blutbildung⁴⁾ und im besonderen auf den Gehalt des Blutes an Hämoglobin. Diese Untersuchungen gaben mir Gelegenheit, den Einfluss der Nahrung auf das körperliche Wohlbefinden und vor allem auch auf das der Nachkommen zu prüfen. Schon damals sind eine ganze Reihe von Generationen zur Untersuchung gelangt. Die wichtigste Reihe von Versuchen an Kaninchen über den Einfluss der Kleie auf die Lebensdauer der Versuchstiere musste verworfen werden, weil zahlreiche Störungen infolge Infektionen mit Coccidien vorkamen. Ein sehr grosser

1) Zeitschr. für physiologische Chemie Bd. 23 S. 521. 1897; Bd. 25 S. 65. 1898.

2) Ebenda Bd. 26 S. 487, 498. 1899; Bd. 27 S. 356, 408. 1899.

3) Zeitschr. für Biologie Bd. 39 S. 113, 193 und 483. 1900.

4) Ebenda Bd. 43 S. 125, 443. 1902.

Teil der Tiere starb an ihr. Bei den gesunden Tieren zeigte es sich, dass die Ernährung mit von Kleie sorgfältig beraubten Getreidekörnern Schädigungen hervorruft. Wachsende Tiere blieben allmählich im Körpergewicht stehen. Die Pflege des Felles liess nach. Die Tiere sahen bald struppig aus und starben meistens schon innerhalb von 100 Tagen. Besonders empfindlich waren die Albinos. Die grauen, dem Hasen ähnlichen Kaninchen waren bedeutend resistenter. Zusatz von Kleie oder von geringen Mengen von „grünem Futter“ (Kohl, Gras, Klee) brachte sehr bald einen völligen Umschwung zustande. Die Tiere wurden lebhafter. Das Fell glättete sich. Es wurde dichter. Das Gewicht der Tiere stieg an. Die Lebensdauer wurde verlängert. Kein Versuch wurde bis zum natürlichen Tode dieser Tiere durchgeführt. Worauf die günstige Wirkung dieser Zusätze beruhen konnte, blieb ganz unklar. Im Vordergrund stand der Gedanke, dass bestimmte organisch-anorganische Verbindungen, zum Beispiel Eisenverbindungen, die Ursache sein könnten. Die Versuche wurden zu einer Zeit unternommen, zu der es als ganz feststehend galt, dass anorganische Stoffe gar nicht zur Resorption und daher auch nicht zur Assimilation gelangen können. Ich selbst habe dann den eindeutigen Befund bei meinen Versuchen über die Eisenresorption und -assimilation erhoben, dass diese Anschauung nicht zu recht bestand ¹⁾. Ich fand, dass Nahrungsmittel, in denen mit den gewöhnlichen Reagentien auf Eisen solches nicht nachweisbar war, im Magendarmkanal so weit zerlegt werden, dass nunmehr das Eisen als solches vorhanden, d. h. aus der organischen Bindung herausgelöst ist. Spätere Untersuchungen haben dann ergeben, dass diese Abspaltung eine quantitative ist. Die Beobachtung, wonach die Mineralstoffe nicht in organischer Bindung zur Resorption zu kommen brauchen und sogar wahrscheinlich überhaupt immer als solche resp. als Ionen zur Aufnahme gelangen, veranlasste mich, die ganze Frage der Verdauung der zusammengesetzten organischen Nahrungsstoffe von Grund aus aufzurollen. Es folgten Studien über die quantitative Zusammensetzung der einzelnen Eiweissarten an Aminosäuren — soweit man auf Grund der zur Verfügung stehenden Methoden von „quantitativ“ sprechen kann. Bekanntlich gibt die verwendete Estermethode zur Isolierung der Monoaminosäuren viel zu niedrige Werte. Wird sie jedoch unter genau den gleichen Bedingungen ausgeführt, dann sind die Verluste annähernd gleich, so dass man doch Vergleiche ziehen kann. Diese Forschungen bestätigten die Auffassung einer ganzen Anzahl von Forschern — ich nenne hier Hermann, Huppert, Hamburger —, wonach die Verdauung den Zweck hat, die verschieden-

1) l. c. Zeitschr. für Biologie Bd. 39 S. 113. 1900.

artigsten, zusammengesetzten, organischen Nahrungsstoffe und auch die anorganisch-organischen durch weitgehenden Abbau ihrer Besonderheiten zu berauben. Es entstehen aus der gleichen Art von Nahrungsstoffen die gleichen Bausteine. Exakt bewiesen wurde diese ganze Vorstellung erst durch die erwähnten vergleichenden Untersuchungen und ferner durch ein genaues Studium der Verdauung selbst. Eine logische weitere Forderung war der Ersatz der zusammengesetzten organischen Nahrungsstoffe durch die in ihnen gebundenen Bausteine selbst. Auch hier lagen Vorarbeiten vor; ich nenne Leon Blum, A. Ellinger, Maly, Plosz und Gyergyai und O. Loewi¹⁾. Exakt bewiesen wurde die ganze Frage jedoch erst durch Versuche, bei denen in genauester Weise der Beweis geführt war, dass nur Bausteine zur Aufnahme kamen, und ferner die Versuche selbst über Monate ausgedehnt waren²⁾. An diese Feststellungen schloss sich in logischer Folge die Frage, ob der tierische Organismus in der Lage ist, zusammengesetzte organische, blutfremde Nahrungsstoffe auch jenseits des Darmkanals durch Abbau ihrer besonderen Eigenschaften zu entledigen. Das führte zur Entdeckung der Abwehrfermente. Ihre Existenz war kurz zuvor von Heilner³⁾ vermutet, jedoch nicht bewiesen worden⁴⁾.

1) Vgl. Emil A b d e r h a l d e n , Lehrbuch der physiologischen Chem. 3. Aufl. 1915.

2) Ebenda S. 498.

3) Ernst Heilner, Zeitschr. für Biologie Bd. 50 S. 26. 1907.

4) R o e h m a n n hat wiederholt den Versuch unternommen, meine Forschungen auf den erwähnten Gebieten herabzusetzen und ihnen nur die Bedeutung von „Nachempfindungen“ zu geben. Ich habe absichtlich jede Antwort auf seine Bemühungen unterlassen. Es genügt der Hinweis auf die Gesamtheit meiner nun 20 jährigen Forschertätigkeit, um eindeutig zu zeigen, dass durch sie alle ein bestimmtes Ziel von Anfang an erstrebt wurde, nämlich die Aufklärung der Beziehung der Nahrungsstoffe zu den Körperstoffen. Die Vermittlung hat die Verdauung. Es ist mir nie eingefallen, die Verdienste anderer Forscher zu schmälern. Ich stehe nur auf dem Standpunkte, dass ein exakter Beweis höher zu bewerten ist, als eine, wenn auch noch so wahrscheinliche Vermutung. Ich habe die Arbeiten von H a m b u r g e r , O. L ö w i , Heilner usw. in ihrem Werte stets anerkannt. Ich bin mir durchaus bewusst, dass auch ich mit allen meinen Arbeiten mich auf die Untersuchungen anderer Forscher stütze und auf den Zweigen, auf denen ich geforscht habe, die Erkenntnis auch nur ein recht kleines Stück vorwärts gebracht habe. Wie schon erwähnt, bedeutet die Auffindung der Abwehrfermente nur einen weiteren Ausbau der ganzen Forschungen über die Beziehungen der einzelnen zusammengesetzten Nahrungsstoffe zu den von H a m b u r g e r als körpereigen bezeichneten Stoffen. Während der genannte Forscher bei den Begriffen arteigen und artfremd stehen blieb, ist von

Ich erwähne diese Entwicklung der veränderten Auffassung der Bedeutung der Verdauung hier deshalb, weil sie verstehen lässt, dass die Wirkung der Zusätze von Kleie, von Gemüse usw. damals nach verkehrter Richtung gesucht wurde. Entsprechend der damaligen Auffassung versuchte ich zunächst aus Spinat ein eisenhaltiges Nukleoprotein resp. Nuklein zu isolieren. Spinatblätter wurden ganz fein zerhackt und dann 4 Wochen bei 37° mit Pepsinsalzsäure stehen gelassen. Vom Ungelösten wurde abfiltriert. Der Rückstand wurde dann in der Reibschale pulverisiert und durch mehrere verschiedenmaschige Siebe getrieben. Fasern usw. blieben zurück. Das feine Pulver wurde nunmehr in 10%iger Natronlauge gelöst und die Lösung mit Essigsäure gefällt. Es verblieb beim Trocknen des gut ausgewaschenen Niederschlages ein weisses, nicht hygroskopisches Pulver. Es enthielt reichlich Phosphorsäure. Auch Eisen war vorhanden. Dieses Präparat wurde Ratten gegeben, die während Wochen im Anschluss an die Säuglingsperiode ausschliesslich Milch resp. Milchreis erhalten hatten. Der ganz eindeutige Einfluss auf das Befinden der Tiere und auf das Körpergewicht wurde ohne weiteres dem Eisengehalt, und zwar im besonderen seiner Bindungsform, zugeschrieben. Der schon erwähnte Befund, wonach die anorganisch-organischen Eisenverbindungen im Magendarmkanal gespalten und dabei das Eisen in Ionenform übergeführt wird, erschütterte diese Auffassung völlig. Da immerhin wesentliche Mengen des Nukleins, 0,5–1 g, gegeben worden waren, schien es am wahrscheinlichsten, dass die Bausteine des Nukleins den günstigen Einfluss als Baumaterial für die Zellen der Versuchstiere ausgeübt hatten.

Verschiedentlich war damals schon beobachtet worden, dass ausschliesslich mit Weizen, Roggen, Mais ernährte Ratten und Mäuse nach einiger Zeit erkranken und zugrunde gehen. Ferner wurde beobachtet, dass die Vermehrung derartig ernährter Tiere bald aufhört. Die Zahl der Beobachtungen war jedoch nicht ausreichend, um bestimmte

mir die ganze Vorstellung durch die Auffassung von zelleigenen und zellfremden und bluteigenen und blutfremden, dabei durchaus körpereigenen Stoffen wesentlich erweitert worden. Ich betone das, weil die Bedeutung der Abwehrfermente jetzt vielfach danach bemessen wird, ob die Hoffnungen, sie diagnostisch verwerten zu können, sich erfüllen oder nicht. Diese besondere Fragestellung hat natürlich mit der Feststellung der Abwehrfermente als solcher nichts zu tun. Ihre Entstehung nach Zufuhr von blutfremden Eiweissstoffen ist eindeutig bewiesen. Auch dann verlore diese Beobachtung nichts an Bedeutung, wenn diejenigen recht behalten würden, dass nach Zufuhr der fremden Stoffe nur eine Vermehrung bereits vorhandener Fermente stattfindet. Alle meine Beobachtungen und diejenigen vieler anderer Forscher sprechen allerdings entschieden gegen diese Annahme.

Schlüsse zu ziehen. Dazu kam, dass der damalige Stand der ganzen Forschung über die zum Leben notwendigen Nahrungsstoffe eine Deutung der Beobachtungen im Sinne von bisher unbekanntem, lebenswichtigen Nahrungsstoffen nicht zuließ.

Die ganze Forschung auf diesem Gebiete wurde nun auf mehrere Jahre unterbrochen. Ich musste warten, bis wieder Gelegenheit zu Tierzucht und Tierbeobachtung gegeben war. Im Jahre 1913 konnten die Versuche wieder in grösserem Maassstabe aufgenommen werden. Sie waren im besten Gange und versprachen reiche Frucht, als der zunehmende Nahrungsmittelmangel mich zwang, über 600 kostbare Versuchstiere (genau beobachtete Ratten) zu töten. Auch jetzt werde ich in absehbarer Zeit wohl nicht in die Lage versetzt werden, diese Untersuchungen so auszugestalten, wie ich es im Interesse eindeutiger Befunde möchte. Aus diesem Grunde teile ich diejenigen Ergebnisse mit, die feststehen. Einige Probleme werde ich auch unter den jetzigen, sehr schweren Verhältnissen wieder aufnehmen können. Die wichtigsten müssen zurückgestellt werden. Sie sollen jedoch sofort wieder in Angriff genommen werden, sobald die Verhältnisse günstiger liegen. Ihre Durchführung erfordert naturgemäss Jahre.

Die zu besprechenden Versuche sind zum Teil bereits in der Arbeit von Schaumann und mir¹⁾ „Beitrag zur Kenntnis von organischen Nahrungsstoffen mit spezifischer Wirkung“ berührt worden. Beide Arbeiten hängen auf das innigste zusammen.

Auf dem Gebiete des Studiums des Einflusses einer bestimmten Art von Nahrung auf das Befinden und die Lebensdauer bestimmter Tierarten ist von verschiedenen Seiten mit Erfolg gearbeitet worden. Es hat kürzlich Franz Hofmeister²⁾ die gesamte Literatur über diesen Gegenstand nicht nur zusammengestellt, sondern eingehend kritisch besprochen. Ebenso hat Wilhelm Stepp³⁾ eine kritische Übersicht gegeben. Beide Forscher haben eigene Beobachtungen mit verwerten können. Von besonderer Wichtigkeit ist auf diesem Gebiete eine umfassende Arbeit von L. Langstein und F. Edelstein⁴⁾. Auch sie enthält eine eingehende Berücksichtigung der vorliegenden Literatur. Ich gehe, unter Hinweis auf diese Arbeiten und vor allem auch auf die erwähnte Arbeit mit H. Schaumann, nur insoweit auf

1) Pflüger's Archiv Bd. 171 S. 1. 1918.

2) Über qualitativ unzureichende Ernährung. Ergebnisse der Physiologie. Jahrg. XVI S. 1 und 510. 1918.

3) Einseitige Ernährung und ihre Bedeutung für die Pathologie. Ergebnisse der inneren Medizin und Kinderheilkunde. S. 257. 1917.

4) Die Rolle der Ergänzungsstoffe bei der Ernährung wachsender Tiere. Ernährungsversuche an jungen wachsenden Ratten. Zeitschr. für Kinderheilkunde Bd. 16 S. 305. 1917 und Bd. 17 S. 255. 1918.

die vorliegende Literatur ein, als ein direkter Zusammenhang mit den mitzuteilenden Forschungen vorhanden ist.

Von verschiedenen Beobachtungen aus sind eine ganze Reihe von Forschern zum Teil ganz unabhängig voneinander zu der Feststellung gelangt, dass neben den bereits bekannten Nahrungsstoffen noch solche vorhanden sein müssen, die in ganz geringer Menge wirksam sind, und deren Fehlen sich in verhängnisvoller Weise bemerkbar macht. Einerseits führten die Beobachtungen an Menschen und später auch an Tieren, die im Gefolge der Aufnahme bestimmter Nahrungsmittel schwer erkrankten, zu der Annahme von noch unbekanntem Nahrungsstoffen. Es sei in dieser Hinsicht an die Erforschung der Beriberi, der Pellagra, die Barlowsche Krankheit, des Skorbutes usw. erinnert. Trotz vieler Untersuchungen war es nicht möglich, auf Grund der am Menschen gemachten Beobachtungen zu einer endgültigen Erklärung der Ursachen der im Anschluss an die Ernährung mit bestimmten Nahrungsmitteln auftretenden Erscheinungen zu gelangen. Erst als der Weg der Tierversuche beschritten werden konnte, gelang es, mehr und mehr Klarheit in die ganzen Probleme zu bringen.

Wir verdanken in der Beriberifrage Eijkman und Grijn den bedeutsamsten Fortschritt auf diesem Gebiet. Diese Forscher zeigten, dass Hühner schwer erkranken, wenn man ihnen geschälten Reis zu fressen gibt. Mit diesen Untersuchungen war der Erforschung der Ätiologie der Beriberi des Menschen eine neue Bahn eröffnet, die denn auch in der Folgezeit ausgiebig beschritten worden ist. Die Feststellungen der genannten Forscher wurden bald nach verschiedenen Richtungen erweitert. Es zeigte sich, dass auch andere Tiere, vor allen Dingen auch Tauben, für derartige Versuche sehr geeignet sind. Ferner wurde bewiesen, dass ausser geschältem Reis auch die einseitige Ernährung mit anderen Nahrungsmitteln, wie zum Beispiel Gerstengraupen, zu denselben Folgen führt. Axel Holst und ferner Schaumann und andere mehr lieferten in der Folge weitere interessante Beobachtungen. Mehr und mehr gewann die Anschauung an Übergewicht, wonach die erwähnten Erscheinungen auf das Fehlen unbekannter Nahrungsstoffe in den betreffenden Nahrungsmitteln zurückzuführen sind. Axel Holst, Theodor Frölich und Valentin Fürst¹⁾ gelang es, in einwandfreier Weise bei Meerschweinchen Erscheinungen hervorzurufen, die vollständig denen gleichen, die beim Skorbut des Menschen anzutreffen sind. Meerschweinchen, die ausschliesslich mit Getreide-

1) Axel Holst und Theodor Frölich, Zeitschr. für Hygiene und Infektionskrankheiten Bd. 72 S. 1. 1912. — Valentin Fürst, Ebenda Bd. 72 S. 121. 1912.

körnern oder mit Brot gefüttert werden, zeigen innerhalb eines Monats Lockerung der Zähne, Hyperämie des Zahnfleisches. Ferner wurden Blutungen in den die Knochenknorpelgrenzen der Rippen umgebenden Weichteilen beobachtet und endlich solche in der Nähe der Kniegegend. Die Beobachtungen dieser Forscher kann ich auf Grund eigener Beobachtungen vollinhaltlich bestätigen. Auch meine Versuchstiere zeigten nach 21—35 Tagen regelmässig Lockerung der Zähne. Eine Rötung des Zahnfleisches wurde in etwa 30% der Fälle (beobachtet wurden im ganzen 50 Versuchstiere) beobachtet; in 15% fanden sich Blutungen an einzelnen Stellen der Mundschleimhaut (besonders am harten Gaumen). In etwa 75% der Fälle liessen sich Blutungen in den Weichteilen in der Umgebung der Kniegegend nachweisen. Axel Holst und Theodor Frölich haben die von ihnen beobachteten Fälle so sorgfältig studiert, dass es sich erübrigt, die von mir gemachten Beobachtungen ausführlicher mitzuteilen. Die genannten Forscher haben sich auch mit der Verhütung des Skorbut beschäftigt. Sie fanden, dass rohen Vegetabilien die den Skorbut verhütenden Eigenschaften durch längeres Trocknen genommen werden konnten. Es zeigte sich dabei, dass die verschiedenen Vegetabilien sich sehr verschieden verhalten. So verliert zum Beispiel der Löwenzahn seine antiskorbutischen Eigenschaften sofort beim Eintrocknen. Saft aus Weisskohlblättern büsst diese bei zehnminutenlangem Erhitzen auf 60, 70 oder 100° ein, während die antiskorbutischen Bestandteile des Zitronensaftes dem Sieden widerstehen. Mehrfache Beobachtungen der gleichen Art haben zu der Vermutung geführt, dass die antiskorbutisch wirkenden Stoffe ganz verschiedener Art sind. Dieser Schluss ist nicht ganz sichergestellt. Wir wissen, dass zum Beispiel bestimmte Fermente das Erwärmen auf eine bestimmte Temperatur dann nicht vertragen, wenn sie ohne Zusatz von den Substraten, auf die sie eingestellt sind, erwärmt werden. Wenn dagegen das Substrat zugegen ist, dann bewirken bedeutend höhere Temperaturgrade keine Zerstörung¹⁾.

Es ist denkbar, dass die antiskorbutisch wirkenden Stoffe in den einzelnen Nahrungsmitteln in verschiedener Bindung vorhanden sind, und darauf ihre verschiedene Empfindlichkeit gegen verschiedene Eingriffe zu erklären ist. Wir kommen auf diese Vermutungen auch deshalb, weil sich gezeigt hat, dass jene Stoffe, die die alimentäre Dystrophie der Tiere, speziell der Hühner und Tauben, zu verhindern vermögen resp. die schon vorhandenen Erscheinungen günstig beeinflussen, ausserordentlich empfindlich sind, sobald man sie in freiem Zustande vor sich hat. Alle Beobachtungen, die Schaumann und

1) Vgl. z. B. A. Mayer, Archiv für das gesamte Brauwesen 1882 S. 86.

ich gemacht haben, beweisen, dass jene Stoffe in den Nahrungsmitteln nur zum allergeringsten Teil in freiem Zustande vorhanden sind. Der bei weitem grösste Teil ist chemisch gebunden, und zwar scheint nach allen Erfahrungen die Phosphorsäure als Schutzmittel eine grosse Rolle zu spielen. Die Beobachtungen von Axel Holst, Theodor Frölich und Valentin Fürst sind durch Studien über den infantilen Skorbut von Theodor Frölich¹⁾ beträchtlich erweitert worden, so dass nunmehr kein Zweifel vorhanden ist, dass ein dem menschlichen Skorbut entsprechender Symptomenkomplex auch beim Tier hervorrufbar ist, und zwar durch die gleichen Nahrungsmittel wie beim Menschen. Ferner ist der tierische Skorbut durch die gleichen Mittel beeinflussbar wie derjenige des Menschen. Wenigstens können wir diese Folgerungen aus den Versuchen an Meerschweinchen ziehen. Die Verhältnisse würden einfacher liegen, wenn die Möglichkeit vorhanden wäre, bei jeder Tierart mit den gleichen Nahrungsmitteln dieselben Folgeerscheinungen hervorzurufen. Das ist nun nicht der Fall. Tauben und Kaninchen gedeihen zum Beispiel bei Ernährung mit getrockneten Erbsen ganz gut, während Meerschweinchen bald an Skorbut erkranken. Ich habe, wie unten mitgeteilt, ausgedehnte Versuche an Ratten angestellt, die mit den gleichen Nahrungsmitteln, bei deren Verabreichung Meerschweinchen an Skorbut erkrankten, nur in ganz vereinzelt Fällen Erscheinungen darboten, die als Skorbut zu deuten waren.

Wie in der ausführlichen Arbeit von Schaumann und mir dargelegt worden ist, liegen die Verhältnisse bei der der Beriberikrankheit des Menschen parallel gestellten sogenannten Polyneuritis der Tiere noch bedeutend komplizierter als beim Skorbut. Zunächst sind entschieden die Erscheinungen, die im Gefolge der Ernährung mit geschältem Reis und anderen ihrer Hüllen beraubten Getreidekörner auftreten, bei den verschiedenen Tieren nicht gleichartig und wieder verschieden von den bei der eigentlichen Beriberi auftretenden Symptomen. Ja selbst bei ein und derselben Tierart kann man, wie in der betreffenden Arbeit ausgeführt ist, ganz verschiedene Typen der Erkrankung beobachten.

Ausserordentlich interessante Befunde ergaben Beobachtungen von F. G. Hopkins. Er beschäftigte sich mit Studien über die Ernährung junger Ratten mit möglichst reinen Nahrungsstoffen. Er verfütterte als Eiweiss Kasein, als Kohlehydrate Stärke und Rohrzucker, ferner Schweinefett und Mineralstoffe. Bei späteren Versuchen wurde besonders reines Kasein nach der Methode von Hammarsten

1) Theodor Frölich, Zeitschr. für Hygiene und Infektionskrankheiten Bd. 72 S. 155. 1912.

dargestellt, und ferner das Fett gereinigt. Auch die Stärke wurde einem Reinigungsprozess unterworfen. Es zeigte sich, dass das Wachstum der jungen Ratten nach kurzer Zeit aufhörte, und zwar, was besonders wichtig ist, schon zu einer Zeit, bei der die Nahrungsaufnahme durch die Tierè nicht vermindert war. Zusatz einer geringen Menge von Milch — 2—3 ccm pro Tag — vermochte das Wachstum wieder in Gang zu bringen. Die mustergültigen Untersuchungen von Hopkins erbrachten den Beweis, dass in der Milch unbekannte Stoffe vorhanden sein müssen, die in engster Beziehung zur Anregung des Wachstums stehen. Er hat in überzeugender Weise dargetan, dass die geringe Milchmenge, die er verabreichte, weder als Energie noch als Baumaterial in Frage kommen konnte. Hopkins konnte dann mit einem alkoholischen Auszug aus getrockneter Milch ebenfalls Wachstum erzielen. Das betreffende Extrakt war vollständig eiweissfrei. Ein alkoholisches Extrakt aus Hefe hatte eine ähnliche Wirkung. Hopkins hat sich auch mit der Frage beschäftigt, ob solche noch unbekanntes Nahrungsstoffe nur bei wachsenden Tieren in Frage kommen, oder aber ob auch Beobachtungen vorliegen, die dafür sprechen, dass das ausgewachsene Tier bestimmter, gleicher oder ähnlicher Stoffe bedarf. Er hat diese Frage auf Grund eigener Beobachtungen bejahend beantwortet.

Unabhängig von Hopkins haben die amerikanischen Forscher Osborne, Mendel und Mitarbeiter ¹⁾ zahlreiche ausserordentlich sorgfältige und mühsame Untersuchungen bis in die neueste Zeit hinein durchgeführt, die alle in überzeugender Weise zu dem Schlusse führten, dass es nicht möglich ist, Tiere und speziell Ratten mit den bis jetzt bekannten reinen Nahrungsstoffen dauernd am Leben zu erhalten.

Weitere Beiträge auf diesem Gebiete haben Casimir Funk ²⁾ und Macallum und ferner Aron ³⁾ geliefert. Funk's Stellung zu dem ganzen Problem ist allgemein bekannt. Schaumann und ich haben bereits kritisch Stellung zu seinen Folgerungen genommen. Es sollen dadurch seine Verdienste auf dem ganzen Forschungsgebiet nicht eingengt werden. Einzuschränken sind nur seine ausserordentlich weitgehenden Analogieschlüsse, die dazu geführt haben, dass die Vitaminlehre, die von ihm ausgebaut wurde, eine mehr und mehr verschwommene geworden ist. Aron zeigte, dass junge Ratten, die mit einem Nahrungsgemisch aus Kasein, Stärke, Butter, Kleie und

1) Osborne, B. Th. und Lafayette B. Mendel, Zeitschr. für physiol. Chemie Bd. 80 S. 307. 1912.

2) Funk, Casimir und Macallum, Zeitschr. für physiol. Chemie Bd. 92 S. 13. 1914.

3) Hans Aron, Monatsschr. für Kinderheilkunde Bd. 13 S. 359. 1914/16.

einer Salzmischung ernährt wurden, ausgezeichnet gediehen. Sobald jedoch die Kleie durch Zellulose ersetzt wurde, wurde das Bild ein ganz anderes. Die Tiere gediehen sehr schlecht und gingen schliesslich zugrunde. Die Kleie konnte durch in bestimmter Weise aus ihr gewonnene Extrakte ersetzt werden.

Die neuesten Versuche stammen von L. Langstein und F. Edelstein¹⁾. Sie fütterten Ratten mit künstlichen Nahrungsgemischen und zeigten, dass das Wachstum bei dieser Art der Ernährung gestört ist. Geringe Zusätze von Malzextrakt, Hefe, Kleie, Milch, Grünkohl bewirkten, dass die Tiere besser gediehen. Sie erreichten unter den gewählten Versuchsbedingungen zum Teil eine vollkommen normale Grösse. Dabei konnte beobachtet werden, dass nicht jeder Zusatz ein normales Wachstum zu bewirken vermochte. Ein Gramm Malzextrakt beeinflusste zum Beispiel in der ersten Zeit die Entwicklung günstig, später blieb diese Wirkung aus. Die Ratten blieben nicht vor Keratomalacie geschützt. Bei Zugabe von 2 cem Milch zum Nahrungsgemisch trat auch dann kein pathologisches Merkmal auf, wenn die Tiere nicht besonders gut gediehen. Besonders günstig wirkte Hefe. Das Wachstum wurde zeitweise beschleunigt. Zieht man für den Ernährungserfolg neben der Normalkurve für das Wachstum die Erreichung der Geschlechtsreife und Fortpflanzung in Betracht, dann ergibt sich, dass nur die „Heferatten“, die „Rübölratten“ und die „Grünkohlratten“ der Forderung einer vollwertigen Entwicklung genügten. Die geworfenen Jungen erwiesen sich jedoch bei der Hefenahrung und der Rübölnahrung als nicht lebensfähig. Am besten entwickelten sich die „Grünkohl-Rübölratten“. Die Nachkommenschaft wuchs nicht nur normal, sondern sie pflanzte sich auch kräftig fort.

Diese Ausführungen mögen unter Hinweis auf die bereits erwähnten Sammelarbeiten genügen, um den ganzen Stand der Forschung darzulegen. Ich verweise dabei auch ganz besonders auf die von mir und Schaumann durchgeführten Untersuchungen.

1. Versuche mit natürlichen Nahrungsmitteln.

Den im Folgenden mitgeteilten Versuchen lag die Frage zugrunde, wie lange es gelingt, bestimmte Tierarten am Leben zu erhalten, wenn man ihnen ausschliesslich ein bestimmtes Nahrungsmittel verabreicht. Als Versuchstiere wurden Mäuse, Ratten, Kaninchen, Meerschweinchen, Hunde und Tauben verwendet. Es sind hier in der Hauptsache nur die Versuche an Ratten berücksichtigt, weil nur an ihnen den Zeitverhältnissen entsprechend

1) l. c.

eine ausreichende Anzahl von Versuchen möglich war. Sämtliche Versuche sind in der Weise durchgeführt worden, dass die einzelnen Nahrungsmittel den Versuchstieren im Überschuss zur Verfügung gestellt wurden, d. h. es wurde so viel davon gegeben, dass stets Reste übrigblieben. Die Versuchstiere erhielten ausserdem Brunnenwasser. Ganz besondere Sorgfalt wurde auf ihre Herkunft gelegt. Es wurden nur Tiere verwandt, die schon mindestens 1—2 Monate vor der Versuchsanstellung in Beobachtung waren. Eine Ausnahme wurde nur dann gemacht, wenn es sich um Tiere eigener Zucht handelte. Bevor die Versuchstiere zum eigentlichen Versuch verwandt wurden, erhielten sie gewöhnliche Kost. Während dieser Fütterungsweise wurde ihr Gedeihen und ihr Befinden festgestellt. Tiere, die nicht vollständig munter waren, wurden nicht benutzt. Ebenso wurden alle Tiere ausgeschaltet, die irgendwelche Erscheinungen von seiten des Felles oder der Augen zeigten. Ferner wurden bei jedem Versuchstier die Zähne genau untersucht, damit nicht der Fall eintreten konnte, dass ein Tier in der Ernährung infolge eines mangelhaften Gebisses litt. Diese Vorsichtsmaassregel ist sehr wichtig, denn ich erhielt durch Kauf eine ganze Gruppe von Ratten, die auffallend lange Schneidezähne besaßen. Es zeigte sich, dass diese ganz weich waren und sich mit der Schere leicht kürzen liessen. Offenbar hatten diese Tiere während längerer Zeit eine kalkarme Nahrung erhalten.

Die grösste Sorgfalt wurde auf die Haltung der Tiere verwendet. Die geräumigen Käfige wurden täglich gereinigt. Ferner wurde streng darauf geachtet, dass den Tieren keine andere Nahrung zugänglich war als diejenige, die für sie bestimmt war. Durch Überspannung der Drahtgitterteile des Käfigs mit Gaze wurde vor allen Dingen vermieden, dass die Versuchstiere — Ratten — Fliegen fangen konnten. Der Raum, in dem sich die Versuchstiere befanden, war vollständig isoliert, so dass Dämpfe usw. aus dem Laboratorium ausgeschlossen waren. Der Raum war luftig und hell und liess auch der Sonne freien Zutritt. Ferner wurde streng darauf geachtet, dass die Tiere in ihrer Ruhe nicht gestört wurden. Der Raum wurde nur zum Zwecke der Fütterung der Tiere, der Reinigung der Käfige und zu ihrer Beobachtung betreten. Im übrigen herrschte vollkommene Ruhe. Ich halte es von grösster Bedeutung, dass derartige Versuche unter möglichst günstigen äusseren Bedingungen durchgeführt werden. Es soll das Nahrungsmittel als solches die einzige besondere Versuchsbedingung sein.

Die Zahl der einzelnen Versuche beläuft sich auf weit über 1000. Es sind im folgenden nur diejenigen Versuche mitgeteilt, bei denen es gelang, die Versuchstiere längere Zeit am Leben zu erhalten. Ein recht erheblicher Teil der Versuchstiere starb nach Verabreichung

einer bestimmten Nahrungsmittelart schon nach wenigen Wochen Offenbar lag eine stark verminderte Widerstandsfähigkeit vor. Ich teile derartige Versuche nur dann mit, wenn die zum Versuch verwandten Tiere aus eigener Zucht stammten und ganze Würfe zur Beobachtung kamen.

a) Versuche mit geschliffenem Reis.

Die im folgenden mitgeteilten Versuche beziehen sich ausschliesslich auf Ratten, die 2—9 Monate alt waren. Die Versuche zerfallen in drei Gruppen. Bei der ersten Gruppe wurde die Frage zu beantworten versucht, wie lange Ratten — es handelte sich um weisse und um schwarzweisse Tiere — am Leben bleiben, wenn sie ausschliesslich geschliffenen Reis als Nahrung erhalten. Eine zweite Frage war die nach der Fortpflanzungsfähigkeit und eine dritte nach dem Verhalten der Nachkommenschaft solcher Versuchstiere.

Erste Gruppe: Versuche über die Lebensdauer von Ratten, die ausschliesslich mit geschliffenem Reis ernährt wurden.

Der zu den Versuchen verwandte geschliffene Reis ergab, wie besondere Versuche zeigten, bei der Verfütterung an Tauben nach 15 bis 20 Tagen die bekannten Erscheinungen der alimentären Dystrophie. Im Gegensatz zu den Tauben vertragen die Ratten dieses Nahrungsmittel während sehr viel längerer Zeit.

Die längste Lebensdauer betrug 305 Tage. Eine ganze Reihe von Tieren erreichte, wie die mitgeteilten Protokolle zeigen¹⁾, ein Alter von über 200 Tagen. Der grösste Teil starb zwischen 100 und 200 Tagen. Wie die Bestimmungen des Körpergewichts zeigen, nahm dieses beim Beginn der Fütterung in den meisten Fällen etwas ab, um dann während einer längeren Zeit fast konstant zu bleiben. Wenige Tage vor Eintritt des Todes erfolgte zumeist ein ganz rapider Gewichtsabsturz. Es verhielten sich freilich nicht alle Fälle gleich. In einzelnen wurde ein allmähliches Absinken des Körpergewichts beobachtet. Zum Teil zeigten sich auch ganz erhebliche Schwankungen, es wechseln Zunahmen mit Abnahmen. Das Befinden der Tiere war in den ersten Wochen durchweg ein sehr gutes. Die Tiere hatten ein ganz normales Aussehen. Sie waren sehr munter und hielten ihr Fell in bestem Zustande. Nach 3—4 Wochen ausschliesslicher Reisfütterung zeigte sich bei vielen Ratten das energische Bestreben, zu fliehen. Ob das nun mit der Nahrung zusammenhing oder aber mit dem Geschlechtstrieb, muss dahingestellt bleiben. Allmählich

1) Es ist im Interesse der Raumersparnis nur ein ganz kleiner Teil der ausgeführten Versuche wiedergegeben.

wurden die Tiere immer ruhiger. Die Pflege des Felles wurde vernachlässigt. Unsaubere Stellen am Fell blieben unberücksichtigt. Bald liessen sich dann am Schwanz kleine Unebenheiten in Knötchenform beobachten. Vor allem zeigten die Ohren Veränderungen, und ebenso begannen an der Nase Veränderungen einzusetzen. Zum Teil entstanden ganz grosse Auswüchse. In besonders hohem Maasse zeigten die Ohren Effloreszenzen. Die Tiere erhielten zum Teil ein ganz abenteuerliches Aussehen (vgl. Abb. 1—3 auf Tafel II). Das weitere Verhalten der Tiere war sehr verschieden. Der grösste Teil starb unter den Zeichen der Inanition. Bei einem Teil traten Krämpfe auf. Bei einem anderen zeigten sich ausgesprochene Lähmungen. Die nervösen Erscheinungen bildeten jedoch die Minderheit. In vielen Fällen bestand eine ganz ausgesprochene Lichtscheu. Die Tiere versteckten sich. Wenn man sie ans Licht brachte, dann schlossen sie die Augen und fingen auch häufig an, mit den Vordertatzen an den Augen zu reiben. Der Lichtscheu folgte in vielen Fällen eine ausgesprochene Conjunctivitis. In einem Teil der Fälle zeigte sich Hornhauttrübung. Im Anschluss daran traten Hornhautgeschwüre auf. Nur in einem Falle wurde Blutung in der Mundschleimhaut beobachtet. Einmal zeigte sich eine Lockerung der Zähne. Die einzelnen Tiere sind ganz besonders sorgfältig auf skorbutähnliche Symptome untersucht worden. Sie wurden bis auf die genannten zwei Fälle ganz vermisst. Es sei ausdrücklich darauf hingewiesen, dass unter ganz gleichen Verhältnissen gehaltene, in normaler Weise ernährte Tiere keine Erscheinungen aufwiesen, ja auch nicht infiziert wurden, wenn zum Beispiel gesunde Männchen zu hochgradig an räudeartigen Ausschlägen erkrankten Weibchen gebracht wurden und bis zu 14 Tagen mit ihnen den Käfig teilten. Umgekehrt wurden erkrankte Männchen mit dem gleichen Erfolg zu gesunden Weibchen gebracht.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm
-----------------------	--------------------------------	-----------------------	--------------------------------	-----------------------	--------------------------------	-----------------------	--------------------------------

Ratte 4 (weisse Ratte ♂ II).

Beginn des Versuchs: 26. November 1914.

Futter: Geschliffener Reis.

1	204,0	36	191,0	45	186,0	54	183,0
22	200,0	37	189,0	46	182,5	55	185,0
29	199,5	38	186,5	47	183,0	56	180,5
30	201,0	39	189,5	48	185,5	57	165,0
31	196,5	40	191,0	49	188,0	58	176,5
32	197,5	41	190,5	50	182,5	59	180,5
33	195,5	42	192,0	51	182,5	60	179,0
34	191,0	43	191,0	52	187,0	61	177,0
35	192,5	44	191,0	53	186,0	62	181,5

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm
63	175,5	73	177,0	93	182,0	122	190,0
64	176,0	74 ¹⁾	177,0	96	185,0	126 ³⁾	187,0
65	174,0	75	180,0	99 ²⁾	185,0	131	182,0
66	174,0	76	179,0	102	187,0	134	178,0
67	174,0	77	176,0	105	192,0	137	180,0
68	172,0	78	179,0	108	190,0	140	175,0
69	175,0	79	176,0	111	190,0	143	170,0
70	172,0	84	184,0	114	200,0	146 ⁴⁾	169,0
71	175,0	87	185,0	116	197,0	147	†
72	175,0	90	179,0	118	184,0		

Ratte 15 (weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 25. Dezember 1914.

Futter: Geschliffener Reis.

1	118,0	34	158,0	90	210,0	192	209,0
2	119,5	35	161,0	94	223,0	195	202,5
3	121,0	36	162,5	99	227,0	198 ⁷⁾	203,0
4	121,5	37	160,0	102	230,0	201	205,0
5	121,0	38	159,0	105	235,0	204	203,0
6	126,0	39	162,5	108	235,0	207	210,0
7	125,0	40	165,0	111	237,0	210	212,0
8	125,0	41	164,5	114	242,0	213	212,0
9	127,0	42	157,0	117	228,0	216	210,0
10	130,0	43	166,0	120	232,0	218	205,0
11	133,0	44	166,0	123	225,0	220	205,0
12	134,0	45	167,0	126	220,0	222 ⁸⁾	207,0
13	134,0	46	164,5	129	232,0	224	200,0
14	134,0	47	169,0	132	235,0	226	201,0
15	137,5	48	169,0	135	240,0	228	197,0
16	137,5	49	170,0	138	220,0	230	192,0
17	137,0	50	173,0	141	207,0	232	199,0
18	140,5	51	177,0	144	220,0	234	198,0
19	141,0	52	175,0	147	223,0	236	195,0
20	144,0	53	176,0	150	235,0	238	193,0
21	144,5	56	176,0	153	236,0	240	196,0
22	147,0	59	176,0	156	240,0	242	198,0
23	143,0	62	188,0	159	230,0	244	185,0
24	148,0	65	187,0	162	222,0	246	186,0
25	148,0	68	192,0	165	230,0	247	190,0
26	150,0	71	201,0	168 ⁵⁾	227,0	248	189,0
27	150,0	74	205,0	171	217,0	249	182,0
28	148,5	77	208,0	174	215,0	250	180,0
29	142,0	80	215,0	177	214,0	251	180,0
30	152,0	83	220,0	180	217,0	252	177,0
31	154,0	84	212,0	183 ⁶⁾	217,0	253	172,0
32	154,0	86	210,0	186	210,0	254	172,0
33	155,0	88	237,0	189	210,0	255	170,0

1) An den Ohren zeigen sich kleine Auswüchse. 2) Struppiges Fell, entzündete Augen, Konjunktivitis. 3) Hornhautgeschwüre. 4) Zeigt Lähmung der hinteren Extremitäten. Stirbt unter Krämpfen. 5) Unruhig. 6) Schläft viel. 7) Auswüchse an Ohren, Schwanz und Nase. 8) Verklebte Augen.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm
256	170,0	261	170,0	266	165,0	271	160,0
257	171,0	262	163,0	267	162,5	272	158,0
258	166,0	263	165,0	268	162,5	273	145,0
259	166,5	264	165,0	269	168,0	274	+
260	172,0	265	167,0	270	163,0		

Ratte 16 (weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 25. Dezember 1914.

Futter: Geschliffener Reis.

1	167,0	28	164,0	59	162,0	118	209,0
2	169,0	29	165,0	62	168,0	119	212,0
3	167,0	30	170,0	65	170,0	120	210,0
4	168,5	31	165,0	68	166,0	121	198,0
5	170,0	32	169,0	71	171,0	122	181,0
6	170,5	33	170,5	74	173,0	123	203,0
7	170,5	34	170,5	77	175,0	124	190,0
8	171,5	35	175,0	80	172,0	125 ¹⁾	177,0
9	166,5	36	172,0	83	172,0	126	188,0
10	167,5	37	172,0	86	175,0	127	170,0
11	168,5	38	172,0	88	183,0	128	180,0
12	167,5	39	175,0	90	185,0	129	180,0
13	168,5	40	175,0	94	192,0	130	178,0
14	166,0	41	177,0	98	201,5	131	185,0
15	166,0	42	170,0	102	205,0	132 ²⁾	160,0
16	165,0	43	172,0	105	192,0	133	145,0
17	170,0	44	167,0	106	200,0	134	140,0
18	170,0	45	169,0	107	192,0	135	143,0
19	169,0	46	165,0	108	197,0	136	145,0
20	163,0	47	170,0	109	202,0	137	142,0
21	168,0	48	167,0	110	195,0	138	130,0
22	165,5	49	169,0	111	202,0	141	136,0
23	160,0	50	169,0	112	203,0	143	112,0
24	164,0	51	169,5	113	210,0	144	+
25	166,0	52	170,0	114	207,0		
26	167,0	53	171,0	115	202,0		
27	168,0	56	150,0	116	208,0		

Ratte 17 (weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 25. Dezember 1914.

Futter: Geschliffener Reis.

1	71,0	10	62,5	19	57,0	28	58,5
2	70,5	11	62,0	20	55,5	29	60,0
3	68,0	12	61,0	21	56,0	30	63,5
4	67,0	13	59,5	22	55,0	31	64,5
5	65,5	14	59,5	23	50,0	32	66,0
6	65,0	15	58,5	24	54,0	33	67,0
7	65,0	16	58,0	25	53,0	34	65,0
8	64,0	17	58,0	26	57,0	35	67,0
9	63,0	18	57,5	27	59,0	36	67,0

1) Effloreszenzen an den Ohren. 2) Effloreszenzen am Schwanz.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm
37	67,0	47	73,0	68	66,0	103	63,5
38	70,0	48	71,0	71	67,0	106	62,0
39	69,5	49	74,5	74	71,0	109	67,0
40	70,0	50	76,0	77	72,0	112	66,0
41	72,0	51	75,0	80	74,0	115	68,0
42	69,0	52	75,5	83	75,0	118	62,0
43	73,0	53	74,0	86	75,0	120	†
44	74,0	56	65,0	90	72,0		
45	74,0	59	64,5	94 ¹⁾	70,0		
46	71,5	65	64,5	98	65,0		

Ratte 26 (schwarz-weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 25. Dezember 1914.

Futter: Geschliffener Reis.

1	143,0	27	155,5	53	167,0	89	157,0
2	144,5	28	154,0	56	168,0	90	154,0
3	145,0	29	155,0	59	177,0	91	150,0
4	144,5	30	159,0	62	183,0	92	155,0
5	140,5	31	162,0	65	195,0	93	155,0
6	143,0	32	160,0	68 ³⁾	—	94	157,0
7	145,0	33	153,0	69	177,0	95	152,0
8	143,5	34	149,0	70	177,0	96	155,0
9	148,0	35	144,0	71	175,0	98 ⁴⁾	167,0
10	151,0	36 ²⁾	140,0	72	179,0	103	160,0
11	150,0	37	149,0	73	183,0	106	163,0
12	153,0	38	150,0	74	180,0	109	164,0
13	152,0	39	152,0	75	175,0	112	166,0
14	152,0	40	156,0	76	170,0	115	165,0
15	154,0	41	167,0	77	168,0	118	168,0
16	156,0	42	163,0	78	172,0	121	170,0
17	156,5	43	157,0	79	167,0	124	170,0
18	155,0	44	153,0	80	169,5	127	165,0
19	156,0	45	144,0	81	163,0	130	160,0
20	158,0	46	135,0	82	165,0	133	140,0
21	160,5	47	148,5	83	159,0	136	137,0
22	157,0	48	149,0	84	161,0	139	130,0
23	154,5	49	152,0	85	159,0	142	137,0
24	160,0	50	159,0	86	162,0	145 ⁵⁾	†
25	161,0	51	164,0	87	158,0		
26	157,5	52	161,0	88	160,0		

Ratte 27 (weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 25. Dezember 1914.

Futter: Geschliffener Reis.

1	207,0	7	220,5	13	216,0	19	221,0
2	206,5	8	219,5	14	214,0	20	219,0
3	215,0	9	221,0	15	221,5	21	220,0
4	215,5	10	219,0	16	219,0	22	218,0
5	216,0	11	217,0	17	216,5	23	215,0
6	217,0	12	216,0	18	215,0	24	215,5

1) Struppiges Fell. 2) Vom 36.—44. Tage mit ♂ B zusammen (normal ernährt). 3) 4 Junge geworfen. 4) Die jungen Ratten fortgenommen. 5) Struppiges Fell.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm
25	219,0	44	220,0	83	223,0	142	183,0
26	217,0	45	222,0	86	219,0	145	155,0
27	218,5	46	230,0	88	220,0	148	158,0
28	215,0	47	230,0	90	225,0	151	159,0
29	211,0	48	225,0	94	226,0	154	165,0
30	218,0	49	225,0	98	220,0	157	170,0
31	217,0	50	227,0	103	220,0	160	169,0
32	217,0	51	226,0	106	219,0	163	180,0
33	222,0	52	226,0	109 ²⁾	218,0	166	165,5
34	217,5	53	227,0	112	218,0	169	175,0
35	215,0	56	208,0	115	222,0	172	162,0
36	214,0	59	199,0	118	220,0	175	158,0
37	219,0	62	208,0	121	220,0	178	172,0
38	219,0	65	216,0	124	225,0	181	158,0
39	214,0	68 ¹⁾	216,0	127	220,0	184	170,0
40	219,0	71	220,0	130	202,0	187	145,0
41	221,0	74	221,0	133	180,0	190 ³⁾	144,0
42	217,0	77	222,0	136	180,0	193	†
43	220,0	80	222,9	139	180,0		

Ratte 29 (weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 20. Januar 1915.

Futter: Geschliffener Reis.

1	128,5	15	123,0	33	105,0	77	115,0
2	125,0	16	125,0	36	98,0	80	117,0
3	123,5	17	121,0	39	92,0	83	117,0
4	127,0	18	119,0	42	106,0	86	115,0
5	126,0	19	116,0	45	109,5	89	115,0
6	128,0	20	112,0	48	115,0	92	111,0
7	131,0	21	110,0	51	115,0	95	102,0
8	128,0	22	106,0	54	103,0	98	98,0
9	130,0	23	109,0	57	101,0	101	100,0
10	130,0	24	111,0	60	95,0	104	100,5
11	127,0	25	110,0	62	85,0	107	100,0
12	129,0	26	114,0	64	89,0	110	90,0
13	131,0	27	114,0	68	102,0	113 ⁴⁾	†
14	130,5	30	108,0	72	117,0		

Ratte 31 (weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 14. Februar 1915.

Futter: Geschliffener Reis.

1	175,0	17	171,0	35	177,0	55	184,0
2	176,0	20	174,0	37	180,0	58	187,0
5	176,5	23	180,0	39 ⁵⁾	180,0	61	187,0
8	159,0	26	183,0	43	177,0	64	188,0
11	160,0	29	180,0	47	177,0	67	187,0
14	168,0	32	182,0	52	182,0	70 ⁶⁾	166,0

1) Struppiges Fell. 2) Effloreszenzen an den Ohren. 3) Streckkrämpfe.
 4) Keine besonderen Erscheinungen. 5) Vom 39.—52. Tage mit ♂ A₄ zu-
 sammen. 6) 3 Junge geworfen und sofort aufgefressen.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm
71	162,0	83	158,0	95	135,0	107	148,0
72	171,0	84	158,0	96	150,0	108	145,0
73	175,0	85	160,0	97	157,0	109	150,0
74	165,0	86	152,0	98	154,0	110	144,0
75	165,0	87	155,0	99	150,0	111	147,0
76	167,0	88	156,0	100	152,0	112	145,0
77	165,0	89	158,0	101	150,0	113	138,0
78	160,0	90	145,0	102	155,0	114	132,0
79	162,0	91	160,0	103	155,0	115	120,0
80	162,0	92	148,0	104	150,0	116	110,5
81	165,0	93	147,0	105	151,0	117 ¹⁾	†
82	160,0	94	133,0	106	147,0		

Ratte 33 (weiss, ♂).

Beginn des Versuchs: 14. Februar 1915.

Futter: Geschliffener Reis.

1	145,0	58	172,0	115	171,0	171	145,0
2	147,0	61	170,0	118	170,0	173	139,0
5	153,0	64	177,0	121	170,0	175	142,0
8	159,0	67	175,0	124	165,0	177	144,0
11	165,0	70	170,0	127	165,0	179	141,0
14	168,0	73	153,0	130	154,0	181	145,0
17	175,0	76	158,0	133	157,0	183	142,0
20	172,0	79	155,0	136	162,0	185	142,0
23	173,0	82	167,0	139	167,0	187	139,0
26	179,0	85	167,0	142	170,0	189	140,0
29	182,0	88	152,0	145	167,0	191	137,0
32	181,0	91	155,0	148	165,5	193	135,0
35	180,0	94	150,0	151 ³⁾	165,0	195	142,0
37	180,0	97	165,0	154	163,0	197	127,0
39	177,0	100	170,0	157	165,0	199	123,0
43	175,0	103	175,0	160	162,0	200 ⁴⁾	120,0
47	170,0	106	170,0	163	160,0	201	†
52	172,5	109 ²⁾	177,0	166	154,0		
55	178,0	112	177,0	170	147,0		

Ratte 36 (weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 14. Februar 1915.

Futter: Geschliffener Reis.

1	85,0	26	98,0	55	99,5	82	100,0
2	88,0	29	102,0	58	100,0	85	100,0
5	90,5	32	105,0	61	98,0	88	97,0
8	88,0	35	105,0	64	99,0	91	95,0
11	92,0	37	106,0	67	98,0	94	97,0
14	100,0	39	101,0	70	100,0	97	100,0
17	104,0	43	102,0	73	103,0	100	102,0
20	100,0	47	102,0	76	100,0	103	99,0
23	100,0	52	103,0	79	98,0	106	95,0

1) Starke Auswüchse an Nase und Ohren. 2) Fell struppig. 3) Lichtscheu. 4) Blutungen in der Mundschleimhaut.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm
109	98,0	154	87,0	189	90,0	209	85,0
112	97,0	157	89,0	191	94,0	210	90,0
115	97,0	160	90,0	193	90,0	211	88,0
118	95,0	163	90,0	195	97,0	212	87,0
121	93,0	166	89,0	197	88,0	213	88,0
124	92,0	169	90,0	199	89,0	214	88,0
127	93,0	171	90,0	200	87,0	215	85,0
130	91,0	173	92,0	201	90,0	216	88,0
133	92,0	175	92,0	202	87,0	217	87,0
136	94,0	177	92,0	203	88,0	218	82,0
139	93,0	179	93,0	204	90,0	219	78,0
142	107,0	181 ¹⁾	89,0	205	87,0	220	79,5
145	94,0	183	90,0	206	88,0	221 ²⁾	75,0
148	92,5	185	92,0	207	89,0	222 ³⁾	71,0
151	90,0	187	93,0	208	87,5	223	†

Ratte 37 (schwarz-weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 14. Februar 1915.

Futter: Geschliffener Reis.

1	112,0	97	122,0	185	113,0	224	112,0
2	112,0	100	125,0	187	112,0	225	112,0
5	109,0	103	122,0	189	110,0	226	110,0
8	112,0	106	120,0	191	113,0	227	112,0
11	117,0	109	121,0	193	111,0	228	115,0
14	124,0	112 ⁴⁾	120,0	195	122,0	229	112,0
17	124,0	115	118,0	197	112,0	230	113,0
20	125,0	118	119,0	199	110,0	231	114,0
23	127,0	121	122,0	200	110,0	232	108,0
26	127,0	124	117,0	201	112,0	233	108,0
29	130,0	127	118,0	202	110,0	234	106,0
32	130,0	130	116,0	203	110,0	235	105,0
35	130,0	133	120,0	204	111,0	236	108,0
37	129,0	136	117,0	205	109,0	237	110,0
39	130,0	139	120,0	206	107,0	238	111,0
43	122,0	142	122,0	207	107,0	239	114,0
47	125,0	145	117,0	208	107,5	240	113,0
52	127,0	148	117,0	209	106,0	241	109,0
55	121,0	151	116,0	210	111,0	242	109,0
58	117,0	154	113,0	211	108,0	243	111,0
61	125,0	157 ⁵⁾	115,0	212	110,0	244	111,0
64	120,0	160	117,0	213	113,0	245	109,0
67	135,0	163	112,0	214	113,0	246	110,0
70	135,0	166	114,0	215	110,0	247	108,0
73	133,0	169	115,0	216	113,0	248	109,0
76	135,0	171	115,0	217	113,0	249	103,0
79	132,0	173	120,0	218	107,5	250	103,0
82	135,0	175	117,0	219	107,0	251	100,0
85	135,0	177	114,0	220	107,0	252	96,0
88	130,0	179	115,0	221	107,5	253	92,0
91	130,0	181	113,0	222	111,0	254	90,0
94	125,0	183	110,0	223	112,0	255 ⁶⁾	†

1) Fell stellenweise ganz gelichtet. 2) Klonische Zuckungen. 3) Ge-
lähmt. 4) Beginn der Effloreszenzen am Schwanz. 5) Fell lichtet sich.
6) Grosse Effloreszenzen an der Nase und den Ohren.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm
Ratte 38 (schwarz-weiss, ♂).							
Beginn des Versuchs: 14. Februar 1915.							
Futter: Geschliffener Reis.							
1	139,0	58	135,0	115	122,0	171	119,0
2	139,0	61	129,0	118	124,0	173	120,0
5	132,0	64	128,0	121	122,0	175	125,0
8	134,0	67	135,0	124	121,0	177 ¹⁾	114,0
11	141,0	70	130,0	127	121,0	179	119,0
14	145,0	73	132,0	130	123,0	181	117,0
17	144,0	76	127,0	133	122,0	183	115,0
20	143,0	79	132,0	136	125,0	185	115,0
23	146,0	82	130,0	139	122,0	187	116,0
26	143,0	85	135,0	142	122,0	189	115,0
29	147,0	88	130,0	145	120,0	191	113,0
32	145,0	91	123,0	148	120,0	193	116,0
35	140,0	94	125,0	151	120,0	195	120,0
37	138,0	97	129,0	154	120,0	197	112,0
39	134,0	100	128,0	157	120,0	199	109,0
43	132,0	103	125,0	160	122,0	200	105,0
47	136,0	106	125,0	163	122,0	201	92,0
52	136,0	109	124,0	166	118,0	202	†
55	135,0	112	125,0	169	120,0		

Ratte 39 (weiss, ♀).							
Beginn des Versuchs: 14. Februar 1915.							
Futter: Geschliffener Reis.							
1	102,0	39	119,0	85	96,0	127	91,0
2	109,0	43	110,0	88	95,0	130 ⁴⁾	90,0
5	110,5	47	110,0	91	95,0	133	92,0
8	115,0	52	110,0	94	93,0	136	90,0
11	115,0	55	107,0	97	93,0	139	90,0
14	117,0	58	107,0	100	95,0	142	92,0
17	119,0	61	105,0	103	94,0	145	90,0
20	120,0	64	105,0	106 ²⁾	95,0	148	90,0
23	123,0	67	109,0	109 ³⁾	90,0	151	87,0
26	119,0	70	103,0	112	92,5	154	97,0
29	120,0	73	115,0	115	95,0	157	85,0
32	125,0	76	102,0	118	93,0	160 ⁵⁾	82,0
35	123,0	79	102,0	121	94,0	163	†
37	122,0	82	100,0	124	92,0		

Ratte 40 (schwarz-weiss, ♀).
Beginn des Versuchs: 14. Februar 1915.
Futter: Geschliffener Reis.

1	109,0	8	130,0	17	126,0	26	134,0
2	117,0	11	130,0	20	115,0	29	136,0
5	121,0	14	133,0	23	130,0	32	144,0

1) Macht einen kranken Eindruck. Schläft viel. Lichtscheu. 2) Konjunktivitis. 3) Fell unsauber. 4) Effloreszenzen an Nase, Ohren und Schwanz. 5) Vollständig gelähmt.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm
35	143,0	193	147,0	204	145,0	236	134,0
37	145,0	196	150,0	205	145,0	237	131,0
39	142,0	199	150,0	206 ³⁾	142,0	238	128,0
43	148,0	142	152,0	207	144,0	239	130,0
47	147,0	145	155,0	208	143,5	240	130,0
52	150,0	148	155,0	209	144,0	241	130,0
55	150,0	151	156,0	210	142,0	242	133,0
58	153,0	154	155,0	211	140,0	243	132,0
61	145,0	157	155,0	212	142,0	244	135,0
64	140,0	160	160,0	213	143,0	245	134,0
67	140,0	163	155,0	214	147,0	246	130,0
70	142,0	166	155,0	215	141,0	247	131,0
73	150,0	169	153,0	216	145,0	248	125,0
76	148,0	171	155,0	217	145,0	249	125,0
79	152,0	173	154,0	218	142,5	250	121,0
82	152,0	175	155,0	219	140,0	251	121,0
85	158,0	177	152,0	220	139,5	252	121,0
88	160,0	179	150,0	221	141,5	253	120,0
91	157,0	181	150,0	222	137,0	254	116,0
94	143,0	183	152,0	223	139,0	255	120,0
97	142,0	185	147,0	224	139,0	256	121,0
100	137,0	187	144,0	225 ⁴⁾	139,0	257	122,0
103	130,0	189	148,0	226	140,0	258	122,0
106	143,0	191	147,0	227	143,0	259	122,0
109	137,0	193	146,0	228	140,0	260	122,5
112	140,0	195	154,0	229	137,0	261	122,0
115	145,0	197 ¹⁾	145,0	230	136,0	262	124,0
118	140,0	199	143,0	231 ⁵⁾	134,0	263	122,0
121	138,0	200	143,0	232	135,0	266 ⁶⁾	116,5
124	139,0	201	146,0	233	133,0	269 ⁷⁾	109,5
127	147,0	202 ²⁾	146,0	234	131,0	270	†
130	145,0	203	145,0	235	132,0		

Ratte 42 (weiss, ♂).

Beginn des Versuchs: 14. Februar 1915.

Futter: Geschliffener Reis.

1	132,0	29	135,0	41 ¹⁰⁾	160,0	54	165,0
2	136,0	30	138,0	42 ¹¹⁾	162,0	55	165,0
5	146,0	31	142,0	43	167,0	56	165,0
8	143,0	32	151,0	44	167,0	57	165,0
11	151,0	33	156,0	45	166,0	58	164,0
14	153,0	34	155,0	46	168,0	59	160,0
17	158,0	35	154,0	47	164,0	60	160,0
20	143,0	36	153,0	48	167,0	61	153,0
23	167,0	37	154,0	49	168,0	62	154,0
26	138,0	38	154,0	51	170,0	63	158,0
27 ⁸⁾	135,0	39	140,0	52	167,0	64	158,0
28	142,0	40 ⁹⁾	—	53	165,0	65	157,0

1) Die Pflege des Felles lässt nach. 2) Struppiges Aussehen. 3) Höcker auf der Nase, das Fell lichtet sich. 4) Auswüchse an der Nase und den Ohren. 5) Schwanz voller Effloreszenzen. 6) Vertrocknete Ohren, am Kopf Haar- ausfall, am Schwanz Knötchen. 7) Futter: Schwedisches Brot. 8) 8 Junge geworfen. 9) 1 Junges gefressen. 10) 6 Junge gefressen. 11) 1 Junges †.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm
66	156,0	79	150,0	92	155,0	107	130,0
67	155,0	80	152,0	93	150,0	110 ³⁾	128,0
68	157,0	81	160,0	94	153,0	113	128,0
69	156,0	82	162,0	95	145,0	116	127,0
70	156,0	83	168,0	96	137,0	119	127,0
71	155,0	84	165,0	97	138,0	125	122,0
72	157,0	85	165,0	98	135,0	128	130,0
73	157,0	86	160,0	99	137,0	131	125,0
74	162,0	87	170,0	100 ¹⁾	142,0	134	112,5
75	140,0	88	162,0	101	150,0	137	115,0
76	150,0	89	162,0	102 ²⁾	138,0	140	†
77	143,0	90	154,0	103	140,0		
78	145,0	91	155,0	104	145,0		

Ratte 46 (schwarz-weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 14. Februar 1915.

Futter: Geschliffener Reis.

1	121,0	44	114,0	92	115,0	140	110,0
2	116,0	48	115,0	95 ⁴⁾	117,0	143 ⁵⁾	108,0
5	106,0	53	113,0	98	117,0	146	107,0
8	94,0	56	110,0	101	119,0	149	106,0
11	101,5	59	109,5	104	115,0	152	105,0
14	110,0	62	111,0	107	115,0	155	105,0
17	115,0	65	107,5	110	116,0	158	105,0
20	117,0	68	112,0	113	109,0	161	100,0
23	119,0	71	115,0	116	115,0	164	103,0
26	115,0	74	113,0	119	115,0	167	100,0
29	120,0	77	116,0	125	115,0	169	100,0
32	120,0	80	115,0	128	113,0	171 ⁶⁾	92,0
35	120,0	83	117,0	131	113,0	173	90,0
37	120,0	86	120,0	134	112,0	175	†
40	112,0	89	115,0	137	113,0		

Ratte 47 (weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 14. Februar 1915.

Futter: Geschliffener Reis.

1	109,0	29	149,0	62	138,0	92	133,0
2	109,0	32	148,0	65	135,5	95	132,0
5	116,5	35	146,0	68	139,0	98	135,0
8	112,0	37	144,0	71	145,0	101	132,0
11	120,0	40	138,0	74	142,0	104	135,0
14	127,0	44	140,0	77	130,0	107	132,0
17	129,0	48	147,0	80	136,0	110 ⁷⁾	130,0
20	134,0	53	138,0	83	137,0	113	131,0
23	141,0	56	138,0	86	137,0	116	132,0
26	146,0	59	137,0	89	135,0	119	138,0

1) Fell struppig. 2) Schläft viel. 3) An Schwanz, Ohren und Nase grosse Auswüchse. 4) Fell gelichtet, ungepflegt. 5) Effloreszenzen an Nase, Ohren und Schwanz. 6) Klonische Krämpfe. 7) Verklebte Augen.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm
125	142,0	140	132,0	155	129,0	169	110,0
128 ¹⁾	137,0	143 ²⁾	132,0	158	121,0	171	97,0
131	135,0	146	132,0	161	125,0	173	†
134	135,0	149	128,0	164	121,0		
137	137,0	152	130,0	167	120,0		

Ratte 48 (schwarz-weiss, ♀).
Beginn des Versuchs: 14. Februar 1915.
Futter: Geschliffener Reis.

1	132,0	62	151,0	125 ³⁾	162,0	179	159,0
2	135,0	65	152,5	128	162,0	181	155,0
5	138,0	68	154,0	131	166,0	183	155,0
8	132,0	71	155,0	134	169,0	185	153,0
11	137,0	74	157,0	137	167,0	187	154,0
14	143,0	77	154,0	140	166,0	189	151,0
17	149,0	80	156,0	143	167,0	191	150,0
20	149,0	83	157,0	146 ⁴⁾	167,0	193	146,0
23	162,0	86	157,0	149	172,0	195	158,0
26	164,0	89	165,0	152	167,0	197	142,0
29	169,0	92	160,0	155	165,0	199	138,0
32	166,0	95	152,0	158	163,0	200	135,0
35	167,0	98	152,0	161	162,0	201	134,0
37	169,0	101	159,0	164	160,0	202	130,0
40	168,0	104	159,0	167	162,0	203	132,0
44	160,0	107	157,0	169	160,0	204	120,0
48	157,0	110	165,0	171 ⁵⁾	160,0	205	†
53	150,0	113	160,0	173	164,0		
56	151,0	116	157,0	175	160,0		
59	152,0	119	160,0	177	159,0		

Ratte 49 (weiss, ♂).
Beginn des Versuchs: 14. Februar 1915.
Futter: Geschliffener Reis.

1	119,0	56	142,0	110	136,0	167	130,0
2	120,0	59	130,0	113	137,0	169	133,0
5	124,5	62	130,0	116	140,0	171	135,0
8	124,0	65	128,5	119	140,0	173	139,0
11	129,0	68	140,0	125	138,0	175 ⁷⁾	135,0
14	132,0	71	140,0	128	135,0	177	137,0
17	134,0	74	133,0	131 ⁶⁾	139,0	179	138,0
20	136,0	77	124,0	134	144,0	181	135,0
23	139,0	80	135,0	137	140,0	183	125,0
26	143,0	83	132,0	140	142,0	185	115,0
29	148,0	86	127,0	143	142,0	187	115,0
32	147,0	89	120,0	146	140,0	189	119,0
35	146,0	92	120,0	149	142,0	191	106,0
37	148,0	95	125,0	152	145,0	193	99,0
40	150,0	98	129,0	155	137,0	195	106,0
44	147,0	101	135,0	158	138,0	197 ⁸⁾	91,0
48	143,0	104	135,0	161	145,0	198	†
53	140,0	107	137,0	164	138,0		

1) Unruhig. 2) Effloreszenzen an Schwanz, Ohren und Nase. 3) Schläft viel. 4) Lichtscheu. 5) Verklebte Augen. 6) Gelichtetes Fell. 7) Lähmung der hinteren Beine. 8) Vollständig gelähmt.

Versuchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Versuchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Versuchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Versuchs- tag	Körper- gewicht in Gramm
Ratte 61 (weiss, ♂).							
Beginn des Versuchs: 18. Februar 1915.							
Futter: Geschliffener Reis.							
1	124,0	100	130,0	187	120,0	223	113,0
4	132,0	103	132,0	189	117,0	224	114,0
7	130,0	106	128,0	191	126,0	225	111,0
10	132,0	109	131,0	193	117,0	226	113,0
13	145,0	112	130,0	195 ³⁾	118,0	227	113,0
16	140,0	115	126,0	196	118,0	228	112,0
19	139,0	121	126,0	197	115,0	229	111,0
22	132,0	124	126,0	198	115,0	230	117,0
25	139,0	127	125,0	199	118,0	231	115,0
28	138,0	130	127,0	200	119,0	232	114,0
31	137,0	133	124,0	201	116,5	233	114,0
33	140,0	136	120,0	202	115,0	234	114,0
36	139,0	139	122,0	203	116,0	235	115,0
40	130,0	142	126,0	204	118,0	236	109,0
44	134,0	145	127,0	205	120,0	237	108,0
49	131,0	148	122,0	206	117,0	238 ⁴⁾	107,0
52	134,0	151	127,0	207	120,0	239 ⁵⁾	109,0
55	131,0	154	127,0	208	117,0	240	108,0
58	130,0	157	122,0	209	114,0	241	105,0
61	132,0	160	120,0	210	118,0	242	103,0
64	140,0	163	118,0	211	116,0	243 ⁶⁾	103,0
67	132,0	165	117,0	212	116,5	244	99,0
70	135,0	167	121,0	213	115,0	245	100,0
73	130,0	169	120,0	214	115,5	246	90,0
76	133,0	171 ¹⁾	122,0	215	115,0	247	97,0
79	135,0	173	120,0	216	114,0	248	95,0
82	135,0	175	121,0	217	113,0	249	95,0
85	140,0	177	121,0	218	112,0	250	95,0
88	130,0	179	120,0	219	109,0	251	88,0
91	127,0	181	120,0	220	109,0	252	†
94	125,0	183 ²⁾	118,0	221	108,0		
97	127,0	185	118,5	222	113,0		

Ratte 62 (weiss, ♂).

Beginn des Versuchs: 18. Februar 1915.

Futter: Geschliffener Reis.

1	104,0	28	127,0	58	139,0	85	139,0
4	110,0	31	129,0	61	135,0	88	143,0
7	119,0	33	125,0	64	139,0	91 ⁷⁾	144,0
10	126,0	36	146,0	67	138,0	94	150,0
13	130,0	40	125,0	70	140,0	97	147,0
16	136,0	44	135,0	73	140,0	100	143,0
19	132,0	49	136,0	76	143,0	103	138,0
22	140,0	52	135,0	79	145,0	106	145,0
25	128,0	55	140,0	82	140,0	109 ⁸⁾	148,0

- 1) Pflege des Felles mangelhaft. 2) Haarausfall nimmt zu. 3) Am Schwanz, der Nase und den Ohren grosse Auswüchse. 4) Augen verklebt. 5) Conjunctivitis. 6) Zähne gelockert, keine Blutungen. 7) Fell lichtet sich. 8) Auswüchse am Schwanz, an den Ohren und an der Nase.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm
112	150,0	133	150,0	154	152,0	190	132,0
115	147,0	136	145,0	157	142,0	192	129,0
118	145,0	139	155,0	160	150,0	194	121,0
121	145,0	142	153,0	162	142,0	196	105,0
124	125,0	145	150,0	164	142,0	198	†
127	146,0	148	147,0	166	137,0		
130	140,0	151	149,0	168	132,0		

Ratte 70 (schwarz-weiss, ♂ M).

Beginn des Versuchs: 20. März 1915.

Futter: Geschliffener Reis.

1	169,0	115	245,0	179	223,5	215	217,0
3	157,0	118	240,0	180 ²⁾	219,0	216	225,0
6	160,0	121	240,0	181	216,0	217	220,0
10	182,0	124	238,0	182	217,0	218	219,0
14	195,0	127	240,0	183	222,0	219 ⁵⁾	217,0
19	213,0	130	237,0	184	217,5	220	215,0
22	223,0	133	236,0	185	215,0	221	211,0
25	229,0	135	235,0	186 ³⁾	217,0	222	212,0
28	235,0	137	235,0	187	215,0	223	216,0
31	236,0	139	229,0	188	218,0	224	215,0
34	253,0	141	235,0	189	220,0	225	215,5
37	242,0	143	237,0	190	218,0	226	215,5
40	240,0	145	238,0	191	218,0	227	216,0
43	217,0	147	235,0	192	224,0	228	220,0
46	215,0	149	235,0	193	223,0	229	208,0
49	222,0	151	234,0	194	227,0	232 ⁶⁾	220,0
52	220,0	153	228,0	195 ⁴⁾	224,0	235	209,5
55	215,0	155	227,0	196	223,0	237	—
58	216,0	157	227,0	197	225,0	238	213,5
61	209,0	159	220,0	198	222,0	241	202,0
64	220,0	161	232,0	199	222,0	244	192,5
67	230,0	163	222,0	200	218,0	246 ⁷⁾	—
70	230,0	165	224,0	201	214,0	247	184,5
73	235,0	166	224,0	202	220,0	250	191,0
76	238,0	167	224,0	203	223,0	253	191,5
79	238,0	168	224,0	204	220,0	256	195,5
82	245,0	169	219,0	205	222,0	263 ⁸⁾	198,0
85	241,0	170	217,0	206	217,0	270 ⁹⁾	194,0
91	244,0	171 ¹⁾	219,0	207	221,0	277	190,0
94	243,0	172	218,0	208	220,0	284	177,0
97	242,0	173	215,0	209	225,0	291	171,0
100	244,0	174	219,0	210	223,0	298	162,0
103	240,0	175	218,0	211	223,0	305	†
106	245,0	176	215,0	212	221,0		
109	245,0	177	220,0	213	221,0		
112	246,0	178	221,0	214	221,0		

1) Fell wird struppig. 2) Es treten Knötchen auf der Nase auf. 3) Am Schwanz zahlreiche Knötchen. 4) Verklebte Augen. 5) Hornhautgeschwür (linkes Auge). 6) Knötchen am Schwanz, an den Ohren, der Nase vermehrt, Haarausfall. 7) Veränderungen am Schwanz noch stärker, Haarausfall, Krämpfe. 8) Liegt gelähmt im Käfig. 9) Liegt nicht mehr ganz auf der Seite, beweglicher.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm
Ratte 73 (weiss, ♀).							
Beginn des Versuchs: 26. März 1915.							
Futter: Geschliffener Reis.							
1	125,0	77	127,0	144	115,0	176	119,0
5	124,0	80	125,0	146	117,0	177	117,0
8	127,0	83	123,5	148	120,0	178	112,5
14	130,0	86	126,0	150	123,0	179	113,0
17	132,0	89	126,0	152	122,0	180	111,0
20	135,0	95	127,0	154	121,0	181	112,0
23	133,0	98	126,0	156	121,0	182 ²⁾	106,0
26	137,0	101	125,0	158	114,0	183 ³⁾	107,0
29	136,0	104	127,0	160	120,0	184	106,0
32	135,0	107	125,0	161	118,0	185	106,0
35	107,0	110	123,0	162	120,0	186 ⁴⁾	106,0
38	115,0	113	126,0	163	120,0	187	106,0
41	122,0	116	122,0	164	122,0	188	108,0
44	123,5	119	125,0	165 ¹⁾	115,0	189	108,0
47	125,0	122	125,0	166	118,0	190	105,0
50	127,0	125	122,0	167	118,0	191	107,0
53	125,0	128	122,0	168	118,0	192	100,0
56	124,0	130	125,0	169	115,0	193	99,0
59	127,0	132	125,0	170	115,0	194	101,0
62	130,0	134	127,0	171	115,0	195	89,0
65	130,0	136	125,0	172	117,0	196	†
68	127,0	138	122,0	173	117,5		
71	132,0	140	122,0	174	117,0		
74	125,0	142	123,0	175	116,0		

Ratte 75 (schwarz-weiss, ♂).
Beginn des Versuchs: 26. März 1915.
Futter: Geschliffener Reis.

1	142,0	59	142,0	119	127,0	158	125,0
4	154,0	62	140,0	122	127,0	160	125,0
9	159,0	65	138,0	125	131,0	161	127,0
14	155,0	68	135,0	128	130,0	162	129,0
17	155,0	71	137,0	130	132,0	163	127,0
20	155,0	74	130,0	132	132,0	164	129,0
23	153,0	77	132,0	134	130,0	165 ⁵⁾	130,0
26	152,0	80	130,0	136	127,0	166	128,0
29	150,0	86	134,0	138	128,0	167	128,0
32	148,0	89	134,0	140	125,0	168 ⁶⁾	133,0
35	140,0	95	132,0	142	127,0	169	131,0
38	142,0	98	135,0	144	126,0	170	132,5
41	137,0	101	128,0	146	125,0	171	131,0
44	137,5	104	120,0	148	124,5	172	131,0
47	137,0	107	118,0	150	126,0	173	134,5
50	138,0	110	126,0	152	123,0	174	133,0
53	135,0	113	129,0	154	124,0	175	132,0
56	138,0	116	130,0	156	124,0	176	135,0

1) Fell sehr gelichtet. 2) Hornhauttrübungen. 3) Conjunctivitis. 4) Hornhautgeschwüre auf beiden Augen. 5) Verklebte Augen. 6) Augen wieder offen.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm
177	133,0	185	133,0	193	133,0	201	135,5
178	132,5	186	133,0	194	133,0	202	134,0
179 ¹⁾	134,0	187	134,0	195	132,0	203	135,5
180	133,0	188	134,0	196	131,0	204	131,0
181	132,5	189	134,0	197	134,0	205	135,0
182	135,0	190	132,0	198	137,0	206	131,0
183	135,0	191 ²⁾	137,0	199	132,0	207	127,0
184	133,0	192 ³⁾	133,0	200	134,0	208	†

Ratte 81 (schwarz-weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 26. März 1915.

Futter: Geschliffener Reis.

1	123,0	51 ⁵⁾	—	107	141,0	150	134,0
5	132,0	52 ⁶⁾	123,0	110	141,0	152	133,0
9	139,5	53 ⁷⁾	132,0	113	143,0	154	128,0
14	148,0	56	143,0	116	141,0	156	124,0
17	150,0	59	144,0	119 ⁸⁾	147,0	158	119,0
19 ⁴⁾	—	62	150,0	122	142,0	160 ⁹⁾	113,0
20	153,0	65	145,0	125	140,0	161	117,0
23	156,0	68	155,0	128	145,0	162	116,0
26	155,0	71	142,0	130	142,0	163	117,0
29	151,0	74	142,0	132	137,0	164	117,0
30	—	77	140,0	134	130,0	165	115,0
32	166,0	80	140,0	136	130,0	166	117,0
35	157,0	83	138,0	138	135,0	167	108,0
38	160,0	89	140,0	140	137,0	168 ¹⁰⁾	99,5
41	162,0	95	141,0	142	133,0	169	†
44	162,5	98	142,0	144	132,0		
47	170,0	101	140,0	146	135,0		
50	162,0	104	142,0	148	133,0		

Ratte 86 (weiss, ♀ 20).

Beginn des Versuchs: 26. März 1915.

Futter: Geschliffener Reis.

1	152,0	41	187,0	77	165,0	109	177,0
5	152,0	44	180,0	80 ¹¹⁾	163,0	112	175,0
9	153,0	47	177,0	86	174,0	115	176,0
14	150,0	50	175,0	89	172,0	118	177,0
17	154,0	53	170,0	85	174,0	120	179,0
20	156,0	56	172,0	88	172,0	122	179,0
23	153,0	59	172,0	91	175,0	124	182,0
26	157,0	62	170,0	94	175,0	126	182,0
29	158,0	65	168,0	97	170,0	128	177,0
32	160,0	68	167,0	100	175,0	130	178,0
35	167,0	71	170,0	103	173,0	132	186,0
38	180,0	74	167,0	106	177,0	134	175,0

1) Auswüchse an Nase und Ohren. 2) Bewegt sich wenig. 3) Schläft sehr viel. 4) Vom 19.—30. Tage bei ♂ 163 (♂ 163 bekam seit 4 Wochen geschliffenen Reis). 5) 10 Junge geworfen. 6) 5 Junge tot. 7) Letzten 5 Jungen tot. 8) Vollständig zugeklebte Augen. 9) Struppiges Fell. 10) Krämpfe. 11) Die Pflege des Felles lässt nach.

Versuchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Versuchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Versuchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Versuchs- tag	Körper- gewicht in Gramm
136	178,0	158 ¹⁾	165,0	173	153,0	188	145,0
138	177,0	159	165,0	174	154,0	189	140,0
140	176,0	160	165,0	175	154,0	190	138,0
142	179,0	161	162,0	176	151,0	191	138,0
144	177,0	162	165,0	177	154,0	192	135,0
146	174,0	163	163,0	178	153,0	193	134,0
148	174,0	164	163,5	179	153,0	194	111,0
150	171,0	165	164,0	180	147,0	195	132,0
151	173,0	166	167,0	181	153,0	196	128,0
152	174,0	167 ²⁾	163,0	182	147,0	197	117,0
153	175,0	168	160,0	183	139,0	198	110,0
154	177,0	169	158,0	184	143,0	199	103,0
155	172,0	170	157,0	185	143,0	200	102,0
156	167,0	171	163,0	186 ³⁾	142,0	201	†
157	165,0	172	160,0	187	147,0		

Ratte 87 (weiss, ♂).

Beginn des Versuchs: 26. März 1915.

Futter: Geschliffener Reis.

1	142,0	44	185,0	86	170,0	128	150,0
5	143,0	47	182,0	89 ⁵⁾	166,0	131	149,0
9	157,0	50	185,0	95	165,0	133	147,0
14	148,0	53	180,0	98	167,0	135 ⁷⁾	145,0
17	155,0	56	181,0	101	165,0	137	142,0
20	156,0	59	180,0	104	169,0	139	139,0
23	157,0	62	178,0	107	170,0	141	131,0
26	160,0	65	173,0	110 ⁶⁾	168,0	143	120,0
29	158,0	68	172,0	113	163,0	145	112,0
32	162,0	71	170,0	116	167,0	147	†
35	176,0	74	170,0	119	157,0		
38	180,0	77 ⁴⁾	172,0	122	155,0		
41	190,0	80	170,0	125	156,0		

Ratte 88 (weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 26. März 1915.

Futter: Geschliffener Reis.

1	165,0	41	160,0	77	232,0	119	242,0
5	168,0	44	187,0	80	233,0	122	240,0
9	166,0	47	186,0	86	233,0	125	241,0
14	173,0	50	192,0	89	237,0	128	235,0
17	180,0	53	196,0	95	238,0	130	237,0
20	186,0	56	209,0	98	237,0	132	235,0
23	180,0	59	214,0	101	239,0	134	237,0
26	181,0	62	215,0	104	240,0	136	240,0
29	183,5	65	218,0	107	242,0	138	238,0
32	175,0	68	223,0	110	238,0	140	240,0
35	167,0	71	225,0	113	239,0	142	235,0
38	180,0	74	230,0	116	240,0	144	232,0

1) Haarausfall. 2) Knötchen am Schwanz. 3) Auswüchse an Nase und an den Ohren. 4) Fell lichtet sich. 5) Effloreszenzen am Schwanz. 6) Conjunctivitis. 7) Lähmung der hinteren Beine.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm
146	233,0	167	220,0	181	211,0	195 ⁵⁾	167,0
148	232,0	168	217,0	182 ⁴⁾	209,0	196	163,0
150	230,0	169	217,5	183	210,0	197	167,0
152	229,0	170 ²⁾	217,0	184	211,0	198 ⁶⁾	158,0
154	226,0	171	213,0	185	209,0	199	160,0
156	225,0	172	215,0	186	203,0	200	149,0
158	224,0	173	215,0	187	198,0	201	148,0
160	224,0	174	214,0	188	195,0	202	143,0
161	224,0	175	214,5	189	196,0	203	140,0
162	224,0	176 ³⁾	208,0	190	192,0	204	137,0
163	222,0	177	213,0	191	188,0	205 ⁷⁾	131,0
164	220,0	178	212,0	192	182,0	206 ⁸⁾	121,0
165 ¹⁾	220,0	179	208,5	193	177,0	207	†
166	219,0	180	207,0	194	175,0		

Ratte 89 (schwarz-weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 26. März 1915.

Futter: Geschliffener Reis.

1	190,0	77	205,0	144	227,0	175	202,0
5	198,0	80	208,0	146	233,0	176	198,0
9	200,0	86	215,0	148	215,0	177	198,0
14	205,0	89	219,0	150	215,0	178	195,0
17	207,0	95	231,0	152	212,0	179	193,0
20	211,0	98	230,0	154	209,0	180 ¹⁰⁾	192,0
23	214,0	101	234,0	156	210,0	181	188,0
26	218,0	104	230,0	158	208,0	182	183,0
29	210,0	107	235,0	160	210,0	183	183,0
32	209,0	110	232,0	161	207,0	184	176,0
35	210,0	113	233,0	162	205,0	185	170,0
38	210,0	116	233,0	163	208,0	186	170,0
41	215,0	119	232,0	164	208,0	187	171,0
44	200,0	122	232,0	165	205,0	188	164,0
47	165,0	125	233,0	166	204,0	189 ¹¹⁾	159,0
53	185,0	128	230,0	167	207,0	190 ¹²⁾	158,0
56	192,0	130	232,0	168	205,0	191	153,0
59	185,0	132	232,0	169	201,0	192	157,0
62	195,0	134	237,0	170	203,0	193	155,0
65	198,0	136	235,0	171	202,0	194 ¹³⁾	152,0
68	204,0	138	229,0	172	205,0	195	140,0
71	206,0	140	227,0	173	205,0	196	†
74	215,0	142	230,0	174 ⁹⁾	202,0		

1) Das Fell lichtet sich. 2) Knötchen an Schwanz und Nase. 3) Starker Haarausfall. 4) Auswüchse an den Ohren. 5) Lichtscheu. 6) Augen verklebt. 7) Klonische Krämpfe. 8) Gebessert. 9) Das Fell lichtet sich. 10) Das Tier ist auffallend unruhig. 11) Das Tier ist lightscheu. 12) Verklebte Augen. 13) Auf beiden Augen Hornhauttrübungen.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm
-----------------------	--------------------------------	-----------------------	--------------------------------	-----------------------	--------------------------------	-----------------------	--------------------------------

Ratte 92 (schwarz-weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 26. März 1915.

Futter: Geschliffener Reis.

1	182,0	35	187,0	65	207,0	101	175,0
4	182,0	38	192,0	68	205,0	104	169,0
9	178,0	41	180,0	71	200,0	107	170,0
14	180,0	44	183,0	74	200,0	110 ²⁾	162,0
17	185,0	47	190,0	77	193,0	113	153,0
20	185,0	50	204,0	80	194,0	116 ³⁾	143,0
23	186,0	53	215,0	86	186,0	119	147,0
26	187,0	56	212,0	89	187,0	122	142,0
29	170,0	59	203,0	95 ¹⁾	181,0	125	†
32	179,0	62	205,0	98	177,0		

Zweite Gruppe: Versuche über die Fortpflanzungsfähigkeit von Ratten, die längere Zeit ausschliesslich mit geschliffenem Reis ernährt worden sind.

Hunderte von Einzelversuchen sind diesem wichtigen Probleme gewidmet worden. Zunächst sei vorausgeschickt, dass Ratten, die über 2 Monate ausschliesslich mit geschliffenem Reis ernährt worden waren, sich in der Regel nicht mehr fortpflanzten. Bei den Männchen war der Geschlechtstrieb zumeist auch dann noch ein lebhafter, wenn sich körperliche Zeichen von alimentärer Dystrophie zeigten, wie Haarausfall, Knötchenbildung, Ekzem, Conjunctivitis usw. Erst wenige Tage vor dem Tode verhielten sich die Männchen gegenüber Weibchen indifferent. Über den Geschlechtstrieb der Weibchen lassen sich leider keine bestimmten Angaben machen.

Zu den einzelnen Versuchen wurden ausschliesslich gesunde und kräftige, vollkommen geschlechtsreife Ratten verwendet. Sie waren 3—12 Monate alt. Zunächst wurden je ein Männchen und je ein Weibchen gemeinsam untergebracht und gefüttert. Diese Versuchsanordnung hatte den Übelstand, dass wiederholt eines der beiden Tiere vom anderen getötet und angefressen wurde. Dadurch sind eine ganze Reihe von Versuchen unverwertbar geworden. Später wurde das Männchen nur für einige Zeit zum Weibchen gesetzt. Es kam auch dabei vor, dass eines der Tiere verletzt wurde. Ein Weibchen hatte die Gewohnheit, sich zunächst ganz ruhig zu verhalten. Plötzlich stürzte es sich auf das Männchen und biss es in die Seite des Halses. Stets war die Karotis durchbissen. Der Tod folgte fast augenblicklich

1) Verklebte Augen. 2) Grosse Auswüchse an den Ohren. 3) Vollständig gelähmt.

durch Verblutung. Wiederholte Versuche endeten immer gleich. Dabei liess das Weibchen die Leiche immer unberührt.

Obwohl die Käfige der Tiere geräumig waren, und ihre Pflege in jeder Beziehung die beste war, brachten wir doch die meisten Ratten von Zeit zu Zeit in grosse Laufkäfige (über 1 m lang und 50 cm breit). Es ist bekannt, dass besonders eingefangene Tiere sich in engen Käfigen oft nicht fortpflanzen. Bei den domestizierten, weissen Ratten ist dieser Einfluss wohl kaum vorhanden. Wir wollten jedoch, trotz zahlreicher Kontrollversuche, wobei normal ernährte Ratten sich in den gleichen Käfigen stark vermehrten, in jeder Beziehung möglichst günstige Bedingungen schaffen.

Gewöhnlich wurden die Fortpflanzungsversuche mit einer ganzen Reihe von Pärchen zugleich vorgenommen. Der ganze Raum hallte vom Geschrei der Ratten wieder. Wurden Begattungen beobachtet, so wurde dies notiert. Von 175 Rattenweibchen, die mehr als 5 Wochen geschliffenen Reis erhalten hatten, warfen trotz wiederholter Begattung nur 14 Tiere Junge.

1. Weisses Weibchen, 6 Monate alt (Nr. 501). Es hatte im Alter von 3 Monaten acht Junge geworfen. Sie verdoppelten nach 4 Tagen ihr Anfangsgewicht und entwickelten sich alle normal. Das Tier erhielt 6 Wochen lang ausschliesslich geschliffenen Reis. Das Körpergewicht blieb während der ganzen Fütterungsperiode nach anfänglicher Abnahme (es sank von 156 auf 145 g) auf der gleichen Höhe.

Das zur Begattung zugegebene Männchen (Nr. 601) war eine 6 Monate alte weisse Ratte. Auch sie hatte 6 Wochen lang ausschliesslich Reis erhalten. Vor der Reisperiode hatte es ein normal ernährtes Weibchen mit Erfolg begattet und während der Reisperiode nach dreiwöchentlicher Fütterung mit Reis ohne Erfolg eine Ratte, die 8 Wochen lang nur Reis als Nahrung erhalten hatte.

Weibchen Nr. 501 warf nach normaler Tragzeit sechs Junge. Sie verdoppelten ihr Anfangsgewicht nach 6 Tagen. Das weitere Wachstum vollzog sich sehr langsam. Nach 4 Wochen waren die jungen Tiere nur sehr spärlich behaart. Sie wurden, um sie vor Kälte zu schützen, stets in Watte eingepackt und ausserdem in der Nähe des Heizkörpers aufbewahrt. Die Temperatur der Umgebung war nie unter 18° C. Zwei Tiere starben im Alter von 8 Wochen an Entkräftung. Die vier anderen wurden 60, 62, 65 und 70 Tage alt. Das Futter der jungen Tiere bestand nach der Säuglingsperiode aus Kleie, Reis und Karotten.

2. Schwarz-weisses Weibchen (Nr. 505), 8 Monate alt. Bis zur Reisperiode keine Schwangerschaft. Nach 2 Monaten ausschliesslicher Reisfütterung wurde das Tier mit einem schwarz-weissen, 2 Monate alten Männchen zusammengebracht, das seit 6 Wochen ausschliesslich Reis erhalten hatte. Eine Befruchtung trat nicht ein, obwohl wieder-

holt Begattung stattgefunden hatte. Unter dem Mikroskop war lebhaftere Bewegung der Spermatozoen zu beobachten. Im 4. Monat der Reisperiode wurde das weisse Männchen Nr. 660 zugelassen. Es hatte normale Kost erhalten. Nach normaler Tragzeit warf das Versuchstier acht Junge. Sie wurden nicht gewogen, weil wiederholt durch die Wegnahme der Jungen Störungen im Säugegeschäft eingetreten waren. Nach 26 Tagen krochen die Jungen zum erstenmal aus ihrem Nest hervor. Sie waren im Vergleich zu normalen Ratten des gleichen Alters auffallend mangelhaft behaart. Sie waren auch im übrigen entschieden nicht ihrem Alter entsprechend entwickelt. Die jungen Tiere wurden bis zum Alter von 8 Wochen der Obhut der Alten überlassen. Nur zur Fütterung wurden sie entfernt. Sie erhielten Milch und ausserdem Kleie + Roggenkörner. Zwei Tiere starben kurz nach ihrer Isolierung. Beide waren stets sehr hinfällig gewesen. Die sechs übrigen wurden in zwei Gruppen getrennt. Die eine Gruppe erhielt ausschliesslich Reis. Die andere bekam Reis + Milch + Kleie. Die Reistiere starben nach 3, 4 und 6 Wochen.

Die Milch-Reis-Kleietiere, die zusammen in einem Käfig untergebracht waren — es waren zwei Weibchen und ein Männchen —, zeugten nach 8 resp. 10 Wochen vier (Wurf A) resp. fünf Junge (Wurf B). Obwohl die drei Versuchstiere sich anscheinend ganz normal entwickelt hatten, erwiesen sich die Nachkommen als hinfällig. Vom Wurf A starben zwei Junge nach 8 Tagen und vom Wurf B ein Tier.

Die Ratten des Wurfes A wurden mit gleichalterigen Ratten aus einem „normalen“ Wurf zusammengebracht, und zwar, nachdem sie 10 Wochen alt geworden waren. Die Nahrung bestand ausschliesslich aus geschliffenem Reis. Die Ratten des Wurfes A starben nach 48 resp. 56 Tagen. Die Nachkommen der normal ernährten Ratten wurden 121 resp. 157 Tage alt.

Die Ratten des Wurfes B wurden in zwei Gruppen geteilt. Zwei Tiere erhielten ausschliesslich Reis, und zwar vom 100. Lebenstage an. Zuvor waren die Tiere mit Milch, Kleie und Roggenkörnern gefüttert worden. Sie lebten bei der Reiskost 65 resp. 86 Tage. Die beiden anderen Tiere, ein Weibchen und ein Männchen, wurden mit gewöhnlichem Rattenfutter: Möhren, Kleie, Getreidekörner, aufgezogen. Sie wuchsen ganz normal und vermehrten sich in normaler Weise. Die Nachkommenschaft — acht kräftige Tiere — wurde vom 3. Monat an auf Reiskost gesetzt. Sie starben nach 101, 108, 156, 176, 180, 182, 201 und 230 Tagen. 45 Tage nach Beginn der Reiskost wurden zu den Weibchen Männchen aus dem gleichen Wurf gebracht und 30 Tage später normal ernährte Männchen. Es kam in keinem Falle zur Schwangerschaft.

Dazu ist noch zu bemerken, dass man bei Ratten sich nicht darauf

verlassen darf, ob Junge geworfen werden oder nicht. Man muss vielmehr die Tiere sorgfältig beobachten und vor allem auch die Milchdrüsen untersuchen. Es kommt gerade bei einseitiger Ernährung der Versuchstiere ganz besonders häufig vor, dass die Mütter die eben geborenen Jungen verzehren. Unter diesen Umständen kann sehr leicht eine vorhandene Schwangerschaft der Beobachtung entgehen.

3. Weisses Weibchen (Nr. 517), 10 Monate alt. Zwei normale Schwangerschaften mit zehn resp. acht Jungen vor der Reisperiode. 8 Wochen nach Beginn der Reisperiode von schwarz-weissem Männchen (Nr. 712) (ca. 6 Monate alt) wiederholt begattet. Männchen Nr. 712 hatte 4 Wochen ausschliesslich Reis erhalten. Nach normaler Tragzeit warf das Tier sechs Junge. Sie wurden innerhalb von 4 Tagen von der Mutter aufgezehrt.

14 Tage später wurde das Männchen Nr. 712 wieder zugelassen. Eine Schwangerschaft trat nicht ein.

4. Schwarz-weisses Weibchen (Nr. 845), 4 Monate alt. Sehr kräftiges Tier. War noch nicht schwanger gewesen. 7 Wochen nach Beginn der Reisperiode mit Männchen Nr. 712 zusammengebracht. Dieses hatte 9 Wochen ausschliesslich Reis erhalten. Nach normaler Tragzeit vier Junge — möglicherweise sind Junge aufgefressen worden! Die Nachkommen erreichten nur ein Alter von 2 resp. 3 Wochen. Sie nahmen vom 6. Lebenstage an nicht mehr zu.

5. Weisses, kräftiges, 1 Jahr altes Weibchen (Nr. 956). Es hatte vor der Reisperiode zwei normale Schwangerschaften mit lebensstüchtiger Nachkommenschaft durchgemacht. Mit schwarz-weissem Männchen Nr. 65 — 6 Wochen Reiskost — zusammengebracht, warf das Versuchstier sieben Junge. Zuerst entwickelten sich die Tiere ganz normal. Nach etwa 6 Tagen liess die Gewichtszunahme zu wünschen übrig. Auch blieb das Haarkleid der Kleinen in der Entwicklung zurück. Nach 4 Wochen hatten die Jungen noch keine Selbständigkeit. Sie verkrochen sich immer unter die Alte. Die Zähne blieben merkwürdig weich. Die Schneidezähne wuchsen bei vier Tieren so stark, dass die Futteraufnahme erschwert war. Die Zähne wurden gestutzt. Trotz sorgsamster Pflege und gutem Futter: Kleie + Getreidekörner + Hefe + 2 ccm Milch pro Tag gelang es nicht, die Nachkommenschaft am Leben zu halten. Das älteste Tier wurde 6 Wochen alt.

6. Schwarz-weisses; sehr kräftiges Weibchen (Nr. 54), Alter 6 Monate. Begattung 4 Wochen nach Beginn der Reisfütterung. Vater: schwarz-weisses Tier, Alter 1 Jahr. Immer normale Kost. Nach normaler Tragzeit acht kräftige Junge.

Die Jungen entwickelten sich in den ersten 8 Tagen ganz normal. Von da ab erfolgte die Gewichtszunahme unregelmässig. Es wurde

allerdings absichtlich nicht der ganze Wurf gewogen, sondern nur ein bestimmtes, kenntlich gemachtes Tier. 4 Wochen nach erfolgter Geburt wurden die Jungen von der Mutter getrennt. Es gelang nicht, diese nochmals zu schwängern, obwohl auch Männchen zugelassen wurden, die normale Kost erhalten hatten.

Die Jungen wurden sehr sorgfältig gepflegt. Sie erhielten als Nahrung zunächst Kleie + Getreidekörner. Sie gediehen dabei nicht. Zusatz von 2 ccm Milch pro Tag hatte eine sehr günstige Wirkung. Das Wachstum der Jungen vollzog sich in normalen Grenzen. Zusatz von Hefe oder von Hefeextrakten (alkoholische Auszüge) wirkten bei einigen Tieren (drei) gar nicht, bei den übrigen wurde das Wachstum entschieden beschleunigt. Alle acht Tiere wurden im Alter von 2 Monaten zur Weiterzucht verwendet. Die drei Männchen wurden mit Weibchen „normaler“ Herkunft zusammengebracht, und zu den fünf Weibchen wurden normal ernährte Männchen gebracht. In allen Fällen kam es zur Schwangerschaft und zu normalen Nachkommen. Einzelne davon wurden auf ausschliessliche Reiskost gesetzt. Die Lebensdauer war die normaler Tiere.

7. Weisses, 8 Wochen altes Weibchen (Nr. 808). 8 Wochen Reiskost. Männchen, schwarz-weiss (Nr. 445), 6 Wochen Reiskost. Nach normaler Schwangerschaft drei Junge. Alle wurden noch am gleichen Tage verzehrt.

8. Schwarz-weisses, kräftiges Weibchen (Nr. 919), 10 Wochen alt. 9 Wochen Reiskost. Männchen (Nr. 555), schwarz-weiss, 10 Wochen Reiskost. Sechs Junge. Nach 8 Tagen wurde festgestellt, dass alle aufgezehrt waren.

9. Weisses, starkes, 6 Monate altes Weibchen (Nr. 707). 8 Wochen Reiskost. Männchen (Nr. 101), weiss, 10 Monate alt. 10 Wochen Reiskost. Nachkommenschaft: sechs Junge. Sie wurden alle nur 4 Wochen alt. Von Anfang an war das Wachstum stark gestört. Die Behaarung war sehr dünn.

10. Schwarz-weisses Weibchen (Nr. 765), 8 Monate alt. Hatte vor der Reisperiode zwei normale Schwangerschaften gehabt mit gesunder Nachkommenschaft. Nach 6 Wochen Reiskost Begattung durch weisses Männchen (Nr. 575), 4 Monate alt, 6 Wochen Reiskost. Nach normaler Tragzeit drei Junge. Sie entwickelten sich nicht normal. Zwei Tiere starben im Alter von 5 und das dritte im Alter von 10 Tagen.

11. Weisses Weibchen (Nr. 845), 10 Monate alt. Vor der Reisperiode drei normale Schwangerschaften mit acht, zehn und neun gesunden Nachkommen. 4 Wochen ausschliessliche Reiskost. Männchen (Nr. 67), 8 Monate alt, 4 Wochen Reis. Nach normaler Schwangerschaft vier Junge. In den ersten 10 Tagen anscheinend normale Entwicklung (die Gewichtszunahme wurde nicht verfolgt),

dann Stillstand im Wachstum. Die spärlich behaarten, kleinen Tiere machten im Alter von 4 Wochen den Eindruck von etwa 14 Tage alten Ratten. Durch Zugabe von Milch zur Kleie-Roggenkorn-Nahrung gelang es, das Wachstum zu bessern. Zusatz von fein zerhacktem Spinat und von Kohl hatte einen besonders günstigen Einfluss. Alle vier Tiere konnten aufgezogen werden. Im Alter von 2 Monaten konnten sie nicht von gleichalterigen, normalen Tieren unterschieden werden. Auffallenderweise gelang es nicht, von zwei darunter befindlichen Weibchen Nachkommenschaft zu erhalten. Sie blieben steril. Sie starben im Alter von 2 Jahren. Ein Weibchen gebar zweimal, und zwar einmal drei und einmal vier Junge. Das Männchen des Wurfes erwies sich mit einem normalen Weibchen als fortpflanzungsfähig.

12. Schwarz-weißes Weibchen (Nr. 697), Alter 4 Monate. Noch keine Schwangerschaft. 9 Wochen Reismahlung. Männchen (Nr. 369), weiss, 6 Monate alt, 3 Monate Reismahlung. Sechs Junge. Sie starben alle innerhalb von 8 Tagen nach der Geburt.

13. Schwarz-weiße Ratte (Nr. 26), ca. 4 Monate alt. Zwei Schwangerschaften mit acht und sieben Jungen vor der Reisperiode. Von weissem Männchen B unbekanntes Alters begattet. Männchen B war normal ernährt. Am 68. Reistag vier Junge. Sie entwickelten sich zuerst gut, dann blieben sie im Wachstum immer mehr zurück. Am 98. Reistag wurden sie von der Mutter getrennt. Sie starben 1 Woche darnach trotz sorgfältiger Pflege.

14. Schwarz-weiße Ratte (Nr. 81), ca. 4 Monate alt. War vom 16. bis 24. April mit Männchen Nr. 163 zusammen. Alter 6 Monate. Männchen Nr. 163 bekam seit 4 Wochen geschliffenen Reis. Am 51. Reistag zehn Junge, fünf starben am folgenden Tag und der Rest 2 Tage nach der Geburt.

Bei einer Reihe von weiteren Versuchen wurden Männchen, die bis zu 200 Tagen ausschliesslich Reis erhalten hatten, mit normal ernährten, geschlechtsreifen Weibchen zusammengebracht. Es zeigte sich, dass unter 17 solchen Versuchen die Männchen in etwa 60% noch fortpflanzungsfähig waren. In etwa 10% der Fälle schien der Geschlechtstrieb erloschen zu sein. In 30% der Fälle lag Sterilität vor. Um sicher zu gehen, wurden derartige Männchen mit mehreren Weibchen zusammengebracht. Ferner wurden die nicht befruchteten Weibchen zu normalen Männchen gesetzt und festgestellt, dass sie schwanger wurden. Ferner wurden Weibchen, die über 10 Wochen mit Reis gefüttert worden waren, mit normal ernährten Männchen zusammengebracht. Der Erfolg war unter 26 Fällen nur sechsmal positiv. In allen diesen Fällen erwiesen sich die Neugeborenen als nicht lebensfähig. Leider sind diese so wichtigen Versuche noch nicht

zahlreich genug. Es fehlt mir auch noch trotz reicher Erfahrung auf dem Gebiete der Rattenzucht ein Einblick in die Häufigkeit der Sterilität bei Ratten unter gewöhnlichen Verhältnissen. Bemerken möchte ich noch, dass im allgemeinen die Männchen 8—14 Tage bei den Weibchen belassen wurden.

Aus den vorliegenden Beobachtungen ergibt sich mit Bestimmtheit, dass die ausschliessliche Ernährung mit geschliffenem Reis einen tiefgehenden Einfluss auf die Fortpflanzungsfähigkeit und ferner auf die Lebens- und Entwicklungsfähigkeit der Nachkommenschaft ausübt. Schon nach wenigen Wochen der Reisperiode ist ein ungünstiger Einfluss unverkennbar. Er trifft offenbar die Weibchen früher und stärker als die Männchen.

Die vorliegenden Versuche sind nicht so ausgebaut, wie geplant war. Einmal müssen noch viel mehr Versuche angestellt werden. Dann ist es auch notwendig, die Tiere anatomisch genau zu studieren. Vor allem müssen die Geschlechtsdrüsen untersucht werden. Es wird nicht leicht sein, diese Versuche wieder in Gang zu bringen, weil ich alle meine Zuchttiere eingehen lassen musste. Ich hoffe jedoch, in nicht allzu ferner Zeit, die geplanten Versuche so durchführen zu können, dass ein festes Fundament für weitere Fragestellungen entsteht.

Dritte Gruppe: Versuche über die Lebensdauer von Ratten, die von Müttern abstammten, die ausschliesslich mit geschliffenem Reis ernährt worden waren, bei Reiskost.

Die Zahl der hierher gehörenden Versuche ist leider gering, weil, wie schon erwähnt, die meisten Nachkommen von Ratten, die ausschliesslich mit geschliffenem Reis ernährt worden waren, nach kurzer Zeit zugrunde gingen. Es liegt im vorstehenden Teil bereits Material zur Beantwortung der Frage nach der Lebensdauer von Ratten, die von Müttern abstammten, die ausschliesslich mit geschliffenem Reis ernährt worden sind und die selbst Reis erhielten, vor. Zu den folgenden Versuchen wurden Ratten verwendet, die unmittelbar vor Beginn der Reiskost tragend geworden waren.

Schwarz-weiße Ratte Nr. 376 warf am 18. Tage der Reiskost zehnte Junge. Zwei davon starben nach 14 Tagen. Die übrigen entwickelten sich in den ersten 14 Tagen ganz normal. Dann wurde das Wachstum immer langsamer. Die Behaarung nahm nicht mehr recht zu. Nachdem die Tiere 4 Wochen alt geworden waren, wurden sie von der Mutter entfernt und nunmehr mit Milch, Kleie und Getreidekörnern aufgezogen. Die Tiere (Wurf A) erholten sich zusehends. Die Behaarung nahm zu, und das Gewicht vermehrte sich.

Am 60. Lebenstage wurden die Tiere auf Reiskost gesetzt. Sie erreichten ein Alter von 76, 85, 91, 92, 96, 98, 101 und 103 Tagen.

Weisse Ratte Nr. 712 warf am 18. Tage der Reisfütterung sechs Junge. Sie erschienen zum erstenmal am 24. Lebenstage ausserhalb des Nestes. Sie waren gegenüber Altersgenossen in der Entwicklung zurückgeblieben. Sie wurden bis zum Ende der 4. Woche bei der Mutter gelassen und dann von ihr getrennt (Wurf B). Sie erhielten zunächst Milch, Kleie und Roggenkörner. Im Alter von 10 Wochen wurden sie auf Reiskost gesetzt. Ein Tier starb nach 3 Tagen. Die übrigen erreichten ein Alter von 35, 61, 76 und 93 Tagen.

Weisse Ratte Nr. 361 warf am 17. Tage der Reisperiode acht Junge, von denen drei während der Säuglingsperiode zugrunde gingen. Die Jungen entwickelten sich in den ersten 14 Tagen ganz gut, um dann in der Gewichtszunahme bedeutend gegenüber normalen Tieren zurückzubleiben. Sie wurden am Ende der 4. Woche von der Mutter getrennt und 14 Tage lang mit Milch, Kleie und Roggenkörnern gefüttert. Dann wurden sie (Wurf C) auf Reiskost gesetzt. Sie erreichten ein Alter von 22, 38, 58, 81 und 91 Tagen.

Schwarzweisse Ratte Nr. 634 warf am 20. Reistage acht Junge. Sie erschienen am 25. Tage zum erstenmal ausserhalb des Nestes. Sie waren ihren Altersgenossen gegenüber in der Entwicklung zurückgeblieben. Zunächst erhielten sie von der 4. Woche an Milch, Kleie und Roggenkörner. Im Alter von 8 Wochen wurden sie (Wurf D) isoliert und auf Reiskost gesetzt. Sie starben am 24., 42., 56., 60., 68., 77., 88. und 93. Lebenstage.

Die Zahl der Beobachtungen ist noch nicht zahlreich genug, um endgültige Schlüsse aus ihnen ziehen zu können. Auffallend ist, dass die Tiere alle nur ein beschränktes Alter erreichten. Es waren gleichzeitig Altersgenossen von ihnen auf Reiskost gesetzt worden, die von Eltern stammten, welche in normaler Weise gefüttert worden waren. Die betreffenden Ratten sind nicht gewogen worden; es wurde nur die Lebensdauer bestimmt. Im ganzen kamen sechs Würfe zum Vergleich. Vom ersten Wurf starben die Tiere nach 135, 160, 185, 191 Tagen. Der Wurf bestand aus sechs Tieren. Beim zweiten Wurf lebten die Tiere bis zum 110., 125., 152., 168. und 186. Tage. Zur Beobachtung kamen acht Tiere. Der dritte Wurf hatte folgendes Ergebnis: die sieben untersuchten Tiere starben am 96., 112., 154., 160. und 171. Tage. Beim vierten Wurf, der aus sechs Tieren bestand, wurden die folgenden Alter erreicht: 86, 124, 136, 140 Tage. Der fünfte Wurf bestand aus neun Tieren. Sie starben während der ausschliesslichen Fütterung mit Reis am 76., 84., 105., 124., 136., 150. und 163. Tage. Der sechste

Wurf umfasste fünf Tiere. Die Todestage sind: 50., 78., 86., 124. und 160. Tag.

Es sind somit die Nachkommen normal ernährter Ratten bei der Fütterung mit geschliffenem Reis bedeutend länger am Leben geblieben als die Nachkommen der Reistiere, obwohl die Befruchtung vor der Reisperiode stattgefunden hatte. Diese Beobachtungen müssen selbstverständlich noch bedeutend erweitert werden.

Ver-suchs-tag	Körper-gewicht in Gramm	Ver-suchs-tag	Körper-gewicht in Gramm	Ver-suchs-tag	Körper-gewicht in Gramm	Ver-suchs-tag	Körper-gewicht in Gramm
---------------	-------------------------	---------------	-------------------------	---------------	-------------------------	---------------	-------------------------

Wurf A.

Ratte 200 (weiss-schwarz, ♂ O₁).

Beginn des Versuchs: 9. Februar 1916.

Futter: Geschliffener Reis.

1	103,0	27	99,0	56 ¹⁾	89,0	84	81,0
10	102,0	34	94,0	63	88,0	91	73,0
13	100,0	41	91,0	70	87,5	98 ²⁾	64,0
20	101,0	48	90,0	77	88,0	101	†

Ratte 201 (schwarz-weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 9. Februar 1916.

Futter: Geschliffener Reis.

1	105,0	25	98,5	53	82,5	78	81,0
8	100,0	32	97,5	58	82,5	85	69,0
11	96,0	39	94,0	64	85,0	91 ³⁾	†
18	98,0	46	87,0	71	81,5		

Ratte 202 (schwarz-weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 9. Februar 1915.

Futter: Geschliffener Reis.

1	105,0	22	101,0	44	111,0	67	108,0
4	110,0	25	105,0	49	110,0	70	108,0
7	110,0	28	105,0	52	110,0	73	107,0
10	87,0	31 ⁴⁾	107,0	55	108,0	76	†
13	89,0	33	110,0	58 ⁵⁾	105,0		
16	98,0	36	109,0	61	106,0		
19	99,0	40	107,0	64	107,5		

Ratte 203 (schwarz-weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 9. Februar 1916.

Futter: Geschliffener Reis.

1	93,0	25	86,5	53	76,0	78	65,5
8	90,0	32	84,5	58	72,5	85	†
11	87,5	39	83,5	64	68,0		
18	87,0	46	76,0	71 ⁶⁾	66,5		

1) Bei 208 ♀ bis zum 5. April ohne Erfolg. 2) Verklebte Augen. 3) Conjunctivitis. 4) Struppiges Fell. 5) Auswüchse am Schwanz. 6) Verklebte Augen.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm
Ratte 204 (schwarz-weiss, ♀).							
Beginn des Versuchs: 9. Februar 1916.							
Futter: Geschliffener Reis.							
1	145,0	30	135,0	57 ¹⁾	127,0	85	113,0
9	140,0	37	138,0	64	122,0	92	112,0
16	140,0	44	132,0	71	119,5	96	†
23	131,0	51	127,0	78	115,0		

Ratte 205 (schwarz-weiss, ♀).
Beginn des Versuchs: 9. Februar 1916.
Futter: Geschliffener Reis.

1	88,0	30	84,0	57 ³⁾	68,0	85 ⁴⁾	61,0
9	84,0	37	79,0	64	62,0	92	61,0
16	89,0	44	74,0	71	58,5	99	52,5
23	85,0	51 ²⁾	70,0	78	61,0	103	†

Ratte 206 (schwarz-weiss, ♀).
Beginn des Versuchs: 9. Februar 1916.
Futter: Geschliffener Reis.

1	110,5	23	126,0	50	107,0	77	94,5
8	108,0	29	91,0	56 ⁵⁾	110,0	84	81,0
9	108,0	36	105,0	63	109,0	91	72,0
16	113,0	43	107,0	70	106,0	98	†

Ratte 207 (schwarz-weiss, ♀).
Beginn des Versuchs: 9. Februar 1916.
Futter: Geschliffener Reis.

1	115,0	28 ⁹⁾	84,0	52	90,0	88 ¹³⁾	—
8 ⁷⁾	110,0	29 ¹⁰⁾	—	57	93,0	91	63,0
10	105,5	30 ¹¹⁾	—	63	83,0	92	†
17	109,5	31 ¹²⁾	93,0	70	77,5		
24	119,0	38	96,0	77	80,0		
27 ⁸⁾	—	45	95,0	84	77,0		

1) Bei 202 ♂ Q₁ vom 1.—6. April. 2) Rechtes Auge verklebt. 3) Bei 203 ♂ R₁ vom 1.—6. April. 4) Rechtes Auge entzündet. 5) Mit ♂ 199 M₁ zusammen. 6) Verklebte Augen. 7) Mit ♂ 809 zusammen. 8) 5 Junge. 9) 5 Junge = 22,5 g. 10) 3 Junge †. 11) 1 Junges †. 12) 1 Junges †. 13) Verklebte Augen, matt, gelähmt.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm
-----------------------	--------------------------------	-----------------------	--------------------------------	-----------------------	--------------------------------	-----------------------	--------------------------------

Wurf B.

Ratte 74 (weiss).

Beginn des Versuchs: 14. Februar 1915.

Futter: Geschliffener Reis.

1	149,0	20	144,0	39 ¹⁾	134,0	64	127,5
2	144,0	23	147,0	43	137,0	67	122,0
5	139,0	26	147,0	47	136,0	70	120,0
8	140,0	29	144,0	52	133,0	73	112,0
11	142,0	32	143,0	55	132,0	76	†
14	141,0	35	137,0	58	132,0		
17	143,0	37	137,0	61	133,0		

Ratte 75 (weiss).

Beginn des Versuchs: 14. Februar 1915.

Futter: Geschliffener Reis.

1	167,0	11	168,0	20	149,5	29	152,0
2	162,0	14	163,0	23	162,0	32 ²⁾	149,0
5	170,0	17	163,0	26	160,0	35	†
8	168,0						

Ratte 76 (weiss).

Beginn des Versuchs: 14. Februar 1915.

Futter: Geschliffener Reis.

1	159,0	37	185,0	69	185,0	82	177,0
2	168,0	40	177,0	70	197,0	83	172,0
5	174,0	43	190,0	71	197,0	84	170,0
8	167,0	48	195,0	72	188,0	85 ⁴⁾	160,0
11	176,0	53	200,0	73	193,0	86	152,0
14	175,0	56	210,0	74	185,0	87	150,0
17	183,0	59	225,0	75	185,0	88	166,0
20	182,0	62	246,0	76	179,0	89	156,5
23	185,0	64 ³⁾	201,0	77	185,0	90	140,0
26	190,0	65	202,0	78	176,0	93	†
29	186,0	66	205,0	79	175,0		
32	188,0	67	204,0	80	172,0		
35	187,0	68	192,0	81	175,0		

Ratte 71 (weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 14. Februar 1915.

Futter: Geschliffener Reis.

1	159,0	20	155,0	35	153,0	50	150,0
5	160,0	23	157,0	38 ⁵⁾	165,0	53	142,0
9	177,0	26	155,0	41	160,0	56	144,0
14	160,0	29	152,0	44	155,0	59 ⁶⁾	127,0
17	166,0	32	155,0	47	150,0	61	†

1) Auswüchse an Nase, Ohren und Schwanz. 2) Krämpfe. 3) Fell lichtet sich. 4) Grosse Auswüchse an Nase und Ohren 5) Haarausfall. 6) Auswüchse an den Ohren.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm
Ratte 73 (weiss, ♀).							
Beginn des Versuchs: 14. Februar 1915.							
Futter: Geschliffener Reis.							
1	137,0	15	131,0	29	119,0	43	117,0
2	135,0	16	130,0	30	119,5	44	118,0
3	136,0	17	129,0	31	122,5	45 ¹⁾	117,0
4	134,5	18	130,0	32	122,0	46	115,0
5	133,0	19	129,0	33	122,5	47	115,0
6	134,0	20	127,0	34	70,0	48	114,0
7	135,0	21	128,5	35	123,0	49	115,5
8	130,5	22	126,0	36	121,0	50	114,0
9	132,0	23	122,0	37	114,5	51	114,0
10	131,0	24	126,0	38	120,0	52	112,0
11	132,5	25	125,5	39	120,0	53	112,0
12	131,0	26	124,0	40	117,0	56	109,0
13	130,0	27	122,5	41	115,0	59	92,0
14	131,0	28	118,0	42	116,0	61	†

Wurf C.

Ratte 36 (weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 18. Februar 1915.

Futter: Geschliffener Reis.

1	78,0	25	138,0	44	129,0	70	135,0
4	88,0	28	148,0	49	130,0	73	135,0
7	98,0	31	115,0	52 ²⁾	130,0	76	140,0
10	109,0	33	112,0	55	130,0	79	137,0
13	115,0	34	114,0	58	131,0	82	139,0
16	121,0	35	118,0	61	130,0	85	135,0
19	125,0	36	118,0	64	132,0	88	118,0
22	130,0	40	127,0	67	135,0	91	†

Ratte 36 (weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 18. Februar 1915.

Futter: Geschliffener Reis.

1	75,0	14	77,0	23	72,0	32	67,0
5	76,0	17	80,0	26	74,0	35 ³⁾	64,0
9	77,0	20	76,0	29	68,0	38	†

Ratte 34 (weiss, ♂).

Beginn des Versuchs: 18. Februar 1915.

Futter: Geschliffener Reis.

1	76,0	7	80,0	13	80,5	19	77,0
2	78,0	8	78,0	14	79,0	20	73,5
3	79,0	9	78,0	15	78,5	21	66,5
4	79,5	10	79,0	16	78,0	22	†
5	77,5	11	80,0	17	78,0		
6	80,0	12	80,0	18	77,0		

1) Fellpflege lässt nach. 2) Knötchen am Schwanz. 3) Auswüchse an den Ohren.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm
Ratte 35 (weiss, ♀).							
Beginn des Versuchs: 18. Februar 1915.							
Futter: Geschliffener Reis.							
1	92,0	14	94,0	29	100,0	43	95,0
2	87,0	17	95,0	32	95,0	47	87,0
5	91,0	20	91,0	35	95,0	52	80,0
8	89,0	23	92,0	37	92,0	55 ¹⁾	72,5
11	90,0	26	97,0	39	91,0	58	†

Ratte 36 (weiss, ♀).							
Beginn des Versuchs: 18. Februar 1915.							
Futter: Geschliffener Reis.							
1	78,5	17	90,0	33	92,5	49	89,0
2	81,0	18	90,0	34	93,0	50	90,0
3	80,5	19	91,0	35	95,0	51	91,0
4	82,5	20	91,0	36	95,0	52	89,5
5	82,0	21	94,5	37	90,0	53	90,0
6	85,0	22 ²⁾	93,0	38	89,0	56	86,0
7	87,0	23	91,0	39	89,0	59	86,0
8	85,5	24	95,0	40	90,0	62	85,0
9	85,5	25	96,0	41	89,5	65	85,0
10	86,5	26	96,0	42	83,5	68	84,0
11	88,5	27	95,5	43	87,0	71	81,5
12	89,5	28	94,0	44	83,0	74	89,0
13	90,0	29	93,0	45	87,0	77	77,0
14	89,5	30	93,5	46	85,5	80	69,0
15	89,0	31	94,0	47	89,0	81	†
16	90,5	32	95,0	48	88,0		

Wurf D.

Ratte 59 (schwarz-weiss, ♂).							
Beginn des Versuchs: 18. Februar 1915.							
Futter: Geschliffener Reis.							
1	147,0	13	144,0	25	141,0	36	130,0
4	148,0	16	150,0	28	136,0	40 ³⁾	125,0
7	135,0	19	145,0	31	132,0	42	†
10	145,0	22	140,0	33	132,0		

Ratte 60 (schwarz-weiss, ♀).							
Beginn des Versuchs: 18. Februar 1915.							
Futter: Geschliffener Reis.							
1	144,0	19	170,0	34	180,0	49	160,0
3	137,0	22	175,0	37	170,0	52	170,0
6	113,0	25	184,0	40 ⁴⁾	175,0	55	172,0
10	142,0	28	190,0	43	175,0	58	150,0
14	157,0	31	190,0	46	160,0	60	†

1) Stark gelichtetes Fell. 2) Mangelnde Fellpflege. 3) Sehr struppiges Fell. 4) Auswüchse am Schwanz.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm
-----------------------	--------------------------------	-----------------------	--------------------------------	-----------------------	--------------------------------	-----------------------	--------------------------------

Ratte 61 (schwarz-weiss, ♂).

Beginn des Versuchs: 18. Februar 1915.

Futter: Geschliffener Reis.

1	135,0	22	130,0	44	130,0	67	118,0
4	137,0	25	131,0	49	126,0	70	120,0
7	137,0	28	130,0	52 ¹⁾	126,0	73	112,0
10	140,0	31	129,0	55	127,0	76	95,0
13	128,0	33	135,0	58	122,0	77	†
16	130,0	36	131,0	61	113,0		
19	127,0	40	130,0	64	117,0		

Ratte 62 (schwarz-weiss, ♂).

Beginn des Versuchs: 18. Februar 1915.

Futter: Geschliffener Reis.

1	125,0	8	162,0	17	143,0	23	145,0
2	126,0	11	136,0	20	145,0	24 ²⁾	†
5	130,0	14	142,0				

Ratte 63 (schwarz-weiss, ♂).

Beginn des Versuchs: 18. Februar 1915.

Futter: Geschliffener Reis.

1	140,5	25	169,0	52	165,0	76	142,0
4	148,0	28	166,0	55	160,0	79	135,0
7	160,0	31	166,0	58 ³⁾	165,0	82	137,0
10	162,0	33	145,0	61	162,0	85	139,0
13	160,0	36	145,0	64	166,0	88	†
16	169,0	40	155,0	67	160,0		
19	178,0	44	159,0	70	160,0		
22	179,0	49	161,0	73 ⁴⁾	140,0		

Ratte 64 (schwarz-weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 18. Februar 1915.

Futter: Geschliffener Reis.

1	126,0	17	160,0	35	152,0	56	127,0
2	130,0	20	159,0	37	145,0	59	122,0
5	132,0	23	165,0	40	140,0	62	120,0
8	142,0	26	160,0	44	109,0	65	107,0
11	149,0	29	164,0	48	115,0	68	†
14	143,0	32	154,0	53 ⁵⁾	122,0		

1) Verklebte Augen. 2) Struppiges Fell. 3) Fell gelichtet. 4) Auswüchse an Ohren und Nase. 5) Conjunctivitis.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm
1	105,0	16	137,0	31	133,0	49	125,0
4	110,0	19	138,0	33	125,0	52	117,0
7	122,0	22	137,0	36	119,0	55	108,0
10	127,0	25	135,0	40 ¹⁾	125,0	56	†
13	130,0	28	130,0	44	125,0		

Ratte 65 (schwarz-weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 18. Februar 1915.

Futter: Geschliffener Reis.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm
1	103,0	29	127,0	53	122,0	77	112,0
5	111,0	32	129,0	56	120,0	80	111,0
9	112,0	35	125,0	59	118,0	86	113,0
14	123,0	38	122,0	62	120,0	89	102,0
17	125,0	41	125,0	65	115,0	93	†
20	127,0	44	118,5	68	116,0		
23	128,0	47	117,0	71	112,0		
26	128,0	50 ²⁾	120,0	74	114,0		

Ratte 66 (schwarz-weiss, ♂).

Beginn des Versuchs: 18. Februar 1915.

Futter: Geschliffener Reis.

b) Versuche mit gewöhnlichem Mais.

Diesen Untersuchungen lagen die gleichen Fragestellungen zugrunde, wie sie bei den Reisversuchen angegeben sind. Die Erfahrungen waren im grossen und ganzen dieselben. Ein grosser Teil der Versuchstiere erreichte bei ausschliesslicher Verfütterung von Mais nur etwa eine Lebensdauer von 40—50 Tagen³⁾. Es gelang jedoch, einzelne Versuchstiere mehr als doppelt so lange am Leben zu erhalten. Das höchste Lebensalter betrug 149 Tage. Auch hier zeigten sich bei den meisten Versuchstieren Erscheinungen von seiten der Haut. Lähmungen oder Krämpfe wurden sehr selten beobachtet. Das Körpergewicht blieb auch hier zumeist während längerer Zeit recht konstant, um dann wenige Tage vor dem Tode rasch abzufallen.

1) Auswüchse an den Ohren. 2) Verklebte Augen.

3) Von diesen Versuchen sind nur einige angeführt und in der Hauptsache die länger dauernden mitgeteilt.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
Ratte 5 (weiss, ♀ 3).					
Beginn des Versuchs: 26. September 1914.					
1	153,4	Futter: Reis	59	136,0	
22	150,8	26. November bis	60	137,0	
29	148,5	15. Dezember ♂ II,	61	137,0	
30	148,0	2.—4. Januar ♂ I,	62	136,0	
31	147,0	3.—4. Februar ♂ II	63	135,5	
32	147,0	Wurde nie	64	133,0	
33	147,5	schwanger	65	129,5	
34	148,0		66	131,0	
35	145,5		67	126,5	
36	145,0		68	132,0	
37	143,0		69	131,0	
38	143,0		70	131,0	
39	145,0		71	132,0	
40	142,0		72	135,0	
41	143,0		73	132,0	
42	143,5	Futter: Mais	74	130,5	
43	142,0		75	132,0	
44	142,0		76	129,0	
45	141,5		77	129,0	
46	144,0		78	132,0	
47	143,5		79	132,0	
48	141,0		80	132,0	
49	141,5		81	130,0	
50	139,0		84	115,0	
51	135,0		85	†	
52	138,5				
53	140,0				
54	137,5				
55	137,0				
56	135,0				
57	134,0				
58	135,0				
Das Versuchstier zeigte zahllose klein.Auswüchse an Schwanz, Ohren und Nase. Die letztere besass einen besonders langen Auswuchs. Die Augen wurden meistens geschlossen gehalten. Auf beiden Augen Conjunctivitis					

Ratte 162 (weiss, ♂ 9).

Beginn des Versuchs: 12. November 1915.

1	185,0	Futter: Mais	56	173,0	
3	193,5		63	170,5	
6	198,5		70	163,0	
9	198,5		77	171,0	
12	197,0		84	153,0	
15	190,5		91	153,0	
18	190,5		98	150,5	
21	190,5		101	—	
28	189,0		105	143,0	
34	—	Ausschlag am	112	145,0	
35	190,5	Nacken	119	142,5	
42	176,5		126	144,0	
49	178,0		133	†	
Ausschlag auf dem Rücken					

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
Ratte 113 (schwarz-weiss, ♀).					
Beginn des Versuchs: 14. August 1915.					
1	87,5	Futter: Mais	55	109,0	
4	83,0	Auswüchse an bei-	58	110,0	
7	86,0	den Ohren und	61	109,0	
10	94,5	am Schwanz	64	110,0	
13	98,0		67	106,0	
16	103,5		70	104,0	
19	110,0		73	105,0	
22	118,0	Kleine borkige	76	103,0	
25	116,5	Stellen an der	79	102,0	
		Nase	82	102,5	Unverändert
26	—	Wenig verändert	85	101,5	
28	115,5		87	100,5	
31	117,0		90	99,0	
34	112,0		93	97,5	
37	110,5		96	93,5	
40	119,0		99	88,0	
43	110,0		102	89,5	
46	109,0		105	77,5	
49	108,0		108	71,0	
52	106,0		109	†	

Ratte 112 (schwarz-weiss, ♂).
Beginn des Versuchs: 14. August 1915.

1	127,0	Futter: Mais	61	137,0	
4	124,0		64	137,0	
7	132,5	Rote Stellen am	67	139,0	
10	142,5	Schwanz	70	138,0	
13	147,5		73	137,0	
16	152,5		76	135,0	
19	159,0		79	137,0	
22	164,0		81	135,5	
25	159,0		84	139,0	Unverändert
26	—	Nase und Ohren	86	139,0	
28	156,0	mit Auswüchsen	89	138,5	
31	158,0	Auswuchs an der	91	134,0	
34	152,5	Nase grösser	94	134,0	
37	152,0		97	134,0	
40	145,5		100	133,5	
43	151,0		103	132,5	
46	148,0		106	133,0	
49	139,0		110	129,0	
52	136,0		117	114,0	Kleine Knötchen am Ohr
55	140,0		121	†	
58	137,0				

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm
Ratte 13 (weiss, ♀ 9).							
Beginn des Versuchs: 26. November 1914.							
Futter: Mais.							
1	145,8	46	146,5	64	142,0	84 ²⁾	138,0
29 ¹⁾	142,5	47	142,0	65	137,0	87	138,0
30	140,0	48	143,0	66	138,0	90	139,0
31	143,5	49	144,0	67	137,0	93	135,0
32	140,0	50	143,0	68	140,0	96	138,0
33	141,0	51	139,0	69	138,0	99	137,0
34	144,0	52	145,0	70	136,0	102	138,0
35	145,0	53	145,0	71	140,0	105	137,0
36	145,0	54	143,0	72	141,0	108	134,0
37	146,0	55	142,0	73	139,0	111	134,0
38	145,5	56	140,5	74	138,0	114	132,0
39	146,0	57	140,5	75	138,0	116	130,0
40	142,5	58	143,5	76	139,0	118	124,0
41	141,5	59	142,0	77	138,5	122	123,0
42	142,0	60	141,0	78	138,0	123	†
43	142,0	61	143,0	79	139,0		
44	142,5	62	139,0	80	139,0		
45	144,0	63	140,5	81	138,0		

Ratte 12 (weiss, ♀ 8).

Beginn des Versuchs: 26. November 1914.

Futter: Bis zum 73. Versuchstage gew. Mais, vom 74. Versuchstage an Natal-Mais.

1	154,5	45	150,0	62	149,0	79	144,0
29 ³⁾	149,5	46	153,0	63	153,0	80	146,0
30	149,0	47	153,0	64	155,0	81	144,0
31	151,5	48	150,0	65	152,0	84 ⁴⁾	145,0
32	148,0	49	153,0	66	148,5	87	144,0
33	150,5	50	150,0	67	150,0	90	142,0
34	153,0	51	146,0	68	150,0	93	139,0
35	151,5	52	152,0	69	148,0	96	143,0
36	150,0	53	150,0	70	142,0	99	142,0
37	150,0	54	151,0	71	145,0	102	133,0
38	151,5	55	151,0	72	147,0	105	123,5
39	154,5	56	147,0	73	145,0	108	110,0
40	154,0	57	147,5	74	142,0	111	106,0
41	154,0	58	148,0	75	145,0	114	94,0
42	154,0	59	149,0	76	145,0	118	†
43	151,5	60	150,0	77	145,0		
44	152,0	61	152,0	78	146,0		

1) 26.—28. Dez. ♂ IV, 3.—4. Febr. ♂ XII, 17.—19. März ♂ VI. Keine Schwangerschaft. 2) Geringfügige Veränderungen an Nase, Ohren und Schwanz. Fell etwas struppig. 3) 26.—28. Dez. ♂ IV, 3.—6. Febr. ♂ IV, Keine Schwangerschaft. 4) An Nase, Ohren und Schwanz geringfügige Veränderungen.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm
-----------------------	--------------------------------	-----------------------	--------------------------------	-----------------------	--------------------------------	-----------------------	--------------------------------

Ratte 11 (schwarz-weiss, ♂ IV).

Beginn des Versuchs: 26. November 1914.

Futter: Mais.

1	200,5	48	200,5	68	214,0	102	172,0
29	198,0	49	203,0	69	205,5	105	170,0
30	199,5	50	203,0	70	202,0	108	162,0
31	198,5	51	197,0	71	200,0	111	163,0
32	197,0	52	207,5	72	204,0	114	160,0
33	197,0	53	201,0	73	202,0	116	146,0
34	199,0	54	203,0	74	201,0	118	150,0
35	199,0	55	204,0	75	197,0	122	148,0
36	197,0	56	201,0	76	204,0	124	144,0
37	196,0	57	202,0	77	203,0	129	145,0
38	196,5	58	204,0	78	200,0	132	142,0
39	201,5	59	205,0	79	205,0	135	148,0
40	201,0	60	207,0	80	201,0	138	144,0
41	201,5	61	209,0	81	200,0	141	145,0
42	200,5	62	209,0	84 ¹⁾	195,0	144	145,0
43	200,0	63	211,0	87	195,0	147	114,0
44	200,0	64	215,0	90	184,0	149	†
45	199,0	65	210,0	93	187,0		
46	200,0	66	210,0	96	179,0		
47	202,0	67	212,0	99	176,0		

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
-----------------------	--------------------------------	-------------	-----------------------	--------------------------------	-------------

Ratte 280 ♂ T₂.

Beginn des Versuchs: 3. Mai 1916.

1	—	Futter: Mais	24	28,5	
3	—		31	32,0	
6	26,0	Bei 279 ♀	38	31,5	
10	26,5		45	31,5	
17	28,5		49	†	

Ratte 279 ♀.

Beginn des Versuchs: 3. Mai 1916.

1	45,0	Futter: Mais	31	46,0	
3	46,0		38	47,5	
6	44,0	Bei 280 ♂ T ₂	45	49,5	
10	46,0		52	44,0	
17	40,5		59	41,0	
24	42,5		65	†	

1) An Nase, Schwanz und den Ohren geringfügige Veränderungen.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
Ratte 23 (weiss, ♀).					
Beginn des Versuchs: 19. Januar 1917.					
1	141,5	Futter: Mais	55	183,0	
6	140,0		62	164,0	
13	156,0		69	168,0	
19	163,5		76	146,5	
27	169,0		83	132,0	
34	174,0		90	121,5	
41	178,5		95	†	
48	177,0				

Auch hier sind Versuche über die Fortpflanzungsfähigkeit der ausschliesslich mit Mais ernährten Ratten ausgeführt worden. Es ergab sich, dass die Weibchen in den meisten Fällen, nachdem sie etwa 4—10 Wochen ausschliesslich mit Mais ernährt worden waren, nur selten schwanger wurden, auch dann nicht, wenn ein Männchen gewählt wurde, das gewöhnliche Nahrung erhalten hatte. Dagegen zeigte es sich, dass die Mais-Männchen auch nach achtwöchiger ausschliesslicher Maisnahrung noch imstande waren, normal ernährte Weibchen zu befruchten. Die Zahl der untersuchten Fälle bei den Maisversuchen war lange nicht so gross wie bei den Reisversuchen. In zwölf Fällen haben wir schwangere Ratten der Maisnahrung ausgesetzt, um zu sehen, welchen Einfluss diese Art der Ernährung auf die Nachkommenschaft hat. Wie das folgende Protokoll — als Beispiel für alle gleichartigen Versuche — zeigt, war die Gewichtszunahme der jungen Tiere nicht normal. Es gelang in keinem Falle, die jungen Ratten längere Zeit am Leben zu erhalten.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
Ratte 163 (weiss, ♀).					
Beginn des Versuchs: 12. November 1915.					
1	121,0	Futter: Mais	20	112,0	Gesamtgewicht d. 9 Jungen 54,8 g
3	125,5		26	103,5	Gesamtgewicht d. 9 Jungen 75,3 g
6	135,0		35	97,0	Gesamtgewicht d. 8 Jungen 74,0 g ¹⁾
9	140,5		43	96,0	Gesamtgewicht d. 7 Jungen 89,5 g ¹⁾
12	147,5		50	—	Gesamtgewicht d. 6 Jungen 85,5 g ¹⁾
13	128,5		4 Junge. Gewicht 7,3 g		
14	106,0		noch 5 Junge		
19	110,5		Gesamtgewicht d. 9 Jungen 30,5 g		

1) Je ein Junges gestorben.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
55	99,0	Gesamtgewicht d. 5 Jungen 70,5 g. Die Jungen ge- trennt. 2 Junge †. Die Jungen be- kamen Mais + Nährhefe	63	101,5	Gewicht d. letzten 3 toten jungen Ratten: 1. 14,0 g 2. 15,5 g 3. 11,8 g
			70	102,0	
			77	101,5	
			84	98,5	
			91	95,5	
			98	90,0	
56	99,5	3 Junge †.	105	88,0	
			112	65,0	
			113	†	

c) Versuche mit Natal-Mais.

In den Protokollen sind nur jene Versuche angeführt, bei denen die Lebensdauer mehr als 70 Tage betrug. Das Verhalten der Tiere war in allen Einzelheiten dasselbe wie bei der Verfütterung von gewöhnlichem Mais, nur wurde der Eindruck gewonnen, dass der Natal-Mais besser vertragen wird als der Mais. Die Fortpflanzungsversuche, die mit besonderen Tieren vorgenommen wurden, deckten sich in ihren Ergebnissen ganz mit den bei der Verfütterung von gewöhnlichem Mais gemachten Erfahrungen.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
Ratte 241 (weiss, ♀).					
Beginn des Versuchs: 28. Februar 1916.					
1	188,0	Futter: Natal- Mais	81	166,0	Knötchen an den Ohren und am Schwanz Dünnes Fell, kran- kes Aussehen, Knötchen an den Ohren
24	—		88	163,5	
25	185,0		95	164,0	
32	187,0		102	160,0	
39	197,0				
46	188,0		109	144,5	
52	182,0		112	†	
60	184,0				
67	177,0				
74	171,0				

Ratte 240 (weiss, ♂ E 2).					
Beginn des Versuchs: 28. Februar 1916.					
1	230,0	Futter: Natal- Mais	74	198,0	Knötchen a. Ohren und Schwanz Kahle Stellen am Halse
24	—		81	188,0	
25	228,0		88	176,0	
32	230,0		95	176,0	
39	227,0		102	187,0	
46	228,0		109	189,5	
52	227,0		116	182,0	
60	218,0		123	179,0	
63	—		130	171,5	
67	204,0		131	†	

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
Ratte 239 (weiss, ♀).					
Beginn des Versuchs: 28. Februar 1916.					
1	160,0	Futter: Natal-	74	147,0	
24	155,0	Mais	81	142,0	
25	150,0		88	139,0	
32	173,0		95	133,0	
33	—	Mit 240 ♂ E ₂	102	141,5	
39	182,0		109	146,5	Das Fell lichtet
45	—	2 Junge †	116	140,5	sich
46	171,0		123	131,0	
52	164,5		130	97,0	Kahle Stellen wer-
60	156,0		137	†	den größer, kran-
67	152,0				kes Aussehen

Ratte 243 (weiss, ♂).					
Beginn des Versuchs: 28. Februar 1916.					
1	176,0	Futter: Natal-	74	150,0	
31	177,0	Mais	81	146,0	
32	170,0		88	140,0	
39	178,0		95	139,5	
46	168,0		102	139,0	Keine Verände-
52	161,0		109	142,0	run-
60	157,0		114	†	
67	151,0				

Ratte 242 (weiss, ♀).					
Beginn des Versuchs: 28. Februar 1916.					
1	192,0	Futter: Natal-	52	200,5	
24	190,0	Mais	60	197,0	
25	191,0		67	192,0	
32	191,0		74	186,0	
39	198,0		81	177,5	Knötchen an den
46	207,0		86	†	Ohren

Ratte 250 (weiss, ♂ K 2).					
Beginn des Versuchs: 28. Februar 1916.					
1	225,0	Futter: Natal-	68	175,0	Knötchen a. Ohren
31	223,5	Mais	75	168,0	und Augen
32	221,0		77	—	Auswüchse, Haar-
33	—	Mit 251 ♀			ausfall
40	204,0		82	161,0	
47	190,0				
52	188,5		84	162,0	
61	182,0		89	163,5	

Ratte 260 (weiss, ♀).					
Beginn des Versuchs: 28. Februar 1916.					
1	168,0	Futter: Natal-	47	171,0	
31	168,5	Mais	52	173,0	
32	167,0		61	165,5	
40	172,0		68	160,0	

Versuchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Versuchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
75	150,0	Frisst wenig	110	141,5	
82	148,0		117	138,0	
89	145,0		124	133,5	
96	143,5		131	126,5	
98	—	Kleine Knötchen	134	†	Auswüchse an Ohren, Nase und Schwanz
103	143,5	an den Ohren			

Ratte 259 (weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 28. Februar 1916.

1	153,0	Futter: Natal-	68	140,0	
31	150,0	Mais	75	131,0	
32	148,0		82	128,0	
40	153,0		89	126,0	
47	154,0		96	118,0	
52	147,5		99	†	
61	146,0				

Ratte 258 ♀.

Beginn des Versuchs: 28. Februar 1916.

1	158,0	Futter: Natal-	53	—	Krankes Aussehen
31	160,0	Mais	61	157,0	
32	160,0	Schleppt Hinter-	68	150,0	
40	164,0	beine nach	75	138,0	
47	164,0		80	†	
52	155,5				

Ratte 256 (weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 28. Februar 1916.

1	196,0	Futter: Natal-	82	165,0	Knötchen an den Ohren
31	194,0	Mais			
33	192,0		89	158,0	Mehrere offene Stellen
40	202,0				
47	200,0		96	144,0	Große Knoten an den Ohren, Augen geschlossen, offene Stellen
52	195,5				
61	193,0				
68	180,0				
75	178,0		103	†	

Ratte 257 (weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 28. Februar 1916.

1	168,5	Futter: Natal-	59	160,0	Knötchen a. Ohren und Nase
31	169,0	Mais	61	161,0	
33	169,0		68	157,0	
40	170,0		75	150,0	Gelähmt
47	168,0		79	†	
52	160,5				

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
Ratte 106 (braun-schwarz, ♂ N ₁).					
Beginn des Versuchs: 16. August 1915.					
1	118,5	Futter: Natal-	77	150,0	
4	117,5	Mais	80	148,0	
7	120,5		83	151,0	
10	123,0		86	146,0	Nicht verändert
14	126,0		89	136,0	
17	135,5		92	139,0	
20	152,0		95	141,5	
23	159,5		98	143,0	
24	—	Auswuchs an der	101	136,0	
26	167,5	Nase	104	126,5	
27	—	Auswuchs an der	107	132,0	
29	170,0	Nase grösser	113	137,5	
32	176,0		118	—	Auswuchs an Nase
35	180,0		120	132,0	weiter gewach-
38	179,0	Nicht verändert	127	131,0	sen
41	173,5		134	138,5	
44	174,0		138	—	Mit ♀ 161 (31. Dez.
47	171,0		141	125,5	1915 bis 5. Jan.
50	169,0		148	118,5	1916)
53	167,0		149	116,0	
56	164,0		155	121,5	
59	165,0		162	121,0	
62	155,0		168	—	Auswuchs an Nase
65	154,0		169	109,5	grösser
68	158,0	Nicht verändert	176	98,5	
71	146,0		178	†	
74	152,0				

Ratte 122 (schwarz-weiss, ♂).

Beginn des Versuchs: 16. August 1915.

1	102,0	Futter: Natal-	59	132,0	
4	106,5	Mais	62	131,5	Nicht verändert
6	—	Auswüchse an den	65	131,0	
		Ohren und an	68	131,0	
8	114,5	der Nase	72	128,0	
11	121,0	Offene Stellen am	75	129,0	
14	126,0	Schwanz	78	128,5	
17	131,0		81	128,5	
20	138,0	Weitere Auswüch-	84	127,5	
23	138,5	se an den Ohren	87	128,0	Nicht verändert
26	138,5	Offene Stellen an	90	128,0	
29	142,5	Nase u. Schwanz	93	129,5	
		unverändert	96	125,0	
32	139,5	Nicht verändert	99	125,0	
35	135,0		102	127,5	
38	136,0		106	125,0	
41	135,0	Nicht verändert	109	120,5	
44	134,0		113	—	Offene Stellen an
47	134,0		115	103,0	Nase grösser
50	131,0		116	102,0	
53	132,0		121	†	
56	133,0				

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
Ratte 123 (weiss, ♀). Beginn des Versuchs: 16. August 1915.					
1	103,5	Futter: Natal-Mais	55	129,0	
4	105,5	Borkige Stellen a.	58	128,0	Nicht verändert
7	112,5	Schwanz, an den	61	133,0	
10	116,0	Ohren und Hin- terpfoten	64	127,0	
13	119,0		67	126,0	
16	122,5		71	126,0	
19	128,0		75	127,0	
22	129,0		78	125,0	
24	—	Am linken Ohr	81	128,0	
25	128,0	grosse Auswüch- se, auch an der Nase	84	128,0	
			87	117,5	
			90	128,0	
28	127,0	Auswuchs an der Nase grösser	93	127,5	
			96	125,0	
31	127,0	Auswuchs an Oh- ren und Nase	99	123,5	
34	125,0	grösser	102	121,5	
37	126,0	grösser	105	118,5	
40	127,0	Knötchen am	108	115,5	
43	127,0	Schwanz, Aus- wuchs an Ohren	114	113,5	
46	127,5	und Nase grösser	121	101,0	
49	128,0		126	†	
52	127,0				

Ratte 164 (weiss, ♀). Beginn des Versuchs: 12. November 1915.					
1	113,5	Futter: Natal- Mais	35	132,5	
3	119,5		42	133,5	
6	134,5		49	134,5	
9	135,0		50	—	Bei ♂ 167 X ₁ (31. Dez. 1915 bis 5. Jan. 1916)
12	132,5		56	138,0	
15	132,5		63	138,5	
18	132,5		70	132,0	
21	133,5		77	126,0	
28	133,5		84	128,0	
30	—	Ausschlag	91	122,0	
34	—	Offene Stellen an den Ohren	97	†	

Ratte 165 (weiss, ♀). Beginn des Versuchs: 12. November 1915.					
1	172,0	Futter: Natal- Mais	50	—	Bei ♂ 166 F (30. Dez. 1915 bis 5. Jan. 1916)
3	183,5		58	180,0	
6	195,0		65	168,5	
9	193,5		72	166,0	
12	195,0		79	158,0	
15	197,0		86	151,5	
18	193,5		93	145,5	
22	191,0		100	138,0	
29	192,0		107	133,5	
36	185,0		114	130,0	
47	185,0		123	124,0	
			128	125,0	
			135	†	

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
Ratte 166 (weiss, ♂ F).					
Beginn des Versuchs: 12. November 1915.					
1	132,5	Futter: Natal-	58	144,0	
3	139,5	Mais	65	132,0	
6	143,5		72	130,5	
9	139,5		79	130,0	
12	139,0		86	125,5	
14	137,0		92	—	Ausschlag
18	134,0		93	125,0	
22	136,0		100	115,0	
29	136,5		107	112,0	
36	134,0		114	102,0	
47	135,0		119	—	Natal-Mais + Hefe
50	—	Mit ♀ 165 (30. Dez. 1915 bis 5. Jan. 1916)	121	†	Augen geschlossen, krank. Aussehen

d) Versuche mit Sojabohnen.

Die zu diesen Versuchen verwandten Sojabohnen stammten aus Ungarn. Wie die beifolgenden Versuchsprotokolle zeigen, erreichten die Versuchstiere ein Lebensalter von 101, 170, 229, 232 und 235 Tagen. Während Ratte Nr. 8 schwere Hauterscheinungen zeigte, blieb Ratte Nr. 7 ganz frei davon. Bei Ratte Nr. 9 und ferner bei Ratte Nr. 79 und 90 fanden sich nur ganz geringfügige Veränderungen. Leider konnten diese Versuche wegen Mangel an Nahrung nicht weiter ausgedehnt werden.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm
-----------------------	--------------------------------	-----------------------	--------------------------------	-----------------------	--------------------------------	-----------------------	--------------------------------

Ratte 7 (schwarz, mit weissem Brustfleck und weissen Füssen, ♂ III).

Beginn des Versuchs: 26. September 1914.

Futter: Sojabohnen.

1	315,0	42	304,5	57	303,0	72	290,0
22	310,0	43	304,0	58	307,0	73	286,0
29	303,0	44	302,0	59	305,0	74	290,0
30	304,0	45	299,0	60	303,0	75	290,0
31	308,0	46	301,0	61	306,0	76	295,0
32	306,5	47	300,0	62	300,0	77	298,0
33	304,0	48	308,0	63	303,0	78	296,0
34	306,5	49	303,0	64	305,0	79	297,0
35	301,0	50	304,0	65	301,0	80	304,0
36	305,0	51	303,0	66	302,0	81	298,0
37	300,5	52	308,0	67	302,0	84	299,0
38	299,0	53	306,0	68	303,0	87	297,0
39	302,0	54	308,5	69	305,0	90	304,0
40	306,0	55	305,0	70	307,0	93	304,0
41	301,0	56	306,5	71	302,0	96	308,0

16*

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm
99	314,0	137	312,0	173	287,0	209	300,0
102	317,0	140	305,0	176	285,0	212	295,0
105	305,0	143	306,0	179	291,0	215	290,0
108	313,0	146	307,0	182	292,0	218	290,0
111	317,0	149	317,0	185	299,0	221	284,0
114 ¹⁾	315,0	152	308,0	188	302,0	224	279,0
116	310,0	155	305,0	191	303,0	227	260,0
118	314,0	158	301,0	194	302,0	230	237,0
122	312,0	161	302,5	197	298,0	232	†
126	315,0	164	290,0	200	302,0		
131	317,0	167	285,0	203	307,0		
134	307,0	170	290,0	206	305,0		

Ratte 8 (weiss, ♀ 5).

Beginn des Versuchs: 26. November 1914.

Futter: Sojabohnen.

1	154,0	43	140,0	59	132,0	75	118,0
15	150,0	44	140,0	60	130,5	76	163,0
29	144,5	45	142,5	61	131,0	77	162,0
30	141,0	46	141,0	62	130,5	78	165,0
31	141,0	47	140,0	63	127,0	79	162,0
32	141,0	48	140,0	64	129,5	80	162,5
33	140,5	49	141,5	65	137,5	81	162,0
34	139,0	50	140,0	66	124,0	84	167,0
35	141,0	51	134,0	67	122,0	87	120,0
36	137,0	52	138,0	68	125,0	90	118,0
37	140,5	53	137,0	69 ³⁾	125,0	93	122,0
38 ²⁾	140,0	54	135,0	70	120,0	96	118,0
39	135,5	55	134,0	71	122,0	99	111,0
40	142,0	56	131,0	72	122,0	101	†
41	140,0	57	130,0	73	120,0		
42	140,5	58	132,0	74	118,0		

Ratte 9 (weiss, ♀ 6).

Beginn des Versuchs: 26. November 1914.

Futter: Sojabohnen.

1	170,0	37	173,0	47	181,5	57	171,0
15 ⁴⁾	165,0	38	174,0	48	180,0	58	176,5
29	164,0	39	174,0	49	179,5	59	177,0
30	165,0	40	177,5	50	180,0	60	173,0
31	166,5	41	177,0	51	175,0	61	174,0
32	166,0	42	179,0	52	180,5	62	174,0
33	168,0	43	175,5	53	180,0	63	175,0
34	170,0	44	176,5	54	179,0	64	174,0
35	174,0	45	178,0	55	178,0	65	170,0
36	171,0	46	176,0	56	173,5	66	169,0

1) Schönes, glattes Fell, keine Hautveränderungen. 2) Auswüchse an Nase, Ohren und Schwanz. 3) Die Auswüchse sind bedeutend gewachsen. Es besteht auf beiden Augen eine Conjunctivitis. 4) 26. Nov. bis 11. Dez. 1914 ♂ III.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm
67	169,0	79	162,5	111	168,0	147	160,0
68	170,0	80	162,0	114	167,0	150	155,0
69	173,0	81	162,0	116	165,0	153	148,0
70	168,5	84 ¹⁾	167,0	118	167,0	156	142,0
71	165,0	87	163,0	122	167,0	159	145,5
72	168,0	90	163,0	124	164,0	162	138,0
73	167,0	93	163,0	129	164,0	165	132,0
74	167,0	96	163,0	132	163,0	168	120,0
75	162,0	99	167,0	135	165,0	170	†
76	163,0	102	167,0	138	162,5		
77	162,0	105	168,0	141	161,0		
78	165,0	108	170,0	144	157,0		

Ratte 79 (weiss, ♂).

Beginn des Versuchs: 26. März 1915.

Futter: Sojabohnen.

1	104,0	104	118,0	167	111,0	198	118,0
5	113,0	107	122,0	168	110,0	199	116,0
9	117,5	110	122,0	169	113,0	200	118,0
14	122,0	113	128,0	170	115,0	201	120,0
17	125,0	116	131,0	171	112,0	202	120,0
20	125,0	119	130,0	172	115,0	203	120,0
23	128,0	122	132,0	173	117,0	204	116,0
26	129,0	125	130,0	174	116,0	205	116,0
29	129,0	128	130,0	175	117,0	206	115,0
32	130,0	130	125,0	176	115,0	207	113,0
35	130,0	132	122,0	177	116,0	208	111,0
38	131,0	134	120,0	178	118,0	209	106,0
41	132,0	136	122,0	179	117,0	210	108,0
44	129,0	138	121,0	180	115,0	211	108,0
47	125,0	140	120,0	181	115,0	212	104,0
50	117,0	142	118,5	182	117,0	213	105,0
53	112,0	144	120,0	183	117,0	214	107,0
56	115,0	146	122,0	184	118,0	215	105,0
59	110,0	148	120,0	185	115,0	216	107,0
62	110,0	150	120,0	186	116,0	217	108,0
65	112,0	152	122,0	187	118,0	218	110,0
68	111,0	154	115,0	188	118,0	219	112,0
71	115,0	156	114,0	189	119,0	220	109,5
74	112,0	158	110,0	190	119,0	221	111,0
77	112,0	160	113,0	191	120,0	222	112,5
80	113,0	161	112,0	192	120,0	225 ²⁾	113,0
86	113,0	162	111,0	193	121,0	228	115,5
89	115,0	163	117,0	194	120,0	234 ³⁾	104,0
95	117,0	164	112,0	195	118,0	235	†
98	120,0	165	115,0	196	118,0		
101	122,0	166	111,5	197	122,0		

1) Es zeigen sich an den Ohren ganz kleine Auswüchse. 2) Vereinzelt weisse Knötchen an Ohr und Nase. 3) Veränderungen am Ohr.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm
Ratte 90 (weiss, ♂ 25).							
Beginn des Versuchs: 26. März 1915.							
Futter: Sojabohnen.							
1	113,0	104	147,0	167	157,0	198	158,0
5	109,0	107	149,0	168	155,0	199	162,0
9	112,0	110	152,0	169	151,0	200	160,0
14	107,0	113	148,0	170	153,0	201	160,0
17	102,0	116	148,0	171	152,0	202	162,0
20	100,0	119	152,0	172	152,0	203	158,0
23	91,0	122	147,0	173	156,0	204	159,0
26	87,0	125	155,0	174	159,0	205	160,0
29	83,0	128	150,0	175	160,0	206	160,0
32	84,0	130	150,0	176	155,0	207	162,0
35	87,0	132	152,0	177	157,5	208	155,0
38	80,0	134	152,0	178	152,5	209	158,0
41	110,0	136	149,0	179	155,0	210	160,0
44	112,0	138	153,0	180	154,0	211	158,0
47	120,0	140	152,0	181	154,0	212	161,0
50	124,0	142	152,0	182	151,0	213	160,0
53	130,0	144	150,0	183	155,0	214	156,0
56	127,0	146	153,0	184	160,0	215	155,5
59	128,0	148	152,0	185	157,0	216	151,0
62	135,0	150	150,0	186	154,0	217	154,0
65	139,0	152	153,0	187	159,0	218	155,0
68	145,0	154	149,0	188	154,0	219	152,0
71	147,0	156	155,0	189	156,0	220	144,0
74	145,0	158	151,0	190	160,0	221	143,0
77	142,0	160	151,0	191	158,0	222	145,0
80	142,0	161	159,0	192	162,0	226 ¹⁾	128,0
86	145,0	162	150,0	193	161,0	229	120,0
89	147,0	163	155,0	194	157,0	230	†
95	151,0	164	160,0	195	157,0		
98	150,5	165	152,0	196	155,0		
101	145,0	166	152,0	197	153,0		

e) Versuche mit Lupinen.

Die Versuche mit blauen, weissen, gelben und bunten Lupinen fielen auffallend verschieden aus. Eine ganze Reihe von Ratten starb schon am zweiten Versuchstage, während andere Versuchstiere mit denselben Lupinen längere Zeit am Leben blieben. Es seien auch hier nur diejenigen Versuchsprotokolle mitgeteilt, bei denen die Tiere am längsten am Leben geblieben sind.

1. Versuche mit weissen Lupinen: Das höchste Alter, das erreicht wurde, war 198 Tage. Auch hier wurde festgestellt, dass die Fortpflanzungsfähigkeit der Tiere bald geschädigt wurde.

2. Versuche mit blauen Lupinen: Diese wurden ganz besonders

1) Kleine Knötchen am Ohr.

gut vertragen. Die längste Lebensdauer, die beobachtet wurde, war 255 Tage. Das Versuchstier Nr. 104 erhielt 139 Tage blaue Lupinen, dann weisse Lupinen, wieder blaue und nochmals weisse. Es starb am 208. Versuchstage. Die Versuchstiere Nr. 172 und 173 erhielten zunächst blaue und dann weisse Lupinen. Sie erreichten ein Lebensalter von 174 resp. 136 Tagen. Bei Versuchstier Nr. 174 wurde ebenfalls mit blauen und weissen Lupinen abgewechselt. Das Tier starb am 134. Tage.

3. Versuche mit gelben Lupinen: Die längste Lebensdauer betrug 153 Versuchstage.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
Ratte 102 (schwarz-weiss, ♂ F ₁).					
Beginn des Versuchs: 15. August 1915.					
1	105,5	Futter: Weisse	77	140,0	
4	101,5	Lupinen	80	140,5	Nicht verändert
7	118,5		83	139,5	
11	125,5		86	133,0	
14	131,0		89	137,5	
17	139,5	Behaarung dünner	92	137,5	
20	143,0		95	140,0	
23	147,0	Kleine rote Stellen	98	137,0	
26	153,5	an der rechten	101	136,5	
29	152,0	Hinterpfote	104	135,5	Nicht verändert
32	154,0		107	134,5	
35	155,0		114	137,0	
38	154,5	Nicht verändert	121	137,5	
41	155,0		128	137,0	
44	155,0		135	140,0	
47	151,0		139	—	Mit ♀ 104 zusam-
50	152,0		142	139,0	men (31. Dez. 1915
53	152,5		149	133,5	bis 5. Jan. 1916)
56	148,0	Nicht verändert	156	131,0	
59	145,0		163	121,0	
62	145,0		170	114,5	
65	141,0		177	114,0	Linkes Auge ver-
68	143,0		184	110,0	klebt
71	140,0		191	101,5	
74	137,0		198	†	

Ratte 175 (weiss, ♂ D).

Beginn des Versuchs: 12. November 1915.

1	137,0	Futter: Weisse	15	150,0
3	139,5	Lupinen	18	148,0
6	140,5		22	144,5
9	144,5		29	142,5
12	146,0		36	148,5

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
46	147,0	Mit ♀ 176 (30. Dez. 1915 bis 5. Jan. 1916)	120	132,0	Bei 172 ♀
49	—		127	127,0	
57	146,0		134	121,0	
64	147,0		141	112,0	
71	140,0		142	—	
78	137,0		146	111,0	
85	135,0		152	107,5	
92	135,5		159	101,5	
99	136,0		166	100,0	
106	132,0		170	†	
113	132,0				

Ratte 176 (weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 12. November 1915.

1	126,0	Futter: Weisse Lupinen	85	113,0	Bei ♂ 191 H vom 8.—14. Febr. 1916 Hautausschlag an Hals und Kopf
3	124,5		89	—	
6	125,0		92	111,0	
9	126,0		97	—	
12	123,0		99	109,5	
15	119,5		106	108,0	
18	124,0		113	110,0	
22	124,5		120	103,5	
29	124,5		127	100,0	
36	123,0		134	90,0	
46	125,0		141	89,0	
49	—	142	—	Mit 248 ♂ H ₂	
57	121,0	146	85,0		
64	124,0	152	84,5		
71	117,5	160	†		
78	112,0				

Ratte 177 (weiss, ♂ E).

Beginn des Versuchs: 12. November 1915.

1	126,0	Futter: Weisse Lupinen	57	119,5	Hautausschlag	
3	127,5		64	124,5		
6	121,5		71	119,0		
9	123,5		78	118,0		
12	118,5		85	109,0		
15	121,5		92	107,5		
18	122,0		99	103,0		
22	123,5		100	—		Frisst wenig
29	119,0		106	97,5		
36	123,0		113	95,0		
40	123,0		120	93,0		
49	—	127	86,0			
		Mit ♀ 174 vom 30. Dez. 1915 bis 5. Jan. 1916	129	—	Lupinen + Hefe	
			133	†		

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm
-----------------------	--------------------------------	-----------------------	--------------------------------	-----------------------	--------------------------------	-----------------------	--------------------------------

Ratte 74 (schwarz-weiss, ♂).

Beginn des Versuchs: 26. März 1915.

Futter: Blaue Lupinen.

1	140,0	107	144,0	169	129,0	202	130,0
5	144,0	110	142,0	170	125,0	203	130,0
8	147,0	113	140,0	171	131,0	204	131,0
14	150,0	116	140,0	172	130,5	205	132,0
17	147,0	119	140,0	173	130,0	206	131,0
20	150,0	122	140,0	174	130,0	207	130,0
23	150,0	125	140,0	175	132,0	208	132,0
26	150,0	128	139,0	176	130,0	209	130,0
29	157,0	130	143,0	177	130,0	210	131,0
32	150,0	132	142,0	178	131,0	211	130,0
35	137,0	134	142,0	179	130,0	212	126,0
38	135,0	136	140,0	180	130,0	213	126,0
41	137,0	138	142,0	181	131,0	214	126,0
44	135,5	140	140,0	182	132,0	215	127,0
47	127,0	142	140,0	183	134,0	216	126,0
50	136,0	144	138,0	184	131,0	217	127,0
53	137,0	146	137,0	185	134,0	218	130,5
56	136,0	148	133,5	186	136,0	219	130,0
59	140,0	150	135,0	187	133,0	220	129,5
62	140,0	152	135,0	188	135,0	221	125,0
65	133,0	154	131,0	189	136,0	224 ¹⁾	133,0
68	135,0	156	134,0	190	136,0	227	129,0
71	142,0	158	130,0	191	133,0	230	130,0
74	140,0	159	130,0	192	133,0	233	129,0
77	142,0	160	130,0	193	130,0	236 ²⁾	130,0
80	144,0	161	130,0	194	130,0	239	128,0
83	140,0	162	130,0	195	128,0	242	126,5
86	140,0	163	130,0	196	135,0	245	125,5
89	147,0	164	130,0	197	132,0	248	128,8
95	147,0	165	130,0	198	132,0	255	112,0
98	145,0	166	129,0	199	131,0	256	—
101	142,0	167	133,0	200	130,0	259	†
104	145,0	168	129,0	201	131,0		

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
-----------------------	--------------------------------	-------------	-----------------------	--------------------------------	-------------

Ratte 104 (weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 15. August 1915.

1	105,5	Futter: Blaue Lupinen	20	132,0	Behaarung auf dem Rücken etwas dünner
4	105,5		23	133,0	
7	110,0		26	132,0	
11	117,0		29	135,5	
14	118,5		32	135,0	
17	125,5				

1) Unverändert. 2) Veränderungen am Schwanz und an einem Auge.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen		
35	132,0	Knötchen an Schwanz u. Nase	104	127,5			
38	129,5		107	127,5			
41	134,0		114	125,5			
44	131,5		121	126,0			
47	128,0		128	126,0			
50	128,0		135	120,5			
53	130,0		139	—			
56	131,0		Nicht verändert	142		118,5	Weisse Lupinen
59	130,5			144		—	Bei ♂ F ₁ 102 vom 31. Dez. 1915 bis
62	129,5			149		117,0	5. Jan. 1916
65	132,0	156		117,0	Blaue Lupinen		
68	130,0	163		115,0			
71	132,0	170		114,5			
74	128,0	177		112,0			
77	131,5	184		113,5			
80	140,0	191		114,5			
83	128,5	198		106,0			
86	129,0	200	—	Weisse Lupinen			
89	130,5	205	88,0				
92	128,5	208	†				
95	127,5						
98	127,5						
101	129,5						

Ratte 172 (weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 12. November 1915.

1	122,0	Futter: Blaue Lupinen	89	—	Bei ♂ 193 M vom 8.—14. Febr. 1916	
3	121,0		91	120,5		
6	120,0		98	120,0		
9	121,0		105	117,0		
12	120,5		110	—		Weisse Lupinen
15	123,0		112	117,0		
18	124,0		119	115,0		
21	119,5		126	111,0		
28	120,0		133	107,5		
35	121,5		140	106,0		
42	123,5	142	—	Mit ♂ 175 D		
49	124,0	Bei ♂ 173 C vom 30. Dez. 1915 bis 5. Jan. 1916	146	102,5		
56	119,0		152	101,5		
63	116,0		159	104,5		
70	119,5		166	105,0		
77	118,5		173	91,0		
84	119,0		174	†		

Ratte 173 (weiss, ♂ C).

Beginn des Versuchs: 12. November 1915.

1	192,0	Futter: Blaue Lupinen	36	193,5	Mit ♀ 172 vom 30. Dez. 1915 bis 5. Jan. 1916
3	200,0		46	196,0	
6	204,0		49	—	
9	205,0		57	196,5	
12	202,0		64	196,0	
15	200,5		71	191,0	
18	196,0		78	190,0	
22	198,5		85	187,0	
29	192,5		92	185,0	

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
97	—	Hautausschlag am	113	166,0	
99	180,0	ganzen Körper	120	163,0	
103	—	Frisst viel	127	158,0	
106	178,0		134	151,0	
107	—	Weisse Lupinen	136	†	

Ratte 174 (weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 12. November 1915.

1	103,5	Futter: Blaue	55	—	Blaue Lupinen
3	107,5	Lupinen	57	110,0	
4	107,0		64	112,0	
5	107,0		71	110,0	
6	116,5		77	—	Frisst wenig
7	117,0		78	101,5	
9	117,0		85	101,5	
12	115,0		89	—	Bei ♂ 192 J vom
15	116,0		92	103,0	8.—14. Febr. 1916
18	113,5		99	101,0	
22	112,5		106	101,0	
29	117,5		107	—	Weisse Lupinen
36	119,0		113	89,0	
46	118,5		120	83,5	
49	—	Weisse Lupinen	127	80,0	
		Bei ♂ 177 E vom	134	†	
		30. Dez. 1915 bis			
		5. Jan. 1916			

Ratte 118 (braun-weiss, ♂ C₁).

Beginn des Versuchs: 15. August 1915.

1	103,0	Futter: Gelbe	61	147,0	
4	107,5	Lupinen	64	149,0	
7	115,0		67	153,0	
11	122,5		70	152,0	
14	131,0		73	144,0	
17	137,0		76	140,0	
20	141,0		79	141,0	Wenig verändert
23	146,0	Auswüchse an der	82	145,0	
		Nase und den	85	143,5	
		Ohren	88	139,0	
26	151,0	Wunde Stellen an	91	139,5	
		Nase u. Schwanz	94	139,0	
28	—	Offene Stellen an	97	140,5	
29	152,0	den Vorderpfoten	100	137,5	
31	155,0		103	137,5	Unverändert
34	155,5		106	136,5	
37	156,0		113	137,5	
40	159,5	Wenig verändert	121	137,5	
43	160,0		128	135,5	
46	161,0		135	136,5	
49	155,0		138	—	Mit ♀ 100 vom
52	149,0		142	132,0	31. Dez. 1915 bis
55	143,0	Wenig verändert	149	123,0	5. Jan. 1916
58	144,5		153	†	

f) Versuche mit Saubohnen.

Die Zahl der ausgeführten Versuche betrug nur zwölf. Die Tiere erreichten ein Alter von über 200 Tagen. Es sei das Protokoll des am längsten am Leben gebliebenen Tieres, Ratte Nr. 77, mitgeteilt. Erscheinungen von seiten der Haut blieben gänzlich aus.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm
Ratte 77 (weiss, ♂).							
Beginn des Versuchs: 26. März 1915.							
Futter: Bohnen.							
1	143,0	104	175,0	166	145,0	197	120,0
5	149,0	107	178,0	167	150,5	198	117,0
9	154,0	110	173,0	168	148,0	199	113,0
14	160,0	113	178,0	169	150,5	200	113,0
17	162,0	116	179,0	170	140,0	201	113,0
20	165,0	119	180,0	171	138,0	202	116,0
23	164,0	122	172,0	172	145,5	203	114,0
26	165,0	125	165,0	173	146,0	204	113,0
29	170,0	128	165,0	174	144,5	205	115,0
32	170,0	130	164,0	175	148,0	206	102,0
35	164,0	132	162,0	176	151,0	207	128,0
38	163,0	134	165,0	177	142,0	208	131,0
41	162,0	136	165,0	178	147,0	209	137,0
44	161,5	138	148,0	179	140,0	210	130,0
47	162,0	140	143,0	180	142,5	211	132,0
50	169,0	142	147,0	181	144,0	212	132,0
53	165,0	144	135,0	182	138,0	213	133,0
56	167,0	146	150,0	183	137,0	214	132,0
59	169,0	148	147,0	184	133,0	215	131,0
62	175,0	150	157,0	185	132,0	216	130,0
65	180,0	152	146,0	186	135,0	217	129,0
68	181,0	154	149,0	187	138,0	218	132,5
71	185,0	156	154,0	188	142,0	219	133,0
74	185,0	158	141,0	189	144,0	220	132,5
77	187,0	159	142,0	190	146,0	221	132,5
80	189,0	160	150,0	191	138,0	223	133,5
86	180,0	161	150,0	192	134,0	227	129,0
89	178,0	162	150,0	193	139,0	229 ¹⁾	121,5
95	182,0	163	157,0	194	124,0	232 ²⁾	†
98	177,0	164	142,0	195	123,0		
101	184,0	165	148,5	196	128,0		

g) Versuche mit kleiefreien Getreidekörnern.

1. Versuche mit Weizen: Das höchste Lebensalter, das erreicht werden konnte, betrug 211 Tage. Ein grosser Teil der Tiere ging zwischen 100 und 120 Tagen ein. Es zeigten sich die üblichen Erscheinungen von seiten der Haut, der Conjunctiva und der Cornea. Besonders bemerkenswert ist, dass Tiere, welche im Anschluss an die Säuglingsperiode ausschliesslich mit Weizenkörnern ernährt wurden, sehr bald zu grunde gingen, wie die S. 252 mitgeteilten Protokolle der Ratten 188 a—d und 189 a—b zeigen.

1) Schwedisch Brot. 2) Keine Veränderungen.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
Ratte 269 (weiss, ♀).					
Beginn des Versuchs: 3. Mai 1916.					
1	78,0	Futter: Weizen	112	96,0	Wunde am Nacken
3	76,0		119	98,5	
8	71,0		126	97,0	Zweikahle Stellen
14	77,0		133	98,5	auf dem Rücken
21	82,0		141	93,5	
28	81,5		148	94,0	
35	81,0		155	91,0	
42	82,5		162	93,5	
49	84,0		169	88,0	
56	83,0		176	90,0	
63	85,0		183	87,5	
70	89,5		170	82,5	
77	89,0		177	85,0	Bekommt weitere
84	92,0		184	89,0	kleine Knötchen
91	91,0		191	84,0	an den Ohren
98	92,0	Kleine Knötchen	201	83,0	
105	93,0	an Ohren und Schwanz	208	69,0	
			211	†	

Ratte 270 (weiss, ♂ P ₂).					
Beginn des Versuchs: 3. Mai 1916.					
1	90,0	Futter: Weizen	84	99,0	
3	90,0		91	96,0	Knötchen an den
8	88,0				Ohren
14	95,0		98	93,5	Knötchen a. Ohren
21	100,0		105	99,0	und Nase
28	97,5		111	—	Knötchen werden
35	97,5		112	98,0	grösser, wunde
42	101,0		119	97,5	Stelle am Nacken
49	101,0		126	97,0	
56	101,0		132	97,5	
63	100,0		141	79,0	
70	97,5		148	75,0	
77	95,0		149	†	

Ratte 267 (weiss, ♀).					
Beginn des Versuchs: 3. Mai 1916.					
1	78,0	Futter: Weizen	63	90,0	
3	77,0		70	92,0	
8	76,0		77	91,5	
14	79,0		84	94,0	
21	82,0		91	96,5	
28	83,5		98	97,5	
35	85,5		105	92,0	
42	87,0		112	92,0	Etwas ataktisch
49	90,0		119	99,0	
56	88,0		130	†	

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
Ratte 268 (weiss, ♂ O ₂). Beginn des Versuchs: 3. Mai 1916.					
1	85,0	Futter: Weizen	63	84,0	Rechtes Auge ent- zündet
3	83,5		70	85,5	
8	81,0		77	86,0	
14	84,5		84	88,0	
21	86,0		91	86,5	
28	83,5		98	84,5	
35	84,5		105	78,0	
42	83,0		112	78,5	
49	83,5		119	75,5	
56	85,0		125	†	

Ratte 188a (weiss). Beginn des Versuchs: 6. März 1916.					
1	24,0	Futter: Weizen	19	27,5	Geboren am 24. Januar Allein gesetzt am 23. Februar
4	24,75		23	27,0	
6	25,0		25	28,0	
8	25,25		27	27,0	
10	23,0		29	26,5	
12	26,0		31	26,75	
15	28,0		33	26,5	
17	27,5		37	†	

Ratte 188b (weiss). Beginn des Versuchs: 6. März 1916.					
1	26,0	Futter: Weizen	17	30,0	Geboren am 24. Januar Allein gesetzt am 23. Februar
4	27,25		19	29,75	
6	28,0		23	28,5	
8	28,25		25	27,0	
10	28,75		27	25,5	
12	30,0		29	24,5	
15	31,0		30	†	

Ratte 188c (weiss). Beginn des Versuchs: 6. März 1916.					
1	—	Futter: Weizen	19	28,0	Geboren am 24. Januar Allein gesetzt am 23. Februar
2	24,5		23	28,0	
4	25,5		25	27,5	
6	26,5		27	28,0	
8	27,25		29	26,75	
10	27,0		31	26,75	
12	28,5		33	26,75	
15	29,0		37	25,5	
17	29,0		39	†	

Ratte 188d (weiss). Beginn des Versuchs: 6. März 1916.					
1	—	Futter: Weizen	8	24,75	Geboren am 24. Januar Allein gesetzt am 23. Februar
2	24,5		10	23,5	
4	25,0		12	24,75	
6	24,0		15	24,5	

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
17	25,0		31	25,5	
19	25,0		33	26,0	
23	26,5		37	25,0	
25	25,5		39	25,0	
27	25,0		40	—	Futterrüben
29	24,0		41	†	

Ratte 189 a (weiss).

Beginn des Versuchs: 6. März 1916.

1	18,5	Futter: Weizen	10	19,0	Geboren am
2	18,5		15	19,5	3. Februar
4	19,0		17	19,0	Allein gesetzt am
6	18,75		19	†	6. März
8	18,5				

Ratte 189 b (weiss).

Beginn des Versuchs: 6. März 1916.

1	16,0	Futter: Weizen	8	15,5	Geboren am
2	16,0		10	15,25	3. Februar
4	16,0		13	†	Allein gesetzt am
6	16,0				6. März

2. Versuche mit Gerste : Das höchste Lebensalter, das erzielt werden konnte, war 159 Tage. Die Hautveränderungen waren die bekannten.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
Ratte 283 ♀.					
Beginn des Versuchs: 3. Mai 1916.					
1	80,0	Futter: Gerste	81	103,5	
3	75,0		88	103,0	Behaarung ge-
4	72,0		95	101,0	lichtet
11	80,0		102	96,0	
18	89,0		109	86,0	
25	90,0		116	92,5	
32	91,0		123	89,0	
39	94,5		130	88,0	
46	98,0		138	83,5	
53	101,5		145	84,0	Knötchen am
60	99,0		152	78,5	Schwanz
67	102,0		159	76,5	
74	100,5		165	†	

Ratte 282 (weiss, ♂ H₂).

Beginn des Versuchs: 3. Mai 1916.

1	110,0	Futter: Gerste	10	105,0	
3	105,0		17	105,5	
6	89,0		24	102,0	

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
31	103,0		101	92,5	Knötchen an Nase,
38	107,5		108	93,0	Ohren und
45	112,0		115	93,0	Schwanz. Offene
52	113,0		122	90,0	Stelle am Nacken
59	92,5		129	84,5	Offene Stelle am
66	91,5		132	†	Hals vergrößert
73	97,0				sich. Haarausfall
80	89,0				an der Stirn.
87	93,0				Grössere Knöt-
94	96,0				chen an Ohren und Schwanz

Ratte 231 (weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 3. Mai 1916.

1	80,0	Futter: Gerste	73	85,5	
3	81,0		80	76,0	
6	72,0		87	83,5	
10	89,0		94	84,0	
17	92,5		101	82,0	Knötchen a Ohren, Nase u. Schwanz.
24	89,5		108	82,5	
32	91,5				Kahle, wunde Stelle am Nacken
38	88,0				
45	89,0		115	81,0	Knötchen werden grösser
52	91,5		122	68,0	
59	89,5		126	†	
66	88,5				

3. Versuche mit Hafer: Es gelang, mit diesem Nahrungsmittel ältere Ratten recht lange am Leben zu erhalten. Es seien einige Versuchsprotokolle mitgeteilt. Ratte Nr. 100 wurde 252 Tage alt. Ratte Nr. 101 lebte 163 Tage, Ratte Nr. 120 181 Tage, Ratte Nr. 121 229 Tage. Diese Feststellungen sind besonders interessant in Hinsicht auf die Beobachtungen von Morgen und Beger¹⁾ an Kaninchen. Diese Forscher fanden, dass diese bei ausschliesslicher Ernährung mit Hafer nicht am Leben bleiben. Er vermutet, dass die Ursache des Todes auf eine Säurevergiftung zurückzuführen sei, und sucht diese Annahme durch Versuche mit Zusatz von Calcium- und Natriumkarbonat zu stützen. Während die „reinen“ Hafer-Tiere beständig an Körpergewicht verloren und immer weniger Nahrung aufnahmen, war das bei den Calciumkarbonat-Tieren nicht der Fall, doch starben auch sie nach einiger Zeit, dagegen blieben die Natriumkarbonat-Tiere am Leben. Sie nahmen an Körpergewicht zu. Unsere Beobachtungen lassen es sehr fraglich erscheinen, ob die Annahme einer einfachen Säurewirkung

1) A. Morgen und C. Beger, Zeitschr. für physiol. Chemie Bd. 94 S. 324. 1915.

allgemein zutrifft. Erwähnt sei noch, dass wir den Versuch gemacht haben, junge Ratten unmittelbar nach Abschluss ihrer Säuglingsperiode ausschliesslich mit Hafer zu ernähren. Die Tiere gingen alle nach kurzer Zeit ein.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
Ratte 100 (weiss, ♀).					
Beginn des Versuchs: 14. August 1915.					
1	75,5	Futter: Hafer	89	104,5	
4	81,5		92	105,5	
7	89,5		95	103,5	
11	97,5		98	105,5	
14	99,5		101	107,0	
17	102,0		107	108,5	
20	104,0		111	110,5	Grosse Knötchen am Ohr
23	104,5				Grosse Knötchen an der Nase
26	105,9	Keine Verände- rungen	117	—	
			119	109,0	
29	104,0	Knötchen an den	126	106,5	
31	102,5	Ohren	133	108,0	
33	—	Knötchen am	137	—	Bei ♂ 118 C ₁ vom 31. Dez. 1915 bis 5. Jan. 1916
34	101,5	Schwanz	140	101,5	
37	99,5		147	99,0	
40	103,5		154	97,5	
43	99,0		161	99,0	
46	101,0	Nicht verändert	168	102,0	
49	99,0		175	102,0	
51	99,0		182	102,0	
52	—	Nicht verändert	189	102,5	
54	103,0		196	97,0	
57	105,0		203	95,0	
60	106,0		210	93,0	
63	105,0		217	90,0	
66	102,0		224	85,0	
69	103,0		229	—	Mit ♂ 236 C ₂
72	102,0		231	78,0	
75	102,5		238	74,0	
78	102,5		245	70,0	
81	103,5		252	68,5	
84	102,5	Weitere Knötchen am Ohr	250	†	
86	102,5				

Ratte 101 (weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 15. August 1915.

1	101,0	Futter: Hafer	35	135,0	
4	112,5		38	133,5	
7	118,5		41	133,5	
11	126,5		44	131,0	
14	132,0		50	130,0	
17	134,5		53	131,5	
20	138,0		56	132,5	
23	140,0		59	135,0	
26	137,5		62	135,0	
29	135,0		65	134,0	Keine Verände- rungen
32	136,5				

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
68	137,0		107	136,5	
71	135,0		114	133,5	
74	134,0		121	133,0	
77	136,0		128	133,5	
80	138,5		129	135,0	
83	136,5		135	133,5	
86	132,5		139	—	Bei ♂ 121 E ₁ vom 31. Dez. 1915 bis 5. Jan. 1916
89	135,0		142	133,5	
92	135,5		149	133,0	
95	138,0		156	136,0	
98	136,0		159	—	Weisse Lupinen
101	136,5		163	121,0	
104	136,5	Keine Verände- rungen	170	†	

Ratte 120 (weiss, ♂ D₁).

Beginn des Versuchs: 15. August 1915.

1	82,5	Futter: Hafer	73	134,0	
4	86,0	Gröss. Auswüchse am Schwanz	76	139,0	
7	91,5		79	137,5	
11	102,5		82	140,0	Nicht verändert
14	111,0		85	141,5	
17	114,0		88	138,5	
20	117,0		91	138,5	
23	124,0	Ohren mit Aus- wüchsen	94	141,5	
26	124,0		97	139,5	
28	—	Offene Stellen am Schwanz	100	141,0	
29	126,0		103	138,5	
32	126,5	Stelle an der Nase grösser	106	138,0	
34	128,0		111	—	Knötchen am Schwanz grösser
35	—				Knötchen am Ohr
37	126,5		113	143,5	
40	130,0		121	139,0	
43	129,5		128	141,0	
46	129,0		135	131,0	Knötchen am Ohr
49	133,0		142	132,5	
52	135,0	Nicht verändert	149	133,0	
55	135,5		156	125,5	
58	135,0		163	129,0	Wunde Stellen an Ohr und Nase
61	139,0				
64	137,0	Nicht verändert	170	119,5	
67	137,0		177	110,0	
70	137,0		181	†	

Ratte 121 (weiss, ♂ E₁).

Beginn des Versuchs: 15. August 1915.

1	96,0	Futter: Hafer	26	152,0	Wunde Stellen an den Ohren, sonst wenig verändert
4	102,0		29	151,0	
7	111,5		32	155,0	
11	122,0		35	158,0	
14	133,0		36	—	
17	136,5		38	155,0	
20	142,5		41	156,0	
23	147,5		44	156,0	

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
47	154,0		106	143,5	
50	155,0		113	124,0	
53	155,0		121	126,0	
56	155,0		128	135,0	
59	154,0		135	135,5	
61	155,0		138	—	
64	154,0		142	133,0	Mit ♀ 101 vom 31. Dez. 1915 bis 5. Jan. 1916
67	153,0				
70	137,0		148	—	Knötchen am
73	129,0		149	145,0	Schwanz. Offene
76	139,0		156	143,0	Stellen an Nase
78	—				u. Ohren grösser
79	143,0		163	126,5	
82	142,5		170	133,0	
85	141,5		177	133,5	
88	141,0		184	132,5	
91	140,5		191	132,5	
94	141,0		198	127,5	
97	138,5		215	128,0	
100	143,5		222	119,0	
103	144,0		229	†	

Ratte 188 d (weiss).

Beginn des Versuchs: 6. März 1916.

1	26,0	Futter: Hafer	25	28,5	Geboren am
2	26,5		27	28,25	24. Jan. 1916
4	27,25		29	26,0	Allein gesetzt am
6	27,5		31	28,5	23. Febr. 1916
8	27,5		33	28,0	
10	24,25		37	29,0	
12	26,0		39	30,0	
15	28,0		40	—	Futterrüben
17	27,5		41	29,5	
19	28,0		43	†	
23	28,0				

Ratte 188 f (weiss).

Beginn des Versuchs: 6. März 1916.

1	27,0	Futter: Hafer	19	27,0	Geboren am
2	26,5		23	27,5	24. Jan. 1916
4	26,5		25	28,0	Allein gesetzt am
6	26,0		27	27,5	23. Febr. 1916
8	25,5		29	27,25	
10	21,75		31	27,0	
12	25,0		33	26,0	
15	25,5		34	†	
17	27,0				

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
Ratte 189 c (weiss).					
Beginn des Versuchs: 6. März 1916.					
1	20,0	Futter: Hafer	10	19,5	Geb. a. 3. Febr. 1916
2	19,0				Allein gesetzt am
4	19,0				6. März 1916
6	19,5		14	20,0	Krämpfe
8	19,5		15	†	

Ratte 189 d (weiss).					
Beginn des Versuchs: 6. März 1916.					
1	19,0	Futter: Hafer	10	18,0	Geboren am
2	18,0		15	18,0	3. Febr. 1916
4	18,0		17	17,0	Allein gesetzt am
6	18,75		19	†	6. März 1916
8	18,5				

4. Versuche mit Roggen: Die ausschliessliche Verabreichung von Roggen wurde von allen geprüften Nahrungsmitteln am besten vertragen. Die meisten Tiere wurden über 250 Tage alt. Ein Tier erreichte ein Alter von 380 Tagen. Wie aus den beifolgenden Protokollen hervorgeht, waren die Hautveränderungen viel geringfügiger als bei Verfütterung der anderen Getreidearten. Was besonders interessant ist, dass junge Ratten Roggen als einziges Nahrungsmittel auch ganz gut vertragen und dabei an Körpergewicht zunehmen. Die jungen Tiere erreichten ein Lebensalter von 237, 265 und 272 Tagen. Worauf die günstigere Wirkung des Roggens auf die Lebensdauer zurückzuführen ist, liess sich vorläufig nicht feststellen.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm
Ratte 186 (weiss, ♂).							
Beginn des Versuchs: 12. November 1915.							
Futter: Roggen.							
1	230,0	20	251,0	57	284,0	105	301,5
2	249,0	21	253,0	63	290,5	112	296,0
5	250,5	27	250,0	70	295,0	119	304,0
8	256,0	35	257,0	77	296,0	126	302,0
11	253,0	42	283,0	84	297,0	133	283,0
14	242,0	49	277,0	91	290,0	140	293,0
17	252,0	56	281,0	98	300,5	141	— 1)

1) Bei 158 ♀.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm
145	304,0	208	271,0	271	226,0	335	182,5
152	302,0	215	270,0	278	229,0	342	180,0
159	298,0	222	263,5	285	230,5	349	178,0
166	298,5	229	264,0	292	219,0	356	172,0
173	296,5	236	263,5	299	214,0	363	173,5
180	295,0	243	261,5	305	199,0	370	174,0
187	285,0	250	229,0	313	174,5	377	174,0
194	280,0	257	227,0	320	176,5	380	171,0
201	270,0	264	229,0	327	182,0	387	†

Ratte 187 (weiss, ♂ Z).

Beginn des Versuchs: 12. November 1915.

Futter: Roggen.

1	237,5	56	304,0	145	287,0	228	233,0
2	293,5	63	303,0	152	286,0	232	233,0
5	281,5	70	308,0	159	281,0	235	227,0
8	284,0	77	314,0	166	276,5	239	220,0
11	267,0	84	306,0	173	260,0	246	207,0
14	270,0	91	305,5	176 ¹⁾	—	253	188,0
17	270,5	98	308,0	180	260,0	260 ³⁾	186,5
20	270,0	105	307,0	187	237,0	266 ⁴⁾	—
21	272,0	112	307,0	193 ²⁾	248,0	267	179,0
28	266,0	119	298,0	200	245,0	273	†
35	287,5	126	292,0	207	253,5		
42	272,0	133	290,0	214	253,5		
49	296,0	140	288,0	221	242,0		

Ratte 179 (schwarz-weiss, ♂ S).

Beginn des Versuchs: 12. November 1915.

Futter: Roggen.

1	251,0	58	283,0	135	301,5	209	254,0
4	217,0	65	291,5	142 ⁶⁾	300,0	216	256,5
7	223,5	72	297,5	146	304,0	223	248,5
10	244,5	79	309,0	153	302,0	230	243,0
13	215,0	86	307,0	160	291,0	237	237,0
16	236,0	93	305,0	167	294,0	244	226,0
23	246,0	100	311,0	174	284,0	251	211,5
30	254,5	107	305,0	181	280,0	258	206,5
37	264,0	114	302,0	188	273,0	265	184,0
46	271,0	121	305,5	195	272,0	272 ⁷⁾	166,5
49 ⁵⁾	—	128	305,0	202	264,0	273	†

- 1) Haarausfall. 2) Fell lichtet sich weiter. 3) Haarausfall am Hals.
 4) Weizen. 5) Mit ♀ 178 zusammen vom 30. Dez. 1915 bis 5. Jan. 1916.
 6) Bei ♀ 160. 7) Krank, kann sich kaum bewegen.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm
Ratte 160 (schwarz-weiss, ♂).							
Beginn des Versuchs: 11. November 1915.							
Futter: Roggen.							
1	130,5	63	169,0	146 ¹⁾	173,0	229	155,5
3	130,5	69	163,0	153	172,5	236	148,5
6	130,0	70	162,0	160	167,0	243	148,0
9	135,5	77	160,5	168	169,0	250	143,5
12	141,0	89	163,0	175	169,0	257	142,5
15	131,5	91	164,0	183	168,0	261	139,5
18	141,5	98	168,0	190	164,0	267 ²⁾	—
21	150,0	105	167,5	197	163,0	268	139,0
28	154,0	112	173,0	204	162,0	275	134,0
35	158,0	119	175,0	211	157,5	282	137,0
42	163,0	126	174,5	208	161,5	289 ³⁾	125,0
49	167,0	133	189,0	215	155,5	291	†
56	167,0	140	183,0	222	155,0		

Ratte 159 (weiss, ♀).							
Beginn des Versuchs: 11. November 1915.							
Futter: Roggen.							
1	176,0	49	206,0	119	209,0	186	168,0
3	170,0	51 ⁴⁾	—	126	209,5	193	176,0
6	180,0	56	219,0	133	208,0	200	173,5
9	181,5	63	214,0	140	208,0	207	174,5
12	188,5	70	211,0	143 ⁵⁾	—	212	147,5
15	187,5	77	208,5	145	209,0	221	148,0
18	193,0	84	207,5	152	208,5	228	145,0
21	191,0	91	207,0	159	202,0	235	†
28	199,0	98	205,0	166	197,0		
35	203,5	105	201,0	172	176,0		
42	208,0	112	210,0	179	174,0		

Ratte 157 (schwarz-weiss, ♂ O).							
Beginn des Versuchs: 11. November 1915.							
Futter: Roggen.							
1	270,0	50	254,5	127	286,0	200	254,5
3	222,5	51 ⁶⁾	—	134	282,0	207	255,5
6	224,0	57	261,5	141	292,0	212	241,5
9	233,5	64	260,0	145	292,0	221	241,5
12	240,0	71	275,5	152	295,0	228	244,5
15	241,0	78	281,0	159	298,0	235	238,5
18	244,5	85	289,0	166	294,5	242	230,5
21	250,0	92	284,0	172	285,0	249	207,5
22	251,0	99	285,0	179	279,0	256 ⁷⁾	189,5
29	250,0	106	289,0	182 ⁷⁾	—	263	178,0
36	258,0	113	289,0	186	257,0	270	†
43	259,0	120	276,0	193	259,0		

1) Mit ♂ 179 S zusammen. 2) Weizen. 3) Kann nicht mehr stehen. 4) Bei ♂ 156 T vom 31. Dez. 1915 bis 5. Jan. 1916. 5) Mit ♂ 180 T. 6) Mit 158 ♀ vom 31. Dez. 1915 bis 5. Jan. 1916. 7) Bei ♀ 99. 8) Krank, bewegt sich nur mühsam.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm
Ratte 156 (weiss, ♂ P).							
Beginn des Versuchs: 11. November 1915.							
Futter: Roggen.							
1	229,0	29	228,0	85	244,0	145	218,0
3	223,5	36	232,0	92	242,0	152	192,0
6	226,0	43	235,5	99	235,0	159	191,5
9	194,5	50	238,0	106	239,0	166	194,5
12	214,5	51 ¹⁾	—	113	241,0	172	188,0
15	220,0	57	261,5	120	240,0	179	169,0
18	220,0	64	249,0	127	234,0	182	†
21	217,5	71	249,5	134	226,0		
22	223,0	78	245,5	141	221,0		

Ratte 158 I, geboren den 20. November 1915.

Beginn des Versuchs: 15. Dezember 1915.

Futter: Roggen.

1	25,5	54	52,75	117	80,0	202	88,5
8 ²⁾	33,5	57	53,5	124	79,5	209	88,0
10 ³⁾	—	61	61,0	131	81,5	216	89,0
14	32,0	64	64,5	137	80,5	223	91,0
22	35,5	68	69,0	144	82,0	230	88,0
26	38,0	71	71,0	151	80,0	237	85,0
29	42,5	75	72,5	158	78,0	244	88,5
33	45,5	78	76,0	165	84,0	248	—
36	45,5	82	72,0	169	83,5	251	83,0
40	45,5	89	75,0	172	85,5	258	85,5
43	46,5	96	76,0	179	89,0	265	85,0
47	49,5	103	79,0	188	87,5	271	†
50	52,0	110	81,0	195	87,5		

Ratte 158 II, geboren den 20. Dezember 1915.

Beginn des Versuchs: 25. Dezember 1915.

Futter: Roggen.

1	27,0	50	43,5	108	55,0	179	61,5
8 ⁵⁾	30,0	54	43,0	110	56,5	188	64,5
10 ⁶⁾	—	57	41,0	117	57,0	195	64,0
14	31,5	61	46,0	124	55,5	202	60,0
22	34,0	64	48,5	131	56,5	209	58,0
26	36,5	68	55,0	137	57,0	216	56,5
29	38,0	71	55,0	144	57,5	223	55,5
33	41,5	75	54,0	151	55,5	230	56,5
36	41,5	78	57,0	158	57,5	237	44,5
40	41,0	82	54,0	165	59,5	238	†
43	42,5	89	53,5	169	59,5		
47	42,5	96	54,5	172	60,0		

1) Bei ♀ 159 vom 31. Dez. 1915 bis 5. Jan. 1916. 2) Allein gesetzt.
 3) Mit II und III am 24. Dez. 4) Haarausfall. 5) Allein gesetzt. 6) Mit I und III am 24. Dez.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm
-----------------------	--------------------------------	-----------------------	--------------------------------	-----------------------	--------------------------------	-----------------------	--------------------------------

Ratte 158 III, geboren den 20. November 1915.

Beginn des Versuchs: 15. Dezember 1915.

Futter: Roggen.

1	21,5	54	40,5	117	54,0	202	62,5
8 ¹⁾	25,5	57	38,0	124	55,5	209	63,0
10 ²⁾	—	61	45,0	131	57,0	216	60,5
14	27,0	64	48,0	137	58,5	223	60,5
22	29,0	68	54,0	144	59,0	230	59,5
26	31,0	71	56,0	151	57,5	237	57,0
29	33,5	75	57,5	158	59,5	244 ³⁾	55,0
33	36,5	78	59,0	165	62,0	248	—
36	37,5	82	58,0	169	62,5	251	51,5
40	36,5	89	55,5	172	63,5	258	52,0
43	38,5	96	55,5	179	65,0	265	78,0
47	40,0	103	55,5	188	64,5	272	67,0
50	40,5	110	55,5	195	65,5	273	†

Studien über den Einfluss einer Reihe abwechselnd verfütterter Nahrungsmittel auf die Lebensdauer.

Es ist in der Literatur wiederholt darauf hingewiesen worden, dass die Verabreichung einer einseitig zusammengesetzten Nahrung nach einiger Zeit deshalb den Zustand des sogenannten Abgeessenseins erzeugt, weil allmählich die für die Verdauung notwendigen Anregungsmittel ausfallen. Die gleichartige Nahrung wirkt nicht mehr als Reiz, und infolgedessen soll die ganze Verdauung darnieder liegen. Im Gefolge davon muss natürlich auch die Ausnutzung der Nahrungsmittel leiden. Es erschien uns von grossem Interesse, festzustellen, ob diese Möglichkeit für die Erklärung des Verlaufs der mitgeteilten Versuchs in Frage kommt resp. entscheidend ist. Nachdem wir durch umfassende Studien festgestellt hatten, dass bestimmte Nahrungsmittel die Lebensdauer der Ratten beschränken, wenn sie ausschliesslich verabreicht werden, prüften wir, ob die Lebensdauer verlängert werden kann, wenn man die untersuchten Nahrungsmittel abwechselnd verfüttert. Die Zahl der Versuche auf diesem Gebiet ist ganz besonders gross. Es unterliegt keinem Zweifel, dass die Lebensdauer in den meisten Fällen durch die Abwechslung verlängert wurde. Immerhin gelang es in keinem Falle, die Tiere so lange am Leben zu erhalten wie bei gewöhnlicher Kost. Auch bei diesen Versuchen wurde die Fortpflanzungsfähigkeit der Weibchen und Männchen untersucht. Das Ergebnis war dasselbe wie bei der Ernährung mit einem einzigen Nahrungsmittel.

1) Allein gesetzt. 2) Mit I und II am 24. Dez. 3) Das Fell lichtet sich am Hals.

Auch bei dieser Art der Ernährung sind Beobachtungen über die Lebensdauer der Nachkommen gemacht worden. Ratte Nr. 188 warf 3 Tage nach Beginn der Verabreichung von Gerste zehn Junge. Vier starben an den ersten beiden Tagen. Die übrigen sechs gediehen in der ersten Zeit recht gut. Ratte Nr. 3 warf zehn Junge, nachdem sie 10 Tage lang ausschliesslich Reis erhalten hatte. Es gelang nur, zwei Junge am Leben zu erhalten. Ratte Nr. 221 warf sechs Junge, nachdem das Versuchstier 19 Tage Gerste, dann Bohnen und dann Hafer erhalten hatte. Alle sechs Junge starben am nächsten Tage. Ratte Nr. 206 gebar sieben Junge, nachdem sie 30 Tage im Versuch war. Sie hatte 8 Tage lang Gerste und dann geschliffenen Reis erhalten. Ein Junges starb nach 2 Tagen. Die übrigen wurden 2 Tage darauf tot im Käfig gefunden. Ratte Nr. 213 warf drei Junge, nachdem das Versuchstier 8 Tage Gerste und 15 Tage geschliffenen Reis erhalten hatte. Wie aus den beifolgenden Protokollen zu ersehen ist, war die Entwicklung der Jungen nicht normal. Sie wurden im Alter von 50 Tagen isoliert und mit Reis gefüttert. Zwei Tiere starben am folgenden resp. nächstfolgenden Tage, ein Tier wurde 4 Wochen älter. Die gleiche Ratte wurde während der Ernährung mit Roggen noch einmal schwanger und warf wieder drei Junge. Diese erhielten, wie aus dem Protokoll hervorgeht, Roggen und später Weizen. Sie entwickelten sich auffallend schlecht. Ratte 2 warf am 5. Tag der Maisfütterung 6 Junge. Sie starben nach 37 Tagen. Auch diese Versuchsreihe lässt weitergehende Schlussfolgerungen nicht zu. Sie müssen durch weitere Versuche vollwertiger gemacht werden.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
-----------------------	--------------------------------	-------------	-----------------------	--------------------------------	-------------

Ratte 110 ♀.

Beginn des Versuchs: 16. August 1915.

1	155,5	Futter: Erbsen	56	218,0	Nicht verändert
4	179,0		59	214,5	
8	197,0		62	216,0	
11	208,5	Auswüchse an bei-	65	214,0	
14	215,0	den Ohren	68	214,0	
17	222,5	An Schwanz und	71	205,0	
20	220,0	Nase Auswüchse	74	201,0	
23	215,0		77	201,0	
26	218,0	Wenig verändert	80	194,5	
29	216,0		83	195,5	
32	222,0		86	179,0	Roggen
35	217,0		89	171,5	
38	217,5	Nicht verändert	92	176,0	
41	216,0		95	176,5	
44	218,0		98	181,5	
47	216,0		101	184,0	
50	215,0		104	188,0	
53	212,5				

Ver-suchs-tag	Körper-gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver-suchs-tag	Körper-gewicht in Gramm	Bemerkungen
107	188,5		125	166,5	Grosse Auswüchse an Nase, Ohren und Schwanz
114	185,0		132	165,0	
121	190,0		139	168,0	
128	187,0		146	170,0	
135	188,0		153	174,0	
138	—	Mit ♂ 70 M vom 31. Dez. 1915 bis 5. Jan. 1916	160	168,0	Mit ♂ 249 J ₂ Haarausfall, abgemagert Knötchen am Ohr
142	173,0		167	168,0	
149	172,5	Behaarung dünner	171	—	
154	—		173	164,0	
156	168,5	Unbehaarte Stellen grösser und zahlreicher	180	164,0	
162	—		187	153,0	
163	172,5		194	152,0	
170	166,5		200	141,0	
177	163,0	Ausschlag	206	†	

Ver-suchs-tag	Körper-gewicht in Gramm	Ver-suchs-tag	Körper-gewicht in Gramm	Ver-suchs-tag	Körper-gewicht in Gramm	Ver-suchs-tag	Körper-gewicht in Gramm
---------------	-------------------------	---------------	-------------------------	---------------	-------------------------	---------------	-------------------------

Ratte 99 (weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 14. August 1915.

1 ¹⁾	69,5	60	93,5	137 ⁸⁾	—	279	133,0
4	73,0	63	92,0	140	102,0	286	128,0
7	80,0	66	93,0	147	97,5	293	126,0
11	86,0	69	93,0	154	96,0	302	122,0
14	92,5	71	95,0	161	99,0	311	123,0
17	95,0	74	98,0	168	102,0	318	120,5
20	99,5	77	100,5	175	103,0	325	119,0
23	102,0	80	101,5	182	103,0	332	120,0
26	102,5	84	104,0	189	105,0	339	122,0
29	102,0	86	108,0	196	107,5	346	125,5
31 ²⁾	102,5	89	100,5	203	109,0	353	130,0
32 ³⁾	—	90 ⁶⁾	—	210	110,0	360	131,0
34	102,0	92	83,5	217	114,0	367	132,5
37	97,0	95	84,0	224	120,5	374	129,0
40 ⁴⁾	100,0	98	87,5	229 ⁹⁾	—	381	119,0
43	97,0	101	87,5	231	124,0	388	117,5
46	97,0	104	83,0	238	129,0	395	116,5
49	94,0	107 ⁷⁾	88,5	245	127,5	402 ¹²⁾	115,0
51	93,0	111	90,0	252	127,5	409	112,5
52 ⁵⁾	—	119	88,0	258	131,0	416 ¹³⁾	102,0
54	95,0	126	92,5	265 ¹⁰⁾	128,0	423	96,0
57	95,0	133	94,5	272 ¹¹⁾	125,0	430	†

1) Futter: Sojabohnen. 2) Kleine Knötchen am Ohr. 3) Knötchen an der Nase grösser. 4) Nichts verändert. 5) Nichts verändert. 6) Roggen. 7) Unverändert. 8) Bei ♂ 98 A₁ vom 31. Dez. 1915 bis 5. Jan. 1916. 9) Mit ♂ 98 A₁, 98 † am 5. Mai. 10) Mit ♂ 156 P, 156 † am 18. Mai. 11) Mit ♂ 157. 12) Grössere Knötchen an den Ohren und am Schwanz. 13) Bekommt eine kahle Stelle zwischen den Ohren.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	
Ratte 98 (weiss, ♂ A ₁).						
Beginn des Versuchs: 14. August 1915.						
1	121,0	Futter: Soja- bohnen	86	161,5	Futter: Roggen	
4	125,0		87	—		
7	135,0		89	163,5		
11	145,5		92	159,5		
14	153,0		95	157,5		
17	157,0		98	160,0		
20	160,0		101	158,0		
23	160,0		104	158,0		
26	167,5		108	156,5		Kleine Knötchen am Ohr
27	—		116	158,0		
29	165,0	Grosser Auswuchs a. d. Nase, Ohren mit Auswüchsen	123	154,5	Bei ♀ 99 vom 31. Dez. 1915 bis 5. Jan. 1916	
30	—	Ekzem am ganzen Schwanz	130	154,5		
31	165,0	Ekzem an den	135	—		
34	169,0	Hinterpfoten	137	159,0		
37	168,0	Auswuchs an der	144	154,0		
40	169,0	Nase grösser	151	153,0		
43	167,0		158	153,0		
46	167,0		165	154,0		Kleine schwarze Knötchen am Ohr
49	164,0		172	156,5		
51	165,0		179	158,5		
53	162,0	Auswuchs an der Nase noch grösser	186	160,0		
56	164,0		193	159,0		
59	162,0		200	159,0		
61	157,0		207	154,0		
64	157,0		214	158,0		
67	155,0		221	159,0		
70	153,0		226	—	Mit ♀ 99	
73	151,0		228	158,5		
75	150,0	Unverändert	235	154,0		
78	155,0		242	154,5	Knötchen an Nase und Ohren	
81	155,0		249	152,0		
83	161,5			255	120,0	Knötchen grösser, auch a. Schwanz
				259	†	

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm
-----------------------	--------------------------------	-----------------------	--------------------------------	-----------------------	--------------------------------	-----------------------	--------------------------------

Ratte 135 (weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 11. November 1915.

Futter: Gerste.

1	225,0	28	233,0	84	223,0	133	184,0
3	226,5	35	230,0	91	222,0	140	183,0
6	233,5	42	245,0	96 ²⁾	—	147	176,0
9	233,5	49	247,0	98	210,5	154	175,0
12	232,5	51 ¹⁾	—	99 ³⁾	—	161	167,0
15	236,5	56	241,5	105 ⁴⁾	205,5	166	165,0
17	232,5	63	241,5	112	202,0	172	165,0
18	238,0	70	227,0	119	187,0	179	155,0
21	234,5	77	227,5	126	167,0	180	†

1) Bei ♂ 136 G₁ vom 31. Dez. 1915 bis 5. Jan. 1916. 2) Knötchen an Ohren und Schwanz. 3) Hafer. 4) Ausschlag.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm
Ratte 169 (weiss, ♂ A).							
Beginn des Versuchs: 12. November 1915.							
1 ¹⁾	261,0	42	268,5	112	218,0	166	204,5
3	270,5	49	267,5	119	211,0	173	206,0
6	276,0	56	267,0	126	205,5	180	209,0
9	273,0	63	261,0	132 ²⁾	—	187	205,0
12	266,0	70	265,5	133	191,0	194	200,0
15	270,5	77	252,5	140 ³⁾	190,0	201	192,0
18	271,5	84	255,0	141 ⁴⁾	—	211	†
21	274,5	91	246,5	146	189,0		
28	255,5	98	244,0	152	190,0		
35	259,0	105	237,0	159	202,5		

Ratte 170 (weiss, ♀).							
Beginn des Versuchs: 12. November 1915.							
1 ^{4a)}	115,0	35	128,0	91	106,0	146	97,0
3	120,5	42	132,5	98	107,5	152	94,5
6	123,0	49 ⁵⁾	126,5	105	94,5	159	88,5
9	125,5	56	126,0	112 ⁷⁾	87,0	166	92,5
12	111,5	63	123,0	119	84,5	173	85,0
15	122,0	70	123,0	126	89,5	180	90,0
18	124,5	77	117,5	133	89,0	187	92,0
21	126,0	84	117,0	140	90,5	193	†
28	126,0	89 ⁶⁾	—	142 ⁸⁾	—		

Ratte 171 (weiss, ♂ B).							
Beginn des Versuchs: 12. November 1915.							
1 ⁹⁾	217,5	21	217,5	63	225,0	110 ¹¹⁾	—
3	234,5	23	—	70	230,0	112	219,0
6	221,0	28	218,0	77	230,5	119	208,0
9	222,5	35	221,0	84	227,5	126	203,0
12	220,0	42	224,0	91	219,5	133	170,0
15	224,0	49 ¹⁰⁾	223,0	98	230,0	136	†
18	212,5	56	224,0	105	216,0		

1) Futter: Erbsen. 2) Mais. 3) Weizen. 4) Krankes Aussehen. 4a) Erbsen.
 5) Bei ♂ 169 A vom 30. Dez. 1915 bis 5. Jan. 1916. 6) Bei ♂ 194 V vom
 8.—14. Febr. 1916. 7) Hafer. 8) Mit ♂ 237 D₂. 9) Erbsen. 10) Mit ♀ 152
 vom 30. Dez. 1915 bis 5. Jan. 1916. 11) Mais.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
Ratte 246 (weiss, ♂ F ₂).					
Beginn des Versuchs: 28. Februar 1916.					
1	216,5	Futter: Hafer	84	—	Futter: Erbsen
31	216,0	" Natal-Mais	88	171,0	
32	215,0		95	180,5	
33	—	Mit ♀ 244 bis	97	—	" Gerste
40	205,0	12. April 1916	102	185,5	Auswuchs an der
47	188,0				Nase
52	195,5		109	166,5	Futter: Roggen
61	181,0		116	130,5	Krankes Aussehen,
68	179,0		118	†	Knötchen am
75	157,0				Schwanz, verliert
82	160,0	Auswuchs an Nase und Schwanz			Haare

Ratte 249 (weiss, ♂ J ₂).					
Beginn des Versuchs: 28. Februar 1916.					
1	206,5	Futter: Hafer	69	—	Knötchen an Nase
31	205,0	" Natal-Mais	75	197,0	und Ohren
32	204,0		82	193,0	Knötchen am
33	—	" Hafer	89	180,0	Schwanz
40	200,5	Mit ♀ 110 bis	96	179,0	
47	200,0	1. April 1916	103	179,5	
52	204,5		110	175,5	
61	207,0		117	167,0	
68	205,0	Futter: Hafer	123	†	

Ratte 254 (weiss, ♀).					
Beginn des Versuchs: 28. Februar 1916.					
1	180,0	Futter: Hafer	82	132,0	
31	178,0	" Natal-Mais	84	—	Futter: Erbsen
32	176,0		89	143,0	
40	180,0		96	145,0	
47	176,0		98	—	" Gerste
52	164,0		103	144,0	Kleine Knötchen
61	153,0		110	136,5	am Ohr
68	149,0		114	†	
75	141,0				

Ratte 255 (weiss, ♀).
Beginn des Versuchs: 28. Februar 1916.

1	179,5	Futter: Hafer	77	—	Knötchen an den
31	179,0	" Natal-Mais	82	151,0	Ohren
33	180,9		84	—	Futter: Erbsen
40	185,0		89	174,0	
47	184,0		96	172,0	
52	173,0		98	—	" Gerste
61	175,5		103	163,5	
68	165,0		110	135,0	" Roggen
75	157,0		114	†	

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
Ratte 251 (weiss, ♀).					
Beginn des Versuchs: 28. Februar 1916.					
1	172,5	Futter: Hafer	89	156,0	
31	170,0	" Natal-Mais	96	169,5	
32	165,0		98	—	Futter: Gerste
33	—	Mit ♂ 250 K ₂ bis	103	163,0	
40	179,0	1. April 1916	110	159,5	" Roggen
47	181,0		117	160,5	
52	174,5		124	159,5	" Weizen
59	—	Knötchen an Nase	131	163,0	
61	168,0	und Ohren	138	165,5	" Hafer
68	164,0		145	152,5	
75	150,0		152	145,0	" Mais
82	154,0		157	†	
84	—	Futter: Erbsen			
		Auswuchs an Nase,			
		Ohren u. Schwanz			

Ratte 252 (weiss, ♀).					
Beginn des Versuchs: 28. Februar 1916.					
1	180,5	Futter: Hafer	98	—	Futter: Gerste
31	179,0	" Natal-Mais	102	—	Knötchen am Ohr
32	175,0		103	178,5	
40	185,0		110	176,0	Futter: Roggen
47	183,0		117	169,0	Grosse Auswüchse
52	179,0				an Ohren, Nase
61	179,0				und Schwanz
68	176,0		124	162,0	Futter: Weizen
75	167,0		131	153,0	Conjunctivitis,
82	168,0		136	†	offene Stellen an
89	180,0	" Erbsen			den Beinen, Fell
96	174,5				lichtet sich

Ratte 244 (weiss).					
Beginn des Versuchs: 28. Februar 1916.					
1	159,0	Futter: Hafer	98	—	Futter: Gerste
31	157,0	" Natal-Mais	102	168,5	Knötchen an Ohr
32	158,0		109	178,0	und Nase
39	186,0		110	—	Futter: Roggen
46	188,0		116	179,0	
52	182,5		123	176,5	
60	180,0		125	—	" Weizen
67	167,0		130	173,0	
74	153,0		137	165,0	
81	152,0	Mit ♂ 246 F ₂ bis	138	—	" Hafer
		2. Juni 1916	144	141,0	
84	—	Futter: Erbsen	151	125,0	
88	150,0		152	—	" Mais
95	156,5		154	†	

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm.	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
Ratte 245 (weiss).					
Beginn des Versuchs: 28. Februar 1916.					
1	150,5	Futter: Hafer	110	—	Futter: Roggen
31	151,0	" Natal-Mais	116	148,5	
32	152,0		123	151,0	
39	161,0	Mit ♂ 247 S ₂ bis	125	—	" Weizen
46	158,0	14. April 1916	130	146,0	
52	144,5		137	149,5	
60	137,0		138	—	" Hafer
67	134,0		141	—	Matt, krankes Aus-
74	132,0		144	138,0	sehen, Fell lich-
81	129,0		151	135,0	tet sich. Knöt-
84	—	Futter: Erbsen			chen an Ohren
88	142,0				und Schwanz
95	154,0		152	—	Futter: Mais
98	—	" Gerste	158	115,0	
102	153,0		161	†	
109	152,5				

Ratte 247 (weiss, ♂ G ₂).					
Beginn des Versuchs: 28. Februar 1916.					
1	225,5	Futter: Hafer	82	167,0	Auswuchs an Ohr
31	220,0	" Natal-Mais			und Schwanz
32	217,0		84	—	Futter: Erbsen
33	—	Mit 245 ♀ bis	89	180,0	
40	219,0	15. April 1916	96	184,5	
47	221,0		98	—	" Gerste
52	214,0		103	188,0	
61	198,0		110	163,0	" Roggen
68	190,0		117	154,0	Knötchen am
75	171,0		125	†	Schwanz

Ratte 248 (weiss, ♂ H₂).
Beginn des Versuchs: 28. Februar 1916.

1	195,5	Futter: Hafer	96	180,5	
31	192,0	" Natal-Mais	98	—	Futter: Gerste
32	189,0		103	205,5	Knötchen am Ohr
33	—	" Weisse Lup.			und wunde Stelle
40	185,0	Mit ♀ 176 bis			am Nacken
47	185,0	6. April 1916	110	220,5	Futter: Roggen
52	179,0		117	216,5	
61	177,0		124	216,5	" Weizen
68	162,0		131	211,5	
75	151,5		138	213,0	" Hafer
82	151,0		145	206,0	
84	—	Futter: Erbsen	152	198,0	" Mais
89	162,0		156	†	

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	
Ratte 234 (weiss, ♂ A ₂).						
Beginn des Versuchs: 28. Februar 1916.						
1	239,0	Futter: Hafer	109	179,0		
12	233,0		116	190,0		
21	238,0		123	202,0		
28	236,0		124	—	Futter: Roggen	
33	—		Bei ♀ 221 bis	130	202,0	
39	232,0		6. April 1916.	137	199,5	
46	229,0			138	—	" Hafer
52	233,0			144	189,0	
60	222,0			151	177,0	Das Fell lichtet sich
67	210,0					Futter: Weizen
74	198,0		152	—		
81	173,0		158	178,5		
84	—	Futter: Reis	165	177,5		
88	175,0		166	—	" Erbsen	
95	179,0		172	164,5	Entzündete Augen	
99	—	" Mais	179	166,0		
102	179,0	Knötchen an Ohren und Nase	180	—	Futter: Gerste	
			186	†		

Ratte 184 (weiss, ♂ X).						
Beginn des Versuchs: 12. November 1915.						
1	188,0	Futter: Gerste	104	229,0		
2	202,0		111	230,0		
5	205,0		112	—	Futter: Weizen	
8	207,0		118	220,0		
11	204,0		125	207,0		
14	205,0		132	203,0		
17	210,5		139	184,0		
19	—		Hautausschlag am	141	—	Bei ♀ 185
20	213,5		Hals und Kopf	145	187,0	
27	216,5			152	182,0	
34	225,0		159	170,5		
41	234,0		166	169,5		
48	209,5		173	162,0		
50	—	Mit ♀ 185 vom 31.	180	160,0		
55	222,0	Dezember 1915	187	163,0		
62	231,0	bis 5. Januar 1916	194	174,0		
69	234,5		201	171,0		
76	244,5		208	167,5		
82	—		215	168,0	Futter: Weizen	
83	237,5		222	160,5		
90	239,0		229	154,0	" Roggen	
97	233,0		233	†		

Ratte 185 (weiss, ♀).					
Beginn des Versuchs: 12. November 1915.					
1	105,5	Futter: Gerste	14	122,5	
2	111,5		17	128,0	
5	116,0		20	130,5	
8	119,0		27	135,0	
11	116,0		34	129,0	

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
41	133,0		139	117,0	
48	135,0		142	—	Mit ♂ 184 X
50	—	Bei ♂ 184 X vom	145	118,0	
55	137,5	31. Dezember 1915	152	111,5	
62	130,0	bis 5. Januar 1916	159	107,5	
69	134,0		166	110,0	
76	131,0		173	107,0	
83	132,0		180	109,0	
90	130,0		187	102,0	
97	129,0		194	107,0	
104	126,0		201	104,0	
111	125,5		208	99,0	
116	—	Futter: Weizen	215	95,5	
118	123,0		222	95,0	
125	121,0		229	88,5	Futter: Roggen
132	118,0		231	†	

Ratte 190 (weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 21. Januar 1916.

1	—	Futter: Gerste	103	137,0	
9	146,0		110	137,0	
12	135,5		117	137,0	
19	142,0		124	139,0	
26	138,0		131	134,0	
33	140,0		138	139,0	
40	141,0		145	138,0	
43	—	" Weizen	152	138,5	
47	136,0		159	135,5	Futter: Roggen
54	139,5		166	134,0	
61	140,0		173	128,5	
68	137,0		180	124,0	
75	135,0		187	115,0	
82	134,0		194	199,0	
89	134,5		200	†	
96	135,5				

Ratte 191 (weiss, ♂ H).

Beginn des Versuchs: 21. Januar 1916.

1	—	Futter: Gerste	61	226,0	
9	223,0		68	232,0	
12	220,0		75	235,0	
19	223,5	" Weisse Lupinen	83	239,0	
		Bei ♀ 176 vom	90	236,0	
		8.—14. Februar	97	240,0	
		1916	104	240,0	
25	—	Futter: Gerste	111	239,0	
26	217,5		118	235,0	
31	—	Linkes Auge ge-	125	235,0	
33	220,0	schlossen	132	233,0	
40	225,0		139	229,0	
42	—	Futter: Weizen	146	225,0	
47	225,0		153	222,0	Matt
54	227,5		160	226,0	

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
167	226,0		250	202,0	
174	223,5		257	200,0	
181	220,5		264	201,0	
188	223,5		271	185,0	
195	223,0		278	182,5	
202	220,5		285	179,0	
209	218,5		292	171,5	
216	216,5		299	164,0	Bekommt Knötch. an Ohren und Schwanz
223	217,5		307	161,0	
229	203,5		309	156,0	
236	203,0		316	149,5	
243	202,0		322	†	

Ratte 192 (weiss, ♂ J).

Beginn des Versuchs: 21. Januar 1916.

1	—	Futter: Gerste	90	117,5	
9	133,5		97	112,25	
11	128,5		104	107,0	
18	127,0		111	107,0	
19	—	„ Blaue Lupinen	118	105,0	
		Bei ♀ 174 vom 8. bis	125	104,0	
		14. Februar 1916	132	108,0	
25	117,0	Futter: Gerste	139	100,0	
31	—	Ekzem am Körper	146	100,0	
32	125,5		153	104,0	
39	125,0		160	103,0	
42	—	Futter: Weizen	167	99,5	
46	125,0		174	99,0	
53	124,0		181	99,0	
60	123,0		188	98,0	
67	126,0		195	97,0	Stark gelichtetes Fell
76	124,0		200	†	
83	121,0				

Ratte 194 (weiss, ♂ V).

Beginn des Versuchs: 21. Januar 1916.

1	—	Futter: Gerste	90	146,0	
9	166,5		97	149,0	
15	159,0		104	149,0	
18	—	„ Erbsen	111	148,0	
		Bei ♀ 170 vom 8. bis	118	150,0	
		14. Februar 1916	125	148,0	
22	163,0	Futter: Gerste	132	143,0	
24	—		139	141,0	
29	161,5		146	140,0	
36	162,5		153	138,0	
40	—	„ Weizen	159	—	Futter: Hafer
43	161,0	Ausschlag	160	134,5	
50	160,0		167	121,0	
57	162,0		174	109,5	
64	163,0		181	100,0	
71	162,0		187	†	
75	154,0				
83	148,0				

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
Ratte 195 (weiss, ♂ B ₁). Beginn des Versuchs: 21. Januar 1916.					
1	—	Futter: Gerste	104	267,0	
9	274,0		107	—	Futter: Gerste
12	265,0		111	275,0	
19	261,5	„ Blaue Lupinen Bei 150 ♀ vom 8. bis 14. Februar 1916	114	—	„ Weisse Lupinen
		Futter: Gerste	118	252,0	„ Roggen
25	—		121	—	
26	255,0		125	252,0	
33	265,0		130	—	„ Mais
40	270,0		132	254,0	
42	—	„ Weizen	137	—	„ Hafer
47	275,0		139	246,5	
54	273,0		142	—	„ Weizen
61	279,0		146	248,0	
68	275,0		153	245,0	
72	—	„ Hafer	156	—	„ Erbsen
76	261,0	Bei 140 ♀	160	245,5	
79	—	Futter: Weisse	163	—	„ Mais
83	246,0	Lupinen	167	248,5	
86	—	„ Roggen	170	—	„ Roggen
88	—	Knötchen an den	174	244,0	
90	255,0	Ohren	177	—	„ Hafer
93	—	Futter: Mais	161	231,3	
97	267,0		166	†	
100	—	„ Erbsen			

Ratte 197 (weiss, ♂ K₁).
Beginn des Versuchs: 21. Januar 1916.

1	—	Futter: Gerste	83	125,0	
9	149,0		90	120,0	
12	145,0		97	116,0	
19	143,0	„ Mais Bei 140 ♀ vom 8. bis 14. Februar 1916	104	111,5	
		Futter: Gerste	111	109,0	
25	—		118	111,0	Conjunctivitis
26	140,0		125	106,0	
33	145,0		132	—	
40	146,0		139	103,5	
41	—	„ Weizen	146	101,5	
47	148,0		153	100,0	
54	145,5		159	—	Futter: Roggen Conjunctivitis
61	143,0		160	104,0	
68	135,0		167	102,5	
72	—	Bei 190 ♀	174	98,0	
76	131,0		181	92,0	
			186	†	

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
Ratte 199 (weiss, ♂ M ₁).					
Beginn des Versuchs: 9. Februar 1916.					
1	—	Futter: Gerste	120	139,5	
10	192,0	Reis	122	—	Futter: Hafer
12	192,0	"	127	143,0	
20	189,0		134	147,0	
27	186,0		141	160,5	
34	180,0		148	160,0	
41	172,0		153	161,0	
48	176,0		160	167,0	
53	—	Bei 207 ♀	167	169,5	
57	179,0		174	179,0	
64	176,0		181	176,5	
71	172,5		188	169,0	
78	168,0		195	165,5	
85	162,0		222	151,0	
92	154,0		229	124,5	
99	152,0	Bei 206 ♀	236	107,5	
106	155,0		238	†	
113	146,5				

Ratte 201 (weiss, ♂ P ₁).					
Beginn des Versuchs: 9. Februar 1916.					
1	—	Futter: Gerste	147	277,5	
7	—	Reis	154	279,5	
10	286,5	"	161	278,5	
14	291,0		168	284,5	
21	299,0		175	286,0	
28	282,0		182	287,5	
35	278,0		187	—	Futter: Weizen
42	273,0		189	281,5	
49	254,0		196	279,0	
52	—	Bei 209 ♀	203	264,0	
56	254,0		210	254,0	
63	253,0		214	—	" Roggen
70	248,5		217	242,5	Kleine Knötchen
77	248,0		224	238,0	an den Ohren
84	252,0		231	239,5	
91	248,0		238	225,0	Bekommt Knötch.
98	240,0	Bei 213 ♀	245	220,0	an der Nase
105	233,0		252	219,0	
112	224,0		259	205,0	Knötchen ver-
119	222,0		266	190,0	grössern sich
121	—	Futter: Roggen	273	186,0	
126	243,5		280	176,0	
133	255,5		281	†	
140	271,0				

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
Ratte 204 (weiss, ♂ S ₁). Beginn des Versuchs: 9. Februar 1916.					
1	170,0	Futter: Gerste	105	128,0	
8	170,0	" Reis	112	121,0	
10	165,0		119	119,5	
14	160,0		121	—	Futter: Erbsen
21	152,0		126	137,0	
28	150,0		133	151,5	
35	140,5		140	158,5	
42	138,5		147	158,5	
49	128,0		154	159,5	
53	—	Mit 216 ♀	161	157,5	
56	131,0		168	155,5	
63	133,0		175	153,0	
70	134,0		182	151,0	
77	134,5		189	152,5	
84	133,0		176	123,0	
91	131,0		179	†	
98	130,0				

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
Ratte 205 (weiss, ♂ T ₁). Beginn des Versuchs: 9. Februar 1916.					
1	105,0	Futter: Gerste	91	81,5	
8	100,0	" Reis	98	74,0	
10	99,0		103	—	Futter: Mais
14	102,0		105	69,0	Conjunctivitis
21	104,0		112	73,0	
28	104,5		119	74,5	
35	102,0		121	—	Futter: Weizen
42	98,0		126	82,0	
49	90,0		133	90,5	
53	—	Mit 217 ♀	136	—	" Hafer
56	93,5		140	83,0	
63	91,0		147	78,0	
70	90,5		154	81,5	
77	88,0		161	78,5	
84	83,0		168	61,0	Gelähmt
85	—		171	†	

Ratte 216 (weiss, ♀).
Beginn des Versuchs: 9. Februar 1916.

1	195,0	Futter: Gerste	52	168,0	Mit 204 ♂ T ₁ vom
10	191,5	" Reis	56	174,0	1.—6. April
17	197,0		64	175,0	
24	191,0		71	174,0	
31	193,5		78	171,0	
38	185,0		85	163,0	
45	177,0		92	158,0	

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
99	156,0		156	169,0	
106	153,0		163	159,0	
113	148,0	Futter: Weizen	170	159,5	
121	143,0	" Erbsen	177	158,0	
128	163,0		181	155,0	
135	170,5		188	154,0	
142	171,5		195	†	
149	172,5				

Ratte 217 (weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 9. Februar 1916.

1	110,0	Futter: Gerste	99	118,0	
10	106,0	" Reis	106	116,5	
17	107,0		113	120,5	
24	105,0		121	119,5	
31	100,0		122	—	Futter: Weizen
37	—	Hautausschlag	128	125,0	
38	101,0		135	127,0	
45	107,0		142	116,0	
52	107,0	Mit 205 ♂ T ₁ vom	149	118,0	
56	106,0	1.—6. April	156	117,5	
64	103,0		163	117,5	
71	104,0		167	—	" Hafer
78	105,0	Geschloss. Augen	170	118,0	
85	105,5		177	102,5	
92	105,5		182	†	

Ratte 218 (schwarz-weiss, ♂ L₂).

Beginn des Versuchs: 12. Februar 1916.

1	89,0	Futter: Gerste	135	105,5	
18	90,0	" Bohnen	142	107,5	
21	85,0		149	107,5	
24	87,0		156	110,0	
31	90,5		163	106,5	
38	90,0		170	104,0	
45	98,0		177	106,5	
52	—	" Roggen	184	105,5	
54	87,5	Mit 223 ♀ vom 6. bis	189	—	Futter: Weizen
62	84,5	10. April	191	108,0	Kleine Knötchen
69	89,0		198	98,0	an Ohren und
76	89,0				Schwanz
85	87,0		205	92,5	Knötchen a. Ohren,
92	89,0				Schwanz und
99	88,0				Beinen
106	94,0		212	87,0	Kahle Stelle
113	99,5				zwischen den
121	101,5				Ohren
128	105,5		215	†	Futter: Roggen

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
Ratte 219 (weiss, ♀).					
Beginn des Versuchs: 12. Februar 1916.					
1	89,0	Futter: Gerste	76	102,5	
18	88,0	" Bohnen	85	98,0	
21	87,0		92	99,0	
25	95,0		99	99,0	Mit 249 ♂ J vom
32	93,5		106	96,0	18.—25. Mai
39	96,5		113	89,5	
46	84,0		121	89,0	
53	—	" Roggen	128	89,5	
55	92,0		135	85,5	
62	97,0		142	†	
69	103,0				

Ratte 224 schwarz-weiss, ♀).					
Beginn des Versuchs: 12. Februar 1916.					
1	148,0	Futter: Gerste	90	134,0	
18	146,0	" Bohnen	97	127,0	
21	143,5		104	132,0	
25	137,5		112	138,5	
32	156,0		118	135,0	
39	154,0		125	133,0	
46	149,0		132	129,5	
50	—	Mit 233 ♂ Z ₁ vom	139	125,0	
		1.—6. April	146	121,0	
53	—	Futter: Roggen	153	121,5	
55	150,0		160	118,0	
62	149,0		167	117,5	
69	145,0		174	113,0	
76	143,0		181	107,0	
83	126,0		185	†	

Ratte 223 (weiss, ♀).					
Beginn des Versuchs: 12. Februar 1916.					
1	83,0	Futter: Gerste	104	86,0	
18	82,0	" Bohnen	112	89,5	
21	81,5		118	90,5	
24	86,5		125	86,5	
31	82,5		132	89,0	
38	80,0		139	86,5	
45	78,0		146	87,5	
53	—	" Roggen	153	87,0	
55	83,0	Mit 218 ♂ L ₂ vom	160	83,0	
62	89,0	6.—10. April	167	82,5	
69	90,5		174	81,0	
76	93,0		181	77,5	
83	88,0		186	—	Futter: Weizen
90	82,0		188	71,0	Knötchen an
97	81,5		194	†	Ohren, Nase und Schwanz

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
Ratte 225 (weiss).					
Beginn des Versuchs: 12. Februar 1916.					
1	95,0	Futter: Gerste	125	104,5	
18	94,0	" Bohnen	132	105,5	
21	90,0		139	106,0	
26	93,0		146	103,0	
33	90,0		153	101,0	
40	94,0		160	101,0	
47	92,0		167	102,0	
50	—	Mit 232 ♂ Y ₂ vom 1.—6. April	174	101,0	
53	—	Futter: Roggen	181	102,0	
55	97,0		188	102,5	
62	103,0		195	96,5	
69	108,5		202	94,0	
76	112,5		209	92,0	Knötchen an Nase und Schwanz
83	101,0		212	—	Futter: Roggen
90	109,0		216	92,0	
97	107,5		223	85,0	
104	107,0		230	81,0	
112	105,0		237	89,5	
118	105,0		241	†	

Ratte 226 (weiss, ♀).					
Beginn des Versuchs: 12. Februar 1916.					
1	85,5	Futter: Gerste	132	95,0	
18	85,5	" Bohnen	139	94,5	
21	82,0		146	97,0	
26	83,0		153	97,0	
33	92,0		160	98,0	
40	90,0		167	101,0	
47	91,0		174	104,0	
50	—	Mit 231 ♂ W ₁ vom 1.—6. April	181	99,5	
53	—	Futter: Roggen	185	—	Futter: Weizen
55	92,0		188	98,0	
55	92,0		195	95,5	
62	90,0		202	94,5	
69	87,0		209	94,5	
76	89,0		212	—	" Roggen
83	90,0		216	94,0	
90	92,0		223	98,0	
97	95,0		230	100,0	" Roggen
104	91,0		237	87,0	
112	94,5		244	78,0	Bekommt Knöt- chen am Schwanz
118	92,5		248	†	
125	95,0				

Ratte 227 (weiss, ♀).					
Beginn des Versuchs: 12. Februar 1916.					
1	80,0	Futter: Gerste	27	84,5	
18	80,0	" Bohnen	34	89,0	
21	79,0		41	89,5	

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
48	84,0		104	82,0	
50	—	Mit 230 ♂ V ₁ vom 1.—6. April	112	85,0	
		Futter: Roggen	118	84,5	
53	—		125	84,5	
55	79,0		132	81,5	
62	79,0		139	79,0	
69	81,5		146	74,5	
76	84,0		153	69,0	
83	83,0		160	62,0	
90	80,0		166	†	
97	82,0				

Ratte 230 (schwarz-weiss, ♂ V₁).

Beginn des Versuchs: 12. Februar 1916.

1	170,5	Futter: Gerste	133	145,0	
18	165,0	" Bohnen	140	145,0	
21	163,0		147	144,5	
28	155,5		154	148,5	
35	161,5		161	148,5	
42	146,0		168	149,5	
49	150,0		175	156,5	
50	—	Bei 227 ♀ vom 1. bis 6. April	182	161,5	
		Futter: Roggen	185	—	Futter: Weizen
53	—		189	165,0	
56	153,0		196	164,0	
63	152,0		203	171,0	
69	149,5		210	168,0	
77	149,5		212	—	" Roggen
84	149,0		217	164,0	
91	149,0		224	162,0	
98	143,0		231	158,0	
105	145,0		238	145,0	
112	145,0		245	108,0	Bekommt Knöt- chen an Nase und Schwanz
119	141,0		246	†	
126	140,0				

Ratte 231 (schwarz-weiss, ♂ W₁).

Beginn des Versuchs: 12. Februar 1916.

1	180,0	Futter: Gerste	84	183,5	
18	185,0	" Bohnen	91	178,0	
21	178,0		98	174,0	
28	183,0		105	169,0	
35	195,0		112	167,0	
42	178,5		119	168,5	
49	186,0		126	170,0	
50	—	Bei 226 ♀ vom 1. bis 6. April 1916	133	169,5	
		Futter: Roggen	140	168,0	
53	—		147	164,5	
56	188,0		154	151,0	
63	180,0		161	142,5	
69	178,0		168	133,5	
77	186,0		175	†	

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
Ratte 232 (schwarz-weiss, ♂ Y ₁). Beginn des Versuchs: 12. Februar 1916.					
1	145,0	Futter: Gerste	154	136,0	
18	145,0	„ Bohnen	161	140,0	
21	140,0		168	139,5	
28	141,5		175	142,5	
35	130,0		182	138,5	Futter: Weizen
42	124,0		185	—	
49	123,0		189	135,5	
50	—	Bei 225 ♀ vom 1. bis 6. April 1916	196	136,5	
		Futter: Roggen	203	137,5	
53	—		210	138,0	Knötchen an den Ohren und Nase
56	130,0				Futter: Roggen
63	129,0		212	—	
70	135,0		217	135,0	
77	137,0		224	142,0	
84	136,0		231	142,0	Knötchen ver- grössern sich
91	136,0				Kahle Stelle auf dem Rücken
98	137,0		238	143,0	
105	141,0		245	137,0	
112	139,5		252	132,0	
119	140,5		259	138,0	
126	138,0		266	138,0	
133	138,0		272	—	
140	138,0		273	145,5	Bekommt Knötch. am Schwanz
147	141,0		274	†	

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm
-----------------------	--------------------------------	-----------------------	--------------------------------	-----------------------	--------------------------------	-----------------------	--------------------------------

Ratte 233 (schwarz-weiss, ♂ Z₁).
Beginn des Versuchs: 12. Februar 1916.

1 ¹⁾	105,0	53 ³⁾	—	98	113,0	147	114,0
18 ^{1a)}	100,0	56	101,5	105	117,0	154	112,5
21	99,0	63	104,5	112	121,0	161	109,0
29	105,0	69	105,5	119	121,5	168	104,0
36	106,0	77	107,0	126	121,5	175	91,0
43	108,0	84	107,5	133	117,5	181	†
50 ²⁾	104,0	91	107,0	140	112,5		

Ratte 275 (weiss, ♀).
Beginn des Versuchs: 3. Mai 1916.

1 ⁴⁾	80,0	31	77,5	72	85,0	108 ⁵⁾	—
3 ^{4a)}	—	37	81,5	79	86,0	114	86,5
8	73,0	44	81,0	86	86,5	121	85,0
9	72,5	51	81,5	93	83,5	128	89,0
16	76,5	58	83,5	100	86,5	132	—
23	83,0	65	84,0	107	90,5	135 ⁶⁾	90,5

1) Gerste. 1a) Bohnen. 2) Bei 224 ♀ vom 1. bis 6. April 1916. 3) Roggen.
4) Hafer. 4a) Roggen. 5) Weizen. 6) Roggen.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm
142	95,0	219	100,5	297	110,0	374	110,0
149	95,0	226	101,5	304	115,0	381	112,0
156	96,5	233	102,0	311 ¹⁾	109,0	388	107,5
163	98,0	240	100,0	318	113,5	395	114,5
170	98,5	247	112,5	325	110,5	402	107,0
177	90,0	254	106,5	332	100,0	409	104,0
184	97,0	261	107,5	339	98,0	416	92,0
191	100,5	268	110,5	346	103,5	423	70,5
198	100,0	275	110,5	353	107,0	424	†
205	102,0	282	110,0	360	110,0		
212	99,0	290	111,0	367	110,0		

Ratte 277 (weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 3. Mai 1916.

1 ¹⁾	82,0	100	73,0	191	84,0	297	94,0
3	—	105 ²⁾	—	198	81,0	304	95,0
9	74,0	107	71,0	205	85,0	311	97,0
16	77,0	114	69,0	212	82,0	318	100,0
23	77,5	121	73,0	219	85,0	325	100,0
31	72,0	128	75,0	226	87,5	332	99,5
37	73,0	131 ³⁾	—	233	89,5	339	102,0
44	70,0	135	71,0	240	89,0	346	105,0
51	74,0	142	74,0	247	82,0	353	104,0
58	70,5	149	74,5	254	88,5	360	111,0
65	70,0	156	74,0	261	94,0	367 ⁴⁾	111,0
72	71,0	163	73,0	268	96,0	373	†
79	72,5	170	76,0	275	92,0		
86	72,0	177	72,0	282	91,5		
93	73,0	184	82,0	290	93,5		

Ratte 266 (weiss, ♂ N₂).

Beginn des Versuchs: 3. Mai 1916.

1 ⁵⁾	160,0	55	197,5	111	190,5	167	153,0
3 ⁵⁾	160,0	62	195,5	118	197,5	174	146,0
8 ⁶⁾	153,0	69	193,0	125	196,0	181	142,0
13	174,0	76	185,5	131 ¹⁰⁾	—	188 ¹¹⁾	129,0
20	173,0	83	187,0	132	194,5	191	—
27	182,0	90	192,5	139	188,0	195	109,0
34	186,5	97 ⁷⁾	188,5	146	182,0	202	†
39	195,5	104 ⁸⁾	187,5	153	170,0		
48	197,0	105 ⁹⁾	—	160	167,0		

1) Hafer. 2) Weizen. 3) Roggen. 4) Bekommt Knötchen an den Ohren und am Schwanz. 5) Hafer. 6) Roggen. 7) Knötchen an der Nase. 8) Knötchen an Nase und Schwanz. 9) Weizen. 10) Roggen. 11) Knötchen vergrössern sich.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
Ratte 264 (weiss, ♂ M ₂).					
Beginn des Versuchs: 3. Mai 1916.					
1	59,0	Futter: Hafer	111	109,0	
3	60,0	Bei 263 ♀	118	112,0	
8	58,0	Futter: Roggen	125	112,5	
13	80,0		131	—	Futter: Roggen
20	87,0		132	113,5	
31	96,5		139	117,0	
34	98,0		146	114,0	
39	99,0		153	111,0	
48	95,0		160	104,0	
55	96,0		167	101,0	
62	101,0		174	97,5	
69	101,0		181	107,0	
76	101,5		188	104,0	
83	105,5		193	—	Haarausfall
90	105,0		195	98,0	
97	107,0		202	91,0	
104	109,5		209	77,0	
105	—	Futter: Weizen	213	†	

Ratte 262 (weiss, ♀).					
Beginn des Versuchs: 28. Februar 1916.					
1	225,0	Futter: Hafer	84	—	Futter: Erbsen
31	225,0	" Natal-Mais	89	179,0	
32	221,0		96	185,0	
40	218,0		98	—	" Gerste
47	207,0		105	192,0	Knötchen an den Ohren
52	201,0				Futter: Roggen
61	196,0		110	186,0	Krankes Aussehen,
68	190,0		117	161,0	Auswüchse an
75	177,0	Frisst wenig	119	†	Ohren, Nase und Schwanz
82	159,0				

Ratte 2 (weiss, ♀ 1).					
Beginn des Versuchs: 19. Dezember 1914.					
1	140,5	Futter: Mais	36	139,5	Anmerkung:
5	138,5	6 Junge	37	143,0	Ein Junges war
24	138,0		38	142,0	nur etwa halb
25	138,5	Gewicht d. Jungen:	39	144,0	so gross wie die
26	137,0	23. Dez. 1914 29,5 g	40	142,0	übrigen
27	136,0	26. " 1914 39,0 "	41	142,5	11.—12. Jan. und
28	138,0	28. " 1914 43,0 "	42	145,0	3.—5. Febr. 1915
29	136,0	31. " 1914 48,0 "	43	138,0	war ♂ I bei ♀ I.
30	138,0	2. Jan. 1915 50,0 "	44	139,5	Keine Schwang- erschaft
31	137,0	4. " 1915 51,5 "	45	141,0	
32	136,0	6. " 1915 53,0 "	46	130,0	Futter: Blaue Lupinen
33	137,5	8. " 1915 52,0 "	47	126,5	
34	138,0	10. " 1915 51,0 "	48	122,0	
35	136,5	11. " alle tot	49	117,0	
			50	109,5	
			51	†	

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
Ratte 1 (weiss, ♂ I).					
Beginn des Versuchs: 25. Dezember 1914.					
1	258,0	Futter:	32	261,0	
2	271,0	26. Nov. bis 18. Dez.	33	255,0	
3	272,5	1914 Hundekuch.	34	260,5	
4	280,5	18. Dez. bis 1. Febr.	35	260,0	
5	280,5	1914 Mais	36	262,5	
6	282,5		37	255,0	
7	276,5		38	258,0	
8	280,5	Mit ♂gepaart, keine	39	258,0	Futter: Blaue
9	273,5	Befruchtung	40	245,0	Lupinen
10	280,0		41	239,0	
11	279,0		42	233,5	
12	266,5		43	227,0	
18	260,5		44	232,0	
19	265,0		45	237,0	
20	265,0		46	239,5	
21	264,0		47	233,0	
22	260,5	Auswüchse an	48	227,0	
23	263,0	den Ohren, Be-	49	216,0	
24	265,0	haarung lichtet	50	222,0	
25	265,0	sich	51	216,0	
26	259,0		52	221,0	
27	259,5		56	212,0	
28	263,0		59	202,0	
29	265,0		62	193,0	
30	254,0		65	†	
31	260,0				

Ratte 139 (weiss, ♀).
Beginn des Versuchs: 11. November 1915.

1	190,0		69	226,0	
2	—	Futter: Mais	75	—	Futter: Blaue
5	191,0		76	220,0	Lupinen
8	196,5		82	—	Roggen
9	—	„ Hafer	83	207,0	„
11	200,0		89	—	„ Mais
14	200,5		90	225,0	Mit 196 ♂ C ₁ vom
16	—	„ Erbsen	96	—	8.—14. Febr. 1916
17	200,0		97	213,0	Futter: Hafer
20	200,5		103	—	„ Erbsen
23	—	„ Gerste	104	222,0	„
27	210,5		108	—	„ Gerste
30	—	„ Blaue	111	226,0	„
34	196,0	Lupinen	115	—	„ Weizen
37	—	„ Roggen	118	227,0	„
41	206,0		120	—	„ Weisse
44	—	„ Mais	125	206,0	Lupinen
48	219,0		128	—	„ Roggen
51	—	Bei 182 ♂ vom	132	214,0	„
55	215,0	31. Dez. 1915 bis	135	—	„ Mais
		5. Jan. 1916	136	—	„ Weizen
56	—	Futter: Hafer	139	214,0	„
61	—	„ Erbsen	143	—	„ Hafer. —
62	221,5		145	216,0	Mit 142 ♂ X ₁
68	—	„ Gerste			

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
150	—	Futter: Weisse	221	213,0	
152	224,0	Lupinen	226	—	Futter: Gerste
157	—	” Roggen	228	216,5	
159	219,5	”	233	—	” Roggen
163	—	” Hafer	235	179,5	
166	219,0	”	240	—	” Mais
170	—	” Erbsen	242	176,5	
172	225,0	”	247	—	” Weizen
177	—	” Gerste	249	177,0	
179	228,0	”	254	—	” Hafer
184	—	” Weisse	256	154,5	
186	212,0	Lupinen	261	—	” Gerste
191	—	” Roggen	263	156,5	
193	171,0	”	268	—	” Weizen
200	177,0	” Mais	270	157,0	
207	194,0	” Weizen	275	—	” Erbsen
212	201,5	” Hafer	277	157,0	
219	—	” Erbsen	282	†	

Ratte 140 (weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 11. November 1915.

1	221,0		96	—	Futter: Hafer
2	—	Futter: Mais	100	242,5	
5	221,5		103	—	” Erbsen
8	226,5		107	244,0	
9	—	” Hafer	114	244,0	” Weizen
11	224,5		120	—	” Weisse
14	229,5		121	238,0	Lupinen
16	—	” Erbsen	127	—	” Roggen
17	239,5		128	215,0	
20	241,5		135	233,0	” Mais
23	232,0	” Gerste	136	—	” Weizen
27	226,0		142	246,0	
30	241,0	” Blaue	143	—	” Hafer. —
		Lupinen	145	226,0	Mit 195 ♂ B ₁
		Frisst sehr wenig	150	—	Futter: Weisse
		Lupinen	152	229,0	Lupinen
37	214,0	Futter: Roggen	157	—	” Roggen
44	—	” Mais	159	226,0	
47	238,0		163	—	” Mais
51	—	Bei ♂ K141 (31. Dez.	166	225,0	
		1915 bis 5. Jan. 1916)	170	—	” Erbsen
54	—	Futter: Hafer	172	219,0	
58	236,0		177	—	” Gerste
61	—	” Erbsen	179	213,0	
65	235,0		184	—	” Weisse
68	—	” Gerste			Lupinen
72	255,0		186	218,0	Bei 195 ♂ B ₁
75	—	” Blaue	191	—	Futter: Roggen
79	230,5	Lupinen	193	197,0	
82	—	” Roggen	200	186,5	” Mais
86	240,0		207	203,0	” Hafer
89	—	” Mais	212	208,0	” Weizen
90	—	Mit ♂ K ₁ 197 (8. bis	219	—	” Gerste
93	240,0	14. Febr. 1916)	221	214,5	

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
226	—	Futter: Erbsen	242	205,5	
228	217,0		247	—	Futter: Hafer
233	—	„ Mais	249	196,5	
235	206,0		254	—	„ Weizen
240	—	„ Roggen	256	†	

Ratte 141 (weiss, ♂ K).

Beginn des Versuchs: 11. November 1915.

1	25,0		77	—	Offene Stellen an
2	—	Futter: Mais	79	179,5	Ohren
5	239,5		82	—	Futter: Roggen
8	237,5		86	189,0	
9	—	„ Hafer	89	—	„ Mais
11	239,5		93	185,0	
14	236,5		96	—	„ Hafer
16	—	„ Erbsen	100	177,0	
17	235,5		103	—	„ Erbsen
20	237,0		107	175,0	
23	236,0	„ Gerste	114	174,0	„ Weizen
30	223,5	„ Blaue	120	—	„ Weisse
31	214,5	„ Lupinen	121	165,0	„ Lupinen
37	207,0	„ Roggen	127	—	„ Roggen
44	—	„ Mais	128	150,0	
47	219,5		135	160,5	„ Mais
51	—	Mit 140 ♀ (31. Dez. 1915 bis 5. Jan. 1916)	136	—	„ Weizen
		Futter: Hafer	142	166,0	
56	—		143	—	„ Hafer
58	219,0		145	162,0	
61	—	„ Bl. Lupinen	150	—	„ Weisse
65	199,0	Knötchen am lin- ken Ohr	152	158,0	„ Lupinen
			159	†	
72	192,0				

Ratte 142 (weiss, ♂ H₁).

Beginn des Versuchs: 11. November 1915.

1	209,0		47	182,5	
2	—	Futter: Mais	54	—	Futter: Hafer
5	195,5		59	188,5	
8	192,6		61	—	„ Erbsen
9	—	„ Hafer	66	199,5	
11	194,5		68	—	„ Gerste
14	193,5		73	205,0	
16	—	„ Erbsen	75	—	„ Blaue
17	197,0		80	196,5	„ Lupinen
20	199,0		82	—	„ Roggen
23	—	„ Gerste	87	191,5	
24	205,5		89	—	„ Mais
30	—	„ Blaue	94	186,5	
31	195,0	„ Lupinen	96	—	„ Hafer
37	—	„ Roggen	101	177,0	
38	184,0	Offene Stelle an der linken Seite des Rumpfes	108	182,0	
			110	—	„ Gerste
		Futter: Mais	115	179,0	„ Weizen
44	—				

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
120	—	Futter: Weisse	136	151,0	Futter: Weizen
122	162,0	Lupinen	143	150,0	„ Hafer
127	—	„ Roggen	145	138,0	Mit 139 ♀
129	157,0	„	152	140,0	
135	—	„ Mais	153	†	

Ratte 145 (weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 11. November 1915.

1	169,0		51	—	Bei 144 ♂ X (31. Dez. 1915 bis 5. Jan. 1916)
2	—	Futter: Mais			
5	165,0		58	—	Futter: Bl. Lupinen
8	168,5		59	175,0	Ekzem a. Schwanz,
11	168,5		66	164,0	Nase und Ohren
14	167,5				grösser
15	—	Stelle am rechten	72	—	Futter: Roggen
		Auge	73	165,0	
16	—	Futter: Hafer	80	168,5	
17	164,0		86	—	„ Mais
20	160,5		87	167,0	
24	161,0		94	162,5	
30	—	„ Erbsen	100	—	Futter: Hafer
31	169,0		101	159,5	
35	—	Kleine Knötchen	108	153,0	
		an beiden Ohren	114	—	Futter: Weizen
36	—	Ekzem an Nacken	115	161,0	
38	170,0	und Schwanz	122	154,0	
44	—	Futter: Gerste	129	154,0	„ Weisse
47	174,5		136	154,0	Lupinen
			137	†	

Ratte 148 (weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 11. November 1915.

1	199,0		58	—	Futter: Blaue
2	—	Futter: Mais	59	170,0	Lupinen
5	205,0		66	164,0	Knötchen a.d. Nase
8	201,5		72	—	Futter: Roggen
11	200,0		73	165,5	Grosser Auswuchs
14	196,0		80	162,0	an Nase u. Ohren
16	—	„ Hafer	86	—	Futter: Mais
17	182,5		87	168,0	
20	183,5		92	—	Stark abgemagert
24	183,5		94	166,5	
30	—	„ Erbsen	100	—	Futter: Hafer
31	196,0		101	159,0	
32	—		108	149,5	
38	187,5		114	—	„ Weizen
44	—	„ Gerste	115	162,0	
47	184,0		121	155,0	
51	—	Bei 147 ♂ J (31. Dez. 1915 bis 5. Jan. 1916)	128	150,0	„ Weisse
			134	†	Lupinen

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
Ratte 151 (weiss, ♂ L).					
Beginn des Versuchs: 11. November 1915.					
1	270,5	3 Wochen wechseln	80	260,0	
2	—	Futter: Mais	87	248,5	Futter: Blaue Lupinen
5	268,0		94	232,0	
8	271,0		101	222,0	
11	266,0		107	—	„ Roggen
14	264,0		108	224,5	
17	258,5		115	222,5	
20	266,0		122	217,0	
23	—	„ Hafer	128	—	„ Mais
24	264,0		129	215,0	
31	257,5		136	202,5	
38	245,5		141	—	„ Weizen
44	—	„ Erbsen	143	206,0	
47	264,5		145	208,0	
50	—	Hautausschlag am Hals	152	207,0	
51	—	Mit 150 ♀ (31. Dez. 1915 bis 5. Jan. 1916)	159	200,0	
59	263,0	Futter: Gerste	162	—	„ Hafer
66	272,0		166	197,0	
73	263,5		172	177,0	
			179	†	

Ratte 153 (weiss, mit schwarzem Kopf und Rücken, ♂ R).

Beginn des Versuchs: 11. November 1915.

1	217,0		126	275,0	
2	—	Futter: Mais	128	—	Futter: Mais
3	230,5	Rote Stellen am Rücken	133	280,0	
6	227,0		138	—	„ Hafer
9	202,5		140	280,0	
12	214,5		145	277,0	
15	215,5		152	262,5	
18	220,0		159	255,0	
21	220,0		160	—	„ Weizen
23	—	Futter: Hafer	166	265,0	
28	226,0		172	247,0	
35	224,0		179	223,0	
42	227,5		186	240,0	„ Erbsen
44	—	„ Erbsen	193	246,0	
49	236,0		200	237,0	
51	—	Mit 137 ♀ (31. Dez. 1915 bis 5. Jan. 1916)	207	245,0	„ Roggen
56	239,0	Futter: Gerste	212	238,0	
63	252,0		221	245,0	
65	—		228	242,0	
70	266,0		233	—	„ Gerste
77	270,0		235	238,0	
84	269,5		242	243,0	
86	—	„ Bl. Lupinen	249	237,5	
91	245,5	Frisst wenig Lu- pinen	254	—	„ Hafer
98	247,5		256	221,5	
105	245,5		261	—	
107	—	Futter: Roggen	263	—	Knötchen an den Ohren
112	254,0		265	†	
119	263,0				

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
Ratte 154 (weiss, mit schwarzem Kopf und Rücken, ♂ ♀). Beginn des Versuchs: 11. November 1915.					
1	174,0		91	158,0	Frisst wenig Lu- pinen
2	—	Futter: Mais	98	147,0	
3	171,5	Rote Stellen am	105	150,0	
6	170,0	Rücken	107	—	Futter: Roggen
9	148,5		112	154,0	
12	165,5		119	157,0	
15	165,0		126	157,0	
18	170,0		128	—	„ Mais
21	165,0		133	164,0	
23	—	Futter: Hafer	139	—	„ Hafer
28	169,0		140	160,0	
35	159,0		143	—	Mit 155 ♀
42	157,5		145	155,5	
44	—	Futter: Erbsen	152	150,0	
49	161,0		159	147,0	
51	—	Mit 155 ♀ (31. Dez.	160	—	Futter: Weizen
56	166,0	1915 bis 5. Jan.	166	144,5	
63	157,0	1916)	172	143,0	
65	—	Futter: Gerste	179	130,0	
70	166,0		186	143,5	„ Erbsen
77	171,5		193	136,0	
84	171,5		200	124,0	
86	—	„ Bl. Lupinen	207	†	

Ratte 155 (schwarz-weiss, ♀). Beginn des Versuchs: 11. November 1915.					
1	119,0		126	137,0	
2	—	Futter: Mais	128	—	Futter: Mais
3	120,5		133	132,0	
6	120,5		139	—	„ Hafer
9	114,0		140	131,0	
12	126,0		143	—	Mit 154 ♂ ♀
15	128,0		145	130,0	
18	132,0		152	126,0	
21	130,5		159	128,0	
23	—	„ Hafer	160	—	Futter: Weizen
28	126,0		166	129,5	
35	121,5		172	123,0	
42	125,5		179	112,0	
44	—	„ Erbsen	186	122,0	„ Erbsen
49	137,5		193	124,0	
51	—	Bei 154 ♂ ♀ (31. Dez.	200	116,5	
56	136,0	1915 bis 5. Jan.	207	124,5	„ Roggen
63	138,0	1916)	212	123,0	
65	—	Futter: Gerste	221	120,0	
70	137,0		228	118,5	
77	135,0		233	—	„ Gerste
84	138,0		235	115,5	
86	—	„ Bl. Lupinen	242	111,0	
91	126,0	Frisst wenig Lu- pinen	249	109,0	
98	120,5		254	—	„ Hafer
105	129,5		256	108,5	
107	—	Futter: Roggen	263	98,5	
112	129,0		270	96,5	
119	136,0		273	†	

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm
Ratte 183 (schwarz-weiss, ♂ W).							
Beginn des Versuchs: 12. November 1915.							
1 ^{1a)}	231,0	62	262,0	145	244,0	243	247,0
2	246,5	69	262,0	152	244,0	250	241,0
5	251,0	76	264,5	159	250,5	257	230,5
8	251,0	83	269,0	166	253,0	264	226,0
11	255,0	89 ³⁾	—	173	254,0	271	224,5
14	257,0	90	267,0	180	254,0	278	220,5
17	261,5	93 ⁴⁾	—	187	254,0	285	216,5
20	265,0	97	263,0	194	256,0	292	213,5
27	260,5	104	261,0	201	255,0	299 ⁶⁾	208,0
34	264,5	111	260,0	208	260,0	306	199,0
41	275,5	118	259,0	215	262,5	313	170,0
48	276,0	125	253,0	222	258,5	320	157,5
50 ¹⁾	—	132	251,0	229	258,0	322	†
55 ²⁾	246,0	139 ⁵⁾	250,0	236	253,0		

Ratte 181 (weiss, ♂ U).							
Beginn des Versuchs: 12. November 1915.							
1 ⁷⁾	172,0	30	192,0	93	179,0	142	155,0
4	167,0	37	198,0	100	177,0	145	161,0
7	180,5	46	200,0	107	173,0	152	157,5
10	187,0	58	189,0	114	171,5	159	154,5
13	183,5	65	188,0	121	170,0	166	156,0
16	190,0	72	176,0	128	160,0	173	146,0
19	189,0	79	189,5	135	152,0	180	141,0
23	187,5	86	173,0	140 ⁸⁾	—	184	†

Ratte 182 (weiss, ♂ N).
Beginn des Versuchs: 12. November 1915.

1 ^{9a)}	241,0	50 ⁹⁾	—	128	265,0	194	247,0
4	220,5	58	275,0	135	259,5	201	245,0
7	244,5	65	261,5	139 ¹⁰⁾	—	208	239,0
10	256,5	72	288,0	142	250,0	215	232,5
13	243,0	79	288,5	145	256,0	222	223,5
16	258,5	86	288,5	152	265,0	229	215,5
19	264,0	93	277,0	159	266,0	236	206,0
23	257,5	100	277,0	166	262,0	243	185,0
30	259,5	107	273,0	173	257,0	245	†
37	266,5	114	264,0	180	258,0		
46	273,5	121	265,0	187	257,0		

1a) Mais. 1) Gelbe Rüben. — Bei ♀ 97 (31. Dez. 1915 bis 5. Jan. 1916).
 2) Mais. 3) Ausschlag hinter dem rechten Ohr. 4) Frisst viel. 5) Weizen.
 6) Kahle Stelle an der Brust. 7) Mais. 8) Weizen. 9) Bei ♀ 139 (31. Dez. 1915
 bis 5. Jan. 1916). 9a) Mais. 10) Weizen.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen			
Ratte 97 (weiss, ♀).								
Beginn des Versuchs: 14. August 1915.								
1	76,0	Futter: Gelbe Rüben	95	85,5	Unverändert			
4	78,5		98	83,0				
7	78,5		101	86,0				
11	71,5		104	80,0				
14	78,5		107	85,0				
17	85,5		111	81,0				
20	92,5		119	73,0				
23	95,0		126	70,0				
26	92,5		133	76,5				
28	—		Ekzem an der Nase	137		—	Futter: Mais Bei ♂ 183 W (31. Dez. 1915 bis 5. Jan. 1916)	
29	90,0			140		81,0		
31	91,0		Nicht verändert				Futter: Gelbe Rüben " Hafer Kleine schwarze Knötchen a. Ohr	
34	91,0							
37	82,5			142		—		
40	90,0	147		80,0				
43	87,0	154		78,5				
46	88,0	161		68,0				
49	84,0	168		64,0				
51	77,5	175		75,0				
54	82,0	182		79,5				
57	77,0	189		83,0				
60	85,0	196	82,0					
63	90,8	203	84,0					
66	88,0	210	77,0					
68	—	Behaarung auf dem Rücken	217	81,0	Mit 235 ♂ B ₂			
69	84,0	dünnere	224	78,0				
71	86,0		229	—				
74	85,0		231	79,0				
77	88,0		238	84,0				
80	87,5		245	76,5				
84	87,0	Schwarze Knöt- chen am Ohr	252	89,0				
86	89,5		258	79,0				
89	86,0		265	70,0				
92	87,5		266	†				

Ratte 206 (weiss, ♀).						
Beginn des Versuchs: 9. Februar 1916.						
1	146,0	Futter: Gerste	84	105,0	Mit 199 ♂ M ₁	
8	145,0	" Geschliffener	91	112,0		
10	144,0	Reis	98	105,0		
15	147,0		105	108,0		
22	152,0		112	106,0		
29	152,0		119	108,0		
30	114,0	7 Junge	121	—		Futter: Hafer
		7 Junge = 28,0 g	126	122,0		
32	—	1 Junges †	133	119,0		
34	—	6 Junge †	140	123,5		
36	124,5		147	120,0		
43	128,0		154	121,0		
57	125,0		161	123,0		
53	—	Mit 198 ♂ L ₁	168	123,0		
50	130,0	198 † 7. Mai	175	126,0		
63	125,0		182	124,5		
70	115,5		189	119,0		
77	108,0		196	118,5		

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
203	111,5		238	102,0	
210	111,0		245	95,0	
217	111,0		252	99,0	
224	104,0		259	†	
231	102,0				

Ratte 221 (schwarz-weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 12. Februar 1916.

1	140,0	Futter: Gerste	55	147,0	
18	140,0	" Bohnen	62	152,0	
21	138,0	" Hafer	69	149,0	
		6 "Junge = 22,0 g	76	146,0	Futter: Hafer
22	—	6 Junge †	85	136,0	
26	136,0		92	130,0	
33	139,0		99	134,0	
40	133,0		103	—	" Reis
47	133,0		106	135,0	
49	—	Mit 234 ♂ A ₂	114	131,0	
		(1.—6. April)	120	115,0	
53	—	Futter: Roggen	125	†	

Ratte 3 (weiss, ♀ 2).

Beginn des Versuchs: 18. Dezember 1914.

		Futter: Hunde- kuchen (26. Nov. bis 18. Dez. 1914)	84	152,0	Gewicht d. Jungen:
			87	159,0	28. Dez. 1914 36,4 g
			90	168,0	31. " 1914 40,0 "
1	195,0	Futter: Reis	93	176,0	2. Jan. 1915 46,5 "
8	190,5		95	179,0	4. " 1915 50,5 "
9	193,0		97	182,0	6. " 1915 55,5 "
10	190,0		101	186,0	8. " 1915 57,0 "
11	150,0	10 Junge	105	187,0	10. Jan. 6 Junge
25	148,5		110	190,5	tot 26,0 g, 14. Jan.
46	146,0	Futter: Blaue	113	187,0	ein weiteres Jun-
47	145,0	Lupinen	115	195,0	ges tot 23,0 g,
48	143,0	Infiltration am	118	194,0	18. Jan. ein wei-
49	137,0	Halse. Es bildet	121	197,0	teres Junges tot
50	138,0	sich ein Ge-	124	192,0	22,0 g, 1 Febr. die
51	135,0	schwür, das sehr	127	190,0	beiden noch ver-
52	130,0	langsam verheilt	130	195,0	bliebenen Jungen
53	127,0		133	190,0	isoliert
54	125,0		136	195,0	
55	120,0		139	195,0	Futter: Mais
56	121,0		142	195,0	
57	116,0		145	182,0	(5.—8. Febr. ♂ III)
58	110,0		148	182,0	(19.—20. März ♂
59	101,0		151	160,0	XIII)
60	106,0		154	180,5	(22.—25. April ♂
63	87,0	Roggen	157	167,0	XIX). In keinem
66	108,5		160	145,0	Fall kam es trotz
69	112,0		163	154,0	wiederholter Be-
72	126,0		166	140,0	gattung zur
75	117,0		169	155,0	Schwanger-
78	125,0		172	175,0	schaft
81	142,5		175	168,0	

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
178	175,0		220	157,0	
181	165,0		223	157,0	
184	180,0		226	165,0	} Es bildet sich im Nacken ein Ge- schwür. Es schreitet rasch fort unter um sich greifender Infiltration der Umgebung
187	187,0		228	167,0	
190	204,0		230	165,0	
193	205,0		232	162,0	
196	190,0	Futter: Hafer	234	135,0	
199	172,0		236	120,0	
202	177,0				
205	168,0				
208	172,0		238	127,0	
211	172,0		240	122,0	
214	165,0		241	115,0	
217	155,0		243	†	

Ratte 188 (weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 21. Januar 1916.

1	—	Futter: Gerste	73	—	} Mit 194 ♂ V
4	204,0	10 Junge	76	187,0	
		Gewicht d. Jungen:	83	187,5	
		10 Junge 28,0 g	90	177,5	
6	197,0	6 " 30,0 "	97	175,0	
8	193,0	6 " 34,5 "	104	171,0	
12	185,0	6 " 47,0 "	111	176,0	
16	178,0	6 " 58,5 "	118	174,0	
21	185,0	6 " 78,0 "	125	175,0	
24	185,5	6 " 122,5 "	132	169,0	
27	185,0	6 " 108,0 "	139	171,5	
30	180,0	6 " 122,0 "	146	168,5	
35	179,0	6 " 137,0 "	153	168,5	
38	—	6 Junge allein ge-	160	171,5	} Futter: Hafer
41	187,0	setzt 137,5 g	167	151,5	
43	—	Futter: Weizen	174	141,5	
48	194,0		181	131,5	
55	193,0		188	126,5	
62	197,0		194	†	
69	190,0				

Ratte 213 (weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 9. Februar 1916.

1	250,0	Futter: Gerste	65	—	1 Junges †
7	—	" Geschliffener	66	—	1 Junges †
8	247,0	Reis	71	198,5	Litten an Conjuncti-
15	255,0		78	195,0	tivitis
22	255,0		85	193,5	
24	—	3 Junge	92	184,0	} 213 ♀ mit 201 ♂ P ₁
		Gewicht d. Jungen:	98	—	
25	239,0	3 Junge 19,0 g	99	180,0	
29	224,0	3 " 29,5 "	106	174,0	
36	220,0	3 " 52,5 "	113	174,0	
43	204,0	3 " 64,0 "	120	—	
50	187,0	3 " 53,5 "	121	173,0	
57	188,5	3 " 55,0 "	128	185,5	
64	191,0	3 " 54,5 "	135	202,0	
		allein gesetzt, Reis	142	206,5	

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	
149	190,0	2 Junge (Siehe nächste Tabelle)	212	—	Futter: Roggen	
156	185,5		216	195,0		
163	185,5		223	192,0		
170	181,0		230	182,5		
177	174,0		237	160,5		
181	180,0		244	160,0		
188	182,0		251	153,5		
195	183,0		258	134,0		
202	187,5		265	127,0		Bekommt Knöt- chen
209	190,5		269	†		

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm
-----------------------	--------------------------------	-----------------------	--------------------------------	-----------------------	--------------------------------	-----------------------	--------------------------------

Zwei Junge von Ratte 213 (weiss ♀).

Beginn des Versuchs: 11. Juni 1916.

Futter: Vom 21. Versuchstage ab Roggen, vom 38. Versuchstage ab Weizen.

I 1	7,5	II 17	18,5	I 34	23,0	I 48	30,0
II	9,0	I 21	18,5	II	24,5	II	28,0
I 3	9,5	II	19,5	I 36	24,0	I 51	29,5
II	10,0	I 23	19,0	II	25,0	II	29,0
I 7	13,0	II	20,0	I 38	24,0	I 53	30,5
II	13,5	I 25	20,0	II	25,0	II	30,0
I 9	13,5	II	20,5	I 41	25,5	I 55	33,0
II	14,0	I 27	20,5	II	26,0	II	32,5
I 11	15,0	II	21,5	I 43	27,0	I 58	29,5
II	15,0	I 29	22,0	II	27,0	II	29,0
I 14	15,5	II	22,5	I 45	27,0	I 59	†
II	16,0	I 32	22,5	II	29,0	II 60	†
I 17	17,5	II	23,5				

Studium über das Wachstum von jungen, wachsenden Ratten bei Ernährung mit reinen Nahrungsstoffen.

Bei der Zusammenstellung der Nahrung haben wir uns die Erfahrungen von Röhmann und vor allen Dingen von Osborne und Mendel zunutze gemacht. Als Eiweiss wählten wir selbst dargestelltes Kasein. Es war aus Kuhmilch nach der Methode von Hammarsten gewonnen worden. Die Kohlehydrate waren durch wiederholt umkristallisierten Milchzucker und durch Weizenstärke vertreten. Die letztere war vollständig stickstofffrei. Ferner fügten wir der Nahrung reine Zellulose zu. Sie wurde mit der Schere zerkleinert und dem Nahrungsgemisch beigegeben. Die Fette waren durch Palmin vertreten. Bei allen Versuchen wurde ein und dasselbe Nahrungsgemisch angewandt. Es enthielt auf Trockensubstanz berechnet 25 % Eiweiss, 40 % Stärke, 15 % Rohrzucker, 3 % Zellulose, 10 % Fett. Dazu kamen dann noch 7 % Asche. Die mineralischen Bestandteile haben wir

nach den Angaben von Osborne und Mendel¹⁾ wie folgt zusammengestellt: 10 % $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$, 37 % K_2HPO_4 , 20 % NaCl , 15 % Natriumzitat, 8 % Magnesiumzitat, 8 % Kalciumzitat und 2 % Eisenzitat.

Zu den einzelnen Versuchen verwendeten wir stets ganze Würfe, um auf diese Weise einmal sicher gleichaltrige Tiere zum Vergleich zu haben und andererseits die individuellen Unterschiede möglichst einzuschränken. Die Versuchstiere waren alle 35 Tage alt. Ein Teil davon erhielt die erwähnte Nahrung, während ein anderer Teil dazu noch einen Zusatz bekam. Das Futter wurde stets in so reichen Mengen zur Verfügung gestellt, dass ein Rest übrig blieb. Damit kontrolliert werden konnte, ob eine ausreichende Nahrungsaufnahme stattgefunden hatte, wurden die den Tieren vorgelegten Mengen wenigstens annähernd bestimmt. Es geschah dies in der Weise, dass die erwähnten Nahrungsstoffe mit 35 % Wasser zusammen in einer kleinen Reibschale gründlich durchgemischt wurden. Darauf wurden Pillen in etwa Erbsengröße geformt. Diese waren unter sich ziemlich gleich. Die Zahl der Pillen wurde abgezählt und der verbleibende Teil bestimmt. Das Futter wurde im allgemeinen gern aufgenommen.

Wie die unten mitgeteilten Protokolle ergeben, gelang es nicht, die jungen Ratten mit dem erwähnten Nahrungsgemisch im normalen Wachstum zu erhalten. Auch die Lebensdauer war eine beschränkte. Mit wenig Ausnahmen überschritten die Tiere nicht 60 Versuchstage. Unsere Erfahrungen stimmen in dieser Beziehung mit denen anderer Forscher vollkommen überein, so dass eine eingehende Schilderung dieser Versuche sich erübrigt. Das gewöhnliche Bild war das folgende: Das Wachstum, das in den ersten Tagen noch normal oder doch wenigstens vorhanden war, nahm mehr und mehr ab. Es trat nach einiger Zeit gewöhnlich ein Stillstand in der Zunahme des Körpergewichts ein. Während längerer Zeit wurde dieses dann ziemlich konstant erhalten, um dann kurz vor dem Tode stark abzufallen. Bei vielen Tieren zeigten sich Erscheinungen von seiten der Haut. Die auch bei erwachsenen Tieren beobachteten räudeartigen Erscheinungen traten auch hier zum Teil in grossem Ausmaasse auf. Mehrfach wurden auch Erscheinungen von seiten der Augen beobachtet: Conjunctivitis, Hornhauttrübung. Es unterliegt keinem Zweifel, dass die verabreichte Nahrung nicht allen Bedürfnissen des Organismus genügte. Es wurde nun versucht, die Nahrung möglichst vollwertig zu machen. Geprüft

1) Thomas B. Osborne, Lafayette Mendel und Edna L. Ferry, Feeding experiments with isolated food-substances. Carnegie Institution of Washington p. 1—138. Washington 1911. Vgl. auch Ztschr. für physiol. Chemie Bd. 80 S. 307. 1912.

wurden Weizenkleie, Trockenhefe ¹⁾, Spinat, Grünkohl, rohes Rüböl und Fischtran.

Das verwendete Rüböl war ziemlich dunkelbraun gefärbt. Es enthielt nur Spuren von stickstoffhaltigen Substanzen. Der angewendete Fischtran war ebenfalls nicht gereinigt. Auch er enthielt Spuren von Stickstoff.

Von diesen Stoffen wurden, wie aus den Protokollen hervorgeht, auch Kombinationen angewandt. Von der Kleie gaben wir zu der oben erwähnten Nahrung 1 g. Von Spinat und Kohl verfütterten wir je 2,5 g, Rüböl und Fischtran wurden in Mengen von 1 ccm verwendet. Dafür wurde 1 g Palmin fortgelassen. Nur bei der Trockenhefe blieben wir bei 0,5 g. Alle angewandten Mittel hatten einen günstigen Einfluss auf die Gewichtszunahme der Versuchstiere. Vor allen Dingen war ihr ganzes Befinden ein besseres als das derjenigen Tiere, die die Zusätze nicht erhielten. Am besten war der Erfolg, wenn Hefe, Spinat und Rüböl zusammen gegeben wurden. An Stelle des Spinats konnte auch Grünkohl treten. Bei der Verabreichung von Gemischen von Zusätzen wurden die einzelnen Anteile auf 3 g gleichmässig verteilt. Es ist ganz klar, dass diese Zusätze weder ihrem Energiewert nach, noch in bezug auf die Baustoffe ausschlaggebend sein konnten. Um dies beurteilen zu können, muss man die ganzen vorliegenden Erfahrungen auf diesem Forschungsgebiete in Betracht ziehen. Wir haben auch hier den Eindruck gewonnen, dass in diesen Zusätzen Stoffe vorhanden sein müssen, die die gesamte Verdauung günstig beeinflussen und darüber hinaus für den Ablauf des Zellstoffwechsels von Bedeutung sind. Ich verweise in dieser Beziehung auf das in der Arbeit von Schaumann ²⁾ und mir Dargelegte.

Die Betrachtung der einzelnen Versuche ergibt im einzelnen folgendes: Trotzdem die Nahrung in jedem einzelnen Falle, falls keine Zusätze gegeben wurden, ganz genau dieselbe war und die Tiere in jeder Weise genau gleich gehalten wurden, zeigten sich in der Lebensdauer und im Befinden der Tiere grosse Unterschiede. Es sind im folgenden nur diejenigen Versuche mitgeteilt, bei denen die Tiere eine gute Nahrungsaufnahme zeigten. Eine Ausnahme bilden nur jene Fälle, bei denen vorübergehend wenig Nahrung aufgenommen wurde. In einer ganzen Anzahl von Fällen wurden die Versuche dadurch gestört, dass die Tiere zunächst ganz gut frassen, dann aber die Nahrung mehr oder weniger

1) Die Trockenhefe war aus Reinzucht-Betriebshefe der Hochschulbrauerei in Berlin gewonnen worden. Die frische Hefe wurde bei Zimmertemperatur in feiner Verteilung getrocknet. Das Trockenpräparat war etwa 1 Jahr alt.

2) l. c.

stark verweigerten. Alle diese Versuche haben wir wegen dieser Störung fortgelassen. Verschiedentlich kam es auch vor, dass diejenigen Tiere, die Zusätze erhielten, schlecht frassen oder umgekehrt die Kontrolltiere keine vergleichbaren Werte lieferten, weil ihre Nahrungsaufnahme mangelhaft war. Die beifolgend mitgeteilten Versuche sind also nur ein Teil der ausgeführten. Dabei möchte ich noch besonders hervorheben, dass in solchen Versuchsprotokollen sich nicht das wiedergeben lässt, was wirklich zur Beobachtung gekommen ist. Der subjektive Eindruck des Befindens der Tiere lässt sich nicht gut mit Worten wiedergeben. Die Protokolle würden dadurch ausserordentlich umfangreich und gleichzeitig unübersichtlich werden. Wer sich viel mit derartigen Versuchen beschäftigt, erkennt sehr bald, falls die Tiere nicht mehr ganz munter sind. Ein sehr wichtiges Symptom ist die Vernachlässigung der Pflege der Haut und des Felles. Häufig deutet eine gewisse Unruhe, ruckweises Herumrennen, ferner Wischen der Schnauze, fortwährendes Kratzen des Felles an, dass etwas nicht in Ordnung ist. Selbstverständlich müssen auch die Exkremente der Tiere genau betrachtet werden. Auffallend wenig Versuche wurden durch Auftreten von Diarrhöen gestört.

Wurf 1: Zwei Tiere erhielten ausschliesslich das oben erwähnte Nahrungsgemisch. Das eine wurde 87, das andere 47 Tage alt. Bei den Tieren 3—8 wurde ein Zusatz von Grünkohl resp. Spinat resp. Rüböl resp. Rüböl + Spinat resp. Trockenhefe dann gegeben, wenn das Verhalten der Versuchstiere zeigte, dass Störungen zu befürchten waren. Vor allem wurde eine Abnahme des Körpergewichts als Maassstab gewählt. In jedem Einzelfalle ergab sich eine Besserung des Befindens. Das Körpergewicht stieg wieder an, sobald die genannten Zusätze gegeben wurden, um dann wieder zu fallen, wenn sie fortgelassen wurden. Im allgemeinen dauerte die Körpergewichtszunahme noch einige Tage nach Fortfall des Zusatzes an. Sie war jedoch entschieden geringer als während der Zugabe.

Wurf 2: Bei Wurf 2 lebten die sechs ohne Zugabe ernährten Tiere 102, 80, 37, 56, 41 und 46 Tage. Bei Tier 5 traten starke Ödeme an den Hinterbeinen auf. Tier 2, 4 und 6 litten an Hornhauttrübung. Tier 1 und 3 zeigte Krämpfe.

Wurf 3: Bei den sieben ohne Zusatz ernährten Tieren trat der Tod nach 62, 55, 47, 56, 46, 47 und 48 Tagen ein. Tier 3 zeigte Krämpfe, Tier 5 war gelähmt. Ratte 6 zeigte Hornhauttrübung.

Wurf 4: Die Lebensdauer der einzelnen Tiere betrug während der Fütterungsperiode 107, 101, 81, 72 und 62 Tage. Krämpfe, Lähmungen, Hornhauttrübungen und Veränderungen der Haut fehlten interessanterweise bei diesem Wurf vollständig. Interessant ist auch, dass die Tiere dieses Wurfes alle die Fütterung verhältnismässig lange aushielten.

Wurf 6: Die vier Kontrolltiere starben nach 48, 52, 46 und 39 Tagen der Ernährung mit dem künstlichen Nahrungsgemisch. Der Zusatz von 0,5 g Trockenhefe hatte, wie die vier Versuchstiere der Gruppe B zeigen, eine bedeutende Verlängerung der Lebensdauer zur Folge. Sie starben nach 81, 123, 96 und 67 Versuchstagen. In allen Fällen blieben Erscheinungen von seiten der Haut und des Felles aus. Die Körpergewichtszunahme blieb allerdings hinter den normalen Zahlen zurück.

Wurf 7: Hier wurde der Einfluss der Weizenkleie studiert. Unter Hinweis auf die Protokolle sei als Ergebnis hervorgehoben, dass auch hier die Lebensdauer bedeutend verlängert wurde. Es gelang jedoch nicht, die Tiere dauernd am Leben zu erhalten.

Wurf 12: Hier wurde Trockenhefe gegeben. Das Ergebnis war dasselbe wie beim sechsten Wurf.

Wurf 15: Als Zusatz wurde hier Spinat gewählt. Die Versuchstiere waren nach 150 Tagen der Dauer der Fütterung noch ganz gesund.

Wurf 20: Es sind im ganzen drei Gruppen von Tieren dieses Wurfs gebildet worden. Die eine Gruppe erhielt das künstliche Nahrungsgemisch ohne Zusatz. Die Tiere starben nach 41, 33 und 37 Versuchstagen. Bei Zugabe von 2,5 g Grünkohl waren alle Versuchstiere nach 150 Tagen noch ganz gesund. Dasselbe gilt für die Versuche, bei denen ausser Grünkohl noch 0,5 g Trockenhefe verabreicht wurden. Die Körpergewichtszunahme war im letzteren Falle ganz beträchtlich grösser als bei den „Grünkohltieren“.

Wurf 22: Auch hier sind drei Gruppen gebildet worden. Als Zusatz wurde gegeben: Rüböl und ferner Fischtran. Nach 200 Tagen waren alle „Zusatztiere“ noch vollkommen gesund. Sie hatten ein glattes Fell. Die Körpergewichtszunahme war eine auffallend gute.

Wurf 25: Beim Wurf 25 sind vier Gruppen gebildet worden. Die eine Gruppe erhielt ausschliesslich das künstliche Nahrungsgemisch. Die Tiere starben nach 37 resp. 41 Tagen. Durch Zusatz von 0,5 g Hefe und 2,5 g Spinat resp. Grünkohl wurde, so weit die Beobachtungen reichen, die Nahrung zu einer wenigstens für das Leben vollwertigen gestaltet. Das Wachstum als solches war allerdings gehemmt. Bei Zusatz von Rüböl und Spinat war die Körpergewichtszunahme besser.

Wurf 27: Auch hier wurden vier Gruppen verglichen. Das Versuchstier der Gruppe A, das ausschliesslich das künstliche Nahrungsgemisch erhielt, starb am 67. Tage. Der Zusatz von Rüböl und Spinat bewirkte, dass die Versuchstiere nach 360 Tagen noch ganz munter waren. Wurden Hefe, Spinat und Rüböl zusammen gegeben, dann war die Körpergewichtszunahme grösser. Dasselbe war der Fall, wenn Hefe, Grünkohl und Rüböl gegeben wurden.

Die im vorliegenden mitgeteilten Versuche decken sich in vielen Einzelheiten der Fragestellung, der Durchführung und vor allen Dingen

der Ergebnisse mit den von Langstein und Edelstein¹⁾ erhaltenen Resultaten. Auch diese Autoren haben gefunden, dass ein Gemisch von Zusätzen mehr leistet als ein einzelner Zusatz. Es ergibt sich daraus die Wahrscheinlichkeit, dass mehrere Stoffe zusammen den günstigen Einfluss ausmachen. Allerdings drängt sich hier besonders stark die Vermutung auf, dass ein Einfluss auf den Appetit in Frage kommt. Wir haben noch einzelne Versuche in der Art durchgeführt, dass wir Fett erhitzten, bis der bekannte angenehme Geruch auftrat. Wir fügten dann von diesem Fett der Nahrung einen Tropfen zu, um den Einfluss von Geruchs- und Geschmacksreizen zu prüfen. Wir fanden jedoch, dass dieser Zusatz keinen deutlich wahrnehmbaren Einfluss auf die Körpergewichtszunahme hatte.

Besonders interessant scheint uns auch ein Vergleich zwischen einzelnen Würfen zu sein. Man erkennt ohne weiteres, dass die einzelnen Würfe sich verschieden verhalten haben. Einzelne waren resistenter als andere. Es spricht sich dies nicht nur in der Lebensdauer aus, sondern auch in den auftretenden Erscheinungen. Man kommt bei derartigen Versuchen ohne weiteres zur Annahme einer mehr oder weniger grossen Resistenz resp. Disposition.

Bei anderen Versuchsreihen wurden die jungen Ratten mit derselben Nahrung ernährt, wie sie im vorstehenden geschildert ist. Sobald die Gewichtszunahme aufhörte, gaben wir dann dieselben Zusätze, wie sie im vorstehenden angegeben sind. Es zeigte sich fast ausnahmslos nach ganz kurzer Zeit ein günstiger Einfluss. Tiere, die die Pflege ihres Felles bereits vernachlässigt hatten, fingen wieder an, sich zu putzen. Die Tiere wurden auch viel munterer.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
-----------------------	--------------------------------	-------------	-----------------------	--------------------------------	-------------

Wurf I.

1. (schwarz-weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 24. Januar 1914.

1	38,0		17	47,0	
3	40,5		20	47,5	
5	42,0		25	46,0	
7	43,5		30	45,0	
9	44,0		35	44,0	
11	46,5		40	40,0	
13	47,0		45	38,5	
15	47,5		50	39,0	

1) l. c.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
55	40,0	Conjunctivitis	75	30,0	Fell sehr dünn be- haart
60	37,5		80	30,5	
65	36,5		85	28,5	
70	32,0		87	†	

2. (schwarz-weiss, ♂).

Beginn des Versuchs: 24. Januar 1914.

1	39,5		20	47,5	Pflegt das Fell nicht mehr
3	41,5		25	48,0	
5	42,0		30	49,0	Unruhig
7	43,5		35	48,5	
9	45,0		40	48,0	
11	46,5		45	44,5	Auswüchse am Schwanz
13	46,0		46	41,5	
15	46,5		47	†	
17	46,0				

3. (schwarz-weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 24. Januar 1914.

1	42,0	Zusatz von 2,5 g Grünkohl	30	74,0			
3	43,5		35	85,5			
5	44,0		40	87,5		Ohne Zusatz	
7	47,5		50	88,0			
9	48,0		60	87,0			
11	46,0		70	84,0		Verklebte Augen	
13	49,5		80	78,5			
15	53,5		90	72,0			
17	58,0		100	68,0			Unruhig
20	61,5		110	64,0			
25	67,0		111	†			

4. (schwarz-weiss, ♂).

Beginn des Versuchs: 24. Januar 1914.

1	53,5	Conjunctivitis	41	54,5	Zusatz von 2,5 g Spinat	
3	52,0		45	53,0		
5	49,5		50	53,5		Ganz munter
7	50,0		55	63,0		
9	53,5		60	71,5	Ohne Zusatz vom 76. Tage ab	
11	56,0		65	80,0		
13	59,5		70	83,5		
15	64,0		75	86,0		
17	69,5		76	87,5		
20	70,0		80	90,0		
25	68,5		85	90,0		
30	66,0		90	88,5		
35	62,0		95	78,0		Sehr matt
40	56,0		96	†		

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
5. (weiss, ♀).					
Beginn des Versuchs: 24. Januar 1914.					
1	50,5		40	50,5	
3	51,0		45	53,0	Wieder munter
5	50,0		50	58,0	
7	53,5		55	63,0	
9	56,0		60	68,5	
11	59,5		65	71,0	
13	60,0		70	71,0	
15	60,0		75	78,5	
17	60,5		80	83,0	Ohne Zusatz vom 80. Tage ab
20	58,5		85	86,5	
25	54,0		90	83,5	
30	52,0		100	79,5	
35	49,0	Krämpfe, sehr schwach	120	71,0	Hornhaut- geschwür auf beiden Augen
36	47,5	Zusatz von 1 ccm Rüböl	125	69,0	
			127	†	

6. (weiss, ♂).					
Beginn des Versuchs: 24. Januar 1914.					
1	48,5		60	58,5	
3	50,0		70	63,0	
5	51,5		80	68,5	
7	52,0		90	70,0	
9	52,5		100	71,5	Der Ausschlag hat zugenommen
11	52,0				Zugabe von 1 ccm Rüböl + 1 g Spinat
13	53,0		105	70,0	Das Befinden des Tieres ist viel besser. Der Aus- schlag heilt ab
15	55,5		110	75,5	
17	58,0		120	89,0	
20	58,5		125	98,0	
25	56,0		130	102,0	
30	53,5		140	128,5	
35	50,0		150	135,0	
40	50,0	Räudeartiger Aus- schlag am	180	161,0	
45	51,5	Rumpfe	200	173,0	Das Fell ist wieder fast glatt
50	50,0	Zugabe von 1 ccm Rüböl			Versuch abge- brochen

7. (weiss, ♀).					
Beginn des Versuchs: 24. Januar 1914.					
1	49,5		25	71,5	
3	52,0		30	72,0	
5	54,0		35	70,0	
7	56,5		40	68,5	Verklebte Augen.
9	59,0		45	62,0	Das Tier macht einen kranken Eindruck
11	63,0				Zusatz von 2,5 g Grünkohl
13	64,5				
15	66,0		46	61,0	
17	67,5		50	62,5	
20	69,0		55	68,0	

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
60	73,5		150	143,0	
65	76,5		200	151,0	
70	78,0		250	171,0	
75	78,0				Das Tier ist etwas schwach u. nicht so munter wie normale Tiere Versuch abge- brochen
80	85,0				
85	91,5				
100	99,0				
125	121,0				

8. (weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 24. Januar 1914.

1	53,0		35	56,0	
3	55,0		40	57,5	
5	57,0		50	59,0	
7	58,5		60	63,5	Ganz munter
9	59,0		70	66,0	
11	58,5		80	71,5	
13	60,0		85	78,0	
15	63,0		86	79,5	Zusatz fort- gelassen.
17	62,5		90	81,0	
20	62,0		100	88,5	
25	59,5	Lichtscheu	120	83,5	
30	57,0	Sehr schwach und hinfällig	150	81,0	Krämpfe
		Zusatz von 0,5 g Trockenhefe	152	—	
31	55,0		155	†	

Wurf II.

1. (weiss, ♂).

Beginn des Versuchs: 22. März 1914.

1	41,0		55	49,0	
5	44,0		60	46,0	
10	46,0		65	45,0	
15	48,5		70	44,0	
20	51,0		75	44,0	
25	52,0		80	43,0	
30	52,0		85	45,0	
35	51,5		90	43,0	
40	53,0		95	40,0	
45	50,5		100	36,5	Zeigt am 4. April klin. Krämpfe
50	48,5		102	†	

2. (weiss, ♂).

Beginn des Versuchs: 22. März 1914.

1	44,5		45	65,5	Verklebte Augen
5	45,0		50	68,0	
10	47,5		55	70,5	
15	48,0		60	63,0	
20	49,5		65	59,0	Hornhauttrübung links
25	50,0		70	54,5	
30	53,0		75	50,0	Sehr matt
35	55,5		80	†	
40	60,0				

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
3. (weiss, ♂).					
Beginn des Versuchs: 22. März 1914.					
1	46,5		25	48,5	
5	48,0		30	47,0	
10	49,5		35	42,0	Krämpfe
15	50,0		37	†	
20	50,0				

4. (weiss, ♀).					
Beginn des Versuchs: 22. März 1914.					
1	48,0		35	60,5	
5	46,5	Frisst schlecht	40	60,0	
10	45,0		45	54,5	Hornhauttrübung links
15	51,5		50	51,0	Sehr schwach
20	54,0	Futteraufnahme gut	55	49,0	
25	56,5		56	†	
30	57,0				

5. (weiss, ♂).					
Beginn des Versuchs: 22. März 1914.					
1	41,5		25	55,5	Ödeme an den Hinterbeinen
5	43,0		30	61,0	Ödeme nehmen zu
10	45,5		35	69,0	
15	46,0		40	75,0	
20	48,5		41	†	

6. (weiss, ♂).					
Beginn des Versuchs: 22. März 1914.					
1	47,5		35	55,0	
5	48,0		40	56,0	
10	49,5		45	54,0	Hornhaut- trübungen auf beiden Augen
15	53,0				Starke Conjuncti- vitis
20	55,0				
25	55,0		46	†	
30	56,5				

Wurf III.

1. (weiss, ♂).					
Beginn des Versuchs: 2. April 1914.					
1	32,8		40	41,0	
10	34,0		45	40,0	
20	36,5		50	38,5	
25	40,0		55	36,0	
30	42,5		60	33,5	Sehr schwach
35	40,0		62	†	

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
2. (weiss, ♀).					
Beginn des Versuchs: 2. April 1914.					
1	36,5		35	46,5	
10	37,0		40	42,0	Sieht krank aus, Haaregesträubt. Diarrhøe
20	39,5		45	39,0	
25	40,5		50	37,0	
30	43,0		55	†	

3. (weiss, ♀).					
Beginn des Versuchs: 2. April 1914.					
1	38,0		35	45,0	
10	39,5		40	41,0	Krämpfe
20	42,0		45	39,0	
25	45,5		47	†	
30	45,0				

4. (weiss, ♂).					
Beginn des Versuchs: 2. April 1914.					
1	41,0		40	51,0	Conjunctivitis
10	42,5		45	50,0	
20	43,0		50	46,5	Ekzem an den Beinen
25	45,5		55	42,0	
30	47,0		56	†	
35	48,5				

5. (weiss, ♀).					
Beginn des Versuchs: 2. April 1914.					
1	38,5		35	43,0	
10	39,0		40	41,5	Gelähmt
20	39,5		45	37,0	
25	41,0		46	†	
30	43,0				

6. (weiss, ♂).					
Beginn des Versuchs: 2. April 1914.					
1	41,5		35	49,5	
10	46,0		40	46,0	Hornhaut- trübungen auf beiden Augen
20	49,5		45	42,5	
25	51,0		47	†	
30	54,0				

7. (weiss, ♂).					
Beginn des Versuchs: 2. April 1914.					
1	43,5		35	50,5	
10	49,0		40	50,5	Sieht krank aus
20	52,0		45	46,5	
25	52,5		48	†	
30	51,0				

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
-----------------------	--------------------------------	-------------	-----------------------	--------------------------------	-------------

Wurf IV.

1. (schwarz-weiss, ♂).

Beginn des Versuchs: 1. Februar 1914.

1	46,5		70	60,0	
5	46,0		75	59,0	
10	47,5		80	56,0	
20	48,0		85	54,0	
30	50,0		90	52,0	
40	50,0		95	53,0	
50	53,0		100	50,0	
55	56,0		105	46,5	
60	59,0		107	†	Matt
65	60,0				

2. (schwarz-weiss, ♂).

Beginn des Versuchs: 1. Februar 1914.

1	48,5		60	69,0	
5	51,0		70	69,0	
10	52,5		80	67,5	
20	53,0		95	64,0	
30	58,5		100	57,5	Sehr schwach
40	63,0		101	†	
50	68,0				

3. (schwarz-weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 1. Februar 1914.

1	42,5		50	59,5	
5	44,0		60	56,0	
10	49,5		70	56,0	
20	58,0		80	52,0	Sehr matt
30	56,5		81	†	
40	57,0				

4. (schwarz-weiss, ♂).

Beginn des Versuchs: 1. Februar 1914.

1	45,5		40	61,5	
5	46,0		50	69,0	
10	48,5		60	61,0	
20	49,0		70	54,5	
30	58,5		72	†	

5. (schwarz-weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 1. Februar 1914.

1	47,5		40	59,0	
5	53,0		50	56,5	
10	56,5		60	50,0	Sehr schwach
20	59,0		62	†	
30	60,0				

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
-----------------------	--------------------------------	-------------	-----------------------	--------------------------------	-------------

Wurf VI.

Gruppe A (Kontrolltier).

1. (weiss, ♂).

Beginn des Versuchs: 24. April 1916.

1	53,5		30	64,5	
5	55,0		35	65,0	
10	60,0		40	68,0	
15	61,0		45	62,5	
20	62,5		48	†	Keine besonderen Erscheinungen
25	63,0				

2. (weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 24. April 1916.

1	50,5		30	61,0	
5	51,0		35	61,5	
10	53,5		40	58,0	Verklebte Augen
15	58,0		45	54,5	
20	60,0		50	50,0	
25	61,5		52	†	

3. (weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 24. April 1916.

1	54,0		30	60,0	
5	56,5		35	60,0	
10	57,0		40	54,5	Sehr schwach Hinfällig
15	59,5		45	52,0	
20	61,0		46	†	
25	60,5				

4. (weiss, ♂).

Beginn des Versuchs: 24. April 1916.

1	54,0		25	59,0	
5	51,0		30	59,5	
10	50,5		35	57,0	Ganz matt
15	51,0		39	†	
20	54,5				

Gruppe B.

1. (weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 24. April 1916.

1	50,0	Zusatz von 0,5 g Trockenhefe	45	73,0	
5	52,5		50	75,5	
10	56,0		55	78,0	
15	57,5		60	81,5	
20	59,0		65	80,0	
25	62,5		70	80,0	
30	68,0		75	73,5	
35	70,0		80	69,0	
40	70,5		81	†	Ohne besondere Erscheinungen

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
2. (weiss, ♂).					
Beginn des Versuchs: 24. April 1916.					
1	48,5	Zusatz von 0,5 g Trockenhefe	60	80,5	
5	50,0		65	85,0	
10	53,5		70	85,0	
15	54,0		75	84,0	
20	56,5		80	84,0	
25	61,0		85	84,0	
30	64,5		90	80,0	
35	66,0		95	74,5	
40	67,5		100	71,0	
45	70,0		120	68,5	
50	74,5		123	†	
55	78,0				

3. (weiss, ♂).						
Beginn des Versuchs: 24. April 1914.						
1	49,5	Zusatz von 0,5 g Trockenhefe	55	80,0		
5	49,0		60	85,5		
10	54,5		65	90,0		
15	56,0		70	90,5		
20	58,5		75	90,0		
25	59,0		80	90,5		
30	63,0		85	91,0		
35	65,5		90	84,0		
40	68,0		95	80,0		
45	72,5		96	†		
50	76,0					Verklebte Augen Auffallend schwach

4. (weiss, ♂).						
Beginn des Versuchs: 24. April 1914.						
1	46,5	Zusatz von 0,5 g Trockenhefe	40	64,0		
5	47,0		45	64,0		
10	49,0		50	63,5		
15	51,5		55	60,0		
20	54,0		60	53,0		
25	56,5		65	51,0		
30	59,0		67	†		
35	61,5					Hornhaut- trübungen

Wurf VII.

Gruppe A (Kontrolltier).

1. (weiss, ♂).					
Beginn des Versuchs: 26. Januar 1916.					
1	51,0		25	63,0	Räudeartige Er- scheinungen an den Ohren, der Nase und dem Schwanz
5	52,5		30	65,5	
10	52,5		35	60,0	
15	57,0		40	58,5	
20	61,5		41	†	

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
2. (weiss, ♀).					
Beginn des Versuchs: 26. Januar 1916.					
1	48,5		25	59,5	
5	49,0		30	60,0	
10	53,0		35	60,0	
15	54,5		39	†	Stirbt unter Krämpfen
20	57,0				

3. (weiss, ♂).					
Beginn des Versuchs: 26. Januar 1916.					
1	54,0		25	62,5	
5	57,5		30	62,0	
10	59,0		35	59,5	
15	61,5		40	56,0	Sehr matt
20	62,0		43	†	

Gruppe B.

1. (weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 26. Januar 1916.

1	56,0	Zusatz von 1 g	55	87,5	
5	58,0	Weizenkleie	60	90,0	
10	60,5		65	90,0	
15	61,0		70	87,5	
20	63,5		75	86,0	
25	66,0		80	86,0	
30	69,0		85	83,5	Conjunctivitis
35	73,5		90	83,5	
40	75,0		95	78,5	
45	78,5		100	70,0	Hornhaut- trübungen
50	83,0		102	†	

2. (weiss, ♂).

Beginn des Versuchs: 26. Januar 1916.

1	52,5	Zusatz von 1 g	55	85,5	Fell ungepflegt
5	56,0	Weizenkleie	60	87,0	
10	57,5		65	91,5	
15	59,0		70	90,0	
20	63,5		75	91,0	
25	66,0		80	87,5	
30	67,5		85	82,0	
35	73,0		90	80,0	
40	78,0		95	73,5	Sehr schwach
45	81,5		96	†	
50	83,0				

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
3. (weiss, ♂).					
Beginn des Versuchs: 26. Januar 1916.					
1	52,5	Zusatz von 1 g Weizenkleie	55	72,5	
5	53,0		60	73,0	
10	53,0		65	76,5	
15	56,0		70	81,0	
20	57,5		75	84,5	
25	59,0		80	87,0	
30	58,5		85	91,0	
35	62,0		90	90,0	
40	64,5		95	86,5	
45	68,0		96	†	
50	69,0				

4. (weiss, ♀).						
Beginn des Versuchs: 26. Januar 1916.						
1	52,5	Zusatz von 1 g Weizenkleie	45	68,0		
5	54,0		50	71,5		
10	56,5		55	72,0		
15	58,0		60	73,5		
20	60,5		65	74,0		
25	60,0		70	72,5		Conjunctivitis
30	62,5		75	66,5		Hornhauttrübung rechts
35	64,0		80	58,0		
40	66,5		81	†		

Wurf XII.

Gruppe A.

1. (weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 1. Juli 1915.

1	61,5		40	78,0		
5	68,0		50	77,5		
10	72,5		60	70,0		
20	76,0		63	†		Ohne besondere Erscheinungen
30	79,5					

2. (weiss, ♂).

Beginn des Versuchs: 1. Juli 1915.

1	58,5	Ödeme an den Hinterbeinen	40	90,0		
5	61,0		50	85,4		
10	69,5		55	80,0		
20	78,0		56	—		
30	84,5		57	†		Krämpfe

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
3. (weiss, ♂).					
Beginn des Versuchs: 1. Juli 1915.					
1	46,0		30	49,5	
5	44,5		40	49,0	Hornhaut- trübungen
10	46,5		50	43,5	
20	49,0		52	†	

Gruppe B.					
1. (weiss, ♀).					
Beginn des Versuchs: 1. Juli 1915.					
1	54,0	Zusatz von 0,5 g Trockenhefe	50	69,5	Sehr matt
5	57,5		60	75,0	
10	60,0	70	78,5		
20	61,5	80	80,0		
30	63,5	90	83,5		
40	68,0	93	†		

2. (weiss, ♂).					
Beginn des Versuchs: 1. Juli 1915.					
1	57,5	Zusatz von 0,5 g Trockenhefe	40	89,0	Ohne besondere Erscheinungen
5	56,0		50	97,5	
10	59,5	60	108,5		
20	68,0	70	105,0		
30	75,5	80	97,5		
		81	†		

3. (weiss, ♀).					
Beginn des Versuchs: 1. Juli 1915.					
1	53,0	Zusatz von 0,5 g Trockenhefe	60	95,0	Ganz munter
5	56,5		70	105,5	
10	60,0	80	115,0		
20	61,5	90	118,5		
30	65,0	100	122,0		
40	72,0	125	128,0		
50	89,0				

Wurf XV.

Gruppe A.

1. (schwarz-weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 24. Januar 1915.

1	44,5		25	63,5	Ohne besondere Erscheinungen
10	45,0		30	53,0	
15	51,5		35	52,0	
20	59,0		38	†	

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
2. (schwarz-weiss, ♂).					
Beginn des Versuchs: 24. Januar 1915.					
1	47,5		30	71,0	
10	56,0		35	78,5	Ekzem am Rumpf
15	59,5		40	70,0	
20	65,0		41	†	
25	68,5				

3. (schwarz-weiss, ♀).					
Beginn des Versuchs: 24. Januar 1915.					
1	44,0		20	53,0	
10	49,5		25	48,5	Ohne besondere Erscheinungen
15	53,0		26	†	

Gruppe B.

1. (schwarz-weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 24. Januar 1915.

1	47,5	Zusatz von 2,5 g Spinat	75	89,5	
10	58,5		100	100,0	
25	68,5		125	111,5	
50	75,0		150	128,0	Gesund

2. (schwarz-weiss, ♂).

Beginn des Versuchs: 24. Januar 1915.

1	47,0	Zusatz von 2,5 g Spinat	75	99,0	
10	60,0		100	118,5	
25	66,5		125	144,0	
50	87,0		150	165,5	Gesund

3. (schwarz-weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 24. Januar 1915.

1	46,0	Zusatz von 2,5 g Spinat	75	95,0	
10	57,5		100	124,0	
25	70,0		125	138,5	
50	78,5		150	145,0	Gesund

Wurf XX.

Gruppe A.

1. (weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 15. Juni 1915.

1	48,5		30	58,0	
10	48,0		40	54,0	Ohne besondere Erscheinungen
20	50,5		41	†	

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
2. (schwarz-weiss, ♀).					
Beginn des Versuchs: 15. Juni 1915.					
1	49,0		30	52,0	
10	53,0		33	†	Ohne besondere Erscheinungen
20	58,5				

3. (weiss, ♂).					
Beginn des Versuchs: 15. Juni 1915.					
1	45,5		30	53,0	
10	46,0		35	50,0	Sehr schwach
20	49,5		37	†	

Gruppe B.

1. (schwarz-weiss, ♂).

Beginn des Versuchs: 15. Juni 1915.

1	49,5	Zusatz von 2,5 g	50	92,0	
10	58,0	Grünkohl	75	95,0	
20	64,5		100	112,5	
30	68,0		125	124,0	
40	79,5		150	145,5	Gesund

2. (weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 15. Juni 1915.

1	50,5	Zusatz von 2,5 g	55	91,5	
10	58,0	Grünkohl	75	100,5	
20	69,5		100	111,0	
30	82,5		125	118,5	
40	85,0		150	128,5	Gesund

3. (schwarz-weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 15. Juni 1915.

1	46,5	Zusatz von 2,5 g	50	79,0	
10	53,0	Grünkohl	75	88,5	
20	59,5		100	100,5	
30	71,0		125	118,5	
40	75,5		150	128,0	Gesund

Gruppe C.

1. (weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 24. Januar 1915.

1	44,5	Zusatz von 0,5 g	75	114,0	
10	57,0	Hefe + 2,5 g	100	132,5	
25	73,5	Grünkohl	125	147,0	
50	101,0		150	169,5	Gesund

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
2. (weiss, ♂).					
Beginn des Versuchs: 24. Januar 1915.					
1	43,5	Zusatz von 0,5 g	75	118,0	
10	57,5	Hefe + 2,5 g	100	140,5	
25	80,0	Grünkohl	125	168,0	
50	99,5		150	195,5	Gesund

3. (weiss, ♀).					
Beginn des Versuchs: 24. Januar 1915.					
1	46,5	Zusatz von 0,5 g	75	90,0	
10	60,0	Hefe + 2,5 g	100	119,5	
25	76,5	Grünkohl	125	132,5	
50	83,5		150	148,0	Gesund

Wurf XXII.

Gruppe A.

1. (weiss, ♂).

Beginn des Versuchs: 28. Januar 1916.

1	39,5		30	46,5	
5	40,0		40	45,0	
10	43,5		41	—	Lähmungen
20	46,0		42	†	

2. (weiss, ♂).

Beginn des Versuchs: 28. Januar 1916.

1	42,5		20	44,5	
5	44,0		25	41,0	Sehr schwach
10	48,5		28	†	
15	48,0				

Gruppe B.

1. (weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 28. Januar 1916.

1	41,0	Zusatz von 1 cem	75	66,0	
5	42,5	Rüböl	100	89,5	
10	48,0		125	114,5	
20	51,0		150	148,0	
30	51,0		175	169,5	
40	49,5		200	189,0	Glatte Fell. Ganz munter
50	54,5				

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
2. (weiss, ♂).					
Beginn des Versuchs: 28. Januar 1916.					
1	38,7	Zusatz von 1 ccm	75	87,0	
5	39,0	Rüböl	100	91,5	
10	41,5		125	124,5	
20	48,0		150	144,0	
30	58,5		175	167,5	
40	61,0		200	183,0	
50	69,5				Ohne Erschei- nungen

Gruppe C.

1. (weiss, ♂).

Beginn des Versuchs: 28. Januar 1916.

1	37,5	Zusatz von 1 ccm	75	105,5	
5	41,0	Fischtran	100	128,5	
10	53,5		125	140,0	
20	58,0		150	151,5	
30	67,5		175	175,5	
40	78,0		200	193,0	
50	89,5				Ohne Erschei- nungen

2. (weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 28. Januar 1916.

1	39,5	Zusatz von 1 ccm	75	109,5	
5	46,5	Fischtran	100	133,0	
10	48,0		125	168,5	
20	51,5		150	173,0	
30	65,5		175	189,0	
40	71,0		200	201,5	
50	88,5				Ohne Erschei- nungen

3. (weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 28. Januar 1916.

1	42,0	Zusatz von 1 ccm	150	119,0	
5	46,5	Fischtran	175	124,5	
10	48,0		200	130,0	
20	56,5				
30	66,0				
40	75,5				
50	89,0				
75	98,5				
100	100,0				
125	116,0				

Ohne äussere Be-
sonderheiten.
Gegenüber den
gleichaltrigen
Tieren in Ge-
wicht u. Grösse
zurückgeblieben

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
-----------------------	--------------------------------	-------------	-----------------------	--------------------------------	-------------

Wurf XXV.

Gruppe A.

1. (schwarz-weiss, ♂).

Beginn des Versuchs: 26. April 1916.

1	40,0		25	51,5	
5	43,0		30	48,5	
10	48,0		35	42,0	Sehr matt
15	51,0		37	†	
20	50,0				

2. (schwarz-weiss, ♂).

Beginn des Versuchs: 26. April 1916.

1	39,5		25	55,5	
5	39,0		30	56,0	
10	43,0		35	53,5	Verklebte Augen
15	48,5		40	46,0	
20	53,0		41	†	

Gruppe B.

1. (schwarz-weiss, ♂).

Beginn des Versuchs: 26. April 1916.

1	36,5	Zusatz von 0,5 g	70	65,5	
5	38,0	Hefe + 2,5 g	90	81,0	
10	39,5	Spinat	100	86,5	
15	44,0		125	101,0	
20	47,5		150	124,5	
30	50,0		200	131,0	
40	53,5		250	154,5	
50	59,0		300	185,5	Ganz gesund

2. (schwarz-weiss, ♀).

Beginn des Versuchs: 26. April 1916.

1	38,0	Zusatz von 0,5 g	70	78,5	
5	39,5	Hefe + 2,5 g	90	86,5	
10	44,0	Spinat	100	94,0	
15	48,5		125	111,5	
20	50,0		150	132,0	
30	59,5		200	168,5	
40	61,5		250	173,0	
50	72,0		300	185,0	Ganz gesund

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
Gruppe C.					
1. (schwarz-weiss, ♂).					
Beginn des Versuchs: 26. April 1916.					
1	35,0	Zusatz von 0,5 g	70	72,5	
5	38,0	Hefe + 2,5 g	90	89,0	
10	40,5	Grünkohl	100	95,5	
15	44,0		125	112,5	
20	49,5		150	120,0	
30	53,0		200	132,5	
40	59,0		250	164,0	
50	68,0		300	158,0	Ganz gesund

2. (schwarz-weiss, ♀).
Beginn des Versuchs: 26. April 1916.

1	38,5	Zusatz von 0,5 g	70	78,5	
5	39,0	Hefe + 2,5 g	90	81,0	
10	43,5	Grünkohl	100	95,5	
15	44,0		125	111,0	
20	53,5		150	118,5	
30	58,0		200	124,5	
40	68,5		250	132,0	
50	72,5		300	135,0	Ganz gesund

Gruppe D.

1. (schwarz-weiss, ♀).
Beginn des Versuchs: 26. April 1916.

1	38,0	Zusatz von 1 ccm	70	98,5	
5	43,5	Rüböl + 2,5 g	90	113,0	
10	45,0	Spinat	100	126,5	
15	51,0		125	132,5	
20	62,5		150	150,0	
30	73,0		200	165,5	
40	78,5		250	189,0	
50	89,0		300	201,5	Ganz gesund

2. (schwarz-weiss, ♂).
Beginn des Versuchs: 26. April 1916.

1	37,5	Zusatz von 1 ccm	70	105,0	
5	43,0	Rüböl + 2,5 g	90	119,5	
10	48,5	Spinat	100	134,0	
15	51,0		125	151,5	
20	59,5		150	175,0	
30	68,5		200	189,0	
40	79,0		250	190,0	
50	88,5		300	192,5	Glattes Fell. Ge- sundes Aussehen

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
Wurf XXVII.					
Gruppe A.					
1. (weiss, ♀).					
Beginn des Versuchs: 12. Juli 1916.					
1	45,0		40	62,0	
5	48,5		45	60,0	
10	49,0		50	60,0	Lichtscheu
15	52,5		55	57,5	Verklebte Augen
20	54,0		60	53,0	
25	57,5		65	50,5	Krämpfe
30	60,5		67	†	

Gruppe B.					
1. (weiss, ♂).					
Beginn des Versuchs: 12. Juli 1916.					
1	48,5	Zusatz von 1 cem	100	110,5	
5	50,0	Rüböl + 2,5 g	110	120,0	
10	53,0	Spinat	130	132,0	
15	56,5		150	145,0	
20	59,0		180	168,0	
25	63,0		200	184,0	
30	64,0		220	199,5	
35	68,5		250	212,0	
40	73,0		280	210,5	
45	80,0		300	220,0	
50	82,5		330	221,0	
60	89,5		360	225,0	
70	92,5				Glattes Fell. Gut
80	99,5				ernährt, munter.
90	103,5				Nicht weiter be- obachtet

2. (weiss, ♀).					
Beginn des Versuchs: 12. Juli 1916.					
1	52,0	Zusatz von 1 cem	90	95,0	
5	53,5	Rüböl + 2,5 g	100	98,5	
10	56,0	Spinat	110	99,0	
15	59,5		130	112,5	
20	62,0		150	128,0	
25	65,5		180	140,0	
30	70,0		200	145,5	
35	73,5		220	163,0	
40	80,0		250	168,0	
45	81,5		280	175,0	
50	80,0		300	200,0	
60	81,5		330	205,0	
70	90,0		360	208,5	
80	92,5				Glattes Fell. Ganz munter. Nicht weiter beobachtet

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
Gruppe C.					
1. (weiss, ♂).					
Beginn des Versuchs: 12. Juli 1916.					
1	40,0	Zusatz von 0,5 g	90	148,5	
5	43,8	Hefe + 2,5 g	100	160,0	
10	50,5	Spinat + 1 ccm	110	175,0	
15	55,5	Rüböl	130	180,5	
20	61,0		150	208,0	
25	71,5		180	216,5	
30	76,0		200	221,0	
35	82,5		220	229,5	
40	87,0		250	235,0	
45	94,5		280	248,0	
50	101,0		300	262,0	
60	115,5		330	269,0	
70	123,0		360	271,0	
80	135,0				In ausgezeichnetem Zustande

2. (weiss, ♀).					
Beginn des Versuchs: 12. Juli 1916.					
1	43,0	Zusatz von 0,5 g	100	119,5	
5	44,5	Hefe + 2,5 g	110	125,0	Frisst wenig, sehr unruhig
10	50,0	Spinat + 1 ccm	130	126,5	
15	56,0	Rüböl	150	129,0	
20	59,5		180	140,0	wieder gefrässig und munter
25	68,0		200	161,5	
30	71,5		220	188,0	
40	75,0		250	195,5	
45	78,5		280	214,5	
50	82,0		300	224,0	
60	93,0		330	238,5	
70	99,0		360	259,0	
80	104,5				Glatte Fell. Vollkommen gesund
90	111,0				

Gruppe D.					
1. (weiss, ♂).					
Beginn des Versuchs: 12. Juli 1916.					
1	47,0	Zusatz von 0,5 g	80	142,0	
5	51,5	Hefe + 2,5 g	85	148,0	
10	56,0	Grünkohl + 1 ccm	90	158,0	
15	59,0	Rüböl	95	161,0	
20	68,0		100	168,5	
25	72,5	Frisst weniger als zuvor	110	174,0	
30	74,0		130	198,0	
35	78,0		150	210,5	
40	79,0		180	215,0	
45	85,0	Frisst wieder gut	200	217,5	
50	96,0		220	228,0	
55	101,0		250	241,0	
60	112,0		280	249,0	
65	118,0		300	254,0	
70	127,5		330	267,5	
75	130,0		360	281,5	Ganz normal. Tier

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
2. (weiss, ♀).					
Beginn des Versuchs: 12. Juli 1916.					
1	51,0	Zusatz von 0,5 Hefe + 2,5 Grünkohl + 1 ccm Rüböl	75 80 85 90	169,0 178,0 181,5 180,0	
5	50,0	Frisst schlecht	95	179,5	Frisst mangelhaft
10	52,0		100	180,0	
15	58,0	Nahrungsauf- nahme besser	110	188,0	
20	61,0		130	199,5	Frisst wieder gut
25	68,5		150	218,0	
30	76,0	Frisst gut	180	232,5	
35	82,5		200	241,0	
40	89,0		220	261,5	
45	97,5		250	270,0	
50	108,0		280	281,0	
55	126,5		300	283,0	
60	138,0		330	291,5	
65	142,0		360	295,0	
70	157,5				Ganz normales Tier

Versuche über die Dauer des günstigen Einflusses bestimmter Zusätze zum künstlichen Nahrungsgemisch auf das Befinden und die Körpergewichtszunahme wachsender Ratten.

Die wichtigsten Versuche waren diejenigen, bei denen festgestellt werden sollte, wie lange der günstige Einfluss anhält, wenn die Zusätze wieder weggelassen werden. Unsere Absicht war, die Frage zu entscheiden, ob die günstig wirkenden Stoffe gespeichert werden, und wie lange ihre Wirkung dann vorhält. Die Beantwortung dieser wichtigen Frage erfordert ganz besonders viele und umfassende Versuche. Die einzelnen Versuche sind in der folgenden Weise angestellt worden: Bei jedem Wurf befanden sich Kontrolltiere, die ausschliesslich die oben erwähnte künstliche Nahrung erhielten. Weitere Tiere bekamen, sobald sie starken Gewichtsverlust zeigten, oder aber das Befinden es angeraten sein liess, bestimmte Zusätze zur Nahrung.

Ratte a erhielt Zusatz von 2,5 g Grünkohl. Während des Zusatzes stieg das Körpergewicht jedesmal ganz beträchtlich an. Wurde der Zusatz fortgelassen, dann war die Körpergewichtszunahme nicht mehr so erheblich. Das erreichte Gewicht blieb meistens noch einige Tage bestehen, um dann wieder abzufallen. Dieselben Erfahrungen wurden, wie die übrigen Versuche zeigen, nach Zusatz von Trockenhefe oder Spinat oder Weizenkleie gemacht. Bei Zusatz von Rüböl oder Lebertran war nach den allgemeinen Erfahrungen die Nachwirkung besonders ausgesprochen. Es ist schwer zu sagen, wie diese zu erklären ist. Der

Möglichkeiten sind viele. Jedenfalls herrscht der Eindruck vor, dass die Stoffe nicht auf längere Zeit hinaus gespeichert und in wirksamem Zustand erhalten werden können. Das bessere Befinden der Tiere im Anschluss an eine Zusatzperiode ist vielleicht darauf zurückzuführen, dass während der erwähnten Zeit die Tiere ihre Zellen wieder voll ausrüsten können. Auffallend ist, dass nach der Zusatzperiode der Gewichtsabfall im allgemeinen bedeutend rascher eintrat, als bei Beginn des Versuches. Bestimmte Schlüsse möchten wir aus den gemachten Beobachtungen noch nicht ziehen, weil die Verhältnisse einerseits recht kompliziert liegen und andererseits die Zahl der beobachteten Versuche eine noch ungenügende ist. Nimmt man jedoch die gesamten Beobachtungen, die bis jetzt auf diesem Gebiete vorliegen, zusammen, dann kommt man zu der Überzeugung, dass die wirksamen Stoffe offenbar unmittelbar vom Darm aus einwirken. Sie beeinflussen den Appetit. Genau so, wie bei den Versuchen bei den Tauben konnten wir auch hier wiederholt feststellen, dass die Tiere nach Aufnahme der Zusätze sich viel gieriger auf das Futter stürzten als zuvor. Die Nahrungsaufnahme selbst war im allgemeinen nicht wesentlich gesteigert. Es wird offenbar auch die Sekretion der Verdauungssäfte beeinflusst, und wahrscheinlich spielen die noch unbekanntenen Stoffe im Zellstoffwechsel selber eine Rolle. Es liegt offenbar eine Anpassung an die Art der Nahrung vor. Normalerweise werden diese „Reizstoffe“ (Nutramine) stets aufgenommen. Die Zellen sind an diese Sendboten offenbar gewöhnt. Kommen sie in Wegfall, dann fällt eine wichtige Komponente im Gesamtstoffwechsel aus, und er ist nunmehr in vielen Punkten gestört. Es wäre von der grössten Bedeutung, wenn es gelänge, eine Tierspezies, die durch bestimmte Stoffe im erwähnten Sinne günstig beeinflusst wird, durch Gewöhnung an eine andere Nahrung so umzugestalten, dass ein neues Stoffgemenge wirksam wird. Auf diesem Wege wäre eine Erklärung dafür zu erbringen, weshalb die verschiedenen Tierarten auf bestimmte Nahrungsmittel ganz verschieden antworten. Hofmeister¹⁾ hat in den schon erwähnten Ergebnissen in Tabellenform die bisherigen Resultate des Verhaltens der einzelnen Tierarten zu bestimmten Nahrungsmitteln zusammengestellt. Es ergibt sich daraus die schon seit einiger Zeit bekannte Tatsache, dass die Nutramine für verschiedene Tierarten verschieden sein müssen.

Aus den vorliegenden Beobachtungen ergibt sich ohne Zweifel, dass der Versuch, die verschiedenen Krankheiten, die mit dem Fehlen solcher Nutramine (Vitamine) in Zusammenhang gebracht werden, zu schematisieren, jeder Berechtigung

1) l. c. S. 543—557.

entbehrt. Die negativen therapeutischen Erfolge zeigen ebenfalls, dass die Verhältnisse erheblich viel komplizierter liegen, als vor allen Dingen Funk bei der Aufstellung seiner bekannten Vitaminlehre sich vorgestellt hat. Vor allen Dingen gewinnt die Überzeugung mehr und mehr an Gewissheit, dass es sich nicht um einen bestimmten Stoff, sondern um eine ganze Anzahl solcher handelt. Dadurch wird das ganze Problem ausserordentlich verwickelt. Es handelt sich nicht darum, den bis jetzt bekannten Nahrungsstoffen einen oder mehrere neue einer bestimmten Gruppe hinzuzufügen, vielmehr scheint für bestimmte Tierarten je ein neues Gemisch von solchen bisher unbekanntem Nahrungsstoffen in Frage zu kommen. Jedenfalls liegt für die gesamte Forschung noch ein weites Feld voll von Unbekanntem vor.

Besonders wertvoll würden Stoffwechselversuche auf diesem Gebiete sein. Auch damit hatte ich mit Ratten begonnen, und zwar wurde zunächst einmal der Stickstoff-Stoffwechsel genau verfolgt. Es wurden Tiere desselben Wurfs in Stoffwechselkäfigen mit dem künstlichen Nahrungsgemisch mit und ohne Zusatz ernährt. Die Zahl der Versuche beträgt vorläufig nur zwölf. Sechs Tiere erhielten das künstliche Nahrungsgemisch allein und sechs einen Zusatz von 2,5 g Grünkohl resp. 1 ccm Rüböl. Im letzteren Falle wurde aus der Nahrung 1 g Fett weggelassen. Die Stickstoffbilanz war bei fünf von den „Zusatztiere“ besser als bei den „Kontrolltieren“. Es ist klar, dass diese Versuche, die aus Mangel an Zeit unterbrochen werden mussten, nicht ausreichen, um bestimmte Schlüsse ziehen zu können. Die Versuche werden fortgesetzt, sobald die Zeitverhältnisse es gestatten.

Endlich sei erwähnt, dass auch eine Reihe von Versuchen in Angriff genommen worden ist, die einseitige Ernährung mit Getreidekörnern, Mais und Reis durch Zusatz von Gemüsepflanzen, Karotten in kleinen Mengen und Hefe zu verbessern. Ein günstiger Einfluss war unverkennbar, doch mussten wir alle diese Versuche (45 an Zahl) abbrechen, weil die zugehörigen Futtermittel nicht weiter zu erlangen waren.

Im Jahre 1914 waren auch Versuche in Angriff genommen worden, um ungekeimte und gekeimte Erbsen und ferner Getreidekörner in Vergleich zu setzen. Die Versuche hatten ergeben, dass die gekeimten Nahrungsmittel den ungekeimten ganz wesentlich überlegen sind. Die Versuche sind dann im Jahre 1916 systematisch angestellt worden, und zwar kamen 75 Ratten zur Verwendung. Vierzig davon waren junge und im Wachsen begriffene. Es zeigte sich, dass die gekeimten Getreidekörner den ungekeimten überlegen waren, doch konnten auch hier die Versuche nur 120 Tage lang ausgedehnt werden, weil die Nahrungsmittel ausgingen. Die Ergebnisse sind deshalb nicht

umfassend genug, weshalb wir auf die Mitteilung der Protokolle verzichten.

Weitere Versuche sind unternommen worden, um die betreffenden Stoffe, die Nutramine, aus den einzelnen Zusätzen zu isolieren. Diese Versuche sind noch nicht weit genug gediehen. Nur soviel ist sicher, dass es möglich ist, durch Ausziehen mit Alkohol wirksame Stoffe zu gewinnen, und zwar besonders gut dann, wenn man die entsprechenden Nahrungsmittel schonend aufspaltet. Wir verwendeten 5%ige Schwefelsäure und liessen sie bei 60° C. 24 Stunden einwirken. Es scheint, dass man auch auf 100° C. erwärmen darf, ohne dass die wirksamen Stoffe Schaden leiden. Die Schwefelsäure muss dann sorgfältig mit Baryt entfernt werden, wobei peinlich darauf zu achten ist, dass die Reaktion auch nicht vorübergehend alkalisch wird. Vom Bariumsulfat wurde abfiltriert und das Filtrat bei 40° C. des Wasserbades unter stark vermindertem Druck zur Trockene verdampft. Der Rückstand wurde verdampft und mit der etwa zehnfachen Menge Alkohol ausgekocht, die Alkohollösung unter vermindertem Druck zur Trockene verdampft und noch einmal mit Alkohol ausgekocht. Der nach Verdampfen des Alkohols nunmehr verbleibende Rückstand wurde in Wasser gelöst und diese wässrige Lösung zu den Versuchen verwendet. Auch hier machte der Krieg die gründliche Durchführung der Versuche unmöglich. Wir mussten die wertvollen Versuchstiere töten, weil es an Nahrung gebrach. Viel Arbeit und kostbares Material ging dabei zugrunde.

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
-----------------------	--------------------------------	-------------	-----------------------	--------------------------------	-------------

Ratte a (schwarz-weiss, ♂).

(6 Wochen alt.)

Beginn des Versuchs: 26. Juni 1916.

1	76,0		35	92,0	
5	78,0		36	91,0	} Zusatz von 2,5 g Grünkohl
10	82,0		40	96,0	
15	82,5		45	98,5	
16	84,0		46	104,5	
17	84,5		47	106,0	
18	87,0	} Zusatz von 2,5 g Grünkohl	48	107,5	
19	90,0		49	109,0	
20	93,5		50	111,5	
21	95,0		55	106,0	
22	95,5		60	102,5	
23	96,0		70	96,5	
24	95,0		71	95,0	} Zusatz von 2,5 g Grünkohl
25	95,0		76	106,0	
30	94,0		80	104,0	

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
90	100,0		121	92,0	} Zusatz von 2,5 g Grünkohl
100	101,5		125	90,0	
110	96,0		126	†	
120	90,0	Sieht sehr elend aus. Räudearti- ger Ausschlag a. ganzen Körper			

Ratte b (weiss, ♀).

(10 Wochen alt.)

Beginn des Versuchs: 21. Mai 1916.

1	108,0		91	116,0	} Zusatz von 0,5 g Trockenhefe	
10	110,5		95	120,5		
20	115,0		100	128,0		} Wieder ganz munter. Putzt das Fell
30	117,5		105	131,5		
40	118,0		110	128,0	} Bewegt sich wenig	
45	125,0	} Zusatz von 0,5 g Trockenhefe	120	112,5		
50	130,0			125	114,0	
60	135,0		130	112,5	Sehr schwach	
70	132,0		131	116,0	Erholt sich	
80	127,5	Haarausfall. Ver- klebte Augen			} Zusatz von 0,5 g Trockenhefe	
90	118,0	Sehr schwach	135	125,0		
			140	127,0	} Wieder munter	
			145	118,0		
			147	†		

Ratte c (weiss, ♀).

(6 Wochen alt.)

Beginn des Versuchs: 1. Oktober 1916.

1	75,0		70	102,0	
10	82,0		75	100,0	
20	86,5	Hält das Fell nicht in Ordnung	80	96,5	} Räudeartiger Aus- schlag a. Schwanz
30	90,0			85	
35	91,5		86	92,0	
40	92,0		90	98,5	
45	89,5	Fell lichtet sich. Conjunctivitis	95	102,0	} 2,5 g Spinat
46	90,0	} 2,5 g Spinat	100	108,0	
				105	106,0
		} Munter	110	100,0	
50	94,0			120	92,5
55	101,5		125	85,5	
60	103,0		130	79,0	
65	104,0	Conjunctivitis	131	†	

Ratte d (weiss, ♀).

(7 Wochen alt.)

Beginn des Versuchs: 1. Oktober 1916.

1	66,0		30	83,0	
10	72,5		40	84,0	} Schläft viel. Knöt- chen a. d. Ohren und am Schwanz
20	75,0		50	76,5	
25	80,5				

Ver-suchs-tag	Körper-gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver-suchs-tag	Körper-gewicht in Gramm	Bemerkungen
51	74,0	} 0,5 g Trockenhefe	100	73,5	} Wieder sehr elend
55	77,0		101	73,5	
60	78,5	} Wieder munter	105	75,0	} 1 ccm Rüböl
65	80,0		110	83,5	
70	79,0		115	86,0	
75	80,0		120	89,5	
80	77,0		125	87,0	
85	78,5		130	83,0	
90	74,0	Sehr elend	135	80,0	
91	73,0	} 0,5 g Trockenhefe	136	81,0	} 1 ccm Rüböl Erhält alle 3 Tage
95	74,0		} Etwas gebessert		
97	75,0				

Ratte e (schwarz-weiss, ♂).

(8 Wochen alt.)

Beginn des Versuchs: 1. Oktober 1916.

1	76,0		80	81,5	
5	80,0		81	78,0	} Sehr elend
10	83,5		85	76,5	
20	86,0				} Zusatz von 1 g Weizenkleie + 0,5 g Trockenhefe
30	88,0				
40	90,5	} Verklebte Augen. Räudeartiger Ausschlag am Schwanz	90	79,0	} Wieder munter
50	86,0		95	86,5	
			100	91,0	
			105	90,0	
51	82,0	} Zusatz von 1 g Weizenkleie	110	89,0	
55	84,5		115	90,0	
60	85,0		120	88,5	} Verklebte Augen Sehr elend
65	84,5		125	82,0	
70	84,0		128	†	
75	83,0				

Ratte f (weiss, ♀).

(8 Wochen alt.)

Beginn des Versuchs: 1. Oktober 1916.

1	85,5		76	96,5	} Zusatz von 1 ccm Rüböl + 2,5 g Grünkohl
10	91,0		80	101,0	
20	94,0		85	105,5	
30	95,8		90	108,0	
40	97,0		95	105,5	
45	96,0		100	108,0	
50	90,5	} Sehr elend	105	110,0	} Sehr elend. Erhält von nun an täg- lich 1 ccm Rüböl. Ist nach 276 Ta- gen noch am Le- ben. Wird von einem ♂ getötet
51	91,0		} Zusatz von 2,5 g Grünkohl	110	
		} Ganz munter		115	98,5
55	94,5				
60	98,0				
65	102,0				
70	101,0				
75	98,0	Zeigt Krämpfe. Fellstark gelichtet			

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
Ratte g (schwarz-weiss, ♀). (8 Wochen alt.) Beginn des Versuchs: 1. Oktober 1916.					
1	92,5		65	101,0	
10	96,5		70	102,5	
20	101,0		80	96,0	
25	102,5		90	90,5	Stark gelicht. Fell
30	98,5	Conjunctivitis	95	89,5	Sehr schwach
40	96,0	Sehr ruhig. Schläft viel	96	87,0	} 2,5 g Spinat
			100	90,0	
50	90,0	Sehr schwach, liegt auf d. Seite. Offenbar ge- lähmt	105	96,0	} Ganz munter. Pflegt das Fell wieder
			110	98,5	
			115	100,0	
51	90,0		120	97,5	
55	92,5	} 1 ccm Rüüböl	130	98,0	
60	94,5			140	96,0
62	98,0	} Hat sich erholt	145	92,0	Starke Krämpfe
			147	†	

Ratte h (weiss, ♂). (7 Wochen alt.) Beginn des Versuchs: 2. Oktober 1916.					
1	72,0		75	78,0	
10	74,5		80	79,5	
20	78,0		85	82,0	
30	76,5		90	80,5	
40	82,5		100	73,5	Sehr unruhig
50	78,5	Räudeart. Erschei- nungen a. Ohren, Nase u. Schwanz	105	70,0	
			106	69,5	} Zusatz von 2,5 g Grünkohl
			110	72,0	
60	71,0	Sehr schwach	115	74,5	
61	70,0	} Zusatz von 2,5 g Spinat	120	70,0	
65	76,5			125	69,5
70	80,0	} Ganz munter	126	†	

Ratte i (schwarz-weiss, ♀). (8 Wochen alt.) Beginn des Versuchs: 12. Dezember 1916.					
1	63,5		80	77,0	
10	64,0		85	77,0	
25	67,5		90	72,5	
30	70,0		100	68,5	Sehr schwach
40	77,5		101	69,0	
45	80,0		105	70,0	} Zusatz von 1 g Weizenkleie
50	76,5	Verklebte Augen	110	73,5	
55	71,0			115	73,0
60	66,5	Sehr schwach	120	74,0	
61	63,0	} Zusatz von 1 ccm Lebertran	130	72,5	
65	68,5			140	70,5
70	74,0	} Sehr munter.	145	68,5	
75	76,5	Putzt das Fell	148	†	

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
Ratte k (weiss, ♂).					
(10 Wochen alt.)					
Beginn des Versuchs: 24. Dezember 1917.					
1	83,0		90	102,5	
10	86,5		95	100,0	
20	90,5		100	93,5	Verklebte Augen
30	93,0		101	94,0	
40	94,5		105	95,0	} Zusatz von 2,5 g Grünkohl
50	91,0	Sehr schwach			
51	92,5	} Zusatz von 2,5 g Spinat + 0,5 g Trockenhefe + 1 ccm Rüböl	110	96,0	} Bleibt schwach
55	95,0		111	94,5	
			115	98,0	} Zusatz von 1 ccm Rüböl
60	103,5	Ganz munter	120	105,5	
65	108,0		125	106,0	
70	110,5		130	107,0	
75	106,0		135	105,5	
80	106,0		140	104,0	
85	104,0		145	100,0	
			146	†	

Ratte l (schwarz-weiss, ♀).

(8 Wochen alt.)

Beginn des Versuchs: 24. Januar 1917.

1	125,0		65	140,0	Verklebte Augen
5	128,5		66	140,0	} Zusatz von 1 ccm Rüböl
10	130,0		70	148,5	
15	133,0		71	149,5	
20	135,5		72	151,5	
25	136,0		73	156,0	
30	132,0		80	155,0	
35	132,0		90	152,0	
40	130,5		100	142,0	} Unruhig. Fell stark gelichtet
45	124,0	Lähmungs- erscheinungen.			
46	127,0	} Erholt sich	101	143,0	} Zusatz von 1 ccm Rüböl
47	130,5		Zusatz von 1 ccm Rüböl	105	
		} Ganz munter	130	158,0	} Zusatz von 1 ccm Rüböl
50	136,0		160	178,0	
52	137,0		200	225,5	
54	140,5		250	260,0	
56	141,0		300	274,0	
59	145,0				} War am 325. Tage noch am Leben und wurde dann getötet
61	144,5				

Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen	Ver- suchs- tag	Körper- gewicht in Gramm	Bemerkungen
Ratte m (weiss, ♀). (7 Wochen alt.) Beginn des Versuchs: 23. April 1916.					
1	61,0		65	73,0	
10	61,5		70	78,5	
25	64,0		75	77,0	
30	66,5		80	76,5	Schläft viel
35	68,0		85	75,0	
40	71,5		90	70,0	Schwach
45	64,0	Unruhig. Con- junctivitis	95	70,0	} Zusatz von Rüböl
46	62,5	} Zusatz von Rüböl	100	69,5	
50	64,0		Ganz munter	105	73,0
55	68,5		110	75,0	
60	70,5		115	80,0	
			120	83,5	

Ratte n (weiss, ♂). (8 Wochen alt.) Beginn des Versuchs: 26. Mai 1916.					
1	57,5		75	80,0	
5	60,0		80	83,5	
10	62,5		85	80,0	
20	68,0		90	78,5	Augen verklebt
25	70,5		95	76,0	Struppiges Fell
30	72,0		100	70,5	Sehr schwach
35	72,0		105	68,5	} 1,0 ccm Rüböl
40	72,0		108	64,0	
45	71,0		110	63,5	
48	68,5	Sehr elend	115	66,5	
50	70,0	} 1,0 ccm Rüböl	120	68,0	
55	70,0		125	63,5	
60	75,5		130	60,0	
65	77,0		132	+	
70	79,5				

Ratte o (weiss, ♀). (8 Wochen alt.) Beginn des Versuchs: 26. Mai 1916.					
1	61,0		70	69,0	
5	63,5		75	71,5	
10	64,0		80	71,0	
20	65,5		85	71,0	
25	68,0		90	70,0	
30	71,5		95	67,5	
35	74,0	Struppiges Fell	100	64,0	Sehr schwach
40	70,0		105	63,0	} 1 ccm Rüböl
45	64,5				
48	60,0	Sehr schwach	125	84,5	} Sehr munter Fell dicht
50	62,5	} 1 ccm Fischtran	150	99,0	
55	64,0		175	143,5	
60	65,5	Ganz munter	200	153,0	
65	68,0				

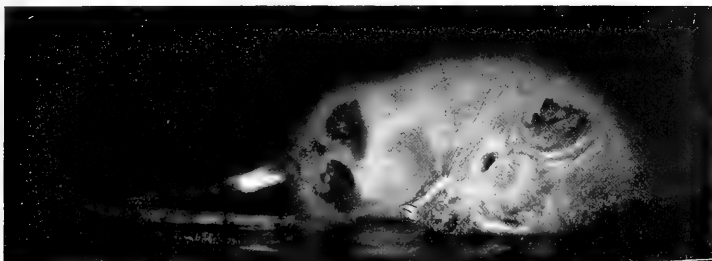


Abb. 1.



Abb. 2.

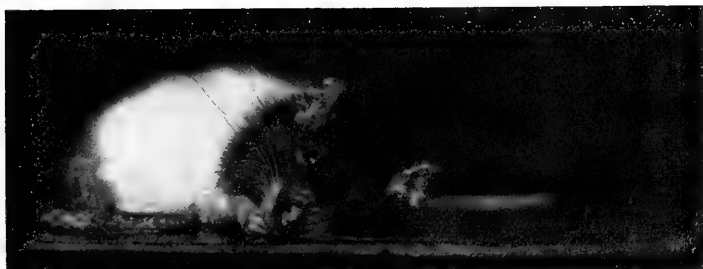


Abb. 3.

Elektrographische Untersuchung des Erregungsverlaufes im Vogelherzen.

Von

Ernst Mangold.

Nach gemeinsam mit Frl. Elsbeth Haas ausgeführten Versuchen.

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Freiburg i. Br.)

(Mit 1 Textabbildung und Tafel III und IV.)

(Eingegangen am 17. Februar 1919.)

1. Fragestellung und Methodik.

Wenn das Herz der Vögel bis in die letzten Jahre von seiten der Physiologen nur gelegentlich dasjenige Interesse gefunden hat, das ihm angesichts seiner einzigartigen funktionellen Leistungen wie auch der Besonderheiten seines anatomischen Baues zukommt, so ist dies wohl einmal darauf zurückzuführen, dass die Vögel sich als Versuchstiere noch immer nicht der allgemeinen Beliebtheit erfreuen, wie die üblichen Frosch, Kaninchen und Hund; zum anderen hat offenbar zunächst auch noch die Methodik Schwierigkeiten geboten, an das tief unter den blutreichen Brustmuskeln verborgene Organ heranzukommen und seine Tätigkeit trotz der physiologischen Tachykardie, die seine Bewegungen verschleiert, zu beobachten.

In vorangegangenen Arbeiten aus dem Freiburger Institut wurden im Rahmen einer Reihe von Studien über die Erregungsleitung im Wirbeltierherzen der Ursprung und Verlauf der Erregungsleitung im Vogelherzen bereits eingehenden Untersuchungen unterzogen, über deren Ergebnisse seinerzeit im Zusammenhange berichtet wurde¹⁾. Als Ursprungsort der automatischen Reizbildung konnte bei Huhn, Gans und Ente, durch Versuche mit lokaler Abkühlung bei gleichzeitiger mechanischer Registrierung mit Doppelsuspension, eine unserer damaligen Auffassung nach dem Sinusknoten, offenbar aber tatsächlich dem Atriumknoten²⁾ des Säugerherzens entsprechende, der Einmündung

1) Mangold, Erregungsursprung und -leitung im Herzen der Vögel und niederen Wirbeltiere. Freiburger Med. Ges. Deutsche Med. Wochenschrift 1914 Nr. 20. — Die Erregungsleitung im Wirbeltierherzen. Jena, G. Fischer 1914. — Die Erregungsleitung im Vogelherzen. Deutsche Physiol. Ges. Berlin 1914. Zentralbl. für Physiol. 28. 1914 Nr. 12.

2) Siehe Kapitel VI der vorliegenden Arbeit.

der grossen Venen benachbarte Stelle der rechten Vorhofswand aufgefunden werden ¹⁾).

Bemerkenswerterweise hatte die mehrfache histologische Untersuchung durch verschiedene Forscher bei Taube und Sperling hier kein nodales Gewebe ausfindig machen können, wie es sonst als Träger der Reizbildung in den intrakardialen motorischen Zentren vorgefunden wird, und erst erneute Untersuchungen von Mackenzie haben wenigstens bei anderen Vögeln an dieser Stelle Knotengewebe ergeben.

Die Versuche wurden sodann auf die atrioventrikuläre Erregungsleitung ausgedehnt ²⁾), die beim Vogelherzen nach seinem anatomischen Bau ein durchaus verschiedenes Verhalten im Gegensatz zum Säugerherzen erwarten liess, denn es fehlen dem rechten Ventrikel des Vogelherzens die Papillarmuskeln, die hier vielmehr zu einer breiten muskulösen Klappe verschmolzen sind, so dass auch die Wege der Erregungsleitung vermutlich anders verlaufen mussten. Es gelang denn auch, am freigelegten, in situ schlagenden Hühnerherzen, mit Hilfe elektrophysischer Registrierung der Wirkung von intrakardialen Durchschneidungen in verschiedener Höhe und von Umstechungen in der A. V.-Grenze, den Beginn des Verlaufes der Erregungsbahnen im rechten und linken Ventrikel zu ermitteln ²⁾).

Das aus diesen Versuchen kombinierte Ergebnis (s. Abb. 1) zeigte, dass sich dieselben, von der dem Atriumknoten entsprechenden Stelle des Vogelherzens kommend, in der Höhe der A. V.-Grenze zu einem Bündel sammeln, dessen Hauptschenkel im rechten Ventrikel am Septum hinabzieht, während ein zweiter (s. p_1 und p_2 in Abb. 1) nach links perforiert und sogleich auf die innere Wand des linken Ventrikels übergeht, um hier nach weiterem spitzwärts gerichteten Verlauf Beziehungen zu den sehr gut ausgebildeten Papillarmuskeln zu gewinnen. Die Trennung in den rechten und linken Schenkel erfolgt erst in oder unmittelbar oberhalb der A. V.-Grenze, so dass hier eine perforierende Verletzung noch beide Schenkel zu durchtrennen vermochte.

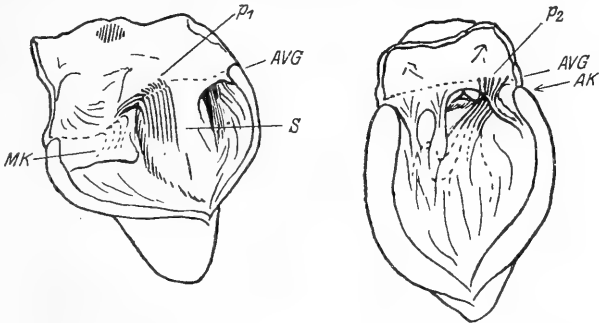
Im rechten Ventrikel ergab es sich, dass die a.-v. Verbindungsfasern in dem mit dem Ansatz der Muskelklappe gebildeten Winkel beginnen, wobei sie sich von oben teilweise um die Ansatzlinie dieser Muskelklappe herumziehen, und dass sie dann als starker rechter Schenkel des A. V.-Bündels am Septum hinablaufen (s. Abb. 1). Der Übergang der Bündelfasern vom Septum auf die übrige Wand

1) Mangold und T. Kato, Über den Erregungsursprung im Vogelherzen. Dies Archiv Bd. 157 S. 1. 1914.

2) Mangold und T. Kato, Zur vergl. Physiologie des His'schen Bündels. III. Mitteilung. Die atrioventrikuläre Erregungsleitung im Vogelherzen. Dies Archiv Bd. 160 S. 91. 1914.

des rechten Ventrikels erfolgt offenbar erst ziemlich tief, jedenfalls nach unseren Durchschneidungsversuchen, die bis zur Hälfte des Septums hinabreichten, frühestens von dessen herzspitzenwärts gelegener zweiten Hälfte aus. Wahrscheinlich gehen vom Anfangsteil des Bündels auch auf die Muskelklappe selbst direkte Fasern über (in Abb. 1 punktiert gezeichnet). Für den Verlauf der Erregungswelle im r. V. ergab sich aus diesen Versuchen, dass „die vom Vorhof kommende Erregung zuerst der Muskelklappe und dann dem Spitzenteil der rechten Kammermuskulatur, hiernach dem Basisteile zugeleitet wird“¹⁾.

Dieser physiologisch erhobene Befund am rechten Ventrikel, mit dem gewisse mehr vermutungsweise Angaben anderer Autoren nicht wohl vereinbar schienen, erhielt eine sehr schöne Bestätigung durch die uns erst nach Abschluss jener Versuche bekannt gewordenen anatomischen Untersuchungen von Mackenzie²⁾, dessen Abbildung vom Gänseherzen



Rechter Ventrikel.

Linker Ventrikel.

Abb. 1. Verlauf des Atrioventrikularbündels im rechten und linken Ventrikel des Hühnerherzens, nach dem Ergebnis der früheren Durchschneidungs- und Umstechungsversuche. *AVG* Atrioventrikulargrenze. *MK* Muskelklappe des rechten Ventrikels. *S* Septum ventriculorum. *AK* Aortenklappe. *p₁* und *p₂* der nach dem linken Ventrikel perforierende Schenkel des Hischen Bündels. Die schraffierte Stelle im rechten Vorhof entspricht dem Atriumknoten.

eine so vollkommene Übereinstimmung hinsichtlich des Bündelverlaufes im r. V zeigt, dass man sie nicht besser wünschen könnte.

Der bemerkenswerte Gegensatz hinsichtlich des Erregungsverlaufes in den beiden Ventrikeln des Vogelherzens, wonach sich dieser, unseren Durchschneidungs- und Umstechungsversuchen zufolge, im linken Ventrikel in der Richtung von der Basis zur Spitze, im rechten dagegen von der Spitze zur Basis vollzieht, legte es nahe, eine weitere experimentelle Bestätigung dieses Ergebnisses auf anderem Wege zu versuchen. Eine solche schien durch die

1) l. c. S. 127.

2) Mackenzie, The excitatory and connecting muscular system of the heart. 17. Internat. med. Kongress 1913.

gleiche elektrographische Untersuchungsmethode möglich, die in den vorhergehenden Versuchen lediglich als Registrierungsmethode der Vorhofs- und Kammertätigkeit verwendet wurde, um zu erkennen, ob zwischen beiden Herzteilen nach den ausgeführten Eingriffen noch Koordination bestand, oder ob dieselben vollkommene oder unvollkommene Dissoziation oder andere Störungen hervorgerufen hatten. Es war hierbei meistens vom rechten Vorhof und der linken Ventrikelspitze abgeleitet worden. Dabei war es nicht tunlich erschienen, in den gleichen Versuchen, die nach der Freilegung des Herzens auch für die weiteren operativen Eingriffe an demselben, ferner für die Bedienung des Saitengalvanometers und das nach jedem Eingriff erneut erforderliche Anlegen der Elektroden an Vorhof und Spitze, endlich für die künstliche Atmung des Tieres, die volle Aufmerksamkeit der Beteiligten erforderte, auch zugleich die Abhängigkeit der verschiedenen Formen des Elektrogrammes des Vogelherzens von der Art der verschiedenen Ableitungen zu untersuchen. In dieser Absicht wurden vielmehr erst die hier mitzuteilenden Versuche ausgeführt, bei denen wiederum operative Eingriffe wie Durchschneidungen und Umstechungen vermieden wurden.

Wir gingen dabei von dem Gedanken aus, dass es möglich sein müsse, durch Vergleichung der bei verschiedener Anordnung der Ableitung von je zwei Stellen des Herzens gewonnenen Elektrogramme Aufschlüsse insbesondere über die Richtung der Erregungswelle im Herzen zu erhalten. Wenn man mit den früheren Autoren und gemäss mehrfachen neueren Betonungen ¹⁾ ²⁾ ³⁾ die Aktionsstromkurve des Herzens in Anlehnung an die von v. Kries ⁴⁾ gegebene Erklärung der Kapillarelektrometerkurve des Froschherzens als eine Summationskurve auffasst, die sich aus den elektrischen Vorgängen an den abgeleiteten Punkten ergibt, so dass die entsprechenden Erregungen der einzelnen Stellen darin beteiligt sind, so lassen sich aus der Form des Elektrogramms in ihrer Abhängigkeit von der zeitlichen Reihenfolge, in der die einzelnen Punkte erregt werden, sowie von der Dauer ihrer Erregungen auch wieder Anhaltspunkte gewinnen, um aus dem Eg bei verschiedener Ableitung den Verlauf der Negativitätswelle und damit des Erregungsvorgangs bis zu einem gewissen Grade zu bestimmen.

1) Samojloff, Elektrokardiogramme. Jena 1909, G. Fischer, und dies Archiv Bd. 155 S. 477. 1914.

2) Boruttau, Groninger Physiologenkongress 1913, und Die Erklärung der Grundform des Elektrokardiogramms. Deutsche Med. Wochenschrift 1917 S. 873.

3) Eiger, Das Elektrokardiogramm als Ausdruck der algebraischen Summe der Aktionsströme des einkammerigen und zweikammerigen Herzens. Dies Archiv Bd. 162 S. 433. 1916.

4) v. Kries, Über einige Beobachtungen mit dem Kapillarelektrometer. Arch. f. Physiol. 1895 S. 130.

Insbesondere der auf- oder abwärts gerichtete Beginn der Aktionsstromkurve hängt ja davon ab, an welcher der beiden Ableitungsstellen die Erregung zuerst einsetzt, und so kann aus dem mit direkter Ableitung etwa von Basis und Spitze des freigelegten Herzens gewonnenen Elektrogramm ersehen werden, ob die Erregung vom einen oder anderen Teile ausgeht. Wird die Ableitung in der bei der physiologischen Arbeit üblichen Weise angeordnet und die obere Elektrode mit der Basis, die untere mit der Spitze verbunden, so entspricht ein Ausschlag nach oben der überwiegenden Negativität an der Basis, ein Ausschlag nach unten der Negativität der Spitze. Durch das frühere Einsetzen der Negativität an der Basis und durch das spätere Aufhören derselben an der Basis ergibt sich dann das bekannte Bild der Kurve mit aufwärts gerichteter *R*- und *T*-Zacke. Je nachdem aber die Vorschwankung bei gleichartiger Ableitung ihr Vorzeichen ändert und die *R*-Zacke abwärts gerichtet erscheint, lässt sich auf einen Richtungswechsel des Erregungsverlaufes mit Beginn an der Herzspitze schliessen; wenn andererseits die *T*-Zacke abwärts zeigt, so weist dies auf die längere Dauer bzw. das spätere Aufhören der Erregung im Spitzenteile hin.

Im Gegensatze zur Methodik der vorigen Arbeit, wie sie hinsichtlich der Vorbereitung des Tieres und der Operation dort bereits eingehend beschrieben wurde ¹⁾ und im übrigen auch in den vorliegenden Versuchen Verwendung fand, wurde in diesen nun stets genau auf die Art der Ableitung geachtet und die Anordnung so getroffen, dass uns jederzeit bewusst war, ob die obere — für gewöhnlich Basiselektrode — oder die untere — für gewöhnlich Spitzenelektrode — auf dem einen oder anderen abgeleiteten Herzteile lag. So musste es möglich sein, das frühere oder spätere Auftreten der Erregung in den verschiedenen Herzteilen festzustellen und, sobald sich genügend konstante Kurven und charakteristische Unterschiede ergaben, aus den gewonnenen Kurven und insbesondere aus der Richtung der Vorschwankung des Ventrikelteiles des Eg jeweils zu ersehen, ob die Erregung früher in dem der oberen oder dem der unteren Elektrode anliegenden Teile des Herzens auftrat. Im ganzen liess sich so durch eine mannigfache Kombination der Ableitungsstellen und der Vergleichung der entsprechenden Elektrogramme ein Bild über die Richtung der Erregungswelle im linken und rechten Herzen gewinnen.

Zugleich ergab sich die Möglichkeit, aus den erhaltenen Elektrogrammen Anhaltspunkte für die Deutung des vom unverletzten Tiere abgeleiteten Elektrokardiogrammes der Vögel zu erhalten, das bereits von Buchanan ²⁾ beschrieben und seit dem schon

1) Dies Archiv Bd. 160 S. 94. 1914.

2) Siehe unten S. 341.

Ende Juli 1914 erfolgten Abschluss unserer hier vorliegenden Versuche mittlerweile von R. H. Kahn¹⁾ eingehender behandelt wurde, ohne dass diese Autoren die Erklärung für die zunächst auffallende Erscheinung fanden, die das Vogel-Elektrokardiogramm im Gegensatz zu dem der Säuger in der abwärts gerichteten Vorschwankung der Ventrikelkurve (*R-Zacke*) bietet.

Über die Methodik ist hier zu dem früheren nur noch hinzuzufügen, dass in jedem einzelnen Versuche nacheinander mit tunlichst vielen Ableitungen von je zwei verschiedenen Stellen der Herzoberfläche registriert wurde, und zwar so, dass dabei zur Kontrolle und Vergleich der erhaltenen Kurven die gleichen Ableitungen jedesmal möglichst mehrfach wiederholt wurden. Auch wurde selbstverständlich nach jeder einzelnen elektrographischen Aufnahme kontrolliert, ob die aufgelegten Fadenelektroden sich von den beabsichtigten Stellen nicht verschoben hatten; besondere Vorsichtsmassregeln erwiesen sich dabei im allgemeinen nicht als erforderlich, da die mit Kochsalzlösung befeuchteten Fadenelektroden genügend fest liegen blieben und durch die ausweichenden Krümmungen und Streckungen der Fäden die Verschiebungen ihrer ableitenden Enden durch die Bewegungen des Herzens vermieden. Um störende Verschiebungen der Elektroden zu verhindern, wurde auch öfters die Herzspitze mittelst eines durch das äussere Ende ihres visceralen Perikards geführten Häkchens ganz leicht an einem Stativ fixiert. Trotzdem eine Anzahl von Aufnahmen infolge unbeständiger Ergebnisse aus der Verwertung ausgeschaltet werden müssen, lassen sich doch aus der grossen Mehrzahl der Kurven des gesamten, an 18 Hühnern mit 335 Einzelaufnahmen bei direkter Stromableitung gewonnenen Versuchsmaterials Elektrogramme gewinnen, die je nach dem verschiedenen Orte der Ableitungsstellen auf der Herzoberfläche einen bestimmten Typus mit konstantem Unterschiede der für uns in Betracht kommenden Schwankungen, insbesondere der *R-Zacke*, aufweisen.

Tabelle I.

Übersicht der angewendeten Ableitungen und ihres Ergebnisses.

Abkürzungen: r. rechts; l. links; A. Atrium; V. Ventrikel; bas. Basis; sp. Spitze; V. c. i. Vena cava inferior.

Ableitung	Obere Elektrode (I) liegt an	Untere Elektrode (II) liegt an	Negativität früher bei I oder II (je nach auf- oder abwärts gerichteter <i>R-Zacke</i>)	Ergebnis
1	V. c. i.	r. A.	I	} r. A. rechts vor r. A links. } r. A. vor l. A.
2	r. A.	l. A.	I	
3	l. A.	r. A.	II	

1) Kahn, Das Vogel-Ekg. Dies Archiv Bd. 162 S. 74. 1915.

Tabelle I (Fortsetzung).

Ableitung	Obere Elektrode (I) liegt an	Untere Elektrode (II) liegt an	Negativität früher bei I oder II (je nach auf- oder abwärts gerichteter R-Zacke)	Ergebnis
4	l. A.	l. V. sp.	I	} l. V. bas. vor l. V. sp. Erregung geht im l. V. von Basis zur Spitze.
5	l. V. bas.	l. V. sp.	I	
6	V. c. i.	l. V. (Mitte bis Spitze)	I	
7	r. A.	r. V. sp.	II	} r. V. sp. vor r. V. bas. Erregung geht im r. V. von Spitze zur Basis.
8	r. V. bas.	r. V. sp.	II	
9	V. c. i.	r. V. (Mitte bis Spitze)	II	
10	r. V. sp.	l. V. sp.	I	r. V. sp. vor l. V. sp.
11	l. A.	r. V. (Mitte bis Spitze)	II	r. V. sp. vor l. V. bas.
12	r. V. bas.	l. V. bas.	II	l. V. bas vor r. V. bas.
13	r. A.	l. V. sp.	I	} r. V. bas. vor l. V. sp.
14	r. V. bas.	l. V. sp.	I	

II. Die Ergebnisse hinsichtlich der Richtung des Erregungsverlaufes

sind zunächst aus der Tabelle I mit Angabe der verschiedenen Arten der in unseren Versuchen zur Anwendung gekommenen Ableitungen ersichtlich. Als obere Elektrode ist diejenige bezeichnet, die bei der gewöhnlichen Anordnung die Ableitungsstelle für die Basis des Herzens darstellt, so dass der Negativität derselben eine aufwärts gerichtete Zacke des Elektrogrammes entspricht. Es ist zugleich angegeben, ob die als R-Zacke bezeichnete Vorschwankung des Ventrikelteiles der Aktionsstromkurve aufwärts oder abwärts gerichtet war, so dass hieraus ersehen werden kann, ob die Negativität zuerst in überwiegender Masse an der oberen oder aber an der unteren Elektrode auftrat. Im ersteren Falle musste dann jeweils angenommen werden, dass auch die Erregungswelle zuerst an dem durch die obere Elektrode abgeleiteten Herzteile einsetzte und ihre Richtung zu dem durch die untere abgeleiteten nahm. Im zweiten Falle, bei abwärts gerichteter Vorschwankung, musste die Negativität und demnach auch die Erregung vor dem durch die obere Elektrode abgeleiteten Herzteil in dem durch die untere abgeleiteten zuerst aufgetreten sein. Das entsprechende Ergebnis ist in der letzten Kolumne zur Übersicht angegeben.

Man könnte die Anfangsschwankung des Ventrikel-Elektrogrammes in der nach Einthoven's Nomenklatur üblichen Weise, je nach ihrer Aufwärts- oder Abwärtsrichtung, als R-Zacke oder aber als S-Zacke

bezeichnen, wie es Kahn ¹⁾ bei seiner Beschreibung des mit äusserer Ableitung aufgenommenen Elektrokardiogrammes der Vögel getan hat. Wir wollen hier aber doch den Ausdruck der aufwärts und der abwärts gerichteten *R*-Zacke wählen, da es sich in unserem Falle bei der Umkehr derselben offenbar um den Ausdruck des gleichen und nur in entgegengesetzter Richtung verlaufenden Vorganges handelt, in ähnlicher Weise, wie sich zum Beispiel bei der Vagusreizung am Froscherzen durch die Änderung der Erregungsdauer der abgeleiteten Punkte die *T*-Zacke umkehrt ²⁾.

Aus den verschiedenen Ableitungen, wie sie in der Tabelle verzeichnet sind, liessen sich nach den Elektrogrammen unter Berücksichtigung der Richtung der *R*-Zacke (Vor- oder Anfangsschwankung) der Ventrikelkurve nun folgende Anhaltspunkte gewinnen.

1. Ableitung Vena cava inferior-rechtes Atrium.

Da das dem Vorhofsknoten entsprechende Reizbildungszentrum beim Hühnerherzen ³⁾ schon der eigentlichen Vorhofswand angehört, so wurde die obere Elektrode einer, dicht benachbarten Stelle der Vena cava inf. angelegt, um gegebenenfalls eine besondere Zacke des Vorhofs- oder auch eines besonderen Sinusknotens zu erhalten. Das Eg erwies sich nach Art und Zahl der unterscheidbaren Zacken als nicht wesentlich verschieden von demjenigen des Ventrikels oder Atriums. Die *R*-Zacke ist doppelphasisch, beginnt aber mit einer Schwankung aufwärts (Abb. 1 a Taf. III). Die Erregung tritt also auch hiernach zuerst an jener Stelle der Reizbildung auf. Das Ergebnis dieser Ableitung macht es nicht sehr wahrscheinlich, dass eine besondere, der *A*-Zacke vorangehende, nach abwärts gerichtete Zacke des Ekg, wie sie Kahn ⁴⁾ beobachtet hat, als besonderer Ausdruck der Sinusfunktion aufzufassen wäre. Auch für die andere Möglichkeit der Deutung dieser Zacke, die Kahn in Betracht zieht, und die auf die von uns beobachteten selbständigen Pulsationen der grossen Venenmündungen zurückgeht, lässt sich aus unseren Kurven kein näherer Anhaltspunkt gewinnen, da das in Rede stehende Eg mit doppelphasischer Anfangsschwankung und folgender *T*-Zacke auch erhalten wurde, wenn die eine Elektrode dem Vorhofsknoten selbst anlag (s. Abb. 1 b) ⁵⁾ und sich auch von dem folgenden Eg bei Ableitung 2 und 3 nicht grundsätzlich unterschied.

1) R. H. Kahn, Das Vogel-Ekg Dies Archiv Bd. 162 S. 74. 1915.

2) Siehe Samojloff l. c. dies Archiv Bd. 155 S. 490. 1914.

3) Mangold und Kato, Über den Erregungsursprung im Vogelherzen. Dies Archiv Bd. 157 S. 1. 1914.

4) l. c.

5) Bei Aufnahme dieser Abbildung lag die obere Elektrode einer weiter

Nach dem Ergebnis der Ableitung I geht die Erregung im rechten Atrium von rechts nach links hinüber.

2. und 3. Ableitung vom rechten und linken Atrium.

Ist r. A. oben, so zeigt die *R*-Zacke aufwärts (s. Abb. 2). Liegt die obere Elektrode dagegen dem l. A. an, so zeigt sie abwärts (s. Abb. 3). Die Negativität ist hiernach früher im r. A., die Erregung geht von diesem zum linken.

4. Ableitung vom linken Atrium und Spitze des linken Ventrikels.

Hierbei kann l. A. zugleich als Ableitungsstelle für die Basis des l. V. gelten, und die nach der im Eg zuerst auftretenden *A*-Zacke erscheinende Anfangsschwankung ist nach ihrer Richtung für uns massgebend. *R*-Zacke aufwärts. Negativität im l. V. demnach zuerst an der Basis (s. Abb. 4, 5, 18 b. Die in Abb. 4 und 5 kaum sichtbar hervortretende *A*-Zacke ist in 4 durch Striche markiert).

5. Ableitung von Basis und Spitze des linken Ventrikels.

Bei direkter Ableitung auch von der Basis ergibt sich das gleiche Ergebnis wie bei indirekter Ableitung durch das l. A. Die *R*-Zacke ist aufwärts gerichtet. Negativität im linken Ventrikel demnach zuerst im Basisteil (Abb. 6 und 7).

6. Ableitung Vena cava inferior und linker Ventrikel (Mitte bis Spitze).

Wenn hierbei die untere Elektrode dem Spitzenteil des Ventrikels anliegt, so kommt bei dieser Ableitung auch der Gegensatz zwischen diesem und der Basis, für die die obere Elektrode die indirekte Ableitung bildet, in dem Eg zum Ausdruck. Wäre die Ventrikelspitze zuerst negativ, so müsste sicher die *R*-Zacke abwärts zeigen. *R*-Zacke aufwärts. Negativität demnach zuerst an der Ventrikelbasis (s. Abb. 8).

Die Ableitungen 4, 5, 6 ergeben, dass der Erregungsvorgang im linken Ventrikel an der Basis zuerst auftritt und von hier zur Spitze fortschreitet.

links liegenden Stelle des r. A. und die untere der dem Vorhofsknoten entsprechenden Stelle der Vorhofswand an. Die Ableitung war hier also ausnahmsweise gegen die übliche Regel vorgenommen. Auffallend ist daher die aufwärts gerichtete erste Phase der Vorschwankung, die in Übereinstimmung mit den Ergebnissen, wie in Abb. 1a, abwärts gerichtet sein musste. Vielleicht lag dies an der vorangegangenen Chloräthylkühlung der Reizursprungsstelle.

7. Ableitung vom rechten Atrium und Spitze des rechten Ventrikels.

Hierbei ist r. A. zugleich Ableitungsstelle für die Basis des r. V. Die der *A*-Zacke folgende Anfangsschwankung, *R*-Zacke, ist stets abwärts gerichtet. Die Negativität tritt im r. V. zuerst in der Spitze auf (s. Abb. 9, 10, 11).

8. Ableitung von Basis und Spitze des rechten Ventrikels.

Die direkte Ableitung von der rechten Basis liefert die Bestätigung des vorigen Ergebnisses. *R*-Zacke abwärts. Negativität zuerst an der Spitze (Abb. 12a, 13b).

9. Ableitung Vena cava inferior und rechter Ventrikel (Mitte bis Spitze).

Hierbei gilt die obere Elektrode zugleich als Ableitungsstelle für die Basis des r. V. Die nach der *A*-Zacke auftretende *R*-Zacke ist abwärts gerichtet. Negativität zuerst an dem Spitzenteil des r. V. (s. Abb. 14. Dieselbe wurde unmittelbar vor Abb. 5 aufgenommen).

Die Ableitungen 7, 8, 9 ergeben, dass der Erregungsvorgang im rechten Ventrikel zuerst an der Spitze auftritt und von hier zur Basis fortschreitet.

10. Ableitung von Spitze des rechten und Spitze des linken Ventrikels.

R-Zacke aufwärts. Negativität zuerst in der rechten Spitze (Abb. 15, 16).

11. Ableitung vom linken Atrium und Mitte bis Spitze des rechten Ventrikels.

Hierbei gilt l. A. zugleich als Ableitungsstelle für die Basis des l. V. *R*-Zacke abwärts. Negativität im Spitzenteil des r. V. früher als im Basisteil des l. V. (Abb. 17, 18a).

12. Ableitung von Basis des rechten und Basis des linken Ventrikels.

Hier waren die Ergebnisse nicht ganz konstant, und es lässt sich aus dem Kurvenmaterial nicht mehr ersehen, warum in der Mehrzahl der Fälle die *R*-Zacke zwar abwärts, in einigen aber aufwärts gerichtet war. Mit Wahrscheinlichkeit ergibt sich aus diesen Aufnahmen, dass die Negativität zuerst in der Basis des l. V. und dann erst in der des r. V. auftritt (s. Abb. 19 und 20). Auch wenn statt von der rechten Basis zur oberen Elektrode vom r. A. abgeleitet wurde, waren die

Kurven nicht ganz übereinstimmend, doch liegen auch hierfür nicht genug Einzelkurven vor.

13. Ableitung vom rechten Atrium und Spitze des linken Ventrikels.

Hierbei gilt die obere Elektrode zugleich als Ableitungsstelle des Basisteils des r. V. R-Zacke aufwärts. Negativität früher im Basisteil des r. V. als in der Spitze des l. V. (Abb. 21, 22; die Abb. 22 wurde unmittelbar nach Abb. 10 aufgenommen).

14. Ableitung von Basis des rechten und Spitze des linken Ventrikels.

R-Zacke aufwärts. Negativität früher in der Basis des r. als in der Spitze des l. V. (Abb. 23, 12b, 13a).

Aus den vorstehenden Versuchen ergibt sich die zeitliche Aufeinanderfolge des Auftretens der den Erregungsvorgang begleitenden Negativität in den verschiedenen Teilen des Hühnerherzens, und man gewinnt durch die Kombination der Einzelergebnisse die Reihenfolge: Rechter Teil des rechten Atriums, linker Teil des rechten Atriums, linkes Atrium, rechter Ventrikel Spitze, linker Ventrikel Basis, rechter Ventrikel Basis, linker Ventrikel Spitze (s. auch Tab. III).

Als Hauptergebnis betrachten wir die Tatsache, dass der Erregungsverlauf nach diesen Versuchen im rechten und linken Ventrikel des Vogelherzens ein gegensätzliches Verhalten zeigt. Während sich die Erregung im linken Ventrikel zuerst in dem Basisteil ausbreitet und danach erst im Spitzenteil auftritt, äussert sie sich im rechten Ventrikel zuerst im Spitzenteil, um danach in der Basis aufzutreten.

Zur Übersicht über die diesem Ergebnis zugrundeliegenden Versuche sei besonders auf die Gegenüberstellung der Beispiele in Abb. 11 und 4, 12a und 6, 13b und 7 sowie auch auf 12a und 12b, 13b und 13a, endlich 18a und 18b hingewiesen, die jeweils von dem gleichen Herzen aufgenommen wurden. Hierdurch findet unsere früher auf Grund der Durchschneidungs- und Ligaturversuche am Übergangsbündel des Hühnerherzens aufgestellte Annahme ihre volle Bestätigung, dass die vom Vorhof kommende Erregungswelle im rechten Ventrikel zuerst dem Spitzenteil der rechten Kammermuskulatur, hiernach erst dem Basisteile zugeleitet wird ¹⁾. Für die gleichzeitige Annahme, dass noch vor dem Spitzenteil des

1) Mangold und Kato, Dies Archiv Bd. 160 S. 127. 1914.

r. V. die Muskelklappe, die nach unseren früheren Versuchen direkte Fasern von dem sich um die Ansatzlinie der Muskelklappe herumziehenden Übergangsbündel erhält (s. Abb. 1), in Erregung versetzt wird, liessen sich aus den elektrographischen Untersuchungen naturgemäss keine neuen Anhaltspunkte gewinnen, da sich deren Funktion, wie die der Papillarmuskeln des l. V. und ebenso auch die des in der Septumwand des r. V. abwärts verlaufenden Schenkels des His'schen Bündels, offenbar nicht von der Herzoberfläche ableitbar äusserte. Die von uns damals gegebene Abbildung des Bündelverlaufes (Abb. 1) bleibt also vollkommen zurecht bestehen, nur könnten die für den l. V. punktiert angedeuteten Fortsetzungen ausgezogen und die für den rechten angegebenen Bündelfasern noch weiter spitzwärts verlängert werden.

Als derjenige Teil der Ventrikel, in dem die Erregung zuerst auftritt, erweist sich der Spitzenteil des rechten Ventrikels, gegen den, wie aus den beschriebenen Ableitungsergebnissen hervorging, nicht nur die Basis desselben, sondern auch die des l. V. verspätet erscheint. Dies deutet darauf hin, dass sich die Erregungsleitung vom Vorhofsknoten her im rechten Herzen mit besonderer Leichtigkeit vollzieht, während sie nach und im linken Herzen beträchtliche Verzögerung erleidet. Diese kann zunächst beim Übergang vom r. A. zum l. A. gesucht werden, das sich ja, wie wir sahen, in Übereinstimmung mit den Verhältnissen am Säugerherzen gegen das r. A. verspätet; dann auch beim Übergang auf den l. V., in dem auch wohl die Erregung zuerst die Papillarmuskeln betrifft, um dann erst die Ventrikelwandung in Funktion zu setzen. Im rechten Herzen scheint dagegen der gerade Abwärtsverlauf des Bündelschenkels in der Septumwand ¹⁾ den Verlauf der Erregungsleitung zu begünstigen.

Wenn Kahn ²⁾ die a.-v. Überleitungszeit nach seinen Messungen am Vogel-Ekg angesichts der fehlenden spezifischen Gewebe des Vogelherzens auffallend gross findet, so liegt letzteres also vielleicht daran, dass in der Zeit zwischen P- und R-Zacke des Vogel-Ekg die Erregungsleitung den ganzen Weg vom Vorhofsknoten nicht nur bis zur Basis, sondern bis zum Spitzenteile des r. V. zurücklegen muss und dass sie im l. V. eine Verzögerung erleidet.

III. Ergebnisse hinsichtlich der Dauer der Erregung in den einzelnen Herzteilen.

Nach der oben angedeuteten Auffassung der Aktionsstromkurve des Herzens zeigt bei der üblichen Anordnung eine aufwärts gerichtete

1) Siehe Abbildung dies Archiv Bd. 160 S. 126. 1914.

2) l. c. S. 81.

T-Zacke die längere Dauer bzw. das spätere Aufhören der Negativität im Basisteile, eine abwärts gerichtete die längere Dauer im Spitzenteile an. Wird die Negativität als Ausdruck der Erregung genommen, so lässt sich entsprechend die längere Dauer bzw. das letzte Bestehen derselben im einen oder anderen Herzteile bestimmen. In dieser Hinsicht ergibt unser Kurvenmaterial, dass die *T*-Zacke bei den Ableitungen 4—9 und 11—14 (s. Tab. I S. 332) stets aufwärts gerichtet (Abb. 10 zeigte hiervon eine Ausnahme) und nur bei der Ableitung 10 (Abb. 15 und 16) von rechter und linker Ventrikelspitze, abwärts gerichtet war. Hiernach lässt sich die unterschiedliche Zeit des Aufhörens der Erregung in folgender Weise zusammenstellen (s. Tab. II).

Tabelle II.

Übersicht über die Reihenfolge des Aufhörens der Negativität in den verschiedenen Herzteilen.

Die Art der Ableitung s. Tab. I bei entsprechender Nummer.

Ableitung	Aufhören der Negativität
7—9	in r. V. bas. später als r. V. sp.
12	„ r. V. bas. „ „ l. V. bas.
13, 14	„ r. V. bas. „ „ l. V. sp.
10	„ l. V. sp. „ „ r. V. sp.
11	„ l. V. bas. „ „ r. V. sp.
4—6	„ l. V. bas. „ „ l. V. sp.

Hieraus ergibt sich wieder die Reihenfolge des Aufhörens der Negativität in den verschiedenen Herzteilen, die wir in der Tab. III der Reihenfolge des Auftretens derselben gegenüberstellen, wobei wir von der Vorhofstätigkeit absehen.

Tabelle III.

Auftreten der Negativität	Aufhören der Negativität
zuerst in r. V. sp.	zuerst in r. V. sp.
danach l. V. bas.	danach l. V. sp.
„ r. V. bas.	„ l. V. bas.
zuletzt l. V. sp.	zuletzt r. V. bas.

Im r. V. verschwindet die Negativität demnach zuerst in der Spitze, wo sie auch zuerst auftritt. Im l. V. dagegen, in dem die Erregungswelle zunächst von der Basis zur Spitze verläuft, verschwindet die Negativität ebenfalls zuerst in der Spitze. Dies deutet offenbar darauf hin, dass die Negativität im l. V. entweder während der Ausbreitung

auf den Spitzenteil auch in dem Basisteil noch weiter bestehen bleibt oder dass sie von der Spitze her nochmals in die Basis zurückkehrt.

Nach dieser Darstellung unserer Versuchsergebnisse sei hier noch eine

Bemerkung zur elektrographischen Methodik

hinzugefügt. Wenn vom Verlaufe der Erregungswelle im einen oder anderen Ventrikel und von Spitze zur Basis oder von Basis zur Spitze gesprochen wird, so gilt für die hierüber aus dem zeitlichen Verlaufe der Negativität erschlossenen Folgerungen stets und ganz im allgemeinen der Vorbehalt, der sich an die Unzulänglichkeit dieser anscheinend so exakten und doch eben auch in ihrer Leistungsfähigkeit begrenzten Methode knüpft. Diese Unzulänglichkeit bezieht sich auf die nur sehr beschränkte Möglichkeit, bei Ableitung von der Herzoberfläche zu beurteilen, wie weit die tiefliegenden Schichten und Teile der Herzmuskulatur durch die mit ihrer Funktion verbundenen Potentialschwankungen an der oberflächlich abgeleiteten Aktionsstromkurve beteiligt sind. Wenn im r. V. des Vogelherzens die Negativität zuerst an der Spitze auftritt, so kann dies auf den tatsächlichen Beginn der Erregung in dem Spitzenteil der gesamten Wandmuskulatur des r. V. bezogen werden, da es sich um ein dünnwandiges Organ handelt. Es muss daraus auch geschlossen werden, dass der Vorgang der Überleitung durch den Basisteil hindurch, in dem in der Septumwand des r. V. spitzenwärts verlaufenden Schenkel des His'schen Bündels, im oberflächlich abgeleiteten Eg nicht zum Ausdruck kommt. Auch werden die Verhältnisse hier dadurch noch vereinfacht, dass der r. V. keine eigentlichen Papillarmuskeln besitzt und dass auch die aus ihrer Verschmelzung entstandene Muskelklappe an der A.-V.-Grenze offenbar ihre Funktion nicht elektrographisch ableitbar äussert.

Viel schwieriger liegen aber die Verhältnisse bei einem dickwandigen und mit Papillarmuskeln versehenen Organe wie dem l. V., bei dem es wohl möglich erscheint, dass die von der Oberfläche abgeleitete Aktionsstromkurve nur die Potentialschwankungen der äusseren Schichten darstellt, während die der inneren Teile dadurch in unkontrollierbarem Masse verdeckt werden und nicht oder doch nur durch Entstellung der Kurve der äusseren Teile im Eg zum Ausdruck gelangen. Hier bleibt uns also nur der Ausweg, den Erregungsverlauf mit der oberflächlich abgeleiteten Negativitätswelle unter dem Vorbehalte zu identifizieren, der die Möglichkeit schwächerer Ströme von anderer Richtung in den tieferen Teilen offen lässt.

In weit höherem Masse sind ja diese Schwierigkeiten bekanntlich für die Beurteilung von Elektrogrammen vorhanden, die von der Oberfläche des Säugerherzens abgeleitet werden, und es bedeuten

hier die Versuche von Garten und seinen Schülern, mittels der Methode der Differentialelektroden die zeitlichen Verhältnisse der Aktionsströme der äusseren und inneren Herzteile miteinander und mit denjenigen des Haupt-Ekg in Beziehung zu setzen, erst den Anfang, diese Schwierigkeiten zu überwinden.

IV. Das Elektrokardiogramm des Vogelherzens.

Die äussere Ableitung am unverletzten Tiere hat bei Vögeln zuerst Buchanan¹⁾ zum Zwecke der Bestimmung der Herzfrequenz mit dem Capillarelektrometer unternommen. Die Ableitung erfolgte dabei vom Schnabel und einem Bein. In einer späteren Arbeit mit dem Saitengalvanometer²⁾ konnte Buchanan die Tatsache beobachten, dass die *R*-Zacke des Ekg bei den Vögeln in der entgegengesetzten Richtung zeigt, wie bei Säugern und Reptilien. Die *T*-Zacke fand sie bei Taube und Wildente mit derjenigen des Säuger-Ekg gleichgerichtet, während Huhn und zahme Ente nach ihren Angaben merkwürdigerweise keine *T*-Zacke aufweisen sollten.

Auch in einigen Kurven der Arbeit von Wertheim-Salomonson³⁾, der die ontogenetische Entwicklung des Ekg bei Hühnerembryonen verfolgte und mit der fortschreitenden Differenzierung des Herzens in Beziehung brachte, erscheint die *R*-Zacke bei normaler Ableitung, wie sie der Verfasser anwandte, abwärts gerichtet, ohne dass der Verfasser näher auf diese Besonderheit des Vogel-Ekg eingeht.

Weitere Beobachtungen über das Vogel-Ekg wurden seit dem Abschluss des experimentellen Teiles unserer vorliegenden Arbeit von Kahn⁴⁾ mitgeteilt. Dieser Autor untersuchte bei Taube, Huhn und Gans die Einzelheiten des meist vom Nacken und Bauch abgeleiteten Ekg, seine zeitlichen und quantitativen Verhältnisse, sowie seine Veränderungen durch Kuraresierung und den Einfluss des Vagus. Kahn weist darauf hin, dass auch bei den grossen Haussäugetieren die Vorschwankung des Ekg abwärts gerichtet sei, zum Zeichen, dass sich bei diesen Tieren die Kammer zu Beginn ihrer Tätigkeit an der Spitze zinkartig gegen die Basis verhält. Zugleich wird aber angegeben, dass dieser abwärts gerichteten Zacke meist eine kleine aufwärts ge-

1) Buchanan, The frequency of the heart-beat and the form of the electrocardiogram in birds, Journal of physiol. vol. 38 p. LXII. 1909, und The significance of the pulse rate in vertebrate animals. Science Progress 1910 p. 60.

2) Buchanan, Comparison of the wild duck with the tame duck in regard to O₂ — metabolism, heart size and pulse rate. Journ. of physiol. vol. 47 p. IV. 1903.

3) Wertheim-Salomonson, Das Elektrokardiogramm von Hühnerembryonen. Dies Arch. Bd. 153 S. 553. 1913.

4) l. c.

richtete Zacke vorangeht, so dass wir hieraus also doch wieder schliessen müssten, dass die Negativität in der Basis beginnt. Kahn sieht jedoch hier bereits eine Übereinstimmung, die ihn veranlasst, auf eine besondere Erklärung der abwärts gerichteten Anfangsschwankung beim Vogel-Ekg zu verzichten, um so mehr, als er sich auf den resignierten Standpunkt stellt, dass es doch vorläufig unmöglich sei, die anatomischen Verhältnisse in sichere Beziehungen zu feineren Details des Ekg zu bringen (S. 75).

Unsere eigenen Aufnahmen des Ekg verschiedener Vogelarten, und insbesondere der Vergleich mit den oben beschriebenen Elektrogrammen bei direkter Ableitung vom freigelegten Herzen, veranlassen uns aber doch, aus dieser Reserve herauszugehen und den Versuch zu machen, die beiderlei Ergebnisse in Beziehung zu bringen. Auch scheint uns ein wesentlicher Unterschied zwischen dem Vogel-Ekg und dem der erwähnten Säuger darin zu bestehen, dass bei ersterem jene von Kahn erwähnte, kleine aufwärts gerichtete Zacke, die der abwärts gerichteten Anfangsschwankung vorausgeht, so gut wie ausnahmslos fehlt, so dass also gesagt werden kann, dass das Vogel-Ekg durch die rein abwärts gerichtete Anfangsschwankung eine besondere Stellung einnimmt. Wir wollen auf die gelegentliche Beobachtung einer abwärts gerichteten *R*-Zacke durch frühere Autoren noch eingehend zurückkommen. Bereits oben wurde begründet, warum wir für die Vorschwankung die Bezeichnung *R*-Zacke beibehalten. Auch Kahn weist schon darauf hin, dass eine genaue Identifizierung nur beim Vorhandensein aller drei Phasen der Vorschwankung, also der *Q*-, *R*- und *S*-Zacke, möglich ist. Nach Analogie der umgekehrten *T*-Zacke halten wir es, wie beim Eg, so auch beim Ekg des Vogelherzens, für zweckmässig, von der Umkehrung der *R*-Zacke zu sprechen. Nach allem Vorhergesagten glauben wir, jedenfalls nicht missverstanden zu werden.

Unsere Versuche mit äusserer Ableitung vom unverletzten Tiere beziehen sich auf Hühner, Tauben, Enten und Sperber. Die Ableitung erfolgte in den meisten Fällen von den beiden natürlichen Körperöffnungen am oralen und aboralen Pole des Tieres, also von Schnabel und Kloake, mit dicken Fadenelektroden. Die Ableitungen vom Schnabel und rechtem oder linkem Bein ergaben hiermit übereinstimmende Elektrokardiogramme. Das Bein wurde hierbei entweder mit feuchter Gaze unwickelt oder in ein ableitendes Kochsalzbad versenkt. Auch die gerupfte Brusthaut wurde als obere Ableitungsstelle verwendet. Als weitere Ableitungsmöglichkeiten für das Ekg ergaben sich beim Huhn noch Kamm-Kloake und Kamm-rechtes (oder linkes) Bein, endlich die von der Brust zu einem Bein. Diejenige von Brust zur Kloake wurde von uns nicht versucht. Die Unterschiede

im Erfolge dieser verschiedenen Ableitungen liegen im wesentlichen nur in dem verschieden deutlichen Hervortreten der Vorhofszacke sowie der *T*-Zacke. Die *T*-Zacke war aber bei unseren Versuchstieren stets vorhanden und aufwärts gerichtet, auch beim Huhn und der zahmen Ente (s. Abb. 24), so dass wir die erwähnte Angabe von Buchanan, dass sie bei diesen fehle, als irrtümlich bezeichnen können und die von Kahn daran geknüpften Vermutungen (S. 78) hinfällig werden.

Den von Kahn beschriebenen allgemeinen Typus des Vogel-Ekg können wir durchaus bestätigen. Wir beschränken uns daher auf die Wiedergabe einiger Aufnahmen, die in Abb. 24 das Ekg der Ente, in Abb. 25 und 26 das der Taube, in Abb. 27 das des Sperbers ¹⁾, in Abb. 28 das des Haushuhns, sämtlich bei Ableitung vom Schnabel und der Kloake, ferner in Abb. 29 und 30 das des Huhnes bei Ableitung vom Schnabel und rechten bzw. linken Beine zeigen. Überall ist die rein abwärts gerichtete *R*-Zacke und die *T*-Zacke ausgebildet, während die Vorhofszacke zwar in den meisten Fällen als getrennte Erhebung deutlicher (Abb. 25, 26) oder weniger deutlich (Abb. 24 und 28) erkennbar ist, in anderen aber, infolge der grossen Herzfrequenz kaum (Abb. 30) oder gar nicht (Abb. 27 und 29) aus der *T*-Zacke, mit deren absteigendem Schenkel sie zusammenfällt, herauszuerkennen ist. Wie bereits für das Eg, so sei hier in Hinblick auf die Mitteilungen von Kahn auch für das Ekg des Vogelherzens hervorgehoben, dass wir keine besondere Zacke beobachten konnten, für die wir Anlass gehabt hätten, sie als Ausdruck der Sinustätigkeit anzusprechen.

Der charakteristische Unterschied des Vogel-Ekg. mit dem vom Säugerherzen her bekannten, der in der abwärts gerichteten Anfangsschwankung des Ventrikels besteht, weist darauf hin, dass die Negativität zuerst im Spitzenteil des Vogelherzens auftritt. Unsere vorhergehenden Untersuchungen gestatten nun, zum Vergleiche die direkt abgeleiteten Eg heranzuziehen. Dabei erscheint als zwanglose Bestätigung und Erklärung des Ekg die oben hervorgehobene Tatsache von besonderer Bedeutung, dass die Negativität im r. V. zuerst im Spitzenteil auftritt, wie es ja auch dem früher von uns gefundenen Verlauf der Erregungsbahnen entspricht. Auch erinnern wir uns aus dem Ergebnis der Ableitung II (s. Tab. I S. 332) sowie der Zusammenstellung der Tab. III (S. 339), dass die Spitze des r. V. von allen Kammerteilen des Vogelherzens derjenige ist, dessen Tätigkeit nächst der Vorhofschwankung in allen direkt abgeleiteten Aktionsstromkurven als erste zum Ausdruck kommt.

1) In anderen Aufnahmen war auch beim Sperber die Vorhofszacke ausgeprägt.

Die bei allen verschiedenen Ableitungen abwärts gerichtete Vorschwankung (*R*-Zacke) des Vogel-Ekg findet demnach ihre Erklärung in der durch die direkten Elektrogramme gefundene Tatsache, dass die Erregung im Vogelherzen zuerst in der Spitze, und zwar in der rechten Spitze, auftritt.

Die gesamte Aktionsstromkurve des Herzens im Ekg. weist daher hinsichtlich der Richtung der *R*-Zacke auch keine Übereinstimmung mit den Elektrogrammen bei Ableitung 4 oder 5 (s. Tab. I) und Abb. 4, 5, 6, 7, 18b), die sich nur auf den l. V. bezogen, ebensowenig mit denjenigen bei Ableitung 13 und 14 (vgl. Abb. 21, 22, 23, 12b, 13a) auf, bei denen die rechte Spitze nicht in Betracht kam. Dagegen zeigen die bei äusseren Ableitungen vom unverletzten Tiere gewonnenen Ekg mit denjenigen direkt von der Herzoberfläche abgeleiteten Eg, bei denen die Ableitungen 7, 8, 9 oder 11 (s. Tab. I S. 332) angewendet wurden, in denen also der Beginn der Negativität im Spitzenteil des r. V. zum Ausdruck kam (vgl. Abb. 9, 10, 11, 12a, 13b, 14, 17, 18a), wie der Vergleich derselben mit den betreffenden Kurven ergibt, eine so vollkommene Übereinstimmung, dass es auch dem Geübten unmöglich sein würde, ohne Kenntnis davon, wie die Aufnahmen entstanden, zu entscheiden, ob ein Eg oder Ekg vorliegt.

V. Die Umkehr der *R*-Zacke im Eg und Ekg bei Vögeln und Säugern.

Das übereinstimmende Ergebnis unserer früheren Untersuchung, in der der anatomische Verlauf der beiden Schenkel des atrioventrikulären Überleitungs Bündels im r. und l. V. auf operativem Wege nach den entstehenden oder ausbleibenden Überleitungsstörungen verfolgt wurde, und der vorliegenden Arbeit, in der der Erregungsverlauf im r. und l. V. auf elektrographischem Wege bei direkter Ableitung von der Herzoberfläche nach der an verschiedenen Stellen früher oder später einsetzenden Negativität bestimmt wurde, liegt in der Tatsache, dass die Erregung im Vogelherzen im l. V. von der Basis zur Spitze, im r. V. dagegen von der Spitze zur Basis verläuft. Die weitere, hiermit im Einklange stehende Tatsache, dass die Erregung von allen Teilen der beiden Ventrikel zuerst in der rechten Spitze auftritt, liefert die Erklärung dafür, dass sich das Vogel-Ekg bei allen möglichen Ableitungsarten durch eine abwärts gerichtete *R*-Zacke auszeichnet, in einer Weise, die weitere Erörterungen vielleicht unnötig erscheinen lässt. Doch ist es angesichts der auch bei anderen Tieren gelegentlich beschriebenen Fälle von Abwärtsrichtung der *R*-Zacke bei aufwärts bleibender *T*-Zacke unumgänglich, hier noch auf die in diesen Fällen gegebenen Erklärungen einzugehen, um zu prüfen, ob ähnliche Be-

dingungen wie dort etwa doch auch für die gleiche Erscheinung am Vogelherzen mit verantwortlich gemacht werden können.

Hierbei muss naturgemäss das Vorkommen von abwärts gerichteter *R*-Zacke im Ekg ausser acht gelassen werden, wenn eine solche bei umgekehrter Ableitung, wie üblich, beobachtet wurde. In dieser Hinsicht dürfte der Vorschlag von Eiger ¹⁾, entgegen der sonst gewöhnlichen Art der Ableitung aus theoretischen Gründen die umgekehrte einzuführen, so dass Ausschlag nach oben in der Kurve nicht Negativität der Basis, sondern der Spitze anzeigt, teils aus historischem, teils schon allein aus dem praktischen Grunde kaum allgemeine Aufnahme finden, dass hierdurch der Vergleich der neuen Kurven mit der Fülle der bisher bereits veröffentlichten sehr wesentlich erschwert werden würde. Für unsere Betrachtung haben vielmehr zunächst diejenigen Fälle von abwärts gerichteter *R*-Zacke des Eg oder Ekg Bedeutung, die zu einer Richtungsänderung des Erregungsverlaufes in Beziehung stehen. Ein derartiges Vorkommen wird bekanntlich beim Froschherzen beobachtet, in dessen Aktionsstromkurve sich die *R*-Zacke abwärts richtet, sobald die Erregung infolge Reizung an der Spitze von hier ausgeht, während die *T*-Zacke dadurch nicht beeinflusst wird. Diese Umkehr der *R*-Zacke wurde unter anderem von Samojloff ²⁾, Seemann ³⁾, Schönleber ⁴⁾, de Boer ⁵⁾ beschrieben, und gibt dem Eg oder Ekg ein charakteristisches Gepräge als Typus für die Spitzenreizung ⁶⁾ ⁷⁾, während der Basistypus die aufwärts gerichtete *R*-Zacke zeigt. Auch für das Säugerherz wurde ein derartiges gegensätzliches Verhalten des Ekg bei ventrikulären Extrasystolen des l. und r. V. beim Hunde, wobei die letztere die abwärts gerichtete *R*-Zacke zeigte ⁸⁾, auf den Ausgang der Erregung von Basis bzw. Spitze bezogen: Kahn ⁹⁾ erhielt jedoch für die Extrasystolen des Hunde-

1) Eiger, Die physiologischen Grundlagen der Elektrokardiographie. Dies Archiv Bd. 151 S. 1. 1913.

2) Samojloff. Dies Archiv Bd. 135 S. 417. 1910.

3) Seemann, Über das Elektrokardiogramm des isolierten Froschherzens. Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Physiol. München 1911.

4) Schönleber, Über die Wirkungsweise elektrischer Reize auf das Froschherz. Diss. Freiburg 1914.

5) de Boer, Die Folgen der Extraktreizung für das Elektrogramm des Froschherzens. Zeitschr. f. Biol. Bd. 65 S. 428. 1915.

6) Samojloff, Die Vagus- und Muskarinwirkung auf die Stromkurve des Froschherzens. Dies Archiv Bd. 155 S. 477. 1914.

7) Eiger, Das Ekg als Ausdruck der algebraischen Summe der Aktionsströme des einkammerigen und zweikammerigen Herzens. Dies Archiv Bd. 162 S. 433. 1916.

8) S. Kraus und Nicolai, Über das Elektrokardiogramm. Berliner klin. Wochenschr. 1907.

9) Kahn, Über das Elektrokardiogramm künstlich ausgelöster Herzkammerschläge. Zentralbl. f. Physiol. Bd. 23 S. 444. 1909.

herzens bei Reizung der Basis und Spitze des r. V. der Form nach identische E_g und führte demnach den Unterschied der atypischen E_g bei künstlich ausgelösten Ventrikelsystolen auf den Gegensatz von rechts und links, nicht auf den von Spitze und Basis, zurück. Auch hob Kahn die Bedeutung der Art der äusseren Ableitung des E_g hervor, wie sie sich dann für die Extrasystolen des Hundeherzens auch aus den Versuchen von Rothberger und Winterberg¹⁾ ergab, die bei Reizung der linken Ventrikelsbasis je nach Ableitung von beiden Vorderpfoten oder vom Ösophagus zum Anus ein E_g mit abwärts oder aufwärts gerichteter *R*-Zacke erhielten, in letzterem Falle zugleich mit umgekehrter *T*-Zacke. Auch Selenin²⁾, der mit Hoffmann³⁾ das atypische E_g des agonalen Hundeherzens mit seiner abwärts gerichteten ersten Schwankung als Ausdruck einer wahrscheinlich auf den l. V. beschränkten Hemisystolie bezieht, berichtet über die wechselnde Richtung der *R*- und auch der *T*-Zacke beim Hunde in ihrer Abhängigkeit von der äusseren Ableitungsart. Während bei der Einthoven'schen Ableitung I und II *R* aufwärts gerichtet erschien, zeigte es bei Ableitung III vom linken Vorder- und Hinterfuss die umgekehrte Richtung; hierbei war auch die *T*-Zacke abwärts gerichtet, nur bei Digitoxinvergiftung beschränkte sich die Umkehr auf die *R*-Zacke.

Auch für das Pferde-E_g ist, wie oben bereits erwähnt wurde, eine abwärts gerichtete *R*-Zacke beschrieben worden. Doch auch hier erwies sich die Art der Ableitung von grösster Bedeutung. Nörr⁴⁾ erhielt beim Pferde die abwärts gerichtete *R*-Zacke sowohl bei Ableitung von der rechten Vorderbrust zur linken Unterbrust, bei der die Aussicht besteht, möglichst nahe an Basis und Spitze des Herzens heranzukommen, wie auch bei Ableitung vom Ösophagus zum Anus. Bei anderen Ableitungsarten zeigte *R* dagegen aufwärts, wie es übrigens auch bei der erstgenannten Ableitung einen kleinen aufwärts gerichteten Vorschlag aufwies. Kahn⁵⁾ dagegen erhielt bei Ableitung in der Längsachse des Herzens vom Hals zur Unterbrust ein aufwärts gerichtetes *R*, ebenso auch bei einer weiteren Ableitungsart, während

1) Rothberger und Winterberg, Über das Elektrogramm künstlich ausgelöster ventrikulärer Extrasystolen. Zentralbl. f. Herz- und Gefässkrankheiten Bd. 4 S. 185. 1912.

2) Selenin, Zur physikalischen Analyse des Elektrokardiogramms. Dies Archiv Bd. 146 S. 319. 1912.

3) A. Hoffmann und Selenin, Zeitmessende Versuche über die elektrische Registrierung verschiedener Phasen der Herztätigkeit. Dies Archiv Bd. 146 S. 305. 1912.

4) Nörr, Das Elektrokardiogramm des Pferdes, seine Aufnahme und Form. Zeitschr. f. Biol. Bd. 61 S. 197. 1913.

5) Kahn, Das Pferde-E_g Dies Archiv Bd. 154 S. 1. 1913.

das Ekg nur bei queren Ableitungen von der rechten und linken Brust oder so, dass die Verbindungslinie der Ableitungspunkte die beiden Vorhöfe schneidet, die abwärts gerichtete *R*-Zacke aufwies. Auch bei Einthoven ¹⁾ und Waller ²⁾ finden sich Ekg vom Pferde mit abwärts gerichteter *R*-Zacke. Nach Kahn ³⁾ soll, wie erwähnt, auch bei anderen grossen Haussäugetieren *R* abwärts gerichtet sein, jedoch meist mit einer kleinen aufwärts zeigenden Vorzacke. Beim Hunde ist im normalen Ekg, wie aus Einthoven's ⁴⁾ Untersuchungen hervorgeht, *R* sowohl bei Ableitung I (r. und l. Vorderpfote) und II (r. Vorder- und l. Hinterpfote) wie auch bei III (l. Vorder- und l. Hinterpfote) aufwärts gerichtet.

Einthoven geht in dieser inhaltsreichen Arbeit auch des näheren auf das Vorkommen der abwärts gerichteten *R*-Zacke im Ekg des Menschen ein, wie es bei Herzfehlern beobachtet wird und von ihm auch bereits vorher beschrieben war ⁵⁾. Einthoven fand aber auch hier eine vollkommene Abhängigkeit dieser Erscheinung von der Art der Ableitung. Während Ableitung I und II bei seinen Patienten übereinstimmend eine aufwärts gerichtete *R*-Zacke lieferten, ergab nur die Ableitung III die Abwärtsrichtung derselben. Die mit diesem Ergebnis untersuchten Patienten wiesen sämtlich eine Hypertrophie des linken Herzens auf, so dass Einthoven zu dem Schlusse kam, dass beim Menschen aus der (Negativität oder, wie wir zur Vorbeugung von Missverständnissen sagen wollen) Abwärtsrichtung der *R*-Zacke bei Ableitung III auf das Vorhandensein einer Hypertrophie des linken Herzens geschlossen werden dürfe.

Im Einklang mit dieser Deutung führt auch Samojloff ⁶⁾ die Extrasystolen bei einer Patientin, deren Ekg eine abwärts gerichtete *R*-Zacke aufwies, auf ihre Entstehung im l. V. zurück. Auch Lewis ⁷⁾ bezeichnet bereits bei seinen zahlreichen Gegenüberstellungen experimentell beeinflusster und pathologischer Elektrokardiogramme die durch die Abwärtsrichtung der *R*-Zacke im typischen Ekg, bzw. der ersten Ventrikelschwankung im zweiphasischen atypischen Ekg, veränderte Kurve als den „Spitzen- und linken Ventrikeltypus“.

1) Siehe Nörr l. c.

2) Waller, Elektrokardiogram of horse. Journal of Physiol. vol. 47 p. XXXII—XXXIV. 1914.

3) Kahn, Das Vogel-Ekg siehe oben.

4) W. Einthoven, Weiteres über das Elektrokardiogramm. Dies Archiv Bd. 122 S. 517. 1908.

5) W. Einthoven, Le télécardiogramme. Arch. Internat. de Physiol. t. 4 p. 132. 1906.

6) Samojloff, Vorzüge der mehrfachen Ableitung der Herzströme bei Ekg-Aufnahmen. Dies Archiv Bd. 153 S. 210. 1913.

7) Lewis, The mechanism of the heart beat. London 1911.

Die Umkehrung der *R*-Zacke gehört nach seinen Erfahrungen zu den gleichartigen Abweichungen von der Norm des Ekg, die bei der experimentellen Beeinflussung des Hundeherzens, insbesondere dem Vorhofsflimmern, sowie bei der Irregularität des menschlichen Herzschlages auftreten können. Sie liess sich am Hunde bei den durch direkte elektrische Reizung der Ventrikelspitze ¹⁾, in einem Falle auch bei elektrischer Reizung der unverletzten Brust in der Basisgegend ²⁾ hervorgerufenen Extrasystolen beobachten, während von anderen Stellen ausgelöste Extrasystolen keine Umkehr der *R*-Zacke aufwiesen; ebenso trat sie im Ekg menschlicher Patienten mit Herzfehlern auf, teils auch wieder nur bei einzelnen Ventrikel-Extrasystolen oder bei vollkommener atrioventrikulärer Dissoziation ³⁾, teils auch in Fällen von Mitralstenose mit völligem Irregularis ⁴⁾. Auch bei diesen letzteren wieder zeigte sich deutlich die Abhängigkeit von der Art der Ableitung, indem *R* bei drei verschiedenen Ableitungen aufwärts und bei drei anderen, besonders bei derjenigen von der Herzspitzengegend zum Bauche, abwärts gerichtet war.

Kraus und Nicolai ⁵⁾ beobachteten beim Menschen die reine Umkehr der *R*-Zacke nur bei schwer Herzkranken, vorübergehend bei Training herzschwacher Sportleute, ferner in einem Falle von Persistenz des Ductus Botalli ⁶⁾. In der gleichen Weise wie Lewis beim Hunde, gelang es Lohmann ⁷⁾ beim Menschen, und zwar bei einem Patienten, dessen Herz infolge ausgiebiger Rippenresektion unmittelbar unter der Haut lag, durch leichte Schläge mit dem Perkussionshammer auf die Brusthaut über dem linken Ventrikel Extrasystolen auszulösen, die im Ekg die Umkehr der *R*-Zacke nach abwärts bei aufwärts bleibender *T*-Zacke, demnach also den Spitzen- und linken Ventrikeltypus, aufwiesen. Lohmann und Müller ⁸⁾ haben auch im Anschluss an die Beobachtung der Umkehr der *R*-Zacke bei einer Reihe von Fällen mit angeborenen Herzfehlern und einem

1) l. c. S. 26, 153, 157, und Plate 4, Abb. 223.

2) l. c. S. 149. Abb. 116.

3) l. c. S. 71, 115, 119.

4) l. c. S. 214.

5) Kraus und Nicolai, Über das Elektrokardiogramm unter normalen und pathologischen Verhältnissen. Klin. Wochenschr. Berlin 1907 Nr. 25, 26.

6) Kraus und Nicolai, Das Elektrokardiogramm des gesunden und kranken Menschen. Leipzig 1910 S. 278.

7) Lohmann, Das Elektrokardiogramm des Menschen bei direkter künstlicher Reizung des linken Ventrikels. Sitzungsber. d. Ges. z. Beförd. d. ges. Naturwissenschaft. Marburg 1912.

8) Lohmann und Müller, Das Elektrokardiogramm bei angeborenen Herzfehlern. Sitzungsber. d. Ges. z. Beförd. d. ges. Naturwissensch. Marburg 1913.

solchen von Mitralstenose, wobei freilich über die Art der Ableitung keine Mitteilung gemacht wurde, einen bedeutsamen Weg zur experimentellen Hervorrufung dieser Umkehr am Versuchstiere gefunden. Die Autoren gingen dabei von einer Vermutung Grödels aus, wonach für diese Erscheinung die Veränderung der Herzlage infolge des Herzfehlers, und damit zugleich die der Lagebeziehungen der Herzkammern zu den Ableitungsstellen, eine Rolle spielen könnte, eine Annahme, die durch die tatsächlich autoptisch zu beobachtende Drehbewegung des Herzens bei Mitralstenose infolge des nach links Hinüberdrängens des dilatierten rechten Ventrikels an Wahrscheinlichkeit gewann. Sie verursachten daher beim Kaninchen Drehbewegungen des freigelegten Herzens um seine Längsachse mittels eingebundener Seidenfäden. Hierbei ergab die Ableitung des Ekg von beiden Vorderpfoten tatsächlich, dass die Rotation des Herzens die Umkehr der vorher aufwärts gerichteten *R*-Zacke hervorrief. Diese Versuche erhielten neuerdings eine exakte Erweiterung und Bestätigung durch diejenigen von Boden und Neukirch¹⁾, in denen die Aktionsstromkurve des künstlich durchströmten Herzens mittels der sogenannten fluiden Ableitung, d. h. durch Eintauchen der Elektroden in die das Herz umgebende Lösung, aufgenommen wurde. Bei dieser Anordnung zeigte nun die Stromkurve des Hundeherzens bei möglichst physiologischer Ausgangsstellung ein normales Ekg, während die Drehung des Herzens, so dass der r. V. um 60° weiter nach vorn (ventral) gerichtet war, jeweils die Umkehr der *R*-Zacke nach abwärts hervorrief. Boden und Neukirch erhielten übrigens das gleiche Ergebnis auch am Kaninchenherzen nach Abtragung der Papillarmuskeln im r. V., wobei anscheinend der l. V. allein schlug.

Wenn wir uns mit diesen Angaben begnügen, so ergibt sich für die Umkehr der *R*-Zacke im Eg und Ekg in die Abwärtsrichtung eine ganze Reihe von Entstehungsmöglichkeiten:

1. Beim Frosch als Folge von Reizung des Ventrikels an der Spitze, so dass die Erregung bei diesen Extrasystolen von dort ausgeht. Spitzentypus.

2. Beim Hunde infolge Reizung der Spitze des l. V., so dass bei diesen Extrasystolen ein atypisches Ventrikel-Ekg als Spitzen- und linker Ventrikeltypus mit abwärts gerichteter ersten Phase entsteht. Nach Kahn wird bei Reizung der Spitze des r. V. die gleiche Kurve wie bei Reizung der Basis erhalten, so dass es vor allem auf den Unterschied von r. und l. V. ankommt. Lewis erhielt jenes Ekg auch bei Auslösung der Extrasystolen am unverletzten Tiere. Nach Selenin

1) Boden und Neukirch, Elektrokardiographische Studien am isolierten Säugetier- und Menschenherzen bei direkter und indirekter Ableitung. Dies Archiv Bd. 171 S. 146. 1918.

spielt beim Hunde für die Auf- oder Abwärtsrichtung von *R* die Art der Ableitung eine grosse Rolle und ist besonders bei Abl. III die Umkehr zu erhalten.

3. Beim Pferde nur bei bestimmten Arten der Ableitung.

4. Bei Menschen mit Herzfehlern bei bestimmten Arten der Ableitung, besonders Abl. III. Hier wird veränderte Erregungsleitung oder Lageveränderung des Herzens infolge Herzfehlers als Ursache angegeben.

5. Beim Menschen im atypischen Ekg ventrikulärer Extrasystolen.

6. Beim Kaninchenherz in situ bei Lageveränderung des Herzens im Sinne der Linksdrehung um die Längsachse.

7. Beim isolierten Hundeherz bei sogenannter fluider Ableitung als Folge einer Lageveränderung des Herzens im Sinne der Linksdrehung um die Längsachse.

8. Beim isolierten Kaninchenherzen als Folge der Abtragung der Papillarmuskeln im r. V.

9. Bei den Vögeln im normalen Ekg, unabhängig von der Ableitung, als Folge der in der r. V.-Spitze zuerst auftretenden Erregung.

10. Beim Hühnerherz in situ bei Ableitung des Eg vom r. V. als Folge des Erregungsverlaufs im r. V. von der Spitze zur Basis.

Für unser in 9 und 10 aufgeführtes Versuchsobjekt scheint sich nun aus allen vorhergehend herangezogenen Beispielen keine Veranlassung zu ergeben, die in den ersten Abschnitten dieser Arbeit begründete Erklärung zu modifizieren. Nr. 8 entspricht in anatomischen Sinne den im r. V. des Vogelherzens gegebenen Verhältnissen, da hier ja auch die Papillarmuskeln fehlen bzw. zu jener breiten Muskelklappe verschmolzen sind. Während hier jedoch die Erregung infolgedessen auf die Ventrikelmuskulatur zuerst vom unteren Ende des Bündelschenkels im Spitzenteil übergeht, ist der r. V. des Kaninchenherzens nach Entfernung der Papillarmuskeln nicht mehr schlagfähig, und es schlägt der l. V. dann offenbar allein, so dass im Ekg der l. V.-Typus des Säugerherzens auftritt, wie er dem beim Hunde (Nr. 2) entspricht. Hierbei spielt aber im Gegensatz zu unserem Objekte die Art der Ableitung eine wichtige, nach den bisherigen Untersuchungen offenbar noch nicht erschöpfend untersuchte Rolle. Daher ist auch noch nicht ganz klar ersichtlich, wieweit beim Säugerherz der Gegensatz von r. und l. V. oder der von Spitze und Basis dabei die grössere Bedeutung hat. Hier liegt auch wohl der Punkt, wo diese Untersuchungen mit den von Garten¹⁾ und seinen Schülern mittels der Methode der Differentialelektroden gewonnenen Ergebnissen in Einklang zu bringen sind, nach denen die Erregung in allen Teilen der Herzoberfläche fast gleichzeitig, aber

1) Garten, Über die Verwendung der Differentialelektroden am Säugetierherzen. Skandinav. Arch. f. Physiol. Bd. 29 S. 114. 1913.

doch sowohl im r. wie im l. V. des Säugerherzens mit einem merklichen Vorsprung in der Spitze einsetzt.

Auf eine sich aus der vorigen Zusammenstellung ergebende Schlussfolgerung glauben wir noch hinweisen zu müssen, dass es hiernach offenbar nicht zugänglich ist, die Veränderung einer Zacke des typischen Ekg in verschiedenen Fällen ohne weiteres auf gleiche Ursachen zurückführen zu wollen. Vielmehr lässt sich die Erklärung einer Veränderung einer Zacke des Ekg nur dann von einem auf den anderen Fall übertragen, wenn in beiden sowohl die anatomischen normalen oder pathologischen Verhältnisse wie auch die Versuchsbedingungen hinsichtlich der Lage des Herzens und der Art der Ableitung vollkommen die gleichen sind.

VI. Versuche mit Ausschaltung des Vorhofsknotens.

Bei den oben bereits erwähnten Untersuchungen ¹⁾ über den Erregungsursprung im Vogelherzen war es gelungen, das nach unserer damaligen Auffassung dem Sinusknoten des Säugerherzens entsprechende kardiomotorische Zentrum aufzufinden; eine bestimmte umschriebene, der Einmündung der grossen Venen unmittelbar benachbarte Stelle der rechten Vorhofswand s. Fig. 1, erwies sich bei Huhn, Gans und Ente als die einzige des Herzens, von der aus die Gesamtfrequenz sowie die Schlagfolge von A und V wirksam durch lokale Temperaturveränderung zu beeinflussen war. Die Kühlung dieser Stelle mittels einer Eiswasserthermode rief Verlangsamung des ganzen Herzschlages hervor. In einigen Versuchen trat ausserdem eine Koordinationsstörung zwischen A und V in die Erscheinung, die sich durch Ventrikelautomatie mit umgekehrter Schlagfolge des V und A äusserte. Ein sogenannter nodaler, gleichzeitiger A-V-Rhythmus, der auf die Übernahme der Führung durch einen A und V gemeinsam beherrschenden Knoten an Stelle des durch die Kühlung reizlos ausgeschalteten hingewiesen hätte, liess sich dagegen nicht beobachten.

In Anbetracht dieses unterschiedlichen Verhaltens zum Säugerherzen war damals auf die Nachprüfung mit dem Saitengalvanometer hingewiesen worden (S. 9), so dass hier jetzt noch kurz über das Ergebnis unserer einschlägigen Versuche berichtet sei. Die Kühlung der bezeichneten Stelle der rechten Vorhofswand wurde teils wieder mit der Kaltwasserthermode, meist aber mit dem Chloräthylspray herbeigeführt.

Auch in diesen Versuchen liess sich eine Reihe von Überleitungsstörungen neben der gesamten Verlangsamung der Herztätigkeit beobachten, die die früheren Ergebnisse vollauf bestätigten. Im Vordergrund stand auch jetzt wieder die Verlangsamung des Vorhofsschlages und demgegenüber die Tendenz des Ventrikels, einen schnelleren

1) l. c. Dies Arch. Bd. 157 S. 1. 1914.

Pflüger's Archiv für Physiologie. Bd. 175.

Rhythmus beizubehalten. Dies führte zu ganz entsprechenden Kurven, wie sie seinerzeit nach den Mechanogrammen mitgeteilt werden konnten. So zeigt die Abb. 31 in besonders typischer Weise, ganz wie Abb. 8 und 9 der früheren Arbeit, das plötzliche Einsetzen der Ventrikelautomatie, zwei Ventrikelsystolen, denen keine Vorhofstätigkeit vorangeht, während die *P*-Zacke vielmehr infolge der grossen Vorhofsverspätung sich erst hinter die Vorschwankung einschaltet bzw. im zweiten Falle in gleicher Höhe der Kurve erscheint. Während sich in diesem Beispiele die Störung sofort wieder ausgleicht, um nachher allerdings noch mehrmals wiederzukehren, zeigt Abb. 32 in ähnlicher Weise das allmähliche Zurückbleiben des Vorhofs, das sich, infolge der Chloräthylkühlung plötzlich einsetzend, in dem immer weiteren Heranrücken der *P*-Zacke an die *R*-Zacke erkennen lässt; dadurch überholen die Kontraktionen des Ventrikels, der wieder seine vorherige Frequenz ziemlich vollkommen beibehält, diejenigen des Vorhofs und erscheinen in ihrem Ursprung selbständig und vorzeitig gegen diesen. Dabei kommt es dann nach der einen auf den Gipfel einer *T*-Zacke superponierten Zacke (bei dem dritten Kreuzchen der Abb. 32) gleich wieder zu einer Ventrikelaktion, die vielleicht durch die vorhergehende Vorhofsaktion ausgelöst war, wenn man hierfür den Abstand zwischen *P*- und *R*-Zacke im Vergleich zum vorherigen normalen (im Anfang der Abb. 32) nicht für zu gross halten will. Im übrigen aber handelte es sich, wie der weitere Verlauf der Aufnahme noch zeigte, um einen länger dauernden Zustand vollkommener Dissoziation zwischen Vorhofs- und Kammer Schlag, der jedoch nach Aufhören der Kühlung, wie die ferneren Aufnahmen bewiesen, vollkommen wieder zurückging und der normalen, nur durch gelegentliche einzelne Unregelmässigkeiten unterbrochenen Schlagfolge wich.

Ein gleichzeitiger *A-V*-Rhythmus kam auch in dieser neuen Versuchsreihe am Hühnerherzen nicht zur Beobachtung. Nur ganz vorübergehend liess sich von einem solchen sprechen, so zum Beispiel in dem in Abb. 33 wiedergegebenen Falle, in dem auch wieder die *P*-Zacke stetig später auftritt, während der Ventrikel seinen früheren Rhythmus beizubehalten sucht, so dass es nach der ersten (durch das Kreuzchen bezeichneten) automatischen Kammeraktion zu einigen so gut wie gleichzeitigen Vorhofs- und Ventrikelschlägen kommt, ebenso wie nachher noch ein zweites Mal in unserer Abbildung. Auch in diesem Falle ging die Koordinationsstörung zurück. Bei den durch die reizlose Ausschaltung des von uns angegebenen kardiomotorischen Zentrums am Vorhof des Vogelherzens auftretenden Beeinflussungen der *A-V*-Schlagfolge scheint uns die Ventrikelautomatie im Vordergrunde des Interesses zu stehen. Während *A* infolge der Kühlung den Schlag verlangsamt, tritt bei *V* immer wieder die Tendenz hervor, einen

schnelleren Rhythmus beizubehalten oder wiederzugewinnen, so dass es häufig zu der V-A-Folge kommt und die Überleitungszeit $As-Vs$ negativ wird. In den Zahn'schen¹⁾ Versuchen am Säugerherz dagegen trat dies bei Kühlung des Sinusknotens nur selten ein, wohl aber bei Erwärmung des Ventrikelteils des A-V-Knotens, wobei dieser unterste Teil des Aschoff-Tawara'schen A-V-Knotens sich von dem oberen, dem Atriumteile desselben, durch die eigene Funktionssteigerung selbständig macht.

Obwohl sich beim Säugerherzen, wie sich auch aus den Versuchen von Brandenburg und Hoffmann²⁾ ergibt, die Folgen der Sinusausschaltung nicht stets in der gleichen Weise äussern und auch hier nach eben gelegentlich die $As-Vs$ -Zeit negativ wird, so legt doch besonders der Vergleich mit den Zahn'schen Ergebnissen über die funktionelle Differenzierung der kardiomotorischen Zentren des Säugerherzens die Wahrscheinlichkeit nahe, dass es sich bei der von uns durch die Abkühlung ausgeschalteten Stelle in der Wand des rechten Vorhofs des Vogelherzens nicht um das Analogon zum Sinusknoten, vielmehr zum oberen Teile des A-V-Knotens, also dem Atriumknoten des Säugerherzens handelt. Hierdurch bestätigt sich die Auffassung von Aschoff³⁾, der im Anschlusse an die Ausführungen des einen von uns sogleich geneigt war, jene Stelle mehr für den Atriumknoten als den Sinusknoten zu halten. Es entsteht hierdurch allerdings die neue Frage, wo der Sinusknoten beim Vogelherzen lokalisiert ist und ob ein solches kardiomotorisches Zentrum hier überhaupt besteht und eine funktionelle Bedeutung hat, die sich hier neben der des Atriumknotens zu erübrigen scheint. Über diese Verhältnisse werden erst neue eingehende physiologische, besonders zunächst aber auch anatomische Untersuchungen, die hier dringend erforderlich erscheinen, Klärung bringen können.

VII. Zusammenfassung.

1. Durch direkte elektrographische Ableitung von der Oberfläche des freigelegten, in situ schlagenden Hühnerherzens mit verschiedenen Kombinationen je zweier Ableitungsstellen wurde aus der Richtung der R-Zacke und T-Zacke der Ort des ersten Auftretens und des letzten Aufhörens der Negativitätswelle im Hühnerherzen bestimmt.

1) Zahn, Experimentelle Untersuchungen über Reizbildung und Reizleitung im Atrioventrikularknoten. Dies Archiv Bd. 151 S. 247. 1913.

2) Brandenburg und P. Hoffmann, Wo entstehen die normalen Bewegungsreize im Warmblüterherzen und welche Folgen für die Schlagfolge hat ihre reizlose Ausschaltung? Medizin. Klinik. 1912 S. 1.

3) Aschoff, Diskussionsbemerkung zu Mangold. Erregungsursprung und -leitung im Herzen der Vögel und niederen Wirbeltiere. Deutsche med. Wochenschr. 1914 Nr. 20.

2. Je nach den Orten der Ableitung ergaben sich hinsichtlich *R*- und *T*-Zacke typische Elektrogramme.

3. Für das Auftreten der Negativität in den einzelnen Teilen des Herzens wurde folgende zeitliche Aufeinanderfolge gefunden: rechter Teil des rechten Atriums (Vorhofsknoten), linker Teil des rechten Atriums, linkes Atrium, rechter Ventrikel Spitzenteil, linker Ventrikel Basisteil, rechter Ventrikel Basisteil, linker Ventrikel Spitzenteil.

4. Für das Aufhören der Negativität ergab sich die Reihenfolge: rechter Ventrikel Spitze, linker Ventrikel Spitze, linker Ventrikel Basis, rechter Ventrikel Basis.

5. Zwischen den vom rechten und linken Herzen aufgenommenen Elektrogrammen besteht ein typischer Gegensatz in der Richtung der *R*-Zacke, die in den Eg des rechten Herzens abwärts, in denjenigen des linken Herzens aufwärts zeigt.

6. Hieraus ergibt sich, dass die Erregung im rechten Ventrikel vom Spitzen- zum Basisteil, im linken Ventrikel vom Basis- zum Spitzenteil verläuft.

7. Dadurch bestätigt sich die auf Grund von Durchschneidungs- und Ligaturversuchen in einer vorangegangenen Arbeit gewonnene Anschauung über den Erregungsverlauf im rechten und linken Ventrikel des Hühnerherzens.

8. Das Ekg der Vögel — untersucht wurden Huhn, Taube, Ente, Sperber — weist *P*-, *R*- und *T*-Zacke auf. Die *T*-Zacke ist, im Gegensatz zu Angaben von anderer Seite, auch bei Huhn und zahmer Ente ausgebildet und stets aufwärts gerichtet.

9. Die *R*-Zacke des Vogel-Ekg ist bei allen verschiedenen Arten der Ableitung vom unverletzten Tiere abwärts gerichtet. Hierin liegt ein charakteristischer Gegensatz zum Ekg der Säugetiere und des Menschen, bei denen reine Umkehr der *R*-Zacke stets nur bei bestimmten Ableitungsarten, bei Herzfehlern oder bei Lageveränderungen des Herzens beobachtet wird.

10. Die Abwärtsrichtung der *R*-Zacke im Vogel-Ekg findet ihre Erklärung in der durch die direkte Elektrographie von der Herzoberfläche gefundenen Tatsache, dass die Erregung im Vogelherzen zuerst in der Spitze, und zwar im Spitzenteil des rechten Ventrikels, auftritt.

11. Weder im Eg noch im Ekg des Hühnerherzens liess sich eine Sinuszacke beobachten.

12. Erneute Versuche mit reizloser Ausschaltung des an der Einmündungsstelle der Vena cava inferior in der Wand des rechten Vorhofs nachgewiesenen kardiomotorischen Zentrums deuten darauf hin, dass dieses nicht dem Sinus-, sondern dem Atriumknoten entspricht.





Abb. 1a², Huhn 1.
Ableitung: Vena cava inf. - r. Atrium.

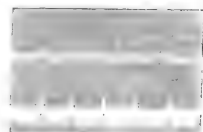


Abb. 1b, Huhn 5.
Ableitung: Atriumknoten, - r. Atriumhals.



Abb. 2, Huhn 14.
Ableitung: r. Atrium - l. Atrium.



Abb. 3, Huhn 14.
Ableitung: l. Atrium - r. Atrium.

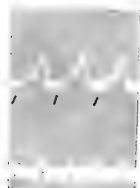


Abb. 4, Huhn 15.
Ableitung: l. Atrium - l. Ventrikelspitze. Ventrikelzacke markiert.



Abb. 5, Huhn 13.
Ableitung: r. Atrium - l. Ventrikelspitze.

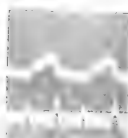


Abb. 6, Huhn 14.
Ableitung: l. Ventrikelspitze - l. Ventrikelspitze.

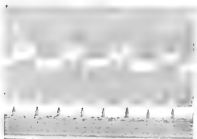


Abb. 7, Huhn 17.
Ableitung: l. Ventrikelspitze - l. Ventrikelspitze.



Abb. 8, Huhn 5.
Ableitung: Vena cava inf. - l. Ventrikelspitzenende.

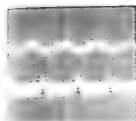


Abb. 9, Huhn 9.
Ableitung: r. Atrium - l. Ventrikelspitze.



Abb. 10, Huhn 14.
Ableitung: l. Atrium - l. Ventrikelspitze.

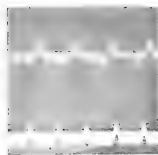


Abb. 11, Huhn 15.
Ableitung: r. Atrium - l. Ventrikelspitze.



Abb. 12a, Huhn 14.
Ableitung: r. Ventrikelspitze - l. Ventrikelspitze.

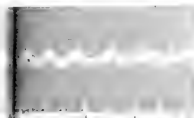


Abb. 12b, Huhn 14.
Ableitung: r. Ventrikelspitze - l. Ventrikelspitze.

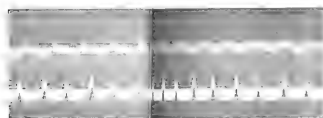


Abb. 13a, Huhn 17.
Ableitung: r. Ventrikelspitze - l. Ventrikelspitze.



Abb. 13b, Huhn 17.
Ableitung: l. Ventrikelspitze - r. Ventrikelspitze.

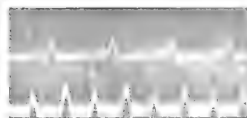


Abb. 14, Huhn 13.
Ableitung: Vena cava inf. - r. Ventrikelspitzenende.

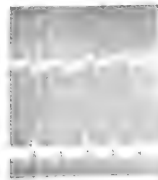


Abb. 15, Huhn 16.
Ableitung: r. Ventrikelspitze - l. Ventrikelspitze.



Abb. 16, Huhn 17.
Ableitung: r. Ventrikelspitze - l. Ventrikelspitze.

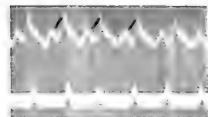


Abb. 17, Huhn 8.
Ableitung: l. Atrium - r. Ventrikelspitzenende. Ventrikelzacke markiert.

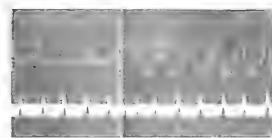


Abb. 18a, Huhn 12.
Ableitung: l. Atrium - l. Ventrikelspitzenende.

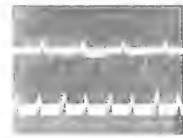


Abb. 19, Huhn 17.
Ableitung: r. Ventrikelspitze - l. Ventrikelspitze.

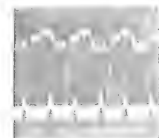


Abb. 20, Huhn 16.
Ableitung: r. Ventrikelspitze - l. Ventrikelspitze.



Abb. 21, Huhn 9.
Ableitung: r. Atrium - l. Ventrikelspitze.

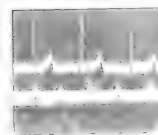


Abb. 22, Huhn 14.
Ableitung: r. Atrium - l. Ventrikelspitze.



Abb. 23, Huhn 15.
Ableitung: r. Ventrikelspitze - l. Ventrikelspitze.

*) Abb. 18a - d sind Elektrogramme bei direkter Ableitung von der Oberfläche des Hühnerherzens. Zeit- und Amplitudenverhältnisse in Abb. 1-23 sind 1/5, 1/2 Sek.



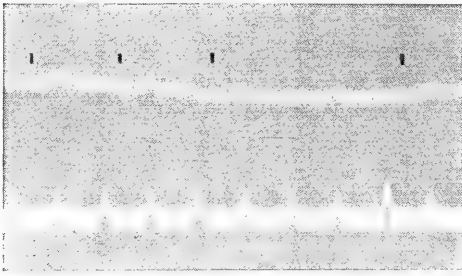


Abb. 24. Ekg der Ente.
Vorhofsacke markiert.

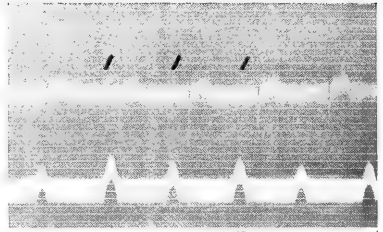


Abb. 25. Ekg der Taube.
Vorhofsacke markiert.

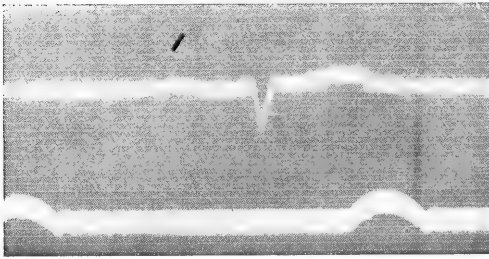


Abb. 26. Ekg der Taube.
Vorhofsacke markiert.

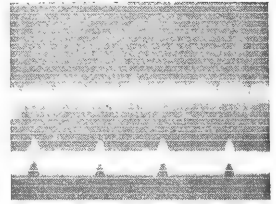


Abb. 27. Ekg des
Sperbers.

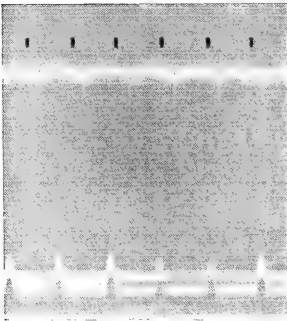


Abb. 28. Ekg des
Huhns.
Vorhofsacke markiert.
Ableitung: Schnabel - Kloake.

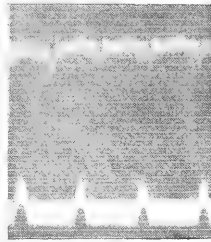


Abb. 29. Ekg des
Huhns.
Ableitung: Schnabel - r. Bein.

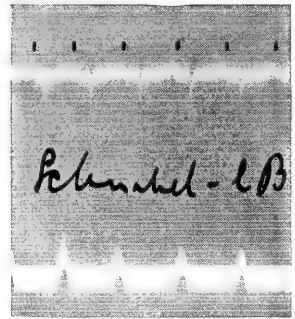


Abb. 30. Ekg des
Huhns.
Ableitung: Schnabel - l. Bein.

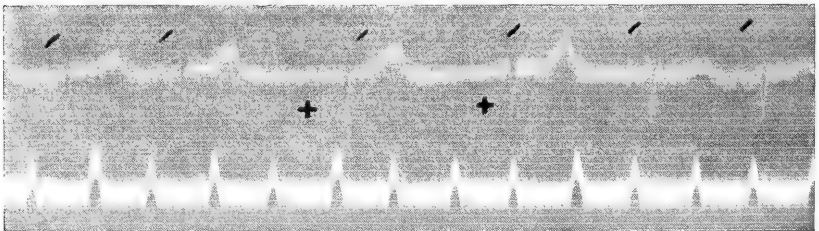


Abb. 31. Ekg des Hühnerherzens.
Ventricelautomatie bei Kühlung des Atriumknotens. Vorhofsacke markiert.

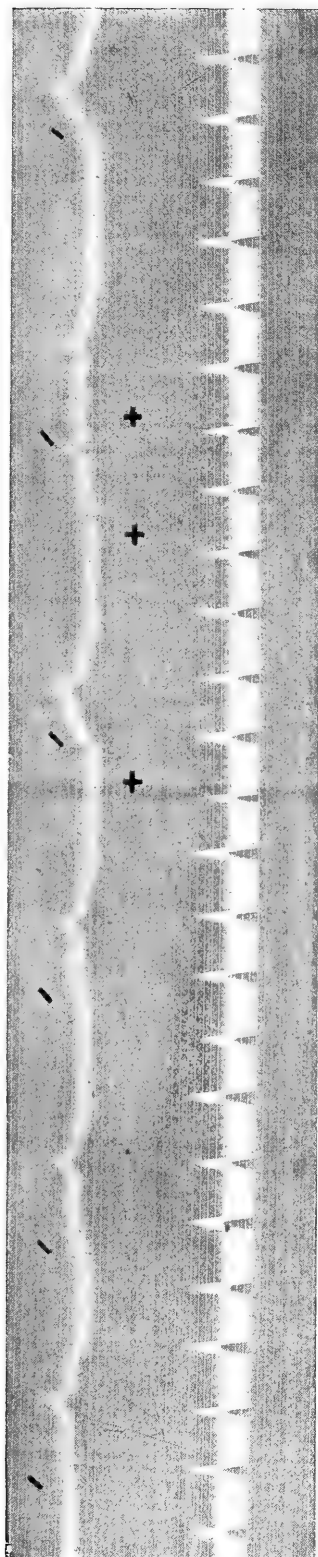


Abb. 32. Eg des Hühnerherzens.
Ventrikelautomatie bei Kühlung des Atriumknotens. Vorhofsacke markiert.

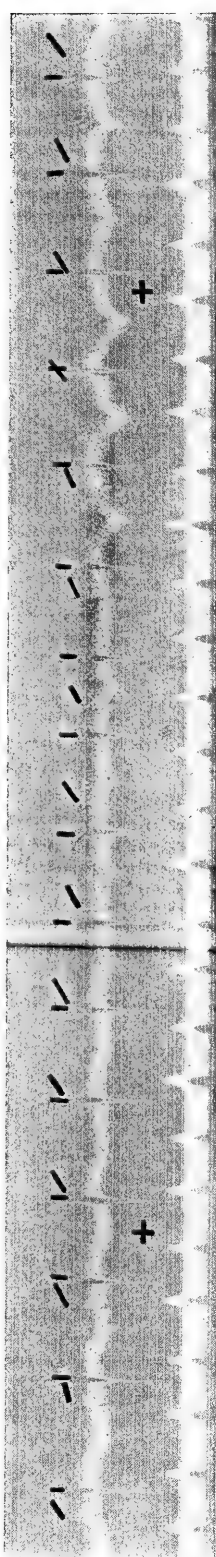


Abb. 33. Eg des Hühnerherzens.
Ventrikelautomatie bei Kühlung des Atriumknotens. Vorhofsacke durch schrägen, Ventrikelanfangsacke durch senkrechten Strich markiert.

Die früheren Zählungen der Erythrocyten im Blute verschiedener Tiere sind teilweise mit grossen Fehlern behaftet.

Von

R. Marloff, approb. Tierarzt aus Melbach.

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Giessen.)

(Eingegangen am 20. Februar 1919.)

Inhalt.

	Seite
1. Einleitung	355
2. Prinzipien der Untersuchung	356
3. Methoden der Untersuchung	356
4. Resultate der Untersuchung	359
5. Zusammenfassung und Schluss	364

1. Einleitung.

Die neueren Untersuchungen über die Methode der Erythrocytenzählung, besonders die von Brünings¹⁾ und Bürker²⁾, haben ergeben, dass die bisher am meisten verwendete Thoma'sche Methode und die mit dieser verwandten Methoden mit einer Reihe schwer wiegender Fehler behaftet sind, von welchen der bedenklichste, die ungleichmässige Verteilung der Erythrocyten auf der Zählfläche, durch das Senkungsbestreben dieser spezifisch schwereren Gebilde in der spezifisch leichteren Verdünnungsflüssigkeit bedingt ist. Allein durch dieses relativ grosse Senkungsbestreben fällt das Zählresultat bei normalem menschlichen Blute um wenigstens 7% zu hoch aus. Dieser Fehler ist aber kein konstanter, der in Rechnung gezogen werden könnte, er variiert vielmehr, je nachdem die Erythrocyten schwerer oder leichter sind, was bei normalem Blute verschiedener Personen besonders infolge des verschiedenen Gehalts der Erythrocyten an Hämoglobin der Fall zu sein pflegt. Ganz gewaltig gross kann aber der Fehler bei Zählung in verschiedenartigem Blute werden, ergab sich doch Bürker³⁾, dass, wenn Erythrocyten des Menschen sich in

1) W. Brünings, Ein neuer Apparat für Blutkörperchenzählung. Dieses Archiv Bd. 93 S. 377. 1903.

2) K. Bürker, Zählung und Differenzierung der körperlichen Elemente des Blutes. Tigerstedt's Handb. d. physiol. Methodik, Bd. 2 Abt. 5 S. 36. 1913.

3) K. Bürker, Das Grundübel der älteren Zählmethoden für Erythro-

Hayem'scher Lösung in 30 Minuten um 3 mm senken, sich Rattenerythrocyten unter denselben Bedingungen um 2 mm, Taubenerythrocyten um 4 mm und Froscherythrocyten gar um volle 18 mm senken, das sind Unterschiede von 33 bzw. 500%. Daraus wird man schon schliessen dürfen, dass die bisherigen Zählungen farbstoffreicher Erythrocyten wenig Wert haben.

Um zu einem genaueren Urteil über die hier obwaltenden Verhältnisse gelangen und um die Grösse der Fehler abschätzen zu können, habe ich auf Veranlassung von Herrn Professor Dr. Bürker eine entsprechende Versuchsreihe am Blute verschiedener Tiere, besonders von Haustieren, und vergleichend auch am Blute des Menschen durchgeführt.

2. Prinzipien der Untersuchung.

An demselben Blute sollte zunächst eine Zählung der Erythrocyten nach der Thoma'schen, darauf eine nach der Bürker'schen Methode, welche von den obengenannten Fehlern frei ist, durchgeführt werden.

Zur Aufklärung sich ergebender Differenzen sollte folgendermaassen verfahren werden. Es sollte zunächst die Senkungsgeschwindigkeit der Erythrocyten in der Verdünnungsflüssigkeit ermittelt und in Beziehung zu den Differenzen gesetzt werden, wobei zu erwarten war, dass, je grösser die Senkungsgeschwindigkeit ausfiel, um so grösser auch der Fehler bei Anwendung der Thoma'schen Methode sein musste.

Da ferner die Senkungsgeschwindigkeit der Erythrocyten eine Funktion der Grösse derselben und besonders ihres Hämoglobingehaltes zu sein pflegt, so sollte der Hämoglobingehalt des betreffenden Blutes bestimmt und mit Hilfe der ermittelten Zahl der Erythrocyten der mittlere Gehalt eines Erythrocyten an Hämoglobin berechnet werden. Der letztere Wert musste gleichfalls in naher Beziehung zu dem Zählfehler der Thoma'schen Methode stehen.

3. Methoden der Untersuchung.

Unter strengen Kautelen für quantitative Bestimmungen wurden 25 cmm Blut abgemessen und in 4975 cmm Hayem'scher Lösung eingetragen, so dass das Blut 200fach verdünnt war. Bei Blutarten, welche arm an Erythrocyten waren, wurde eine schwächere Verdünnung gewählt. In diesen Blutmischungen sollten die vergleichenden Zählungen der Erythrocyten und zugleich die Bestimmung der Senkungsgeschwindigkeit vorgenommen werden.

Aus derselben Schnittwunde wurden weitere 25 cmm Blut gewonnen und zu 2475 cmm 0,1%iger Sodalösung, welche die Erythro-

cyten und seine Beseitigung, mit besonderer Rücksicht auf Versuche im Hochgebirge. Dieses Archiv Bd. 152 S. 278. 1913.

cyten auflöst, hinzugefügt; es wurde so 100fach verdünntes Blut erhalten, das zur Hämoglobinbestimmung diente.

Darauf wurde in der zuerst genannten Blutmischung die vergleichende Zählung nach der Thoma'schen und der Bürker'schen Methode durchgeführt. Um unter möglichst identischen Bedingungen zählen zu können, wurde eine Bürker'sche Zählkammer zuerst nach Art der Thoma'schen Methode gefüllt, es wurde also ein Tröpfchen der Blutmischung auf die Zählfläche gebracht und dann erst das Deckglas aufgelegt und gezählt. Dann wurde dieselbe Kammer nach der Bürker'schen Methode gefüllt, d. h. es wurde das Deckglas vorher aufgelegt, durch Klammern aufgedrückt und dann erst die Blutmischung durch Kapillarität in den Zählraum befördert und ausgezählt. In beiden Fällen wurden die Räume über 320 Quadraten berücksichtigt und die ermittelten Zahlen in die Schemata eingetragen¹⁾.

Nunmehr war das Senkungsbestreben der Erythrocyten in der Blutmischung festzustellen. Dabei handelt es sich um das Problem des Falles im widerstrebenden Medium.

Zuerst wurde so verfahren, dass die Blutmischung in senkrecht gestellte Glasröhrchen gebracht und beobachtet wurde, um welche Strecken sich der Blutkörperchenspiegel in einer bestimmten Zeit senkte. Es ergab sich nun, dass die Senkungsgeschwindigkeit abhängig ist von der Weite der Röhrchen, indem bei engen Röhrchen (2,5 mm lichte Weite) die Senkung rascher erfolgt als bei weiten (7,5 mm lichte Weite). Bei engen Röhrchen ging ferner die Senkung in der Mitte der Flüssigkeitssäule rascher vor sich als am Rande. Bei weiten war es umgekehrt. Auch die Temperatur hatte insofern einen Einfluss, als bei höherer Temperatur das Senkungsbestreben grösser war als bei niederer. Um zu vergleichenden Werten zu kommen, wurden daher Röhrchen von 5 mm lichter Weite und 50 mm Länge benutzt und in ein Wasserbad von 20° C. eingetaucht. Einen Durchmesser von 5 mm pflegen auch die Tröpfchen der Blutmischung, welche man auf die Zählfläche der Thoma'schen Zählkammer bringt, zu haben. Die Röhrchen waren ferner entweder selbst mit einer Millimeterskala versehen, oder sie wurden zur Vermeidung der Parallaxe ohne eine solche vor einer in Millimeter geteilten Spiegelglasskala befestigt und mit dieser zusammen in das Wasserbad versenkt.

Ein in dieser Weise mit meinen Erythrocyten angestellter Versuch ergab folgendes Resultat:

Versuch vom 21. März 1918.

Blut von mir wird 200fach mit Hayem'scher Lösung verdünnt und in ein 5 mm weites, 50 mm langes, vor einer Spiegelglasskala befestigtes

1) Genaueres über die Art der Zählung siehe in der S. 355 Anm. 3 zitierten Arbeit von Bürker S. 57.

Röhrchen eingefüllt. Skala samt Röhrchen wird in ein Wasserbad von 20° C. eingetaucht.

Zeit	Stellung des Blutkörperchen- spiegels
5 h 38'	1,20 cm
5 h 53'	1,35 "
6 h 08'	1,50 "
6 h 23'	1,65 "

Die Senkungsgeschwindigkeit ist also konstant, was theoretisch zu erwarten ist, sie beträgt in 15 Minuten 0,15 cm. In 1 Minute würden also diese Blutkörperchen in der Zählkammer gerade die Kammerhöhe von 0,1 mm durchfallen.

Es war klar, dass auf diese Weise nur Minimalwerte zu erhalten waren, da ja nur die Senkung der am langsamsten fallenden Blutkörperchen beobachtet werden konnte. Um nun auch die Maximalwerte zu ermitteln, sollte folgendermaassen vorgegangen werden.

In die eine Abteilung des zum Bürker'schen Vergleichsspektroskop ¹⁾ gehörenden Absorptionströghens wurde die Blutmischung luftblasenfrei eingefüllt und mit Hilfe der Deckplatte abgeschlossen. Dann wurde das Tröghen in dem Wasserbad aufrecht hingestellt und die Blutkörperchen der Senkung überlassen. Nachdem sich alle auf dem Boden angesammelt hatten, sollte das Tröghen um 180° gedreht und so der frühere Bodensatz zum Senken auf die frühere Decke veranlasst werden. Bei der Drehung entstanden aber solche Wolken, dass die Beobachtung nicht möglich war. Auch die Verfolgung der Senkung eines mitten in die Hayem'sche Lösung gebrachten Tropfens der Blutmischung war nicht einwandfrei durchzuführen, die Senkung des Tropfens als Ganzes erfolgte viel zu rasch.

Schliesslich wurde, um die Verhältnisse möglichst gleich denen auf der Zählfläche zu machen, in nunmehr einwandfreier Weise folgendermaassen verfahren. Unter einem Leitz'schen Binokularmikroskop, in dessen Gesichtsfeld die Erythrocyten plastisch erscheinen, wurde auf das Zählnetz der Bürker'schen Zählkammer ein Tröpfchen der Blutmischung gebracht, ein Blutkörperchen, das in der Kuppe des Tröpfchens scharf im Gesichtsfeld erschien, ins Auge gefasst, mit Hilfe der Mikrometerschraube das Körperchen bei der Senkung verfolgt und mit einer Stoppuhr die Zeit bestimmt, innerhalb welcher das Körperchen die Zählfläche eben erreichte oder auch nur sich um

1) K. Bürker, Ein kleiner Universalspektralapparat. Hoppe-Seyler's Zeitschr. f. physiol. Chemie Bd. 63 S. 295. 1909.

eine bestimmte Strecke senkte. Aus der Anzahl der Skalenteile, um welche die Mikrometerschraube nachgedreht werden musste, ergab sich die Höhe des Fallraums. Die Skala wurde ausgewertet und mit den Angaben der Firma in Übereinstimmung gefunden, 1 Skalenteil entsprach 0,004 mm.

In dieser Weise wurde in zehn verschiedenen Tröpfchen die Senkungsgeschwindigkeit je eines Blutkörperchens bestimmt und für 50 Mikrometerskalenteile, das sind 0,200 mm Fallhöhe, in Sekunden berechnet.

Endlich war noch der Hämoglobingehalt eines Erythrocyten festzustellen, was in folgender Weise geschah. Das mit der 0,1 %igen Sodalösung 100fach verdünnte Blut wurde in das Absorptionströgen des Hüfner'schen Spektrophotometers gefüllt und der Extinktionskoeffizient ϵ'_0 aus dem Drehungswinkel φ im Wellenlängengebiete 535,6—542,1 $\mu\mu$, das ist in der Region des nach Grün zu gelegenen Absorptionsstreifens des Oxyhämoglobins, bestimmt, wobei

$$\epsilon'_0 = -\log \cos^2 \varphi.$$

Daraus und aus dem Absorptionsverhältnis A'_0 , das im gegebenen Falle $1,25 \cdot 10^{-3}$ betrug, ergab sich dann die Konzentration c nach der Beziehung

$$c = \epsilon'_0 \cdot A'_0 \cdot 1).$$

Der Wert c gibt das Hämoglobin in Grammen in 1 ccm der Lösung an.

Zur Prüfung der beiden Lichtbündel auf Gleichheit wurde das von Bürker in diesem Archiv (Bd. 167 S. 144. 1917) beschriebene Rauchglas verwendet.

War c bekannt, dann auch C , d. h. die in 100 cmm Blut enthaltene Hämoglobinmenge in Grammen. Durch Division der in 1 cmm Blut vorhandenen Hämoglobinmenge mit der in 1 cmm Blut enthaltenen Blutkörperchenzahl ergab sich der Gehalt eines Blutkörperchens an Hämoglobin c_0 ; er soll in 10^{-12} g ausgedrückt werden.

Im folgenden sollen nunmehr die Resultate der an tierischem Blute durchgeführten Versuche mitgeteilt werden. Versuche an menschlichem Blute, auf welches sich hauptsächlich die Bürker'schen Untersuchungen beziehen, werden zum Vergleiche herangezogen.

4. Resultate der Untersuchung.

Die Versuche wurden der Reihe nach an Menschen-, Frosch-, Tauben-, Kaninchen-, Pferde-, Rinder-, Hunde-, Schweine- und Ziegenblut an gestellt.

1) Genaueres über die Methode siehe bei K. Bürker, Gewinnung, qualitative und quantitative Bestimmung des Hämoglobins. Tigerstedt's Handb. d. physiol. Methodik Bd. 2, 1. Hälfte, Abt. 1, S. 281. 1911.

Menschenblut.

Das Blut wird aus den Fingerkuppen entzogen.

Versuch vom 25. März 1918.

Blut von Herrn M.

Erythrocytenzahl nach Thoma 4,99 Millionen

„ „ Bürker 4,30 „

Unterschied 16%.

Senkungsgeschwindigkeit der Erythrocyten bei 14,5° C.
Zimmertemperatur:

Versuch	Fallhöhe in Mikrometerskalenteilen	Fallzeit in Sekunden	Fallzeit für 50 Mikrometerskalenteile = 0,200 mm in Sekunden
1	55	130	118
2	130	305	117
3	50	135	135
4	60	152	127
5	75	193	129
6	55	145	132
7	54	104	96
8	21	40	95
9	81	175	108
10	40	100	125
Summe:			1182
Mittel:			118

Die Kammerhöhe von 0,100 mm wird also durchschnittlich in der Zeit von 59 Sekunden durchfallen, Senkungsgeschwindigkeit in 1 Minute 0,102 mm.

Hämoglobingehalt: Extinktionskoeffizient der Oxyhämoglobininlösung $\epsilon'_0 = 1,145$, Gehalt der Blutlösung $c = 1,43 \cdot 10^{-3}$ g, Gehalt in 100 ccm Blut $C = 14,3$ g, Gehalt eines Erythrocyten unter Zugrundelegung des richtigen Wertes von 4,30 Mill. $c_0 = 33 \cdot 10^{-12}$ g.

Versuch vom 5. April 1918.

Blut von mir.

Erythrocytenzahl nach Thoma 6,26 Millionen

„ „ Bürker 5,43 „

Unterschied 15%.

Senkungsgeschwindigkeit bei 14,8° C.:

Versuch	Fallhöhe in Mikrometerskalenteilen	Fallzeit in Sekunden	Fallzeit für 50 Mikrometerskalenteile = 0,200 mm in Sekunden
1	103	337	163
2	55	170	154
3	66	215	163
4	17	45	132
5	68	225	165
6	75	285	190
7	50	135	135
8	33	120	182
9	60	170	142
Summe:			1426
Mittel:			158

Die Kammerhöhe wird durchschnittlich in 79 Sekunden durchfallen, Senkungsgeschwindigkeit in 1 Minute 0,076 mm.

Hämoglobingehalt: $\varepsilon'_0 = 1,120$, $c = 1,40 \cdot 10^{-3}$ g, $C = 14,0$ g, $c_0 = 26 \cdot 10^{-12}$ g.

Versuch vom 6. April 1918.

Blut von Herrn B.

Erythrocytenzahl nach Thoma 5,68 Millionen

„ „ Bürker 4,81 „

Unterschied 18 %.

Senkungsgeschwindigkeit bei 15° C.:

Versuch	Fallhöhe in Mikrometerskalenteilen	Fallzeit in Sekunden	Fallzeit für 50 Mikrometerskalenteile = 0,200 mm in Sekunden
1	73	174	119
2	70	163	116
3	60	117	98
4	75	184	123
5	43	104	121
6	66	160	121
7	61	136	111
8	53	90	85
9	35	80	114
10	60	130	103
Summe:			1116
Mittel:			112

Die Kammerhöhe wird durchschnittlich in 56 Sekunden durchfallen, Senkungsgeschwindigkeit 0,107 mm in 1 Min.

Hämoglobingehalt: $\varepsilon'_0 = 1,330$, $c = 1,66 \cdot 10^{-3}$ g, $C = 16,6$ g, $c_0 = 35 \cdot 10^{-12}$ g.

Schon aus diesen Versuchen an Menschenblut geht hervor, dass zwischen dem Fehler, welcher der Thoma'schen Methode anhaftet, der Senkungsgeschwindigkeit und dem Hämoglobingehalt eines Erythro-

cyten eine nahe Beziehung besteht, insofern, als je grösser letzterer Wert ist, um so grösser auch erstere Werte ausfallen. Dass die einzelnen Erythrocyten desselben Blutes verschieden schnell fallen, rührt von den Verschiedenheiten (wechselnde Grösse und Gestalt, wechselnder Gehalt), welche diese Gebilde normalerweise zeigen, her, und davon, dass sie nicht immer ganz gerade Wege beim Fallen zurücklegen, sich drehen und von den Nachbarerythrocyten gestört werden können.

Besonders feste Beziehungen sind zwischen dem Gehalt eines Erythrocyten an Hämoglobin und der Senkungsgeschwindigkeit nachweisbar, den Werten 33, 26 und 35 entsprechen die Werte 0,102, 0,076 und 0,107. Es liegt daher nahe, für klinische Zwecke aus der Senkungsgeschwindigkeit auf den Färbeindex der Erythrocyten zu schliessen.

Gleich der folgende Versuch an den kernhaltigen, grossen und schweren Erythrocyten des Frosches weist besonders eindringlich darauf hin, welche erhebliche Differenzen hier bestehen können.

Froschblut.

Zur Zählung der Erythrocyten wurde das dem Herzen entnommene Blut auch hier 200fach verdünnt, der Grösse der Erythrocyten wegen aber die doppelte Kammerhöhe von 0,200 mm mit Hilfe eines mit einem Einschliff von 0,100 mm Tiefe versehenen Deckglases hergestellt und die Zählung in den Räumen über den grossen Quadraten von $\frac{1}{125}$ cmm vorgenommen. 125 solcher Räume wurden ausgezählt, die ermittelte Zahl war dann nur noch mit 200 zu multiplizieren.

Versuch vom 11. April 1918.

Erythrocytenzahl nach Thoma 1,066 Millionen

„ „ Bürker 0,452 „

Unterschied 136 %!

Senkungsgeschwindigkeit bei 20,0° C.:

Versuch	Fallhöhe in Mikrometerskalenteilen	Fallzeit in Sekunden	Fallzeit für 50 Mikrometerskalenteile = 0,200 mm in Sekunden
1	52	36	35
2	96	52	27
3	39	22	28
4	77	54	35
5	67	36	27
6	50	35	35
7	26	20	38
8	50	28	28
9	63	30	24
10	26	22	42
		Summe:	319
		Mittel:	32

Die Kammerhöhe von 0,100 mm wird durchschnittlich schon in 16 Sekunden durchfallen, Senkungsgeschwindigkeit in 1 Minute 0,375 mm.

Hämoglobingehalt: $\epsilon'_0 = 1,165$, $c = 1,46 \cdot 10^{-3}$ g, $C = 14,6$ g, $c_0 = 322 \cdot 10^{-12}$ g.

Die Erythrocyten des Frosches enthalten also etwa zehnmal mehr Hämoglobin als die des Menschen; damit im Zusammenhang steht ihr grosses Senkungsbestreben und der grosse Fehler von 136 %, der durch dieses in die alte Methode eingeführt wird.

Taubenblut.

Das Blut wurde aus den Gefässen an der Innenseite des Oberschenkels entzogen und in der gleichen Weise untersucht wie Menschenblut.

Versuch vom 16. April 1918.

Erythrocytenzahl nach Thoma 3,79 Millionen

„ „ Bürker 22,80 „

Unterschied 35 %.

Senkungsgeschwindigkeit bei 20° C.:

Versuch	Fallhöhe in Mikrometerskalenteilen	Fallzeit in Sekunden	Fallzeit für 50 Mikrometerskalenteile = 0,200 mm in Sekunden
1	36	73	101
2	35	70	100
3	38	84	110
4	28	69	123
5	45	90	100
6	58	101	87
7	123	182	74
8	21	55	131
9	64	115	90
10	68	107	79
Summe:			995
Mittel:			100

Die Kammerhöhe wird durchschnittlich in 50 Sekunden durchfallen, Senkungsgeschwindigkeit in 1 Minute 0,120 mm.

Hämoglobingehalt: $\epsilon'_0 = 1,218$, $c = 1,52 \cdot 10^{-3}$ g, $C = 15,2$ g, $c_0 = 54 \cdot 10^{-12}$ g.

Die Erythrocyten der Taube enthalten also fast doppelt so viel Hämoglobin als die des Menschen; das Senkungsbestreben und der Zählfehler ist daher auch grösser.

Kaninchenblut.

Die Entziehung des Blutes geschah aus den Ohrgefäßen.

Versuch vom 18. April 1918.

Erythrocytenzahl nach Thoma 6,35 Millionen

„ „ Bürker 5,85 „

Unterschied 9%.

Senkungsgeschwindigkeit bei 22° C.:

Versuch	Fallhöhe in Mikrometerskalenteilen	Fallzeit in Sekunden	Fallzeit für 50 Mikrometerskalenteile = 0,200 mm in Sekunden
1	70	228	163
2	46	229	249
3	10	32	160
4	31	142	229
5	42	153	182
6	25	90	180
7	65	220	169
8	50	160	160
9	30	115	192
10	15	50	166
Summe:			1850
Mittel:			185

Die Kammerhöhe wird durchschnittlich in 93 Sekunden durchfallen, Senkungsgeschwindigkeit 0,065 mm.

Hämoglobingehalt: $\epsilon'_0 = 0,971$, $c = 1,21 \cdot 10^{-3}$ g, $C = 12,1$ g, $c_0 = 21 \cdot 10^{-12}$ g.

Dem geringeren Hämoglobingehalt der Kaninchenerythrocyten entspricht eine geringere Senkungsgeschwindigkeit und ein geringerer Zählfehler.

Pferdeblut.

Das Blut wurde aus der Vena jugularis entnommen.

Versuch vom 23. April 1918.

Erythrocytenzahl nach Thoma 8,19 Millionen.

„ „ Bürker 7,32 „

Unterschied 12%.

Versuch	Fallhöhe in Mikrometerskalenteilen	Fallzeit in Sekunden	Fallzeit für 50 Mikrometerskalenteile = 0,200 mm in Sekunden
1	75	275	183
2	25	110	220
3	18	62	172
4	38	130	171
5	17	65	191
6	27	120	222
7	12	50	208
8	62	215	173
9	30	135	225
10	74	285	192
		Summe:	1957
		Mittel:	196

Die Kammerhöhe wird durchschnittlich in 98 Sekunden durchfallen, Senkungsgeschwindigkeit 0,061 mm.

Hämoglobingehalt: $\varepsilon'_0 = 1,141$, $c = 1,43 \cdot 10^{-3}$ g, $C = 14,3$ g, $c_0 = 19 \cdot 10^{-12}$ g.

Nach dem bekannt grossen Senkungsbestreben der Pferdeerythrocyten im Plasma des Pferdeblutes hätte man eine grössere Senkungsgeschwindigkeit in der Zählkammer erwarten sollen. Dass aber diese Erwartung sich nicht erfüllt hat, ist insofern begreiflich, als der Hämoglobingehalt eines Erythrocyten relativ klein ist, daher auch das Senkungsbestreben in der Hayem'schen Lösung. Für das grosse Senkungsbestreben der Pferdeerythrocyten im Plasma des Pferdeblutes müssen besondere Umstände in Betracht kommen.

Rinderblut.

Die Blutentnahme erfolgte aus den Gefässen des Ohrs. Für Rinderblut ist Hayem'sche Lösung keine so geeignete Verdünnungsflüssigkeit wie für die anderen Blutarten, da die Rindererythrocyten darin Neigung zur Agglutination zeigen und Stechapfelform annehmen.

Versuch vom 25. April 1918.

Erythrocytenzahl nach Thoma 7,01 Millionen ¹⁾

„ „ Bürker 6,51 „

Unterschied 8%.

Senkungsgeschwindigkeit bei 17,5° C.:

1) Nur 160 Quadrate ausgezählt.

Versuch	Fallhöhe in Mikrometerskalenteilen	Fallzeit in Sekunden	Fallzeit für 50 Mikrometerskalenteile = 0,200 mm in Sekunden
1	32	120	187
2	27	115	213
3	45	265	294
4	25	90	180
5	38	105	138
6	85	270	159
7	40	222	277
8	54	250	232
9	50	175	175
10	63	245	194
		Summe:	2049
		Mittel:	205

Die Kammerhöhe wird durchschnittlich in 103 Sekunden durchfallen, Senkungsgeschwindigkeit in 1 Minute 0,058 mm.

Hämoglobingehalt: $\epsilon'_0 = 0,938$, $c = 1,17 \cdot 10^{-3}$ g, $C = 11,7$ g, $c_0 = 18 \cdot 10^{-12}$ g.

Die Senkungsgeschwindigkeit und der Zählfehler entsprechen den Erwartungen.

Hundeblut.

Die Blutentziehung erfolgte aus den Gefäßen des Ohres.

Versuch vom 26. April 1918.

Erythrocytenzahl nach Thoma 8,21 Millionen

„ „ Bürker 6,65 „

Unterschied 23 %.

Senkungsgeschwindigkeit bei 18,0 C.:

Versuch	Fallhöhe in Mikrometerskalenteilen	Fallzeit in Sekunden	Fallzeit für 50 Mikrometerskalenteile = 0,200 mm in Sekunden
1	60	165	137
2	50	130	130
3	12	35	146
4	90	225	125
5	40	130	162
6	45	115	128
7	55	135	123
8	39	98	126
9	50	145	145
10	70	200	143
		Summe:	1365
		Mittel:	137

Die früheren Zählungen der Erythrocyten im Blute versch. Tiere usw. 367

Die Kammerhöhe wird durchschnittlich in 68 Sekunden durchfallen, Senkungsgeschwindigkeit in 1 Minute 0,088 mm.

Hämoglobingehalt: $\epsilon'_0 = 1,354$, $c = 1,69 \cdot 10^{-3}$ g, $C = 16,9$ g, $c_0 = 25 \cdot 10^{-12}$ g.

Bei den hämoglobinreicheren und sich rascher senkenden Erythrocyten des Hundes ist auch der Zählfehler wieder grösser.

Schweineblut.

Das Blut stammte aus den Gefässen des Ohres eines jungen Tieres.

Versuch vom 30. April 1918.

Erythrocytenzahl nach Thoma 7,01 Millionen ¹⁾

„ „ Bürker 6,20 „

Unterschied 13%.

Senkungsgeschwindigkeit bei 14,0 C.:

Versuch	Fallhöhe in Mikrometerskalenteilen	Fallzeit in Sekunden	Fallzeit für 50 Mikrometerskalenteile = 0,200 mm in Sekunden
1	35	97	139
2	27	130	241
3	45	155	172
4	37	150	203
5	43	180	209
6	30	120	200
7	80	310	194
8	32	140	219
9	66	250	189
10	40	165	206
Summe:			1972
Mittel:			197

Die Kammerhöhe wird durchschnittlich in 99 Sekunden durchfallen, Senkungsgeschwindigkeit in 1 Minute 0,061 mm.

Hämoglobingehalt: $\epsilon'_0 = 0,931$, $c = 1,16 \cdot 10^{-3}$ g, $C = 11,6$ g, $c_0 = 19 \cdot 10^{-12}$ g.

Die gegenüber den Erythrocyten des Hundes hämoglobinärmeren Erythrocyten des Schweines weisen ein geringeres Senkungsbestreben auf, das seinerseits den Zählfehler kleiner ausfallen lässt.

Besonderes Interesse verdiente schliesslich noch das Ziegenblut mit seinen so kleinen, zahlreichen Erythrocyten.

1) Nur 160 Quadrate ausgezählt.

Ziegenblut.

Das Blut wurde den Ohrgefäßen entnommen. Noch mehr als bei Rinderblut macht sich hier Agglutination und Stechapfelform in der Hayem'schen Lösung störend geltend. Zur Zählung musste 400fach verdünnt werden. Bei 200facher Verdünnung war nicht nur die Zählung wegen der grossen Zahl der Erythrocyten sehr erschwert, es kam noch die genannte, starke Agglutination hinzu. Selbst bei 400facher Verdünnung war die Agglutination noch nicht ganz vermieden. Man hat also hier mit grösseren Fehlern infolge der ungleichmässigen Verteilung der Erythrocyten zu rechnen.

Versuch am 2. Mai 1918.

Erythrocytenzahl nach Thoma 13,92 Millionen

„ „ Bürker 13,10 „

Unterschied 6%.

Senkungsgeschwindigkeit bei 21,0 C.:

Versuch	Fallhöhe in Mikrometerskalenteilen	Fallzeit in Sekunden	Fallzeit für 50 Mikrometerskalenteile = 0,200 mm in Sekunden
1	30	140	233
2	30	142	236
3	32	225	352
4	27	123	228
5	47	240	255
6	20	155	388
7	10	55	275
8	21	145	345
9	30	180	300
10	60	410	342
Summe:			2954
Mittel:			295

Die Kammerhöhe wird durchschnittlich in 148 Sekunden durchfallen, Senkungsgeschwindigkeit in 1 Minute 0,041 mm.

Hämoglobingehalt: $\varepsilon'_0 = 0,677$, $c = 0,85 \cdot 10^{-3}$ g, $C = 8,5$ g, $c_0 = 7 \cdot 10^{-12}$ g.

Entsprechend dem Umstande, dass sich die Ziegenerythrocyten als die hämoglobinärmsten der bisher untersuchten Erythrocyten erwiesen haben, ist auch ihr Senkungsbestreben und der Zählfehler am kleinsten.

5. Zusammenfassung und Schluss.

Um zu einem Gesamtüberblick zu gelangen, seien die an den verschiedenen Blutarten erzielten wichtigsten Resultate in der folgenden

Tabelle zusammengestellt, und zwar geordnet nach dem Hämoglobin-
gehalt eines Erythrocyten.

Blutart	Erythrocyten- zahl in Millionen nach		Unter- schied in Pro- zenten	Hämoglobin- gehalt in Gramm in 100 cem Blut	Hämoglobingehalt eines Erythrocyten in 10^{-12} g	Fallzeit für 0,100 mm Kammer- höhe in Sekunden	Senkungs- geschwindigkeit in 1 Minute in Millimetern
	Bürker	Thoma					
Frosch . . .	0,452	1,066	136	14,6	322	16	0,375
Taube . . .	2,80	3,79	35	15,2	54	50	0,120
Mensch . .	4,81	5,68	18	16,6	35	56	0,107
Mensch . .	4,30	4,99	16	14,3	33	59	0,102
Mensch . .	5,43	6,26	15	14,0	26	79	0,076
Hund . . .	6,65	8,21	23	16,9	25	68	0,088
Kaninchen .	5,85	6,35	9	12,1	21	93	0,065
Pferd . . .	7,32	8,19	12	14,3	19	98	0,061
Schwein . .	6,20	7,01	13	11,6	19	99	0,061
Rind	6,51	7,01	8	11,7	18	103	0,058
Ziege . . .	13,10	13,92	6	8,5	7	148	0,041

Betrachtet man zunächst die drei letzten Spalten, so ergibt sich auf das Deutlichste, dass zwischen dem Hämoglobingehalt eines Erythrocyten und der Fallzeit desselben bzw. der Senkungsgeschwindigkeit eine feste Beziehung besteht: Je grösser der Hämoglobingehalt ist, um so kleiner die Fallzeit bzw. um so grösser die Senkungsgeschwindigkeit. Die kleine Abweichung von dieser Regel beim Hundeblut will unter den gegebenen Umständen bei der sonstigen Übereinstimmung nicht viel besagen.

In den extremen Fällen, beim Frosch und bei der Ziege, sind die Unterschiede ganz gewaltig, stehen doch den Werten für den Froscherythrocyten von $322 \cdot 10^{-12}$ g, 16 Sekunden und 0,375 mm die Werte von $7 \cdot 10^{-12}$ g, 148 Sekunden und 0,041 mm für den Ziegenerythrocyten gegenüber. Je grösser das Senkungsbestreben ist, um so grösser sind nun auch im allgemeinen die Fehler bei der Zählung nach Thoma, wie sich aus der vierten Spalte ergibt.

Aus den Untersuchungen geht demnach mit aller Deutlichkeit hervor, dass die bisherigen Zählungen der Erythrocyten im Blute verschiedener Tiere wenig Wert haben, sofern es sich um schwerere Erythrocyten handelt und die bisher am meisten empfohlene Hayem'sche Lösung als

Verdünnungsflüssigkeit benutzt wird. Für Rinder- und Ziegenblut ist die Hayem'sche Lösung wenig geeignet, weil sie Agglutination und Stechapfelform zustande kommen lässt.

Hier müssen also neue Versuche mit verbesserter Methodik zur genauen Ermittlung der Erythrocytenzahl der Tiere einsetzen, es muss ferner der Einfluss der Art der Verdünnungsflüssigkeit auf das Zählresultat noch genauer geprüft und endlich das rasche Senkungsbestreben der Pferdeerythrocyten im Plasma des Pferdeblutes, das im Widerspruche zum Hämoglobingehalte dieses Erythrocyten steht, aufgeklärt werden.

Studien zur Theorie der Reizvorgänge.

V. Mitteilung:

Der Verlauf der Dauererregung.

Von

Prof. Dr. phil. et med. **August Pütter**, Bonn.

Mit 5 Textabbildungen.

(Eingegangen am 22. Februar 1919.)

Die Theorie der Reizvorgänge, wie ich sie in den ersten Abhandlungen dieser Reihe ¹⁾ entwickelt habe, ist noch erheblicher Erweiterungen bedürftig und auch fähig.

Auf eine ausserordentlich wichtige Erweiterung führt die theoretische Betrachtung der experimentellen Erfahrungen, die über den Verlauf von Dauererregungen vorliegen.

Die erste Gruppe von Erscheinungen, die hier erörtert werden müssen, bezieht sich auf die „Ermüdung“ oder „Umstimmung“ durch Dauerreize, d. h. auf die Abschwächung, die die Reizwirkung erfährt, wenn ein Reiz langdauernd mit unveränderter Stärke dasselbe reizbare System trifft.

Die zweite, kleinere Gruppe von Erscheinungen bezieht sich auf das „Anklingen“ der Erregung, auf den Anstieg der Erregung vom Beginn der Reizung bis zu dem Augenblick, in dem sich der Erregungszustand nicht mehr merklich von dem Maximum der Erregung unterscheidet.

Als Beispiel wählen wir wieder die Erscheinungen der Dauererregung des menschlichen Auges, da hier verhältnismässig reichliches Zahlenmaterial vorliegt.

1. Die Umstimmung.

Die Tatsache der Umstimmung wird durch die Theorie, wie sie bisher entwickelt worden ist, noch nicht dargestellt.

Wenn ein stärkerer Reiz dauernd mit unverminderter Intensität auf das Auge einwirkt, so wird seine Wirkung mit der Zeit schwächer. Die Abnahme der Reizwirkung lässt sich messend verfolgen.

1) Studien zur Theorie der Reizvorgänge, I.—IV. Mitteilung. Dieses Archiv Bd. 171 S. 201—261.

a) Allgemeine Theorie.

Nach den bisher entwickelten Gleichungen für den Ablauf der Reizvorgänge sollte nach kurzer Zeit ¹⁾ praktisch der höchste Wert der Konzentration der *R*-Stoffe erreicht sein, und es sollte dann keine weitere Änderung mehr auftreten. Tatsächlich beobachten wir eine Abnahme der Reizwirkung.

Nach unserer Auffassung bedeutet das eine Abnahme der Konzentration der *R*-Stoffe.

Wie kann sie zustande kommen?

Wieder müssen wir eine Grösse, die wir bisher als Konstante betrachtet haben, als Variable darstellen, und zwar führen mathematische wie physiologische Überlegungen dazu, dass es die Grösse *r* sein muss, die diese Veränderungen erleidet.

Wir hatten bisher angenommen, dass die einzige Wirkung der Reize darin bestünde, dass sie die Reaktion beschleunigen, durch die die *R*-Stoffe aus den *S*-Stoffen entstehen. Eine solche Beschleunigung kommt in einer Vergrößerung der Reaktionskonstante *q* zum Ausdruck. Es ist aber klar, dass unter der Wirkung von Reizen auch die Durchlässigkeit der Wand des Reizraumes für die *R*-Stoffe erhöht werden kann. Das Maass für diese Durchlässigkeit ist der Diffusionskoeffizient *r*; wird er grösser, so stellt sich bei jeder Reizintensität das Gleichgewicht der *R*-Stoffe bei niedrigerer Konzentration als vorher ein.

Im Modell würde eine Vergrößerung von *r* eine Erweiterung der Ausflussöffnung des unteren Gefässes bedeuten, und es ist ohne weiteres klar, dass dadurch, unter sonst unveränderten Bedingungen, die Höhe des Wasserstandes im unteren Gefäss, d. h. die Grösse *y*, abnehmen muss.

Für die Veränderung des Diffusionskoeffizienten liegt es wieder am nächsten, eine lineare Abhängigkeit von der wirksamen Grösse anzunehmen.

Wir können zunächst die Möglichkeit der Annahme prüfen, dass unter der Wirkung eines Reizes, der unendlich lange eingewirkt hat, die Zunahme der Grösse *r* proportional der Reizintensität *J* ist.

Es liegt aber noch eine zweite Annahme über die Veränderung von *r* sehr nahe: Es ist daran zu denken, dass *r* eine Funktion der jeweiligen Konzentration der *R*-Stoffe im Reizraum, d. h. eine Funktion von *y* sein könnte, ja man könnte ganz von der Vorstellung absehen, dass der Reiz direkt auf die Grenzschicht des Reizraums wirkt und den Diffusionskoeffizienten verändert, und könnte annehmen,

1) Zeit des „Anklingens“ siehe unten.

dass nur die Steigerung der Konzentration der R-Stoffe diese Veränderung bewirkt.

Für die Wahl der Annahme ist die Übereinstimmung mit den Beobachtungstatsachen maassgebend. Die Prüfung der verschiedenen Möglichkeiten ergab, dass die Beobachtungen am Auge richtig dargestellt werden, wenn man r als Funktion von J und von y darstellt, so dass im Grenzfall, d. h. wenn der Reiz J unendlich lange eingewirkt hat, r dargestellt wird durch den Ausdruck:

$$r = r_0 [1 + k' (y - y_0) \cdot J] \dots \dots \dots (1)$$

Hier bezeichnet r_0 den Wert, den r im Grundumsatz hat, also in unserem Fall 0,1.

Für den Wert $y = y_0$ soll r den Wert r_0 annehmen, daher ist der Ausdruck $(y - y_0)$ einzuführen. y_0 ist = 9,9. Die Beizahl k setzen wir = 0,000012.

Sie ist als das Produkt zweier Beizahlen aufzufassen. Die eine von ihnen misst die Wirkung von J , die andere die Wirkung von y auf die Grösse von r . Wären beide gleich, so müssten sie in unserem Falle beide 0,00346 sein.

Der Ausdruck für den Wert y_∞ , d. h. für den Grenzwert, den y nach unendlich langer Zeit erreicht, lautete, wie früher gezeigt 1):

$$y_\infty = 100 \frac{q}{r(1 + q)} \dots \dots \dots (2)$$

Bisher hatten wir $r = 0,10$ gesetzt. Diesen Wert bezeichnen wir jetzt als r_0 , während für r der Ausdruck $r = 0,1 [1 + 0,000012 (y - 9,9) J]$ einzusetzen ist, so dass wir die Gleichung erhalten:

$$y_\infty = 100 \frac{q}{1 + q} \cdot \frac{1}{0,1 [1 + 0,000012 (y_\infty - 9,9) J]} \dots \dots (3)$$

Den Ausdruck $100 \frac{q}{0,1(1 + q)}$ wollen wir als H bezeichnen, denn er stellt den höchsten Wert dar, den y erreichen würde, wenn $r = r_0 = 0,1$ bliebe.

Wir erhalten dann die Gleichung:

$$y_\infty = \frac{H}{1 + 0,000012 (y_\infty - 9,9) J}$$

oder aufgelöst nach y_∞

$$y_\infty = \frac{-(1 - 0,000119 J) + \sqrt{(1 - 0,000119 J)^2 + 4 \cdot J \cdot H \cdot 0,000012}}{0,000024 J} \dots (4)$$

1) Siehe Bd. 171 S. 210.

Wie früher gezeigt wurde ¹⁾, ist für das menschliche Auge

$$q = 0,01 \left(1 + \frac{y_0}{y} J \right).$$

In dieser Gleichung ist $y_0 = 9,9$.

Den Ausdruck für H haben wir gleichfalls bereits früher entwickelt ²⁾, er ist:

$$H = \frac{(10 - 0,099 J) + \sqrt{(10 - 0,099 J)^2 + 4,04 \cdot 99 \cdot J}}{2,02} \dots (5)$$

b) Die Grenze der Umstimmung.

Um das Beispiel der Umstimmung des menschlichen Auges zu verfolgen, berechnen wir die Tabelle I. Sie enthält im ersten Stabe die Intensität des Reizes in theoretischem Maass, im zweiten den Wert von H , berechnet nach Gleichung 5, im dritten Stabe den Grenzwert y_∞ , der angibt, wie hoch die Konzentration der R -Stoffe nach vollendeter Umstimmung für eine bestimmte Reizintensität ist (berechnet nach Gl. 4), und endlich im letzten Stabe das Verhältnis des Wertes y_∞ zu H .

Tabelle I.

Intensität J in theoretischem Maass	Höchster Wert von y für $r=0,1$ $H=$	Grenzwert von y für $t=\infty$ $y_\infty =$	$y_\infty : H$
0,5	13,49	13,48	0,999
5,0	27,33	27,00	0,995
50,0	72,55	71,50	0,980
100,0	99,05	92,0	0,930
200	135,2	110	0,810
500	202,7	122	0,602
1 000	271,6	117	0,432
2 000	359,3	107	0,300
5 000	500,0	88	0,176
10 000	617,3	74	0,120
20 000	713,0	57	0,080
50 000	853,2	42	0,0495
100 000	915,3	32,9	0,0360
200 000	954,0	25,4	0,0266
500 000	980,7	18,5	0,0190
1 000 000	991,0	15,1	0,0152
2 000 000	995,05	13,1	0,0132
$10 \cdot 10^6$	999,9	10,75	0,0108
$100 \cdot 10^6$	1000	10,0	0,0100

Dieser letzte Wert gibt ein Maass für den Umfang der Umstimmung, und er ist es, den wir mit den Resultaten der Beobachtung

1) Siehe Bd. 171 S. 242.

2) Siehe Bd. 171 S. 242, Gleichung 15.

vergleichen müssen, denn diese geben an, welchen Bruchteil der Helligkeitsempfindung im ersten Moment der Reiz von konstanter Intensität nach langer Zeit noch auslöst.

In der Versuchsreihe, die v. Kries mitteilt, bewirkt der Reiz, dem er die Intensität 1,0 zuschreibt, eine derartige Umstimmung, dass die scheinbare Helligkeit nach 160 Sekunden noch 0,15 der Helligkeit im ersten Augenblick beträgt. Wir wollen annehmen, dass nach 160 Sekunden praktisch die volle Umstimmung erreicht ist, wie sie theoretisch erst nach unendlicher Zeit erreicht werden würde. Ein Reiz, der im Grenzfall eine Umstimmung im Verhältnis 1:0,15 bewirkt, hat nach unserer Tabelle 1 in theoretischem Maass den Zahlenwert 6800. Stellt die Theorie die Verhältnisse richtig dar, so müssen die Werte der Umstimmung, die bei anderen Reizintensitäten beobachtet worden sind, mit den Zahlen übereinstimmen, die für die entsprechenden Intensitäten berechnet worden sind.

Inwieweit dies zutrifft, zeigt die folgende Tabelle 2. Die beobachteten und berechneten Werte für die Grenze der Umstimmung stimmen in befriedigender Weise überein, wie die Vergleichung der beiden letzten Stäbe der Tabelle 2 zeigt.

Tabelle 2.

Reizintensität J		$H =$	$y_{\infty} =$	Grenze der Umstimmung $y_{\infty} : H$	
in willkürlichem Maass nach v. Kries	in theoretischem Maass			berechnet	beobachtet
1,0	6 800	550	82	0,15	0,15
1,95	13 300	663	66,5	0,10	0,09
3,9	26 500	772	52,5	0,068	0,08
34,7	235 000	945	24,0	0,0253	0,03

Wir dürfen also behaupten, dass die Tabelle 1 in der Tat eine getreue Darstellung der Umstimmung nach unendlich langer Zeit ist, eine Darstellung, aus der wir auch für die Reizintensitäten, über die keine Beobachtungen vorliegen, zutreffende Aussagen machen können.

Es ergibt sich danach folgendes Bild von der Abhängigkeit der Umstimmung von der Reizstärke:

Bei schwachen, der Nullschwelle nahen Reizintensitäten ist die Umstimmung unmerklich gering. Sie kann ja erst merklich werden, wenn ihr gesamter Umfang grösser als die Unterschiedsschwelle ist. Die Unterschiedsschwelle beträgt für das menschliche Auge, wie oben gezeigt, 0,99 Einheiten.

Eine eben merkliche Umstimmung wird erst durch einen Reiz von der Intensität $J = 46$ bewirkt. Da die Nullschwelle bei $J = 0,12$ liegt, ist dieser eben merklich umstimmende Reiz 382mal so stark wie der Schwellenreiz.

Der Umfang der Umstimmung, d. h. das Verhältnis $H:y_\infty$ wird immer grösser, je stärker der Reiz ist; dagegen wird der Wert, den y nach vollendeter Umstimmung hat, nur bis zu einer Reizintensität von $J = 500$ grösser, dann aber wieder kleiner.

Bei einem Reiz von $J = 500$, d. h. einem Reiz von der ca. 4200fachen Intensität des Schwellenreizes, erreicht der Wert von y_∞ ein Maximum, oder mit anderen Worten, ein Reiz von der 4200fachen Intensität des Schwellenreizes wirkt nach genügend langer Einwirkung stärker als jeder andere schwächere oder stärkere Reiz.

Wächst die Reizintensität zu sehr hohen Werten an, so tritt eine neue Erscheinung auf: der Wert von y_∞ wird dann so klein, dass

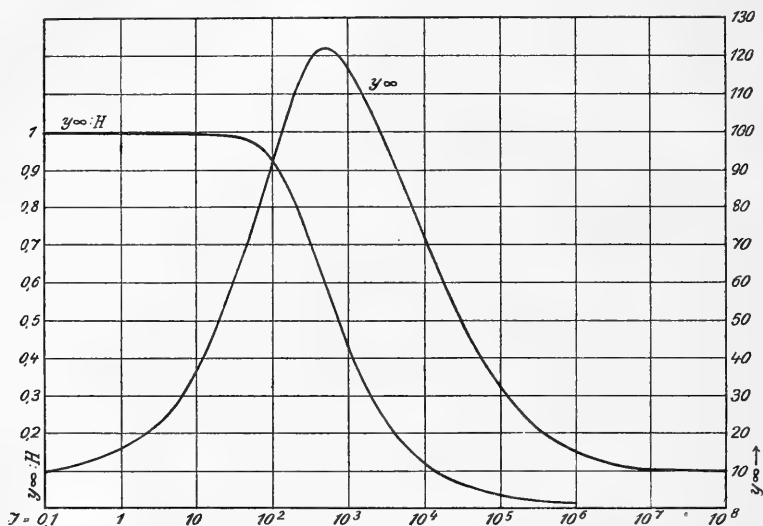


Abb. 1.

er weniger als 0,99 Einheiten von y_0 (in unserem Falle 9,9) verschieden ist; d. h. bei sehr langer Einwirkung eines sehr starken Reizes ist der Zustand vollendeter Umstimmung unmittelbar nicht mehr von dem ungeretzten Zustande zu unterscheiden, es findet keine merkliche Erregung mehr statt. Für das Auge würde dieser Zustand, in dem $y_\infty < (9,9 + 0,99)$, d. h. $< 10,89$ ist, erst bei einer Reizintensität von etwa 9,5 Millionen erreicht werden, d. h. durch einen Reiz, dessen Intensität die des Nullschwellenreizes um das 79000000fache übertrifft. Die Dauerwirkung solcher Reize ist nicht beobachtet und dürfte der Beobachtung unzugänglich sein, da schwere Schädigungen des Auges den Versuch vorher beenden würden.

Die Abb. 1 gibt eine Übersicht über die Umstimmung in ihrer Abhängigkeit von der Reizstärke.

e) Der zeitliche Verlauf der Umstimmung.

Die Umstimmung bedarf, um praktisch vollständig zu werden, einer recht langen Zeit. Erst nach 160 Sekunden ist der Grenzzustand annähernd erreicht.

Die Theorie der Reizvorgänge erfordert auch die Kenntnis des Gesetzes, nach dem sich die Umstimmung ihrem Grenzwerte nähert.

Als Beobachtungsmaterial dient wieder dieselbe Zahlenreihe von v. Kries, deren Endwerte wir eben schon benutzt haben, um das Gesetz der Umstimmung nach beliebig langer Reizdauer aufzustellen.

Die folgende Tabelle 3 enthält die Zahlen. Sie gibt für vier verschiedene Lichtstärken und für Umstimmungszeiten von 3 Sekunden bis 160 Sekunden die scheinbare Helligkeit eines reagierenden Lichtes, ausgedrückt in Bruchteilen der Helligkeit, mit der das Licht im ersten Moment der Darbietung aufgefasst wird.

Tabelle 3.
(Nach v. Kries)¹⁾.

Licht- stärke	Scheinbare Abschwächung nach						
	3	6	10	20	40	80	160
	Sekunden						
1	0,91	0,81	0,66	0,58	0,43	0,23	0,15
1,95	0,86	0,74	0,62	0,52	0,32	0,18	0,09
3,9	0,82	0,71	0,62	0,34	0,21	0,14	0,08
34,7	0,74	0,57	0,42	0,25	0,16	0,08	0,03

Die nächstliegende Annahme über den zeitlichen Verlauf der Umstimmung ist die, dass die Umstimmung um so langsamer erfolgt, je näher sie bereits ihrer Grenze ist. Hatten wir für r als Grenzwert nach unendlich langer Zeit den Ausdruck gefunden:

$$r = 0,1 [1 + 0,000012 (y_{\infty} - 9,9) J],$$

so müssen wir für den Wert, den r nach der Zeit t erreicht, den Ausdruck wählen:

$$r = 0,1 [1 + 0,000012 (y - 9,9) J (1 - e^{-\varphi t})] \dots (6)$$

Hier bedeutet φ eine Beizahl, die eine Funktion von J und y sein muss.

Die Lösung ergibt also auf alle Fälle eine sehr verwickelte und transzendente Gleichung.

1) v. Kries in Nagel's Handb. Bd. III S. 216. 1904.

Man kann sich aber mit einer näherungsweise Lösung helfen. Die tatsächlichen Verhältnisse werden mit hinreichender Genauigkeit dargestellt, wenn man setzt:

$$r = 0,1 \left[1 + 0,000012 \cdot (y_{\infty} - 9,9) J (1 - e^{-\frac{k t}{\sqrt{J(y_{\infty} - 9,9)}}}) \right] \cdot \quad (7)$$

Der Zahlenwert der Beizahl k hängt von der Wahl der Zeiteinheit ab. In den Beobachtungen ist die Zeiteinheit die Sekunde, in unseren Rechnungen dagegen ist es die theoretische Zeiteinheit, deren Länge wir in einer früheren Abhandlung zu $2,2 \sigma$ berechnet haben ¹⁾. Wir rechnen mit dieser theoretischen Zeiteinheit weiter und setzen die

Beizahl $k = 0,013$. Die Werte von $\varphi = \frac{k t}{\sqrt{J(y_{\infty} - 9,9)}}$ sind dann für die Intensitäten, für die wir den Verlauf der Umstimmung durch Beobachtung kennen, die folgenden:

$J = 6\ 800$	und	$y_{\infty} = 82,0$	entspricht	$\varphi = 0,0000185$
$J = 13\ 200$	„	$y_{\infty} = 66,3$	„	$\varphi = 0,0000143$
$J = 26\ 500$	„	$y_{\infty} = 52,5$	„	$\varphi = 0,0000110$
$J = 235\ 000$	„	$y_{\infty} = 24,0$	„	$\varphi = 0,00000682$

Wie gut sich die tatsächlichen Beobachtungen mit diesen Zahlenwerten darstellen lassen, zeigen die folgenden Tabellen 4–7. Sie sind berechnet nach der Gleichung:

$$y = \frac{H}{1 + 0,000012 (y_{\infty} - 9,9) J (1 - \rho^{-\varphi t})} \cdot \cdot \cdot \quad (8)$$

Der Wert von y_{∞} ist nach der oben (S. 373) aufgestellten Gleichung 4 berechnet.

Tabelle 4.

Umstimmung durch einen Reiz $J = 6800$; $H = 550$; $y_{\infty} = 82$.

Zeit in Sekunden t	y berechnet		y beobachtet in Teilen der grössten Helligkeit
	in theoretischem Maass	in Teilen von H	
3	478	0,865	0,91
6	423	0,770	0,81
10	367	0,662	0,66
20	293	0,533	0,58
40	208	0,378	0,43
80	141	0,257	0,23
160	102	0,185	0,15
∞	82	0,150	

1) Siehe dieses Archiv Bd. 171 S. 227 ff.

Tabelle 5.

Umstimmung durch einen Reiz $J=13300$; $H=663$; $y_{\infty}=66,5$.

Zeit in Sekunden t	y berechnet		y beobachtet in Teilen der grössten Helligkeit
	in theoretischem Maass	in Teilen von H	
3	568	0,855	0,86
6	490	0,740	0,74
10	420	0,630	0,62
20	320	0,480	0,52
40	223	0,336	0,32
80	143	0,215	0,18
160	96	0,145	0,09
∞	66,3	0,100	

Tabelle 6.

Umstimmung durch einen Reiz $J=26500$; $H=772$; $y_{\infty}=52,5$.

Zeit in Sekunden t	y berechnet		y beobachtet in Teilen der grössten Helligkeit
	in theoretischem Maass	in Teilen von H	
3	625	0,81	0,82
6	545	0,71	0,71
10	462	0,60	0,62
20	330	0,425	0,34
40	223	0,290	0,21
80	141	0,184	0,14
160	88,5	0,115	0,08
∞	52,5	0,068	

Tabelle 7.

Umstimmung durch einen Reiz $J=235000$; $H=945$; $y_{\infty}=24$.

Zeit in Sekunden t	y berechnet		y beobachtet in Teilen der grössten Helligkeit
	in theoretischem Maass	in Teilen von H	
3	681	0,725	0,74
6	537	0,570	0,57
10	420	0,445	0,42
20	270	0,285	0,25
40	175	0,185	0,16
80	97	0,102	0,08
160	57	0,060	0,03
∞	24	0,0253	

Abb. 2 zeigt bildlich für die grösste und die kleinste der verwendeten Reizstärken die hinreichende Übereinstimmung zwischen der angenäherten Berechnung und der Beobachtung.

Infolge der Verwicklung, die dadurch gegeben ist, dass r nicht nur als Funktion von J , sondern auch als Funktion von y variiert, wurde zwar eine ganz exakte Durchführung der Theorie der Umstimmung unmöglich, aber es gelang doch, eine näherungsweise Lösung zu finden. Wir können sagen, dass die Theorie in befriedigender Weise Rechenschaft gibt von dem zeitlichen Ablauf und von den Grenzzuständen der Umstimmung, wie sie durch Reize verschiedener Stärke bewirkt wird.

Hier berühren sich meine Untersuchungen mit den Ergebnissen einer Arbeit von Harald K. Schjelderup¹⁾, die sich gleichzeitig mit meinen ersten vier Studien zur Theorie der Reizvorgänge im Druck

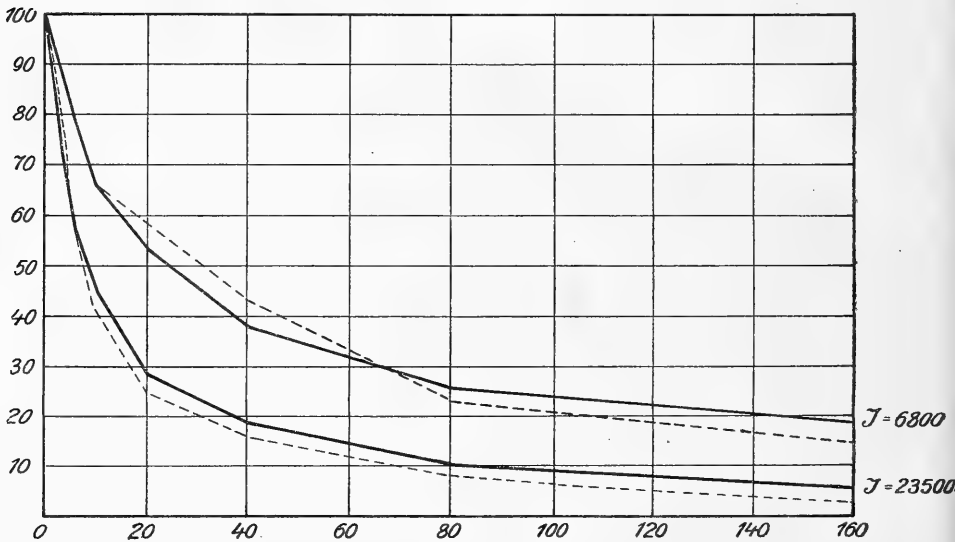


Abb. 2.

befunden hat. Die Grundanschauung des Verfassers, dass die Reize in den Sinnesorganen bestimmte Substanzen zersetzen, dass diese Zersetzung proportional der Reizintensität und der jeweiligen Konzentration der zersetzbaren Stoffe sei, und dass die Nachlieferung dieser Stoffe um so rascher vor sich gehe, je weiter ihre Menge von der Maximalmenge entfernt sei, decken sich vollkommen mit meinen Grundannahmen. Es fehlt aber bei Schjelderup die Berücksichtigung der Diffusion, durch die die Zersetzungsprodukte der sensiblen Stoffe, deren Konzentration maassgebend für die Erregung ist, vom Orte ihrer Entstehung fort diffundieren. Durch die Einführung dieses Momentes

1) Über die Abhängigkeit zwischen Empfindung und Reiz. Zeitschr. f. Psychologie Bd. 80. 1918.

erhalten meine Gleichungen eine viel allgemeinere Anwendbarkeit als die einfachen Exponentialgleichungen, mit denen Schjelderup arbeitet.

Auch die Verwicklung, die sich für das Auge daraus ergibt, dass q und r nicht nur Funktionen von J , sondern auch von y sind, kommt bei der einfacheren Behandlung dieses Autors nicht in Betracht. Seine Darstellung der Umstimmung ist dementsprechend nur eine grob genäherte. Die Abweichungen zwischen Theorie und Beobachtung werden von ihm dadurch erklärt, dass sich im Auge eine grössere Anzahl verschiedener zersetzbarer Substanzen befänden, deren Zersetzungskurven sich übereinander lagern.

Eine solche Annahme scheint näher zu liegen als die meinige, die nur mit einer Art sensibler Stoffe für jedes System arbeitet, denn die Fülle der verschiedenartigen Substanzen, die wir überall in lebenden Gebilden finden, ist ja bekannt. Gerade von dieser Vorstellung der unübersehbaren Mannigfaltigkeit der Einzelprozesse aus sind ja stets die schwersten Einwände gegen die Möglichkeit einer mathematischen Behandlung physiologischer Vorgänge erhoben worden. Man argumentierte so: in den Vorgängen, die wir an lebenden Systemen beobachten, haben wir die Summe der vielen Einzelvorgänge zu sehen, und es ist unmöglich, aus den Beobachtungen die Schar der Unbekannten zu bestimmen, die an allen den einzelnen Vorgängen beteiligt sind. In dieser Art der Betrachtung liegt die Voraussetzung, dass die Einzelprozesse ganz getrennte Ketten von Vorgängen, zum Beispiel von chemischen Reaktionen darstellten, die sich gegenseitig gar nicht beeinflussen, und dass die Erfolge dieser Einzelprozesse sich einfach addieren zu dem erkennbaren Gesamterfolg, den wir beobachten. Auch Schjelderup schreibt die Formel, die der Ausdruck des Erregungsvorganges sein soll, als Summenformel. Wäre diese Anschauung richtig, so hätte in der Tat eine mathematische Behandlung physiologischer Fragen unter der Annahme einfacher physikalisch-chemischer Verhältnisse nur einen sehr problematischen Wert, denn man kann dann jede stetige Kurve, durch die sich die Abhängigkeit eines Lebensvorganges von irgendwelchen Grössen darstellen lässt, dadurch „erklären“, dass man sie aus einer beliebigen Anzahl von Einzelkurven zusammensetzt. Das ist aber eine rein formale Lösung, der man an und für sich keinerlei Wert für die physiologische Forschung zusprechen kann.

Die Grundannahme, von der aus mir eine erspriessliche Anwendung einfacher physikalisch-chemischer Vorstellungen, die in mathematischer Form ausgedrückt werden können, auf die Lebensvorgänge möglich scheint, ist eine ganz andere; es ist die Annahme, dass die Gesamtheit der ungeheuer mannigfaltigen Einzelvorgänge in einem lebenden

System nicht unbeeinflusst nebeneinander herlaufen, sondern ein physikalisch-chemisches System bilden, in dem die einzelnen Stoffarten durch chemische Reaktionen miteinander verknüpft sind und durch Diffusion zueinander gelangen. In einem solchen System wird der Gesamtumsatz nach dem Prinzip der begrenzenden Faktoren geregelt. Für die Form der gesetzmässigen Beziehungen, die wir zwischen Veränderungen an dem System und den Einwirkungen, die sie hervorrufen, erkennen können, ist der langsamste oder der rascheste Vorgang maassgebend. Das kann ein physikalischer Vorgang sein. Zum Beispiel kann die maximale Menge Sauerstoff, die eine lebende Zelle verbraucht, durch die Geschwindigkeit der Diffusion des Sauerstoffs zur Oberfläche der Zelle hin begrenzt sein, ganz gleichgültig, ob nachher in der Zelle eine oder sehr viele verschiedene chemische Substanzen mit diesem Sauerstoff oxydiert werden. Handelt es sich um eine Reihe miteinander verknüpfter chemischer Reaktionen, so beobachten wir im ganzen nur die Geschwindigkeit des langsamsten Vorganges, denn er begrenzt die Geschwindigkeit der rascheren Vorgänge ¹⁾.

Aus diesem Grunde scheint es mir methodisch notwendig, nicht auf die Vielheit der Substanzen als Erklärungsprinzip zurückzugreifen, denn damit kann man alles erklären, und das bedeutet, dass man nichts erklärt. Die Frage ist, ob es gelingt, ein physikalisch-chemisches System zu finden, das zahlenmässig richtig die Erscheinungen abzuleiten gestattet, die ein lebendes System zeigt.

Dass sich in der Tat auf dieser Basis der Verlauf der Umstimmungskurve entwickeln lässt, zeigen meine Ausführungen.

2. Das Anklingen der Erregung.

Die zweite Gruppe von Erscheinungen, die die Gleichungen beschreiben müssen, durch die der Verlauf der Dauererregung dargestellt wird, beziehen sich auf das Anklingen der Erregung.

Einer exakten Durchführung der Theorie, soweit sie sich auf das Menschengewebe bezieht, steht ausser derselben Schwierigkeit, die wir bei der Lehre von der Umstimmung trafen, noch die weitere entgegen, dass für das Auge die Grösse q nicht nur eine Funktion von J , sondern auch von y ist. Wir fanden ja für q den Wert $q = 0,01 \left(1 + \frac{y_0}{y} \cdot J \right)$.

Auch hier greifen wir zu Vereinfachungen und werden zeigen können, dass sich die Beobachtungen, die über das Anklingen vor-

1) Siehe hierzu auch meine Ausführungen über das Prinzip des langsamsten Vorganges, in „Vergleichende Physiologie“. Jena, G. Fischer. 1911.

liegen, durch die vereinfachten Berechnungen qualitativ richtig und quantitativ angenähert darstellen lassen.

Was wir exakt berechnen können, ist der Wert H , die Konzentration, die die Erregungsstoffe erreichen würden, wenn keine Umstimmung stattfände.

Für die angenäherte Berechnung ersetzen wir nun das wirkliche reizbare System, in dem die Reaktionskonstante q sich als Funktion von y ständig ändert, durch ein gedachtes System, in dem q für jede Reizstärke konstant ist und einen solchen Wert hat, dass der Wert von H in diesem System der gleiche wird wie in dem wirklichen System.

Der Verlauf der in dieser Art berechneten Kurve unterscheidet sich von der wirklichen Kurve dadurch, dass sie zuerst weniger steil steigt, dann aber im weiteren Verlauf etwas steiler. Die beiden Kurven schneiden sich also. Die Unterschiede im Verlauf sind in den späteren Momenten des Anklingens nur gering.

Wie diese Rechnung durchzuführen ist, mag ein Beispiel zeigen. Für $J = 100\,000$ hat H den Wert $H = 915,3$. In einem System, in dem $r = 0,1$ ist (in dem also keine Umstimmung stattfindet) und $q = 0,01 (1 + J)$, ist der höchste Wert von y , der nach unendlich langer Zeit erreicht wird:

$$y_{\infty} = \frac{100 q}{0,1 \cdot (1 + q)},$$

dieser Wert soll gleich H (d. h. 915,3) sein, also:

$$915,3 = 1000 \frac{0,01 (1 + J')}{1 + 0,01 (1 + J')}$$

$$J' = 1070.$$

Allgemein ergibt sich für die Berechnung von J' die Gleichung:

$$J' = \frac{1,01 H - 10}{10 - 0,01 H} \dots \dots \dots (9)$$

Nach dieser Gleichung sind die Werte von J' in Tabelle 8 berechnet.

Die Zeit des Anklingens wird nach der allgemeinen Formel berechnet:

$$y = \frac{q}{r (1 + q)} \left[100 + \frac{c \cdot r \cdot e^{-(1+q)t}}{r - 1 - q} + d \cdot e^{-rt} \right].$$

Da in der Nähe der Grenzwerte von y das zweite Glied des Ausdruckes in der Klammer $\frac{c \cdot r \cdot e^{-(1+q)t}}{r - 1 - q}$ verschwindend klein wird, rechnen wir mit der vereinfachten Gleichung:

$$y = \frac{q}{r (1 + q)} (100 + d \cdot e^{-rt}).$$

y hat hierbei stets den Wert $(H - 0,99)$, denn sobald y sich auf 0,99 Einheiten (Grösse der Reizschwelle!) dem Werte H genähert hat, ist das Anklingen beendet. Der letzte Stab der Tabelle 8 enthält die Zeiten des Anklingens in Sekunden.

Tabelle 8.

Reizstärke J	Höchster Wert von y ohne Um- stimmung.	Reduzierte Reizstärke J'	Integra- tionskon- stante d	Zeit des Anklingens	
	H			in theoretischem Maass t	in Sekunden
0,2	10,98	0,111	— 16,98	5,81	0,0124
0,5	13,49	0,367	— 26,7	13,0	0,0286
1,0	15,92	0,618	— 37,9	18,3	0,0404
2,0	19,67	1,01	— 49,5	22,9	0,0502
5,0	27,33	1,81	— 63,6	28,2	0,0622
10,0	36,08	2,74	— 72,5	32,0	0,0704
20,0	48,42	4,04	— 79,5	36,6	0,0805
50,0	72,55	6,82	— 86,3	42,6	0,0940
100	99,05	10,0	— 90,0	44,8	0,0980
200	135,02	14,6	— 92,65	47,5	0,1041
500	202,7	24,5	— 95,50	52,7	0,116
1 000	271,6	36	— 96,35	55,9	0,122
2 000	359,3	55	— 97,24	58,5	0,129
5 000	500,0	99	— 98,02	62,0	0,136
10 000	617,3	159	— 98,40	65,0	0,143
20 000	713,0	247	— 98,61	66,0	0,145
50 000	853,2	580	— 98,84	67,4	0,148
100 000	915,3	1070	— 98,92	68,1	0,150

Nach dieser Berechnung würden also die Zeiten, die das Anklingen erfordert, um so länger sein, je grösser die Reizintensitäten sind, und die Zeiten würden bei niederen Reizintensitäten rasch, dann immer langsamer zunehmen. Die Zeit des Anklingens würde eine Exponentialfunktion der Reizintensität sein.

Diese Forderung der Theorie scheint den experimentellen Erfahrungen durchaus zu widersprechen, denn nach den Bestimmungen, die in der Literatur vorliegen, soll die Zeit des Anklingens mit steigender Reizintensität rasch abnehmen.

Allgemeine Gültigkeit kann dieses Ergebnis aber zweifellos nicht beanspruchen, denn von den schwächsten wirksamen Reizen angefangen, muss man zunächst auf alle Fälle ein Gebiet erwarten, in dem das Anklingen um so länger dauert, je stärker der Reiz ist, denn für den eben wirksamen Reiz (Nullschwelle) ist die Zeit des Anklingens gleich Null. Eine eben merkliche Empfindung tritt als solche über die Schwelle und wird nicht stärker.

In der bisher entwickelten Theorie des Anklingens ist die Umstimmung nicht berücksichtigt. Es liegt nahe, daran zu denken,

dass durch sie die Zeit des Anklingens für stärkere Reize kürzer wird. Ob diese Annahme ausreicht, um die Beobachtungen darzustellen, lässt sich leicht entscheiden.

Nach der Theorie der Umstimmung, wie sie oben entwickelt wurde, muss die Konzentration der R -Stoffe zunächst rasch steigen, einen Gipfelpunkt erreichen und dann langsam fallen. Das Anklingen ist beendet, wenn sich die Konzentration der R -Stoffe bis auf 0,99 Einheiten dem Gipfelpunkte genähert hat.

Um diesen Zeitpunkt zu berechnen, geht man am einfachsten so vor, dass man die Zeiten berechnet, nach denen y einen bestimmten prozentualen Teil der Grenzhöhe H erreicht hat, unter der Voraussetzung, dass keine Umstimmung stattfindet. Dass man ferner die Zeiten berechnet, innerhalb deren infolge der Umstimmung der Wert von H um 1% abnimmt. Eine genügend angenäherte Lösung der gestellten Frage bekommt man dann durch eine zeichnerische Darstellung der Verhältnisse, da man die kleinen Kurvenstücke, um die es sich hier handelt, ohne merklichen Fehler als gerade Linien ansehen kann.

Bei der Berücksichtigung der Umstimmung verfährt man so, dass man annimmt, der höchste Wert, den y ohne Umstimmung erreichen würde, der Wert H , sei schon bei $t = 0$ erreicht, und nun setze sogleich die Umstimmung ein.

Die Zeit, innerhalb deren infolge der Umstimmung der Wert von H um 1% abnimmt, ist zu berechnen aus der Gleichung:

$$y = H [1 + 0,000012 (y_{\infty} - y_0) J (1 - e^{-\varphi t})]^{-1} \dots (10)$$

Wenn H um 1% verkleinert werden soll, so muss der Ausdruck $0,000012 (y_{\infty} - 9,9) J (1 - e^{-\varphi t}) = 0,01$ werden.

Für $J = 6800$ und $y_{\infty} = 82$ fanden wir $\varphi = 0,0000185^1$, und wir erhalten zur Berechnung von t die Gleichung:

$$0,01 = 5,9 (1 - e^{-0,0000185 t}),$$

aus der folgt: $t = 91$ oder in Sekunden ausgedrückt = 0,2 Sekunden.

In derselben Weise berechnen sich die 1%-Zeiten für:

$$\begin{aligned} J = 13200 \text{ und } y_{\infty} = 66,3 \text{ bei } \varphi = 0,0000143; \quad t = 75,0 = 0,165 \text{ Sek.} \\ J = 26500 \quad \text{,,} \quad y_{\infty} = 52,5 \quad \text{,,} \quad \varphi = 0,0000110; \quad t = 64,0 = 0,141 \quad \text{,,} \\ J = 235000 \quad \text{,,} \quad y_{\infty} = 24,0 \quad \text{,,} \quad \varphi = 0,00000682; \quad t = 39,8 = 0,0872 \quad \text{,,} \end{aligned}$$

Die Zeiten, in denen im Anklingen ohne Berücksichtigung der Umstimmung bzw. 97, 98 oder 99% des Wertes H erreicht werden würden, ergeben sich aus der Gleichung:

$$y = 0,01 H (100 + d \cdot e^{-0,1 t}) \dots (11)$$

1) Siehe oben S. 378.

Danach werden erreicht:

0,97 <i>H</i>	nach	34,9 <i>t</i>	= 0,0768	Sekunden,
0,98 <i>H</i>	„	39,0 <i>t</i>	= 0,0860	„
0,99 <i>H</i>	„	45,8 <i>t</i>	= 0,1010	„
0,995 <i>H</i>	„	52,8 <i>t</i>	= 0,1160	„
0,9975 <i>H</i>	„	59,8 <i>t</i>	= 0,1318	„

Mit Hilfe dieser Zahlen können wir den Verlauf der Kurve der Dauererregung in der Nähe ihres Gipfels bestimmen.

Es sind drei Zeitpunkte, die uns wichtig sind: die Zeit, nach der der Gipfelpunkt der Kurve erreicht wird, und die Zeiten, in denen der Wert von *y* (die Ordinate der Kurve) um 0,99 Einheiten kleiner ist als auf der Gipfelhöhe. Es gibt für alle stärkeren Reize zwei solche Zeitpunkte. Der eine wird im Anklingen erreicht, der zweite bei der Umstimmung. Zwischen diesen beiden Zeitpunkten ist die Konzentration der Erregungsstoffe nicht merklich von der Konzentration im Gipfel der Kurve verschieden, denn der Unterschied ist $< 0,99$, d. h. kleiner als die Unterschiedsschwelle. Da wir die Erregung proportional der Konzentration der Erregungsstoffe setzen, ist demnach zwischen diesen beiden Punkten die Erregung praktisch konstant, da die Unterschiede unmerklich sind.

In den beiden folgenden Tabellen 9 und 10 sind die erforderlichen Zahlen berechnet.

Tabelle 9 gibt die Daten, die zur Berechnung der Zeit notwendig sind, innerhalb deren durch die Umstimmung *H* um 1% verkleinert wird. Diese 1%-Zeiten sind in den beiden letzten Stäben der Tabelle 9 in theoretischem Maass und in Sekunden angegeben.

Tabelle 9.

Reiz- intensität	Grösste Konzentration der <i>R</i> -Stoffe	Wert von <i>y</i> nach voll- endet. Um- stimmung	Zeitfaktor der Um- stimmung	1% Zeit	
				in theore- tischem Maass	in Sekunden
<i>J</i>	<i>H</i>	<i>J</i> _∞	<i>φ</i>	<i>t</i> =	
200	135,20	110,0	0,000112	570	1,26
500	202,7	122	0,0000548	260	0,571
1 000	271,6	117	0,0000397	187	0,411
2 000	359,3	107	0,0000295	145	0,318
6 800	550,0	82	0,0000185	91	0,200
13 300	663	66,5	0,0000143	75	0,165
26 500	772	52,5	0,0000110	64	0,141
235 000	945	24,0	0,00000682	39,8	0,0872
1 000 000	991,0	15,1	0,00000570	28,4	0,0624

Tabelle 10.

Reiz- intensität J	Grösste wirklich er- reichte Höhe von y y_{\max}	Zeit in theoretischem Maass, nach der			Zeit, nach der die Ab- nahme merkbar wird, in Sekunden
		das An- klingen be- endet ist	der Gipfel- punkt er- reicht ist	die Ab- nahme merkbar ist	
200	135,1	49	126	660	1,45
500	202,2	52	63,6	195	0,43
1 000	270,76	51	58,5	123	0,272
2 000	357,9	50,5	55,6	97	0,213
6 800	546,9	49,5	54,0	68	0,150
13 300	658,2	49,0	53,0	64	0,141
26 500	766,05	47,0	49,0	57	0,126
235 000	934,25	44,0	45,0	49,5	0,109
1 000 000	976,25	41,7	42,4	45,0	0,099

Tabelle 10 enthält im zweiten Stabe die Werte, die y im Maximum erreicht. Diese Werte bleiben um so weiter hinter den Werten von H zurück, je höher die Reizintensitäten sind. In den Stäben 3—5 sind die Zeiten angegeben, nach denen die Erregung sich im Anklingen bis auf den Schwellenwert der Erregungshöhe nähert, dann die Zeiten der Gipfelhöhe der Kurve und endlich die Zeiten, nach denen y um den Schwellenwert abgesunken ist. Im letzten Stabe ist die Zeit bis zur eben merklichen Abnahme der Erregung in Sekunden umgerechnet.

Der dritte Stab dieser Tabelle gibt also die Zeiten des Anklingens unter Berücksichtigung der Umstimmung. Wie die Zahlen zeigen, nimmt in der Tat diese Zeit bei Reizintensitäten, die höher als 500 sind, mit wachsender Reizstärke ab. Die Abnahme erfolgt aber sehr langsam. Beträgt bei $J = 500$ die Zeit des Anklingens 52 t oder 0,114 Sekunden, so ist sie bei $J = 10^6$ erst auf 41,7 t oder 0,092 Sekunden gesunken.

Verglichen mit den Angaben Exner's ¹⁾ über die Zeiten des Anklingens verschieden starker Reize, können diese Ergebnisse nicht als in Übereinstimmung mit der Erfahrung bezeichnet werden.

Exner gibt als Dauer des Anklingens für Reize, die so stark sind, dass sie in kurzer Zeit eine merkliche Umstimmung bewirken, folgende Zeiten:

1) Sigmund Exner, Über die zu einer Gesichtswahrnehmung nötige Zeit. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien, math.-mat. Kl. Bd. 58, II. Abt. S. 601—632. 1868.

Reizstärke 1:	Zeit des Anklingens	0,2873	Sekunden,
„ 2:	„ „ „	0,2460	„
„ 4:	„ „ „	0,2000	„
„ 8:	„ „ „	0,1508	„

Einen solchen Einfluss der Reizstärke auf die Zeit des Anklingens vermag die Theorie nicht zu erklären, und ausserdem ist die längste Zeit des Anklingens nach der Theorie kürzer als die kürzeste Zeit, die Exner findet.

Bedeutet diese Unstimmigkeit wirklich ein Versagen der Theorie? Ich glaube nicht. Exner bestimmt zwei Zeitpunkte: den Augenblick, in dem ein anklingender Reiz (zweiter Reiz) eben noch schwächer erscheint als ein Vergleichsreiz (erster Reiz), der 17–18 σ vor ihm einzuwirken begonnen hat, und den Augenblick, in dem der zweite Reiz eben merklich stärker erscheint als der erste, dessen Helligkeit infolge der Umstimmung schon abnimmt. Dieser zweite Punkt bedeutet also den ersten überhaupt feststellbaren Punkt der Umstimmungskurve. Aber auch der erste Punkt stellt gar nicht den Augenblick dar, den wir als das Ende des Anklingens definierten, vielmehr einen Punkt, der mehr oder weniger weit jenseits des Gipfelpunktes der Erregungskurve liegt und überhaupt keinen ausgezeichneten Punkt der Erregungskurve darstellt.

Der Theorie kann also diesen Angaben gegenüber nur die Aufgabe erwachsen, den Nachweis zu erbringen, dass der einzige scharf definierte Punkt der Erregungskurve, den Exner bestimmt, sich aus ihr ableiten lässt. Dieser Punkt ist, wie betont, der erste feststellbare Punkt der Umstimmungskurve und hat mit dem Anklingen nichts zu tun. Über seine Lage gibt nun in der Tat die Theorie vollkommen Rechenschaft.

Zweierlei ist ohne weiteres klar: die Zeiten bis zur eben merklichen Abnahme der Erregung müssen immer länger sein als die Zeiten des Anklingens, und diese Zeiten müssen stark von der Reizstärke abhängen, denn für die Reizstärke $J = 46$ wird die Zeit bis zur eben merklichen Abnahme der Erregung durch die Umstimmung unendlich lang! Wir hatten ja oben (S. 375) festgestellt, dass für diese und alle schwächeren Reizintensitäten die Umstimmung überhaupt nicht mehr merklich wird.

Wie aus dem letzten Stabe der Tabelle 10 zu ersehen ist, nimmt tatsächlich die Zeit bis zur eben merklichen Umstimmung rasch mit steigender Reizstärke ab, und wenn wir annehmen, dass die Stärke des Reizes, den Exner als Einheit nimmt, in theoretischem Maass den Wert $J = 1000$ hat, so erhalten wir für diese wie für die höheren Reizstärken gute Übereinstimmung zwischen Beobachtung und Rechnung, wie die folgende Tabelle 11 zeigt.

Tabelle 11.

Reizstärke		Zeit bis zur eben merklichen Abnahme der Erregung	
theoretisch $J =$	nach Exner	berechnet	beobachtet
1000	1	0,300	0,2984
2000	2	0,242	0,2603
4000	4	0,200	0,2063
8000	8	0,158	0,1555

Abb. 3 erläutert bildlich die Abhängigkeit der Zeit, innerhalb deren die Abnahme der Erregung merklich wird, von der Reizstärke. Als Abszissen sind die Reizintensitäten in logarithmischem Maassstab aufgetragen, als Ordinaten die Zeiten bis zur eben merklichen Umstimmung in theoretischen Einheiten.

Können wir hienach Exner's Angaben als theoretisch aufgeklärt ansehen, so bleiben noch eine Anzahl weiterer Bestimmungen über das Anklingen der Reizwirkung übrig, mit denen sich die Theorie abfinden muss. Es sind die Angaben von Martius¹⁾. Seine Zahlen unterscheiden

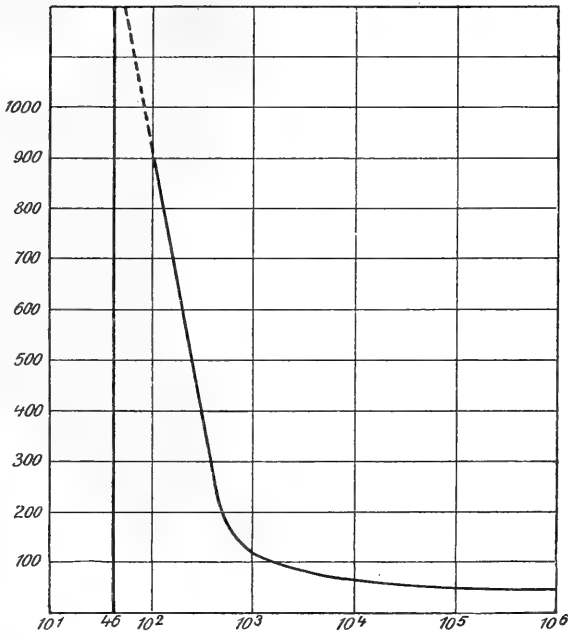


Abb. 3.

sich von denen Exner's zunächst durchgängig dadurch, dass sie viel kleiner sind, und Martius betont auch besonders, dass ihm so lange Zeiten, wie Exner sie für das Anklingen der Erregung findet, nicht möglich erscheinen. Hierin stimmen wir Martius zu.

1) Götz Martius, Über die Dauer der Lichtempfindungen. Beiträge zur Psychologie und Philosophie Bd. 1 S. 275—366. 1902.

Seine Untersuchungen wurden in der Weise durchgeführt, dass ein Vergleichsreiz dauernd einwirkte und nun festgestellt wurde, wie lange ein anderer Reiz von derselben oder einer grösseren Stärke einwirken musste, um ebenso hell zu erscheinen wie der Vergleichsreiz. Es wurde weder auf einen bestimmten Adaptationszustand des Auges geachtet, noch angegeben, wie lange der „dauernd“ wirkende Vergleichsreiz eingewirkt hatte in dem Moment, in dem die Wirkungsgleichheit mit dem anklingenden Reiz festgestellt wurde.

Es ergeben sich, wie leicht zu erkennen, für die experimentelle Feststellung der Zeit des Anklingens ganz eigenartige Schwierigkeiten. Die sinnliche Feststellung wird immer darin bestehen, dass zwei Reize verglichen werden, von denen der eine sich im Anklingen befindet. Anzugeben ist, wie lange der anklingende Reiz einwirken muss, um ebenso hell zu erscheinen wie der Vergleichsreiz. Könnten wir die Helligkeit des Vergleichsreizes konstant halten, so wären die Verhältnisse leicht zu übersehen. Diese Forderung können wir aber gerade

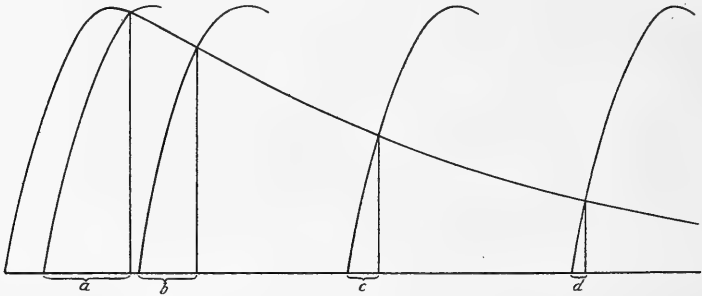


Abb. 4.

nicht erfüllen. Nur ganz schwache Reize bewirken, wie oben gezeigt wurde, keine merkliche Umstimmung, alle stärkeren Reize stimmen das Auge um, d. h. ihre Helligkeit nimmt mit der Zeit ab. Lasse ich also den Vergleichsreiz dauernd einwirken und bestimme die Zeit, während deren ein Reiz von der gleichen Intensität einwirken muss, um ebenso hell zu erscheinen wie der Vergleichsreiz in dem gegebenen Augenblick, so gibt mir die Beobachtung etwas ganz anderes als die Zeit des Anklingens. Sie gibt die Zeit, innerhalb deren der Reiz einen gewissen Bruchteil der grössten Helligkeitsempfindung hervorruft. Abb. 4 erläutert leicht in übertriebener Weise, was in den Versuchen von Martius bestimmt worden ist.

Wie wir oben sahen, beginnt die Umstimmung schon bei Reizen merklich zu werden, deren theoretische Intensität $J = 46$ ist. Die Beobachtungen, die die Zeit des Anklingens feststellen sollten, sind bisher durchweg bei weit höheren Reizstärken ausgeführt worden.

Wir dürfen also nicht erwarten, in den Beobachtungen die Bestätigung unserer Rechnungen über das Anklingen zu finden. Trotzdem können wir zeigen, dass die Theorie des zeitlichen Verlaufs der Dauererregung vollständig ist, dass also auch ihre Angaben über das Anklingen richtig sein müssen. Um diesen Nachweis zu erbringen, müssen wir zeigen, welche Beobachtungen die Theorie fordert, wenn die Versuche so angeordnet werden, dass sie die Zeit angeben, während welcher ein Reiz einwirken muss, um die gleiche Helligkeitsempfindung auszulösen, die der gleiche Reiz bei einer Einwirkung von bestimmter längerer Dauer hervorruft.

Wir können mit der Betrachtung des Grenzfalles beginnen: Ein Vergleichsreiz wirke unendlich lange ein (d. h. praktisch etwa 3 Minuten). Er bewirkt dann volle Umstimmung. Es soll angegeben werden, wie lange ein Reiz von derselben Stärke einwirken muss, um die Helligkeitsempfindung auszulösen, die der Vergleichsreiz nach vollendeter Umstimmung noch auslöst.

Die Berechnung ist in Tabelle 12 durchgeführt. Sie gestaltet sich ganz einfach, wie an einem Beispiel gezeigt werden mag.

Tabelle 12.

Reizintensität		Wirkung nach vollendeter Umstimmung y_{∞}	Integrationskonstanten		Zeit, bis im Anklingen durch J der Wert y_{∞} erreicht ist	
theoretisch J	reduziert J'		c	d	in theoretischem Maass t	in Sekunden
50	6,82	71,5	6,74	— 85,57	40,3	0,0890
100	10,0	86,0	9,89	— 89,02	25,4	0,0560
200	14,6	110	14,44	— 91,32	15,8	0,0348
500	24,5	122	24,25	— 93,10	8,5	0,0188
1 000	36	117	35,63	— 93,56	4,94	0,0109
2 000	55	107	54,44	— 93,76	2,92	0,00642
8 000	99	88	98,0	— 92,89	1,3	0,00286
10 000	159	74	157,4	— 92,90	0,62	0,00136

Der Reiz $J = 100$ ist — wie oben gezeigt wurde — zu ersetzen durch einen Reiz $J' = 10,0$, der in einem System, in dem $q = 0,01 (1 + J')$ ist, denselben Wert von H ($H = 99,05$) erzeugt, wie ihn $J = 100$ im menschlichen Auge erzeugt. Unter der Wirkung des Reizes $J = 100$ sinkt bei Dauerreizung der Wert von y bis auf 92. Es ist zu berechnen, nach welcher Zeit $J' = 10$ den Wert von y auf 92 bringt. Die Formel für diese Rechnung ist:

$$92 = \frac{0,11}{0,1 \cdot 1,11} \left(100 + \frac{c \cdot 0,1 \cdot e^{-1,11 t}}{0,1 - 1,11} + d \cdot e^{-0,1 t} \right).$$

Die Integrationskonstanten sind $c = 9,89$, $d = -89,2$. Es folgt also:

$$92,92 = 100 - 0,98 \cdot e^{-1,11 t} - 89,02 \cdot e^{-0,1 t}$$

Da der Ausdruck $0,98 \cdot e^{-1,11 t}$ verschwindend klein wird, vereinfacht sich die Gleichung in:

$$7,08 = 89,02 \cdot e^{-0,1 t}$$

$$t = 25,4.$$

Da die theoretische Zeiteinheit $2,2 \sigma$ beträgt, so ist der gesuchte Zeitwert = 0,0560 Sekunden.

Der letzte Stab der Tabelle 12 zeigt, dass die Zeit des Anklingens mit wachsender Reizstärke sehr rasch abnimmt, wenn man Vergleichsreize verwendet, die unendlich lange eingewirkt, d. h. vollständige Umstimmung hervorgerufen haben.

Wir haben jetzt alle Daten zu einer vollständigen Theorie des Anklingens beisammen. In übersichtlicher Weise zeigt Abb. 5, welche Beobachtungen die Theorie vorhersagt. In der Abb. 5 sind als Abszissen die Reizintensitäten in logarithmischem Maassstabe aufgetragen, als Ordinaten die Zeiten des Anklingens in theoretischen Zeiteinheiten.

Bei schwachen Reizen, die noch keine merkliche Umstimmung bewirken, muss die Zeit des Anklingens mit wachsender Reizstärke zunehmen. Dies zeigt das Kurvenstück $A-B$. Vom Punkte C an, der einer Reizstärke von $J = 46$ entspricht, macht sich die Umstimmung geltend.

Könnten wir Versuchsbedingungen schaffen, unter denen der anklingende Reiz gerade dann dem Vergleichsreize gleich erscheint, wenn dieser seinen höchsten Wert (y_{\max}) erreicht, so würde das Kurvenstück $C-D$ die Zeiten des Anklingens geben. Das Anklingen würde dann bei $J = 500$ die längste überhaupt mögliche Zeit erfordern, nämlich $t = 52$ oder 0,1148 Sekunden, und würde bei grösseren Reizstärken langsam abnehmen.

Ganz anders gestaltet sich die Sache, wenn der Vergleichsreiz so lange eingewirkt hat, dass er seine umstimmende Wirkung voll entwickelt hat. Die Beobachtungen, die dann zu erwarten sind, zeigt das Kurvenstück $B-E$. Es ist leicht zu ersehen, dass bei dieser Art der Beobachtung die Zeit des Anklingens bzw. die Zeit, die man so bezeichnet hat, sehr rasch mit wachsender Reizstärke abnimmt. Die längste Zeit des Anklingens, die man bei einer solchen Versuchsanordnung erhalten kann, beträgt $41,0 t = 0,0904$ Sekunden, und zwar erfordert ein Reiz von der Stärke $J = 46,8$ diese Zeit.

Die Versuche, die tatsächlich ausgeführt sind, entsprechen weder den Bedingungen des einen noch des anderen Grenzfalles. Wir können zunächst von ihnen nur das eine sagen, dass die Werte für die Zeit

des Anklingens, die sie ergeben, zwischen den Kurvenstücken BE und CD liegen müssen, soweit sie sich auf Reize beziehen, die stärker als 46 sind. Für schwächere Reize spielt die verschiedene Art der Beobachtung keine Rolle, aber für sie liegen Beobachtungen überhaupt nicht vor.

Bemerkenswert ist, dass Martius als längste Zeit des Anklingens 0,089 (für Deetjen) und 0,093 Sekunden (für Martius) fand, also

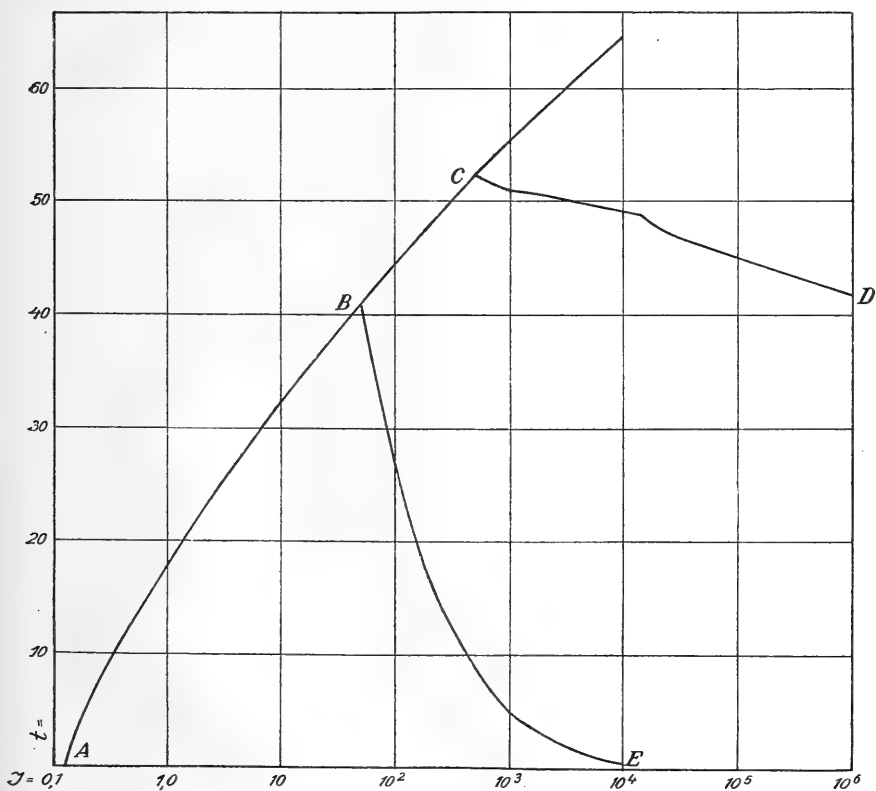


Abb. 5.

gerade den Wert (0,0904 Sekunden), den wir als längsten möglichen Wert für $J = 46$ angaben, wenn der Vergleichsreiz seine umstimmende Wirkung entfalten kann. Der Reiz, mit dem Martius diese Zeit erhielt, war der schwächste, den er verwendete, und er war so schwach, dass eine Halbierung nicht mehr möglich war, da sonst der Eindruck zu schwach wurde.

Bei so schwachen Reizen spielt die Umstimmung noch keine besondere Rolle, denn für einen Reiz $J = 50$ ist bei voller Umstimmung

die Zeit des Anklingens immer noch $t = 40,3$ oder $0,089$ Sekunden, also kaum merklich gegenüber dem theoretischen Maximum verkürzt. Es ist klar, dass wir alle Zahlen erhalten können, die Martius über das Anklingen angibt, denn sie liegen alle zwischen den beiden Kurvenstücken BE und CD . Da aber bei den Versuchen niemals angegeben ist, wie lange der Vergleichsreiz gewirkt hat, können die Beobachtungen nicht zur Bestätigung der Theorie herangezogen werden.

Nehmen wir an, dass der schwächste Reiz, mit dem Martius gearbeitet hat, $J = 50$ war, und dass unsere Theorie zahlenmässig richtig ist, so können wir angeben, wie lange er seinen Vergleichsreiz in den einzelnen Bestimmungen hat einwirken lassen. Wie die folgende Tabelle 13 zeigt, würde die Beobachtung meist nur einige Sekunden erfordert haben, nur für $J = 1600$ ergibt sich die lange Darbietungszeit von $43,2$ Sekunden.

Tabelle 13.

Reizstärke J	Zeit des „Anklingens“		y nach der Zeit	H	Zeit, nach der der Vergleichsreiz durch die Um- stimmung dem Werte y (Stab 4) entspricht in Sekunden
	nach Martius Sek.	theore- tisch t	t		
100	0,079	36	96,5	99,05	4,5
200	0,068	31	129	135,02	17,4
400	0,055	25	167	180	5,5
800	0,036	16,4	199	244,2	8,1
1600	0,012	5,44	147	324,2	43,2

Wenn es nur die Absicht dieser Untersuchungen wäre, durch irgendwelche Formeln die Zahlen von Beobachtungsreihen mehr oder minder angenähert darzustellen, so wären die Ergebnisse des letzten Abschnitts sehr wenig befriedigend. Es handelt sich aber um etwas ganz anderes! Es handelt sich darum, mit Hilfe der Theorie Kritik an Beobachtungen zu üben.

Unsere Theorie, die auf Anschauungen begründet ist, die physikalisch-chemisch und physiologisch sehr naheliegend sind, ja nach dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse als zwingend bezeichnet werden müssen, hat sich bereits in ihrer Anwendung auf einige Grundfragen der Lehre von den Reizwirkungen bewährt. Es war ja auf Grund dieser Theorie möglich, die Lehre von der Nullschwelle und von den Unterschiedsschwellen zu klären, es gelang die Darstellung der Verhältnisse der Umstimmung, und zwar in ihrem ganzen Verlauf vom ersten nachweisbaren Punkte der Umstimmung an bis zum Grenz- zustande, der nach beliebig langer Zeit erreicht wird. Nach solchen

Erfolgen darf die Theorie gegenüber den Beobachtungstatsachen eine selbständige Stellung einnehmen und Kritik an ihnen üben.

Wir kamen nun auf Grund einer solchen kritischen Betrachtung zu dem Ergebnis, dass über die Frage, wie lange es dauert, bis eine Erregung nicht mehr merklich von der stärksten Erregung verschieden ist, die der betreffende Reiz überhaupt hervorzubringen vermag, überhaupt keine Beobachtungen vorliegen.

Die Methode, mit der Martius diese Frage sowohl als auch den ganzen Verlauf des Ansteigens der Erregung im Beginn einer Dauerreizung zu verfolgen gesucht hat, bedarf einer Vervollständigung. Es muss zur Ermittlung des Punktes der Erregungskurve, der in den einzelnen Versuchen tatsächlich beobachtet wird, zunächst eine Eichkurve des Vergleichsreizes aufgenommen werden, aus der zu ersehen ist, wie seine Helligkeit mit der Zeit abnimmt. Es muss dann ferner bei jedem Versuch, in dem Wirkungsähnlichkeit zwischen dem anklingenden Reiz und dem Vergleichsreiz festgestellt wird, nicht nur die Einwirkungsdauer des anklingenden Reizes genau gemessen werden, sondern auch die des Vergleichsreizes. Endlich müssen die Beobachtungen bei einem bestimmten Zustande der Dunkeladaptation ausgeführt werden.

Über alle Versuchsergebnisse, die mit einer solchen Methodik gewonnen werden können, gestattet die Theorie ganz bestimmte Voraussetzungen, so dass die Durchführung der Versuche ein guter Prüfstein für ihre Leistungsfähigkeit sein wird.

Um die bisherigen Leistungen der Theorie in das rechte Licht zu rücken, muss noch auf einen Punkt hingewiesen werden: Exner's Beobachtungen über den ersten feststellbaren Punkt der Umstimmungskurve konnten richtig abgeleitet werden, wenn als Länge der theoretischen Zeiteinheit der Wert von $2,2 \sigma$ eingesetzt wurde. Die Länge dieser Zeiteinheit ist aus Beobachtungen berechnet, die v. Kries über die Reizstärke, die eine eben merkliche Erregung am dunkeladaptierten Auge hervorruft, und ihre Abhängigkeit von der Reizezeit angestellt hat ¹⁾. Das sind Beobachtungen, die auf einem ganz anderen Gebiet zu liegen scheinen als Exner's Versuche über den Beginn der Umstimmung, und trotzdem bewährt sich die dort ermittelte Länge der theoretischen Zeiteinheit. Gewiss ein schöner Beweis dafür, dass die Theorie wesentliche Zusammenhänge des Geschehens in den reizbaren Systemen richtig erfasst hat.

3. Zusammenfassung.

Es ist also jetzt für das menschliche Auge die Aufgabe gelöst, die darin bestand, eine Gleichung zu finden, in der die jeweilige Kon-

1) Siehe dieses Archiv Bd. 171.

zentration der R -Stoffe als Funktion der Reizintensität J , der Zeit t und des jeweiligen Zustandes des reizbaren Systems (ausgedrückt durch y) erscheint. Die Grundgleichung der Theorie der Reizvorgänge (Gl. 6 in Abhandl. I S. 213) hat sich bewährt, nachdem eine Reihe von Erweiterungen an ihr vorgenommen worden sind. Zusammenfassend können wir sagen: die jeweilige Konzentration der Erregungsstoffe (R -Stoffe), d. h. die Grösse y , wird für das menschliche Auge dargestellt durch die folgende Gleichung:

$$y = \frac{q}{r(1+q)} \left(100 + \frac{c \cdot r \cdot e^{-(1+q)t}}{r-1-q} + d \cdot e^{-rt} \right) \dots \dots (1)$$

wenn wir setzen:

$$q = q_0 \left(1 + \frac{y_0}{y} \cdot J \right) \dots \dots \dots (2)$$

$$r = r_0 [1 + k' (y_\infty - y_0) \cdot J (1 - e^{-\varphi t})] \dots \dots \dots (3)$$

$$\varphi = \frac{k''}{\sqrt{J (y_\infty - y_0)}} \dots \dots \dots (4)$$

Alle Beobachtungen über die Wirkung von Dauerreizen werden richtig dargestellt, wenn man setzt:

$$q_0 = 0,01; \quad r_0 = 0,1; \quad k' = 0,000012; \quad k'' = 0,013.$$

Wenn $q_0 = 0,01$ und $r_0 = 0,1$ ist, so ist $y_0 = 9,9$.

Die Gleichungen 2–4 nehmen also folgende Gestalt an:

$$q = 0,01 \left(1 + \frac{9,9}{y} \cdot J \right)$$

$$r = 0,1 [1 + 0,000012 (y_\infty - 9,9) J (1 - e^{-\varphi t})]$$

$$\varphi = \frac{0,013}{\sqrt{J (y_\infty - 9,9)}}$$

Die Integrationskonstante c ergibt sich aus der Gleichung:

$$c = x_0 (1 + q) - 100 \dots \dots \dots (5)$$

und da $x_0 = 99$ ist, aus der Gleichung:

$$c = 99 \left[1 + 0,01 \left(1 + \frac{9,9}{y} \cdot J \right) \right] - 100.$$

Die Integrationskonstante d ergibt sich aus Gl. 1, wenn man in ihr $y = 9,9$ und $t = 0$ setzt.

Soll der Verlauf der Erregung nicht vom Zustande völliger Dunkeladaptation aus verfolgt werden, so ändern sich die Werte für x_0 und y_0 und damit auch die der beiden Integrationskonstanten c und d .

Die Gl. 1, durch die die Grösse y dargestellt wird, ist transzendent. Ihre Auflösung ist nur durch Probieren zu gewinnen, sie stellt eine Kurvenschar dar, von der jede Einzelkurve die Verhältnisse bei einer bestimmten Reizintensität gibt. Jede Kurve steigt rasch an, erreicht einen Gipfelpunkt und fällt dann sehr langsam ab.

Die Gipfelhöhe steigt mit steigender Reizintensität.

Die Zeit nach Beginn der Reizung, in der die Gipfelhöhe erreicht wird, wächst zunächst mit steigender Reizintensität und nimmt dann langsam ab.

Der Endwert, dem die Kurve nach unendlich langer Zeit zustrebt, nimmt zunächst mit steigender Reizintensität zu, erreicht für $J = 500$ (etwa) ein Maximum und fällt dann. Er wird schliesslich bei den höchsten Reizintensitäten kleiner als der Endwert bei Nullschwellenreizung.

Die Zeiteinheit in der Gleichung ist (beim menschlichen Auge) $2,2 \sigma$, die Schwelle wird erreicht, wenn y um $0,99$ Einheiten wächst.

Die Gleichung gestattet zahlenmässig richtig abzuleiten:

1. die Zeiten, die bei jeder Reizintensität nötig sind, um eine Nullschwellenreizung zu bewirken;
2. die Grösse der Unterschiedsschwellen für beliebige Reizintensitäten;
3. den zeitlichen Verlauf der Umstimmung durch Reize beliebiger Stärke, von dem ersten feststellbaren Punkt der Umstimmungskurve an bis zum Grenzzustand vollendeter Umstimmung.

Die Gleichung gestattet ferner eine Kritik an den Beobachtungen über das Anklingen der Erregung und Vorhersagen über die Erscheinungen, die hier zu beobachten sein werden, wenn auf die Punkte geachtet wird, deren Wichtigkeit für den Ausfall der Beobachtungen aus der Theorie hervorgeht.

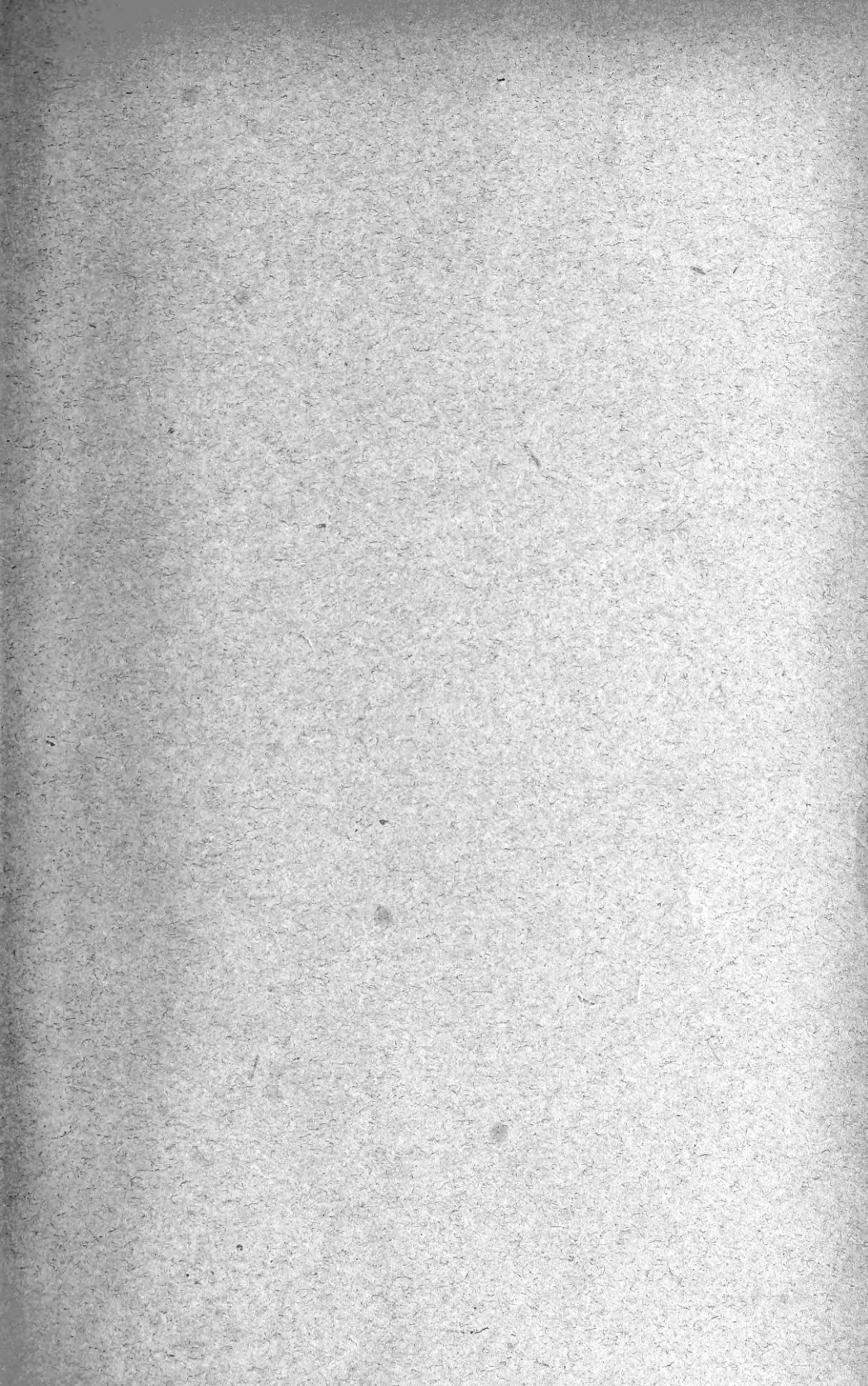
Berichtigung.

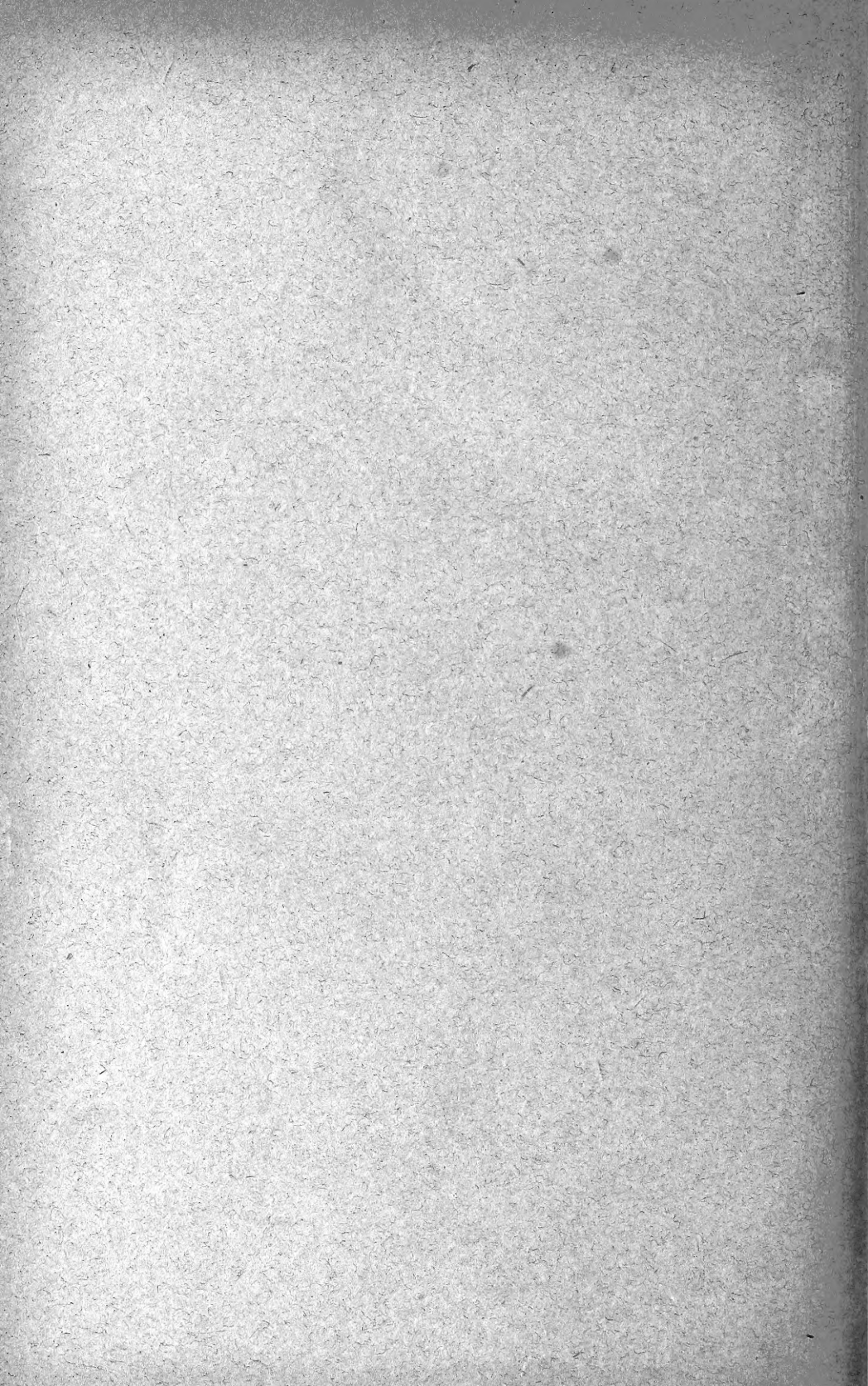
In dem Beitrage von A. v. Tschermak, Julius Bernstein's Lebensarbeit, dieses Archiv Bd. 174 Heft 1/3, sind folgende Korrekturen vorzunehmen:

- S. 41 Textzeile 12 von unten statt „das innerliche Positivwerden“ zu setzen: das äusserliche Positivwerden.
 - S. 42 Textzeile 5 von unten statt „des inneren Stromes“ zu setzen: des äusseren Stromes.
-

Autorenverzeichnis.

- Aberhalden, Emil, Studien über den Einfluss der Art der Nahrung auf das Wohlbefinden des einzelnen Individuums, seine Lebensdauer, seine Fortpflanzungsfähigkeit und das Schicksal der Nachkommenschaft. S. 187.
- Blum, Ernst, Die Querschnittsbeziehungen zwischen Stamm und Ästen im Arteriensystem. S. 1.
- Buddenbrock, W. v., Die vermutliche Lösung der Halterenfrage. S. 125.
- Liljestrand, Dr. G., Vergleich der Wirkung von Atropin und l-Hyoscyamin auf den isolierten Säugtierdünndarm. S. 111.
- Mangold, Ernst, Elektrographische Untersuchung des Erregungsverlaufes im Vogelherzen. Nach gemeinsam mit Frl. Elisabeth Haas ausgeführten Versuchen. S. 328.
- Marloff, approb. Tierarzt R., Die früheren Zählungen der Erythrocyten im Blute verschiedener Tiere sind teilweise mit grossen Fehlern behaftet. S. 355.
- Meyerhof, Otto, Über die Atmung der Froschmuskulatur. S. 20.
- Meyerhof, Otto, Zur Verbrennung der Milchsäure in der Erholungsperiode des Muskels. S. 88.
- Neugarten, cand. med. Trude, Der Einfluss der H-Ionenkonzentration und der Phosphorsäure auf Erregbarkeit und Leistungsfähigkeit der Muskeln. S. 94.
- Pütter, Prof. Dr. phil. et med. August, Studien zur Theorie der Reizvorgänge. V. Mitteilung: Der Verlauf der Dauererregung. S. 371.
- Tschermak, A. v., Bioelektrische Studien an der Magenmuskulatur. I. Mitteilung: Das Elektrogastrogramm (Egg) bei Spontanrhythmik des isolierten Froschmagens. S. 165.
- Wachtel, Dr. Curt, Die Allgültigkeit des zweiten Hauptsatzes der Thermodynamik. S. 109.





MBL WHOI Library - Serials



5 WHSE 05756

