

EINFÜHRUNG IN DIE PHYSIOLOGIE DES MENSCHEN

VON

HERMANN REIN†

ZWÖLFTE, BERICHTIGTE AUFLAGE

HERAUSGEGEBEN VON

DR. MAX SCHNEIDER

O. PROFESSOR DER PHYSIOLOGIE
DIREKTOR DES INSTITUTS FÜR NORMALE UND
PATHOLOGISCHE PHYSIOLOGIE DER UNIVERSITÄT KÖLN

MIT 48 ABBILDUNGEN



SPRINGER-VERLAG
BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
1956

ALLE RECHTE,
INSBESONDERE DAS DER ÜBERSETZUNG IN FREMDE SPRACHEN,
VORBEHALTEN

OHNE AUSDRÜCKLICHE GENEHMIGUNG DES VERLAGES
IST ES AUCH NICHT GESTATTET, DIESES BUCH ODER TEILE DARAUS
AUF PHOTOMECHANISCHEM WEGE (PHOTOKOPIE, MIKROKOPIE) ZU VERVIELFÄLTIGEN

COPYRIGHT 1936, 1938, 1948 AND 1955
BY SPRINGER-VERLAG OHG. BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
© BY SPRINGER-VERLAG OHG. BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG 1956
PRINTED IN GERMANY

Erscheinungstermine:

1. Auflage 1936; 2. Auflage 1938; 3. Auflage 1940; 4. Auflage 1941;
5. und 6. Auflage 1941; 7. Auflage 1943; 8. Auflage 1947; 9. Auflage 1948;
10. Auflage 1948; 11. Auflage 1955.

Vorwort zur zwölften Auflage.

Da die 11. Auflage in kurzer Frist ausverkauft und ich in der Zwischenzeit durch andere, vorher übernommene Aufgaben voll beansprucht war, konnte die geplante weitere Neubearbeitung, besonders des 1. Teils, noch nicht durchgeführt werden. Ich mußte mich deshalb auf den Austausch einiger überholter Abbildungen und die Korrektur einiger Druckfehler, die sich leider eingeschlichen hatten, beschränken.

Köln, den 26. Februar 1956.

M. SCHNEIDER.

Vorwort zur elften Auflage.

Als uns HERMANN REIN am Himmelfahrtstage 1953 entrissen wurde, da war es ihm nicht vergönnt gewesen, die notwendig gewordene 11. Auflage seines Lehrbuches selbst vorzubereiten. Einer kurz vor seinem Tode geäußerten Bitte folgend, habe ich diese Aufgabe übernommen. Da das Lehrbuch vollständig vergriffen war und eine Neuherausgabe eilte, war es in der kurzen zur Verfügung stehenden Zeit nicht möglich, das ganze Buch neu zu schreiben, wie das HERMANN REIN vorgeschlagen hatte. Ich mußte mich darauf beschränken, diejenigen Kapitel, die am längsten nicht neubearbeitet waren, neu zu verfassen, nämlich die Kapitel Niere, Hormone, Muskel und peripheres und zentrales Nervensystem. Die übrigen Kapitel wurden durch Einfügungen und Änderungen auf einen neueren Stand gebracht, wobei nur einzelne Abschnitte neu verfaßt wurden, wie Elektrokardiographie, Depotorgane, Capillarfunktion und Lymphbildung, Atmungsregulation, Temperaturregulation, Vitamine, allgemeine Sinnesphysiologie, Hautsinne, Geruchs- und Geschmackssinn, Hörtheorie, Farbsehen, Gesichtswahrnehmungen. Bei diesem Verfahren ließ sich eine Umfangsvermehrung nicht vermeiden, zumal mir schien, daß die beiden großen Regulationssysteme der inneren Sekretion und des Nervensystems einer ausführlicheren Darstellung bedürften als in den früheren Auflagen. Leider fehlen auch in dieser Auflage noch die Kapitel: Durchblutung einzelner Organe und Fortpflanzung, Entwicklung und Wachstum, in denen die bisher verstreut wiedergegebenen Einzelbefunde zusammenfassend und in erweiterter Form dargestellt werden sollten.

Ich habe mich bemüht, Grundgehalt und Einteilung des Buches unverändert beizubehalten. Es ist also nach wie vor kein Paukbuch, das Examenswissen vermitteln soll, sondern ein Buch, das die aktive Mitarbeit des Lesers verlangt. Es kommt ja nicht darauf an, sogenannte Grundtatsachen, Zahlen und Apparate zu lernen, sondern Verständnis für die Lebensvorgänge zu gewinnen. Es müssen die Grundlagen zu eigener kritischer Fortbildung gelegt werden, da bei den heutigen sprunghaften Fortschritten der naturwissenschaftlichen Medizin sogenannte Grundtatsachen und die daraus abgeleiteten Theorien rasch veralten. Es kommt darauf an, die heutigen Theorien und Anschauungen mit all ihren Schwächen zu durchdenken, um imstande zu sein, sie später zu ergänzen, zu erweitern und sie schließlich durch neue, bessere, umfassendere zu ersetzen. Dazu war es notwendig, die Wege aufzuzeigen, auf denen die heutigen Anschauungen gewonnen wurden, d. h. eine große Zahl von Einzelbefunden darzustellen,

die als solche ruhig dem Vergessen anheimfallen können. So sind z. B. die Aktionsstromuntersuchungen am Nerven ausführlich dargestellt worden, obschon der praktische Arzt nur selten davon hört, sie also vergessen wird, weil es nur so möglich war, unser heutiges (später stark zu ergänzendes) Bild über die Funktionsweise des Zentralnervensystems zu vermitteln.

Um Raum zu gewinnen, sind anatomische, physikalische, chemische und physiologisch-chemische Ausführungen noch stärker als bisher beschnitten worden. Auch allgemein-physiologische Probleme konnten nur gestreift werden. Hier kann jetzt glücklicherweise auf die inzwischen erschienene ausgezeichnete Darstellung von A. BETHE verwiesen werden. Methoden wurden nur knapp behandelt und in Kleindruck gesetzt. Die notwendige Ergänzung bringt die „Praktische Physiologie“ von A. v. MURALT. Auf eine Darstellung der historischen Entwicklung der einzelnen Probleme mußte verzichtet werden. Es sei auf die „Geschichte der Physiologie“ von K. E. ROTHSCUH verwiesen.

Um den Wert des Buches als Nachschlagebuch in späteren Semestern zu steigern, ist die Zahl der Tabellen um 9 auf 64 und der Abbildungen um 64 auf 481 erhöht worden. Weiter wurden 135 Abbildungen erneuert. Auf der anderen Seite ist möglichst von Zahlenangaben im Text abgesehen worden, um dem merkwürdigen Hang der heutigen Studenten, Zahlen auswendig zu lernen, nicht noch Vorschub zu leisten. Unter den Abbildungen ist auch die Zahl der Originalabbildungen und der Zusammenfassungen von Versuchsergebnissen erhöht worden, obschon mir bewußt ist, daß diese bei den Anfängern keineswegs beliebt sind. Es scheint mir aber notwendig, daß sich der Anfänger möglichst frühzeitig im Lesen von Kurven und Diagrammen übt, um später über die notwendigen Grundlagen zur fortgesetzten Weiterbildung zu verfügen.

In weit größerem Ausmaß als in früheren Auflagen wurde von Kleindruck Gebrauch gemacht, um dem Interessierten ein weiteres Eindringen in Spezialfragen zu ermöglichen und um den Wert als Nachschlagebuch in späteren Zeitpunkten zu erhöhen. Dem Anfänger wird empfohlen, diese Abschnitte bei der Lektüre auszulassen, um der Gefahr, daß er schließlich vor lauter Bäumen den Wald nicht mehr sieht, auszuweichen.

Am Schluß jedes Kapitels wurde eine kurze Zusammenstellung von zusammenfassenden Monographien angefügt, um das Finden der Original-literatur, etwa für die Seminararbeit, zu erleichtern. Ebenso wurden, vor allem bei neueren Befunden, im Text vereinzelt Namen genannt, um das Auffinden der betreffenden Arbeit nach den Referatenzeitschriften zu erleichtern. Es sei dabei von vornherein auf die weit umfassenderen großen Lehrbücher, herausgegeben von BEST und TAYLOR, FULTON, HOUSSAY, McLEOD, SCHÜTZ und TRENDLENBURG, WRIGHT u. a., verwiesen, ebenso auf das Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, auf die Berichte der Physiologie und auf die fortlaufend erscheinenden Übersichtsreferate in Ergebnisbänden, wie in den Ergebnissen der Physiologie, Physiological Reviews, Annual Reviews of Physiology usw.

Meinen Freunden Prof. Dr. W. SCHOEDEL-Göttingen und ganz besonders Prof. Dr. K. KRAMER-Marburg und seinem Mitarbeiter Dr. H. HENATSCH danke ich sehr herzlich für zahlreiche Ratschläge, Hinweise und Korrekturen. Ebenso danke ich meinem Mitarbeiter Dr. Dr. H. HIRSCH für das Lesen der Korrekturen und die Zusammenstellung des Stichwortverzeichnis.

Köln, 1. August 1954.

M. SCHNEIDER.

Inhaltsverzeichnis.

Erster Teil.

Die sog. vegetative Physiologie.

	Seite
I. Die Physiologie des Blutes	1
1. Aufgaben des Blutes	2
2. Allgemeiner Aufbau und Blutgerinnung	3
3. Das Blutplasma	9
a) Funktionsbestandteile des Blutplasmas	9
b) Transportierte Bestandteile des Blutplasmas	18
4. Die Blutzellen	20
a) Die roten Blutkörperchen (Erythrocyten)	22
b) Die weißen Blutkörperchen (Leukocyten)	25
c) Die Blutplättchen (Thrombocyten)	27
5. Das Hämoglobin	28
a) Chemische und physikalisch-chemische Eigenschaften des Hämoglobins	29
b) Die Menge des Hämoglobins im menschlichen Blut	32
c) Die Atmungsfunktion des Blutes	34
α) Der O ₂ -Transport im Blut	35
β) Der CO ₂ -Transport im Blut	39
6. Die Konstanterhaltung der absoluten Reaktion	44
7. Die Wahrung des osmotischen Druckes im Blut	48
8. Die biologischen Abwehrreaktionen des Blutes	48
9. Die Blutmenge des Menschen und der Blutersatz	51
Literatur	53
II. Die Physiologie des Blutkreislaufes	53
Vorbemerkungen	53
1. Die Physiologie des Herzens	55
a) Die Physiologie des Herzmuskels	55
α) Klarstellung des Begriffes „Herzarbeit“	55
β) Die Umsetzung der Herzmuskeltätigkeit in die äußere Herzarbeit	57
γ) Die biologischen Grundeigenschaften des Herzmuskels	58
δ) Der Energiewechsel des Herzmuskels	65
b) Die Physiologie des Klappenapparates	68
α) Bau und Funktion der verschiedenen Klappen	68
β) Die Herztöne	70
c) Die Physiologie der Reizbildung und Erregungsleitung im Herzen	71
α) Natürliche Reizbildung	71
β) Das Ergebnis künstlicher Reizung	75
γ) Die elektrischen Erscheinungen während des Erregungsablaufes	77
d) Die Innervation des Herzens	88
α) N. vagus	88
β) Die sympathischen Herznerven	92
e) Sonstige extrakardiale Faktoren, welche die Herzttätigkeit beeinflussen	94
f) Das Zusammenwirken von Myokard und Klappenapparat bei der natürlichen Arbeitsweise des Herzens	95
2. Der periphere Kreislaufapparat	97
a) Das Strömen von Flüssigkeit in Röhren	97
b) Die Bedeutung der Wandelastizität der Blutgefäße	99
c) Druckgefälle und Querschnittsverteilung im Kreislauf	104
d) Der Blutdruck, seine Messung und die Ursachen für seine Veränderungen	106

	Seite
e) Das Minutenvolumen und seine Messung	109
f) Die Kreislaufzeit	113
3. Die Anpassung des Kreislaufes an den Blutbedarf des Organismus	113
Vorbemerkungen	113
a) Die Regelung des Minutenvolumens durch die Zusammenarbeit von Herz, Blutspeichern und Herznerven	114
b) Die Regelung der Blutverteilung	119
α) Die Gefäßnerven	122
β) Lokal-chemische Durchblutungsregelung	127
c) Die Selbststeuerung des Kreislaufes	130
d) Das Zusammenwirken aller nervösen, hormonalen und lokal-chemischen Regulationen bei einer geordneten Kreislaufanpassung	135
4. Die Physiologie des Capillargebietes und das Lymphsystem	138
5. Arteriovenöse Anastomosen	144
Literatur	145
III. Die Physiologie der Atmung	146
Vorbemerkungen	146
A. Die Gewebsbeatmung	146
1. Die intracellulären Vorgänge	146
2. Die treibenden Kräfte für den Gasaustausch	148
B. Die Lungenatmung	150
1. Die Mechanik der Lungenatmung	150
2. Die Luftbewegung bei der natürlichen Atmung	153
3. Die chemischen Vorgänge bei der Lungenatmung	155
a) Die Zusammensetzung der ausgeatmeten Luft	155
b) Die physikalischen Veränderungen der eingeatmeten Luft	156
4. Der Vorgang des Gasaustausches in den Alveolen	157
5. Die Anpassung der Atmung an die wechselnden Bedürfnisse des Organismus	160
a) Anpassung des Atemzeitvolumens	160
α) Der Atemantrieb durch Erhöhung des CO_2 -Druckes und Erniedrigung des P_{H} -Wertes	161
β) Der Atemantrieb durch Erniedrigung des O_2 -Druckes	162
γ) Andere Atemantriebe	164
δ) Die Interferenz der verschiedenen Atemantriebe; die Reizsumme	165
b) Anpassung von Atemtiefe und Atemfrequenz	167
6. Wechselseitige Beziehungen zwischen Atmung und Kreislauf	169
a) Wirkung gleicher chemischer Reize auf die nervösen Zentralstellen des Kreislaufes und der Atmung	170
b) Reflektorisch-nervöse Verknüpfungen von Kreislauf und Atmung	171
7. Der absolute Sauerstoffverbrauch des Menschen	172
Literatur	172
IV. Der Gesamtenergieumsatz des Körpers	173
1. Grundsätzliches und die Möglichkeit der Umsatzbestimmung aus dem Atem- gaswechsel	173
2. Der Grundumsatz	178
3. Die Umsatzerhöhung durch Muskelarbeit, Verdauung und Kälteeinfluß (= Leistungszuwachs)	181
Literatur	183
V. Der Wärmehaushalt des Menschen	184
1. Die normale Körpertemperatur	184
a) Die Quellen der Körperwärme	185
b) Die Ursachen der normalen Tagesschwankungen	186
2. Die Notwendigkeit des Blutkreislaufes für die Temperaturregulation	186

3. Die Wärmeabgabe des Organismus	188
a) Die Wärmeabgabe durch Wärmestrahlung	188
b) Die Wärmeabgabe durch Wärmeleitung	188
c) Die Wärmeabgabe durch Wasserverdunstung	189
4. Die Möglichkeiten für eine planmäßige Regelung der Wärmeabgabe	189
Die Sekretion und Zusammensetzung des Schweißes	192
5. Die Temperaturregulation	193
Literatur	196

VI. Die Physiologie der Ernährung 197

1. Über die zureichende und richtig zusammengesetzte Ernährung	197
2. Die Ausnutzung der Nahrungsmittel	203
3. Die Zusatznährstoffe oder Vitamine	207
a) Die B-Vitamine	209
b) Vitamin C (Ascorbinsäure)	217
c) Vitamin P	218
d) Vitamin A (Aserophthol)	219
e) Vitamin D (antirachitisches Vitamin)	220
f) Vitamin E (Tocopherol)	222
g) Vitamin K (antihämorrhagisches Vitamin)	222
4. Die Zufuhr von Wasser und Salzen	223
Literatur	227

VII. Die Physiologie der Verdauung 227

1. Allgemeine Physiologie der Verdauung	227
2. Spezielle Physiologie der Verdauung	228
a) Die Mundverdauung	228
α) Beißen und Kauen	228
β) Der Speichel	228
γ) Das Schlucken	231
b) Die Magenverdauung	233
α) Die Einfüllung der Speise in den Magen	233
β) Die chemische Magenverdauung	233
γ) Der Sekretionsmechanismus des Magens	235
δ) Die physiologische Wirkung des Magensaftes	241
ε) Die Motorik des Magens	241
c) Die Verdauung im Dünndarm	244
α) Das Sekret der Bauchspeicheldrüse	244
β) Der Darmsaft	248
γ) Die Galle	251
δ) Die Motorik des Dünndarmes	254
d) Die Verdauung im Dickdarm	256
e) Die Motorik des Dickdarmes	258
f) Die Resorption aus dem Darm	259
Literatur	262

VIII. Nierenfunktion und Salz-Wasserhaushalt 263

1. Der Salz-Wasserhaushalt	263
a) Die Verteilung des Wassers im Organismus	263
b) Die Verteilung der Ionen zwischen den Zellen und ihrem Medium	265
2. Der Urin	266
3. Der Bau der Niere	268
4. Die Harnbildung in der Niere	271
a) Funktion der Glomeruli	272
α) Die Bildung eines Ultrafiltrats des Plasmas	272
β) Die Menge des Ultrafiltrats	272
γ) Die Permeabilität des Filters	274
δ) Zusammenfassung	275
b) Die Funktion des tubulären Apparates	275
α) Übersicht über die einzelnen Funktionen	275

	Seite
β) Die Funktion der einzelnen Tubulusabschnitte	277
γ) Schwellen- und Nichtschwellenstoffe	279
δ) Transportsysteme des Tubulus	281
ε) Zusammenfassung und Einwände	282
5. Bestimmung des Filtratvolumens. Begriff der Clearance	282
6. Hormonale Einflüsse auf die Nierentätigkeit	285
a) Hypophysenhinterlappen	285
b) Hypophysenvorderlappen	287
c) Nebennierenrinde	287
d) Nebenschilddrüse	288
e) Schilddrüse	288
7. Nervöse Einflüsse auf die Nierentätigkeit	288
8. Die Durchblutung der Niere	289
9. Der Sauerstoffverbrauch der Niere	291
10. Die Rolle der Niere bei der Regulierung des Säure-Basenhaushaltes	292
a) Der Phosphatmechanismus	292
b) Der Bicarbonatmechanismus	293
c) Der Kationenaustausch	293
d) Der Ammoniummechanismus	293
e) Die Säureausscheidung	293
11. Ausscheidung des fertigen Harns	293
Literatur	294

IX. Physiologie der Drüsen mit innerer Sekretion 294

1. Die Inselzellen des Pankreas und der Kohlenhydrathaushalt	298
a) Das Insulin	298
α) Folgen des Insulinmangels	300
β) Folgen einer erhöhten Insulinzufuhr	302
γ) Regulation der Insulinabgabe aus dem Pankreas	302
δ) Mechanismus der Insulinwirkung	303
ε) Andere Pankreashormone	303
b) Die Rolle anderer Hormone im Kohlenhydrathaushalt	304
α) Hypophysenvorderlappen	304
β) Nebennierenmark	307
c) Entstehung des Diabetes mellitus	307
d) Zusammenfassung	308
2. Die Schilddrüse	308
a) Über- und Unterfunktion der Schilddrüse	308
b) Das Thyroxin	310
c) Die Regulierung der Thyroxinbildung und -abgabe	311
d) Kropf und Kropfbildner	313
e) Weitere Schilddrüsenhormone	314
3. Die Epithelkörperchen	314
4. Die Thymusdrüse	316
5. Die Nebennieren	317
a) Die Nebennierenrinde	317
α) Folgen der Nebennierenentfernung	317
β) Folgen der Überfunktion	319
γ) Hormone der Nebennierenrinde	319
δ) Steuerung der Rindenhormonbildung	321
ε) Zusammenfassung	322
b) Das Nebennierenmark	322
6. Die Keimdrüsen	325
a) Die weiblichen Keimdrüsenhormone	326
b) Die Wirkung der gonadotropen Hormone der Hypophyse auf die Keimdrüsen	329
c) Das männliche Keimdrüsenhormon	332
7. Die Hypophyse	333
a) Die Hormone des Hypophysenvorderlappens	334
b) Erkrankungen der Hypophyse	337
c) Hormone des Hypophysenhinterlappens	338
d) Das Chromatophorenhormon des Hypophysenzwischenlappens	340

	Seite
8. Hormone der Darmschleimhaut	341
9. „Geweshormone“	341
Literatur	342

Zweiter Teil.

Die sog. animalische Physiologie.

X. Die Physiologie des peripheren Nerven. Entstehung, Fortpflanzung und Übertragung der Erregungen	344
1. Einleitung	344
2. Anatomische Vorbemerkungen	345
3. Elektrische Erscheinungen bei der Erregung des Nerven	347
a) Das Verletzungspotential (Ruhepotential)	348
b) Das Aktionspotential	350
4. Die künstliche, insbesondere die elektrische Reizung der Nerven	352
a) Schwelle, Alles-oder-Nichts-Gesetz, Refraktärzeit	352
b) Umwandlung eines Reizes in eine Erregung	354
c) Gesetz der polaren Erregung	355
d) Die Akkommodation. (Das Einschleichen)	357
e) Nutzzeit und Chronaxie des Nerven	358
f) Gleichstromreizung am Menschen	359
g) Die Reizung durch Wechselströme	360
5. Chemische Vorgänge bei der Nervenirregung	362
6. Die Fortpflanzung der Erregung im Nerven	363
7. Die Erregungsübertragung in Synapsen	367
a) Die Erregungsübertragung auf vegetativ innervierte Endorgane	367
b) Die Erregungsübertragung auf den quergestreiften Muskel	369
c) Die Erregungsübertragung von einem Neuron auf das andere	371
α) Erregungsübertragung in vegetativen Ganglien	372
β) Erregungsübertragung in Ganglien des Zentralnervensystems	372
8. Die natürliche Erregungsbildung in Rezeptoren	373
9. Die trophische Funktion des Nerven	380
Literatur	381
XI. Die Physiologie des Muskels	381
1. Einleitung	381
2. Die Reaktion des isolierten Muskels bei passiver Dehnung und bei Einzelreizen	382
3. Die Reaktion des Muskels bei wiederholter Reizung	386
4. Die Kontraktion des Muskels bei natürlicher Innervation	389
5. Chemische und thermische Vorgänge bei der Muskelkontraktion	393
a) Die energieliefernden Substrate	393
b) Das contractile Substrat und der Mechanismus der Kontraktion	395
α) Untersuchungen an isolierten Eiweißkörpern	395
β) Untersuchungen am intakten Muskel	398
c) Die thermischen Vorgänge bei der Muskelkontraktion	400
6. Besonderheiten des glatten Muskels	403
7. Tonus, Starre, Kontraktur	404
8. Veränderungen im Gesamtorganismus bei Muskellarbeit	406
Literatur	408
XII. Die Physiologie des Rückenmarks	409
1. Einleitung	409
2. Die Leitungsfunktion des Rückenmarks	410
a) Die sensiblen Bahnen	410
b) Die motorischen Bahnen	412
c) Das Binnensystem des Rückenmarks	415

	Seite
3. Die Eigenfunktion des Rückenmarks. Eigen- und Fremdreflexe	415
a) Die Reflexbahn	415
b) Die Reflexauslösung	416
c) Eigenschaften der Reflexe	419
α) Reflexzeit und Reflexantwort	419
β) Summation und Bahnung	421
γ) Hemmung	425
δ) Ausbreitung	427
ε) Rückschlag	427
d) Koordination im Rückenmark. Schaltung	428
e) Funktion der Reflexe	429
Literatur	431
XIII. Physiologie des peripheren vegetativen Nervensystems	432
1. Definition und Einteilung	432
a) Verlauf des Sympathicus	433
b) Verlauf des Parasympathicus	437
c) Die Erregungsübertragung im vegetativen Nervensystem	437
2. Wirkungen der vegetativen Innervation	438
3. Antagonismus und Gesamtfunktion des vegetativen Systems	442
Literatur	444
XIV. Physiologie des Hirnstamms	444
1. Das Atemzentrum	445
2. Kreislaufregulierende Zentren	451
3. Das Mündungsgebiet der Hirnnerven als Sitz lebenswichtiger Reflexe	452
4. Das Endigungsgebiet des 8. Hirnnerven als Ausgangsort reflektorisch-motorischer Vorgänge (Labyrinth-Stell- und Halterelexe)	457
Einleitung	457
a) Die nervösen Empfänger des Vestibularapparates	459
b) Empfindungen und Reflexe als Folge der Reizung des Cupulaapparates	462
c) Subjektive Empfindungen und Reflexe als Folge der Reizung des Statolithenapparates	465
d) Die Leitungsbahnen der Vestibularreflexe	467
e) Tonische Halsreflexe	468
5. Das Gebiet der Augenmuskelkerne	470
6. Die Vierhügelplatte	472
7. Die Substantia reticularis, Schlaf-Wach-Rhythmus	472
Literatur	478
XV. Physiologie des Zwischenhirns und der Stammganglien	479
1. Hypothalamus	479
a) Beeinflussung von Blutdruck und Atmung, Temperaturregulation	480
b) Beeinflussung des Stoffwechsels und der endokrinen Funktionen	482
c) Beeinflussung des Gesamtverhaltens	484
d) Beeinflussung des Wach-Schlaf-Rhythmus	485
e) Zusammenfassung	485
2. Der Thalamus	485
3. Die Stammganglien. Das extrapyramidal-motorische System	488
Literatur	495
XVI. Physiologie des Kleinhirns	495
1. Die Projektionsfelder des Kleinhirns	497
2. Funktionen des Kleinhirns	497
Literatur	500
XVII. Physiologie des Großhirns	500
1. Methoden	501
a) Anatomische Methoden	501
b) Physiologische Methoden	501

	Seite
2. Die motorischen Projektionsfelder des Großhirns	509
a) Reizversuche	509
b) Ausschaltungsversuche	512
3. Die sensorischen Projektionsfelder	513
a) Die somato-visceral sensiblen Projektionsfelder	513
b) Die optischen Projektionsfelder	516
c) Die akustischen Projektionsfelder	519
d) die olfactorischen Projektionsfelder	520
4. Die Großhirnfelder des vegetativen Nervensystems	520
5. Die Assoziationsfelder des Großhirns. Die integrative Tätigkeit des Großhirns	522
a) Einleitung	522
b) Methoden	523
c) Die bedingten Reaktionen. Lernen. Gedächtnis	525
d) Beziehungen zwischen Assoziationsfeldern und anderen Gehirngebieten. Die Ausarbeitung des Erregungsmusters	529
e) Sonderfunktionen einzelner Assoziationsfelder	531
α) Frontalhirn	533
β) Agnosie und Apraxie	535
6. Durchblutung und Sauerstoffverbrauch des Gehirns	538
7. Der Liquor cerebro-spinalis	540
Literatur	542

Dritter Teil.

Die Physiologie der Sinnesorgane.

XVIII. Allgemeine Sinnesphysiologie	544
1. Die Beurteilung der Leistungsfähigkeit der Sinnesorgane	547
2. Die Erregungsauslösung in Rezeptoren und die Fortleitung der Erregung	551
3. Adaptation von Rezeptoren	552
XIX. Die somato-viscerale Sensibilität	553
1. Berührungs- und Druckperception	556
2. Schmerzperception	559
a) Die Rezeptoren. Oberflächen- und Tiefenschmerz	559
b) Eingeweide-Schmerz. Übertragener Schmerz	562
3. Thermoperception	563
a) Die Kalt- und Warmrezeptoren	563
b) Die Erregungsbedingungen der Kalt- und Warmrezeptoren	565
c) Kalt- und Warmempfindung und Temperaturregulation	567
4. Die „Tiefensensibilität“	569
5. Gemeingefühle: Hunger und Durst	570
a) Hunger	570
b) Durst	571
XX. Der Geschmackssinn	572
XXI. Der Geruchssinn	575
XXII. Das Gehör	578
1. Der adäquate Reiz	579
2. Die Reizschwelle des Ohres	583
3. Das Hören von Tongemischen	586
4. Trommelfell und Mittelohr	587
5. Das Innenohr	593
a) Die Verteilung der Reize in der Schnecke und die Hörtheorie	594
b) Umwandlung von Reizen in Erregungen und deren Fortleitung	598

	Seite
6. Das Hören bei Knochenleitung	600
7. Das Hören der eigenen Stimme	602
8. Das Entfernungs- und Richtungserkennen	602
Anhang: Die menschliche Stimme und Sprache	605
a) Die durch den menschlichen Sprechapparat erzeugten Luftschwingungen	606
b) Die Tonerzeugung im Kehlkopf	609
c) Der Vorgang des Sprechens	611
XXIII. Der Gesichtssinn	612
1. Der dioptrische Apparat	613
a) Die optischen Konstanten des Auges und der Strahlengang	613
b) Die Akkommodation	619
c) Die Pupillenmotorik (Betätigung der Irisblende)	624
d) Sogenannte „optische Fehler“ des normalen Auges	624
e) Die Beobachtung des Augenhintergrundes	626
2. Wirkungen des Lichtes auf die Netzhaut	628
a) Der adäquate Reiz für die Sinneszellen der Netzhaut und die Schwellenintensität des Lichtes	629
b) Objektive Erscheinungen in der Netzhaut bei Belichtung	630
c) Objektive Erscheinungen im Sehnerven bei Belichtung der Netzhaut	633
d) Subjektive Erscheinungen bei Belichtung der Netzhaut	634
e) Die Dunkel-Anpassung des Auges	636
f) Das Farbensehen	638
g) Die Kontrasterscheinungen	647
3. Die Gesichtswahrnehmungen	648
a) Das Gesichtsfeld	649
b) Das Auflösungsvermögen des Auges, die Sehschärfe	650
c) Bewegungs-, Richtungs- und Entfernungswahrnehmung. Das zweiäugige Sehen	654
α) Die Augenbewegungen	654
β) Das räumliche Sehen	655
Literatur	659
Sachverzeichnis	660
Berichtigung	686

Erster Teil.

Die sog. vegetative Physiologie.

I. Die Physiologie des Blutes.

1. Aufgaben des Blutes.

In der lebenden Zelle findet nicht nur ein Stoffumsatz statt, *sondern die lebende Zelle ist selbst in ständigem Umsatz befindlicher Stoff*, wobei als die wunderbarste Tatsache die Erhaltung einer bestimmten Ordnung oder besser *Form* zu beobachten ist. Auch die Struktur stellt also nicht etwas Statisches dar, sondern befindet sich in einem dynamischen Gleichgewicht. Selbst so stabile und scheinbar inaktive Strukturbestandteile des Körpers wie das Knochengewebe sind in ständiger Erneuerung begriffen, wie sich im Experiment durch Ersatz des Elementes *P* durch das radioaktive Isotop $^{32}_{15}\text{P}$, welches sehr leicht im Organismus verfolgt werden kann, nachweisen ließ (G. v. HEVESY). Viele Stoffe der sog. „nichtlebenden“ Umwelt können irgendwann einmal den Zustand solchen Umsatzes durchmachen. Daß dies in unerhörtem Maße geschehen ist, beweisen viele geologische Strukturen der Erde. Wir leben die Stoffe der Umwelt gleichsam durch uns hindurch. Die wesentlichste Voraussetzung für das Leben der Zelle wäre demnach die Möglichkeit des Ein- und Austrittes von Stoffen: *Stoffaustausch im weitesten Umfange*.

Die einzelligen Lebewesen des Meeres werden keine Schwierigkeiten haben, aus dem Seewasser ständig energieliefernde Stoffe in sich aufzunehmen und ihre Stoffwechselschlacken, die bei einer Anhäufung giftig wirken, in das Wasser wieder abzuscheiden. Beim hochdifferenzierten Warmblüterorganismus dagegen ist der freie Stoffaustausch mit der Umwelt für die einzelnen Zellen der Gewebe in so einfacher Weise nicht möglich. *Als Mittler für den Stoffaustausch zwischen Umwelt und Zelle dient das Blut*. Aus dem Blute schöpfen die lebenden Zellen des Organismus ihre Energiestoffe, in das Blut hinein stoßen sie die — bei Anstauung stets giftigen — Stoffwechselschlacken ab.

Als Hauptaufgabe des Blutes erscheint demnach die des Stofftransports, der Ernährung und Entgiftung der Zellen. Zweckmäßig wird diese Funktion unterteilt in 1. die *Atemfunktion* des Blutes, das ist der Antransport des Sauerstoffs von der Lunge an die Gewebe und der Abtransport der Kohlensäure von den Geweben zur Lunge; 2. die *Nährfunktion* des Blutes, das ist der Antransport aller Stoffe, die die Zelle zum Aufbau und zur Tätigkeit benötigt, und 3. die *Spülfunktion* des Blutes, das ist der Abtransport von Stoffwechselprodukten, die sich beim ständigen Umbau der Struktur und bei der Tätigkeit gebildet haben. Beim Einzeller erfüllt etwa das Weltmeer diese Aufgaben. Für die Milliarden lebender Körperzellen ist dabei jedoch dieses Meer auf das kleine Volumen von 4—5 Liter bei etwa 70 kg Körpergewicht eingengt. Stoffentzug und Stoffaufnahme müßten daher — das Blut zunächst unzutreffenderweise als eine zirkulierende wäßrige Lösung

gedacht — zu ständiger Veränderung, zur Erschöpfung dieser Lösung führen. Das ist nicht angängig. Die enorme Empfindlichkeit der lebenden Zellen gegen Änderungen des „inneren Milieus“ (CLAUDE BERNARD) im Körper — osmotischer Druck, absolute Reaktion, Konzentrationsverhältnis bestimmter organischer und anorganischer Stoffe — macht es notwendig, daß trotz des sehr regen Stoffaustausches das Blut in seiner Zusammensetzung und in seinen physikalischen Eigenschaften in gewissen Grenzen unverändert bleibt. Daß dies möglich ist, beruht auf der ständigen „Regeneration“ des Blutes, d. h. der Wiederherstellung der richtigen chemischen Zusammensetzung und der notwendigen physikalischen Eigenschaften. Einerseits ist das Blut ein System, welches *in sich selbst* die Fähigkeit besitzt, trotz ständigen Stoffaustausches eine gewisse Konstanz, namentlich der physikalischen Eigenschaften, zu wahren (osmotischer Druck, absolute Reaktion usw.), andererseits erfolgt eine fortlaufende Regeneration des Blutes durch die *Zusammenarbeit mit Regenerationsorganen* (Lunge, Nieren, Darm, Leber usw.), die es durchströmt. Wenn überhaupt eine isolierte Betrachtung der Physiologie des Blutes gerechtfertigt ist, so werden diese ständigen *Umwandlungen des Blutes* bei der Erfüllung seiner Hauptaufgaben im Organismus in erster Linie zu studieren sein.

Eine gänzlich andersgeartete Funktion des Blutes ist jene der chemischen *Steuerung des Gesamtorganismus*. Das Nebeneinander der Einzelorgane wird durch die Übermittlung bestimmter Stoffe auf dem Blutwege zu einer funktionellen Einheit verknüpft, indem diese planmäßig die einen Organe antreiben, andere hingegen hemmen. Insbesondere die meist sehr spezifisch wirksamen, chemischen Produkte der „inkretorischen Drüsen“, die „Hormone“ (s. S. 294), sind in dieser Hinsicht wichtig. Letzten Endes handelt es sich auch hierbei um eine *Transportfunktion*.

Unentbehrlich ist weiterhin das Blut zur *Regulierung der Körpertemperatur* (s. S. 186) und zum lokalen Wärmeausgleich in den Organen. Die sehr schlechte Wärmeleitfähigkeit der Baustoffe der Körpergewebe würde an jenen Orten, an denen gesteigerter chemischer Umsatz stattfindet, zu Überwärmung bzw. Abkühlung führen, je nachdem ob positiv oder negativ wärmegetönte Prozesse ablaufen. Ein *Wärmeausgleich* in dem Maße, wie er tatsächlich vorhanden ist, wird ausschließlich möglich mit Hilfe der „Wärmekonvektion“ durch das Blut.

Alle die genannten Aufgaben hat das Blut stets und ständig gleichzeitig und in wechselndem Ausmaße zu erfüllen. Darüber hinaus aber ist es zu weiteren durchaus „physiologischen“ Aufgaben bereit, die in der *Abwehr eindringender Fremdstoffe*, Krankheitserreger u. dgl. liegen.

2. Allgemeiner Aufbau und Blutgerinnung.

Die Vielzahl der funktionellen Möglichkeiten des Blutes, die Anpassung an immer neue Aufgaben und die ständige quantitative und qualitative Selbsterneuerung, gibt dem Blut den Charakter eines lebenden Organes. Es ist müßig zu streiten, ob das Blut als „lebendes Gewebe“ bezeichnet werden darf oder nicht. Jedenfalls ist es nicht durch ein einfaches physikalisch-chemisches System, etwa Lösungen irgendwelcher Art, in allen seinen Funktionen ersetzbar. Aber es gibt durchaus physikalisch-chemische Systeme, welche wenigstens einen Teil seiner wesentlichsten Funktionen

zu erfüllen vermögen und sich auch in mehr oder weniger leicht erkennbarer Form als Blutbestandteile wiederfinden.

Wie die übrigen Körpergewebe, so zeigt auch das Blut einen Aufbau aus Zellen und Zwischenzellsubstanz: Blutkörperchen und Plasma. Volummäßig machen die Blutkörperchen etwa 44 % des Gesamtblutes aus. *Die Funktionen des Blutes sind niemals entweder nur an das Plasma oder nur an die Blutkörperchen gebunden. Vielmehr handelt es sich in den meisten Fällen um ein Zusammenwirken beider Bestandteile.* Darum hat die gesonderte Behandlung der Funktion von Plasma und Zelle nur bedingte Berechtigung, wie jede Zergliederung bei physiologischen Untersuchungen. Man könnte vielleicht noch weiter gehen und behaupten, daß sogar das Blut nach Herausnahme aus seinem normalen Zusammenhang mit dem Körper, nach dem Verlassen des Gefäßsystems, nicht mehr „vollwertig“ ist, nicht mehr das eigentliche Organ „Blut“ darstellt. Für das volle Erhaltenbleiben seiner Funktion scheint nicht nur der Kontakt mit der Gefäßintima, sondern sogar der Vorgang des Strömens, also die normale Bewegung, Voraussetzung. Darin liegt auch die Schwierigkeit seiner physiologischen Untersuchung. Das Blut teilt die Labilität der gesamten lebenden Substanz. Entnimmt man einem Menschen oder Tiere Blut zu irgendwelchen Untersuchungszwecken, so kommt es normalerweise zur *Blutgerinnung*, d. h. das Blut geht innerhalb einer gewissen Zeit (s. unten) aus dem flüssigen in den halbfesten (gallertigen) Zustand über. *Voraussetzung für die Gerinnung ist Berührung des Blutes mit Fremdkörpern* (Einbringung von solchen in die Blutgefäße führt zur „intravasculären“ Gerinnung, zur Bildung eines „*Thrombus*“) oder mit *verletztem Körpergewebe irgendwelcher Art*. Wie unten erwähnt werden wird, ist die Fähigkeit, Gerinnung auszulösen, bei verschiedenen Organen recht verschieden. Auch Verletzungen der Gefäßintima — durch mechanische Einwirkungen oder auf entzündlicher Grundlage — können zur intravasculären Gerinnung führen. Aber auch eine längerdauernde *Stase* kann hierzu Anlaß werden, ohne daß irgendwelche Verletzungen nachweisbar sind. Blut, welches aus einer Wunde fließt, gerinnt und trägt zum Wundverschluß bei. Blut, welches in gewöhnliche Glasgefäße, Spritzen usw. aufgenommen wird, um zu Untersuchungen zu dienen, erstarrt zum „*Blutkuchen*“ wenn nicht besondere Gegenmaßnahmen getroffen werden.

Die Veränderungen des Blutes bei der Gerinnung lassen sich leicht im mikroskopischen Bild feststellen. Alle Bauelemente des flüssigen Blutes finden sich vor. Neu ist ein dichtes Netz von *Faserstoff* (Fibrin), der fraglos erst mit der Gerinnung aus dem Blute entsteht. In den Maschen des Fibrinnetzes liegen die Blutzellen und flüssig gebliebenen Anteile des Blutplasmas, die als solche keinerlei Neigung zu weiterer spontaner Gerinnung zeigen, das *Serum*.

Soferne die Gerinnung in einem Glasgefäß zustande kommt, erscheint zunächst der ganze Inhalt homogen erstarrt. Innerhalb weniger Stunden verändert sich das Bild: der Blutkuchen löst sich von den Glaswandungen und schrumpft mehr und mehr in sich zusammen, während gleichzeitig klares gelbes Serum aus dem schrumpfenden Gerinnsel austritt und den Raum zwischen diesem und den Glaswandungen erfüllt. Die Fibrinfäden ziehen sich zusammen und pressen das Serum aus dem Maschenwerk. Diese Schrumpfung des Blutgerinnsels soll, in einer Wunde ablaufend, das Gerinnsel verfestigen und seine Auflösung und Wegspülung verhindern.

Der Angelpunkt des ganzen Gerinnungsvorganges ist wohl die Entstehung der Fibrinfäden und somit die Frage: *woher stammt der Faserstoff?*

Durch Maßnahmen, die anschließend zu erörtern sein werden, läßt sich entnommenes Blut flüssig erhalten. Durch Zentrifugieren können die cellulären Elemente vom flüssigen Plasma getrennt werden. Im zellfreien Plasma läßt sich — etwa durch Zusatz kleiner Mengen von Plasma, das gerinnendem, anderem Blute entstammt — der Gerinnungsvorgang auflösen. Daraus ergibt sich: *der Faserstoff entstammt dem Plasma und nicht den cellulären Elementen*. Das Plasma gerinnenden Blutes aber enthält außerdem einen wirksamen Stoff, welcher die Ausscheidung des Fibrins aus dem Plasma veranlaßt. Es genügen Spuren desselben, um verhältnismäßig große Mengen Plasma zur Gerinnung zu bringen.

Das Fibrin ist als solches leicht dadurch zu gewinnen, daß man frisch entnommenes Blut nicht sich selbst überläßt, sondern in einem Gefäß mit einem Besen oder dgl. „rührt“. Dann erfolgt nicht die Gerinnung der ganzen Masse, sondern die Fibrinfäden scheiden sich am rührenden Gegenstand als ein derbes Fasergewirr ab, welches sich aus dem flüssig bleibenden „defibrinierten“ Blut (Serum + celluläre Elemente) herausnehmen läßt. Das Fasergerinnsel kann in reinem Wasser gewaschen werden und erweist sich als weißes, reines Fibrin.

Der Faserstoff ist ein *Eiweißkörper*. Er ist in einer löslichen Vorstufe, dem *Fibrinogen*, im gesunden Blutplasma vorhanden. Das Fibrinogen macht nur etwa 3—6 % der gesamten Eiweißkörper im Plasma aus. In 100 cm³ Plasma finden sich demnach nur 0,2—0,4 g. Es läßt sich durch Halbsättigung mit NaCl aus dem Plasma „aussalzen“. Der Niederschlag ist in verdünnten Salzlösungen leicht wieder zur Lösung zu bringen. An solch reinen Fibrinogenlösungen ließ sich der Vorgang der Blutgerinnung einigermaßen klarstellen.

Berechtigt ist die Frage nach der Herkunft, d. h. nach dem Orte etwaiger Neubildung des Fibrinogens. Wird im Tierversuch nach dem oben geschilderten Verfahren „defibriniertes“ Blut in einen ausgebluteten Organismus wieder infundiert, lassen sich nach etwa 6 Std schon wieder bis zu 90 % der normalen Fibrinogenkonzentration im vorher defibrinierten Blut feststellen. Da im Tierversuch an leberlosen Tieren der Fibrinogengehalt des Blutes absinkt, hat man zunächst die Leber als alleinige Bildungsstätte angesehen. Es hat sich jedoch in der Folgezeit herausgestellt, daß auch Milz und Knochenmark zur Fibrinogenbildung befähigt sind, also wohl das gesamte Reticuloendothel. Das Blut vermag jedenfalls *aus sich heraus die Fibrinogenneubildung nicht durchzuführen*. Läßt man z. B. bei Körpertemperatur völlig defibriniertes Blut in einem künstlichen Kreislauf aus Glasröhren oder dgl. unter Einschaltung einer überlebenden Lunge zur Beatmung durch ein überlebendes Herz zirkulieren (sog. Herz-Lungenpräparat s. S. 59), so wird nach Stunden der Bestand an Fibrinogen nicht repariert worden sein.

Die Umwandlung von Fibrinogen in Fibrin, also der eigentliche Gerinnungsvorgang, ist wahrscheinlich als eine spontane Denaturierung (Aufhebung der Löslichkeit) dieses Eiweißstoffes zu betrachten und wird, wie oben gesagt, ausgelöst durch einen im Serum bereits geronnenen Blutes enthaltenen Stoff. Überwiegend wird angenommen, daß es sich um ein Ferment, also einen Stoff handelt, der nach Art eines Katalysators die Umwandlung veranlaßt, ohne dabei selbst im Endprodukt enthalten zu sein. Man hat ihm die Bezeichnung *Thrombin* verliehen und könnte ihn als *Fibrinogen-Denaturase* ansprechen. Auch dieser Stoff ist offensichtlich in jedem gesunden Blutplasma vorhanden, jedoch — sonst müßte ja das Blut von selbst gerinnen — in „inaktiver“ Form. Man nennt ihn Thrombogen oder „Prothrombin“, seiner Natur nach wahrscheinlich ein