

## Die Regelung der Strömungsrichtung des Blutes

Von E. VON SKRAMLIK<sup>1</sup>, Berlin

### I. Einleitung

Wenn man die Einrichtungen bzw. Vorgänge berücksichtigt, wie sie im Kreislaufsystem des Menschen und der Säugetiere gegeben sind<sup>2</sup>, so wird man leicht zu der Vorstellung verführt, dass der Umlauf des Blutes durch Eingreifen des Herzens ausschliesslich in *einer* Richtung vor sich gehen kann. Ist doch diese durch den Einbau von Klappen in das Herz und in die Venen weitgehend festgelegt! Es kann sich infolgedessen das Blut nur in jener «Achtertour» bewegen, die dadurch charakterisiert ist, dass es aus dem linken Herzen über die Körperkapillaren nach dem rechten Herzen über die Körperkapillaren nach dem rechten Lungenkapillaren nach der Ausgangsstelle zurückkehrt. Diese Strömungsrichtung erscheint in einem gewissen Umfange auch erforderlich, da ja die arteriellen Gefässe viel kräftiger gebaut sind als die venösen. Haben ja doch die ersteren den Anprall des Blutes auszuhalten, das mit beträchtlicher Kraft aus den Kammern hinausgeschleudert wird. Demgemäss müssen sie über eine stärkere Wandung verfügen als die venösen. Auch würden die zartwandigen Vorhöfe niemals den Druck aufbringen, der notwendig wäre, um das Blut in der entgegengesetzten Richtung, sei es über die Lungenkapillaren nach dem rechten Herzen, sei es über die Körperkapillaren nach der linken Herzabteilung zu treiben. Gewiss käme eine Erleichterung insofern in Betracht, als der Widerstand in dem angeschlossenen venösen Gefäßsystem geringer ist als in dem arteriellen. Dadurch würde aber nur eine zeitweise Erleichterung eintreten, denn auf die Venen mit einem geringen folgen die Kapillaren mit einem erheblich grösseren Widerstand. An diese schliessen sich aber die Arterien an, die ja im allgemeinen dem Durchgang des Blutes einen nicht unbeträchtlichen Widerstand entgegensetzen. Es ist eben unser Kreislaufsystem mit seinem Motor nicht etwa symmetrisch in bezug auf die Kapillaren gestaltet. Eine weniger wichtige Rolle käme der Arterialisierung des Blutes in den Lungen zu.

Denn schliesslich dürfte es nur einen zeitlichen Unterschied ausmachen, ob die Körperkapillaren das mit O<sub>2</sub> gesättigte, mit CO<sub>2</sub> weniger beladene Blut über die Arterien oder über die Venen erhalten; der Hauptverbrauch des einen und die Hauptbildung des anderen Gases sind ja doch im wesentlichen auf das Eingreifen der Zellen in der Umgebung der Kapillaren zurückzuführen.

Im Zusammenhang damit erhebt sich die Frage, wie alle Einrichtungen beschaffen sind bzw. sein müssen, damit wirklich in unserem Kreislaufsystem die Strömung des Blutes in *einer* und bloss in einer Richtung gewährleistet ist. Schliesslich lehrt es schon die Tatsache der Herzklappenfehler, dass zumindest auf kurze Strecken ein Rückstrom von Blut nicht ausgeschlossen ist. Dazu steht von seiten des Herzmuskels einer Rückbeförderung von Blut nicht viel im Wege. Wir wissen es ja aus zahlreichen Versuchen, dass die Erregungs- und Kontraktionswelle über das Wirbeltier-, auch das Menschenherz, sowohl in der normalen als auch in der entgegengesetzten Richtung fortschreiten kann, wenn auch nicht gleich sicher und schnell. Die Leitungsrichtung von den venösen nach den arteriellen Gefässen (entsprechend der anatomischen Bezeichnung) ist ja zweifellos bevorzugt.

Wollen wir die gestellte Frage beantworten, so müssen wir etwas weiter ausgreifen und uns über jene Einrichtungen unterrichten, welche in den verschiedenartigsten gestalteten Kreislaufsystemen die Beförderung von Blut in einer Richtung gewährleisten. Im wesentlichen findet eine Strömung des Blutes in Röhren statt, die von der Blutflüssigkeit in beiden Richtungen passiert werden können. Wie kommt es nun, dass, wenn auch unter Umständen nur für eine abgegrenzte Zeit, eine Richtung bei der Strömung eingehalten wird, und welche Nachteile würde es für den betreffenden Organismus bringen, wenn dies nicht der Fall wäre?

Auf diesem Gebiete können eigentlich nur die Lehren der *vergleichenden Physiologie* zu einer Beantwortung herangezogen werden. Demgemäss habe ich es mir zur Aufgabe gemacht, von diesem Standpunkt aus zusammenfassend über derartige Einrichtungen zu berichten. Im Kreislaufsystem des Menschen und der Säugetiere, auch der Vögel, liegen schon recht verwickelte Verhältnisse vor, die nicht oder nicht ohne weiteres zu durchschauen und einer Analyse zugänglich sind. Dann kann es aber leicht geschehen, dass eine

<sup>1</sup> Anschrift: Berlin NW 7, Schumannstrasse 20/21.

<sup>2</sup> R. TIGERSTEDT, *Die Physiologie des Kreislaufs*, I. 31 ff. (W. de Gruyter, Berlin und Leipzig 1921). – E. TH. BRÜCKE, *Die Bewegung der Körpersäfte*, in «Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie», Bd. I, 1. Hälfte (G. Fischer, Jena 1925), 827 ff. – F. MORITZ, *Physiologie und Pathologie der Herzklappen*, in «Bethes Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie» 7, 1 (J. Springer, Berlin 1926), S. 158 ff. – E. V. SKRAMLIK, *Herzmuskel und Extrazeize* (G. Fischer, Jena 1932).

Einrichtung übersehen wird, die für die Sicherung der Strömungsrichtung von Bedeutung ist, die indessen in den vorhin genannten Kreislaufsystemen nicht weiter auffällt. Sie drängt sich erst auf, wenn wir bei anderen Organismen sehen, dass gerade sie für die Erhaltung der Blutströmung in *einer* Richtung den Ausschlag gibt.

## II. Die Einrichtungen, die auf die Einhaltung einer bestimmten Strömungsrichtung hinausarbeiten

Vor allem muss hier darauf hingewiesen werden, dass die Regelung der Strömungsrichtung des Blutes in einem Kreislaufsystem auf recht verschiedenartigen Faktoren beruht. Man kann diese dem Wesen nach hauptsächlich in *aktive* und *passive* einteilen. Freilich stossen wir, wenn auch nicht ausnahmslos, so doch in der überwiegenden Anzahl der Fälle, auf Kombinationen dieser beiden Faktoren. Demgemäss empfiehlt es sich bei der Behandlung der gestellten Aufgabe, diese drei Möglichkeiten für die Regelung der Strömungsrichtung gesondert zu besprechen.

### A. Aktive Mechanismen

Unter einem aktiven Mechanismus haben wir das Eingreifen von Muskeln zu verstehen, die sich in einem bestimmten Augenblick und in einer festgelegten Weise zusammenziehen. Da es sich um die Beförderung einer Flüssigkeit handelt, so kommt nur ein Hohlmuskel in Frage, der sich aus äusseren oder aber aus inneren Gründen zusammenzieht. Dieser Hohlmuskel entspricht einer Röhre, wobei dieses Rohr einfach gestaltet, aber auch recht verwickelt gebaut sein kann. Im *ersten* Falle sprechen wir von einem *kontraktilen Gefäss*, das die Urform eines Motors darstellt<sup>1</sup>, im *zweiten* Falle von einem *Herzen*, besonders dann, wenn weite Abteilungen eingeschaltet sind. Zieht sich die Wand dieses Hohlgebildes zusammen, so wird auf den Flüssigkeitsinhalt ein Druck ausgeübt, der sich nach dem *Pascalschen Prinzip* nach allen Richtungen gleichmässig fortpflanzt. Ist aber erst die Flüssigkeit in dem Hohlmuskel unter einen Druck gesetzt, so kann sie zur Strömung gebracht werden. Es setzt dies allerdings voraus, dass an diesen Hohlmuskel Röhren angeschlossen sind, in denen ein Flüssigkeitsstrom vor sich gehen kann.

Wollen wir die Bedeutung dieser Tatsachen erkennen, so ist es ratsam, auf einer sehr tiefen Stufe der Entwicklung des tierischen Lebens anzufangen, auf der der Bedarf der Zelle nach Nahrung noch in einer sehr einfachen Weise gedeckt werden kann. Es empfiehlt sich sogar, darüber hinauszugehen und sich ein Kreislaufsystem zurechtzudenken, das nur aus einem ringförmig angeordneten Gefäss besteht, das mit Blut-

flüssigkeit gefüllt ist und sich kontrahieren kann. In Wirklichkeit kennen wir kein derartig primitiv gestaltetes Kreislaufsystem; es würde auch seinen Zweck, nämlich die Versorgung aller Körperzellen mit Nahrung, nicht erfüllen. Nur dort ist eine richtige Zellernährung durchführbar, wo eine Aufteilung der Gefässe bis zu den Kapillaren statthat, wo also ein richtig ausgebildetes Berieselungssystem vorliegt.

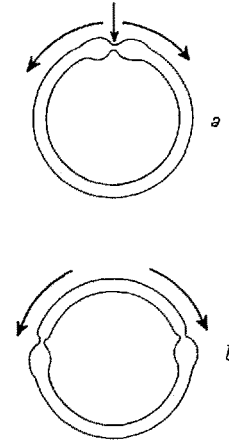


Abb. 1. Das Hinweggleiten einer Erregungs- und Kontraktionswelle in beiden Richtungen über einen Gefässring bei Reizung einer Stelle. a Einsetzen; b Fortschreiten der beiden Wellen.

Wie kann nun in einem solchen gedachten System ein Umlauf des Blutes in einer bestimmten Richtung vor sich gehen? Das ins Auge gefasste Rohr soll völlig gleichartig und symmetrisch gebaut sein und in seiner Wandung an allen Stellen gleichmässig Muskelsubstanz aufweisen, die sowohl einer Zusammenziehung als auch einer Erschlaffung fähig ist. Das letztere ist nicht etwa selbstverständlich. Man ist gewohnt, die Zusammenziehung als einen aktiven Vorgang anzusehen, die Erschlaffung aber als einen passiven. Auch denkt man immer daran, dass sich an eine Zusammenziehung sozusagen automatisch eine Erschlaffung anschliesst. In Wirklichkeit liegen die Dinge nicht immer so. Vor allem ist darauf hinzuweisen, dass vorzugsweise bei den Herzen der Wirbellosen eine Zusammenziehung sehr leicht erfolgt, dass aber im Anschluss daran das Gefäss oder das Herz nicht von selbst erschlafft, dass es vielmehr erst dazu gebracht werden muss, weil es sonst zusammengezogen bleibt. Man spricht in diesem Falle von einer passiv herbeigeführten Dehnung, die ihrerseits für die nächst folgende Zusammenziehung von grösster Bedeutung ist. Anders liegen die Dinge bei den Herzen der Wirbeltiere. Hier folgt der Zusammenziehung sozusagen automatisch die Erschlaffung nach. Man kann demgemäss im ersten Falle von einer *passiven*, im zweiten Falle von einer *aktiven Diastole* sprechen. Auf diese Tatsache sei mit Nachdruck hingewiesen, weil man sonst leicht dem Eindruck verfällt, dass unter allen Umständen die Zusammenziehung das aktive Geschehen darstellt, während die Erschlaffung etwas

<sup>1</sup> E. v. SKRAMLIK, *Vom pulsierenden Gefässrohr zum Herzautomatizentrum*, C. r. XII<sup>e</sup> Congr. intern. Zool., Lisbonne 1935, S. 222 (1936).

Passives ist, das vorzugsweise durch den Einstrom von Blut herbeigeführt wird<sup>1</sup>.

Wenn nun an einer Stelle eines solchen Schlauches (siehe Abb. 1) die Kontraktionswelle einsetzt, so wird sie sich nach den beiden möglichen Richtungen (entsprechend beiden Ausgängen bei einem Rohr) ausbreiten und damit das Blut vor sich hertreiben. Dieser Vorgang hängt nun nicht allein mit der Zusammen-

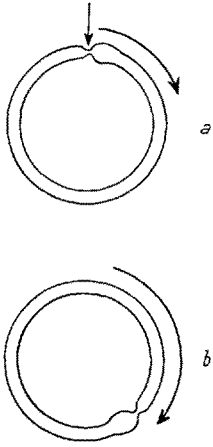


Abb. 2. Das Hinweggleiten einer Erregungs- und Kontraktionswelle bloss in einer Richtung über einen Gefäßring bei Reizung einer Stelle. Das Kreisen der Kontraktionswelle kann sowohl in der einen wie in der entgegengesetzten Richtung geschehen. *a* Einsetzen; *b* Fortschreiten der Welle im Sinne des Uhrzeigers.

ziehung eines Gefäßstückes zusammen, sondern auch mit dem Ausmass der Erschlaffung sowie der Dehnbarkeit des benachbarten Anteiles der Gefäßwand. Im allgemeinen werden die Dinge so liegen, dass jede kontrahierte Stelle vor sich eine erweiterte Stelle aufweist, während sie hinter sich eine ebensolche zurücklässt, freilich erst nach Ablauf einer bestimmten Zeit.

Diese Kontraktionswelle schreitet nun in beiden Richtungen über den Gefäßring hinweg, und sie wird an derjenigen Stelle erlöschen, die dem Ausgangspunkt der Kontraktionswelle gegenüberliegt. Damit kommt es auch zu einem Erlöschen der Strömung. In diesem Falle wurde der ganzen Natur des Systems nach das Blut in zwei einander entgegengesetzten Richtungen fortbewegt. Wenn nun die Muskulatur in der Gefäßwand im Anschluss an die Zusammenziehung erschlafft, gleichgültig ob aktiv oder passiv, so wird das Blut einfach nach dem Ausgangsort zurückströmen. Schliesslich ist ja eine Absperrung des Gefässes in einer Richtung nur so lange gegeben, als das Gefäss zusammengezogen ist. Es wirkt also die Muskeltätigkeit bei der Zusammenziehung sowohl im Sinne der Herbeiführung einer Strömung als auch im Sinne der Erzielung eines Abschlusses. Unter diesen Bedingungen kommt allerdings ein *Kreislauf* des Blutes nicht zustande.

Es kann unter Umständen geschehen, dass die Ausbreitung der Erregungs- und Kontraktionswelle über ein solches Ringgefäss nur in einer Richtung vor sich geht (siehe Abb. 2). Dann wird das Blut vor dieser Kontraktionswelle hergetrieben, und es kreist in dem System so lange, als diese nicht erlischt. Ein solcher Umlauf des Blutes im Kreise ist durchaus denkbar, auch wenn er in der Natur nicht verwirklicht ist. Wir kennen aber im Herzen eine kreisende Erregung, die vielfach als Ursache für das Wogen und Wühlen angesehen wird<sup>1</sup>. Wir kennen sie auf einer primitiven Stufe des tierischen Lebens, bei den *Medusen*<sup>2</sup>. Wir können sie aber durch die ganze Tierreihe hindurch verfolgen, sogar bis zum menschlichen Herzen. Die Ausbreitung der Erregungswelle im Kreise kann in *zweierlei* Richtung vor sich gehen, sowohl in der einen als auch in der anderen von den beiden möglichen Richtungen. Der Gefäßschlauch ist an allen Stellen völlig gleichartig gebaut; demgemäss ist sowohl eine Peristaltik als auch eine Antiperistaltik denkbar, wobei fürs erste davon ausgegangen sein soll, dass die Unterlagen für eine derartige Ausbreitung der Kontraktionswelle in beiden Richtungen gleichartig ist. Wenn in einem solchen gedachten System ein Umlauf des Blutes statthat, so beruht dies einzig und allein auf dem Eingreifen der Muskulatur in der Wandung. Jede zusammengezogene Stelle betätigt sich wie eine Klappe oder ein Ventil; es bedarf also an und für sich nicht des Einbaues derartiger Einrichtungen, um die Strömungsrichtung zu regeln.

Bei der Herbeiführung einer Strömung kann eine Absperrung in der einen Richtung *periodisch* in Wirksamkeit treten. Es kann sich aber, besonders bei einem verwickelten Kreislaufsystem, eine *anhaltende* Absperrung bestimmter Gefässgebiete bemerkbar machen. Mit Recht müssen also diese beiden Zustände gesondert behandelt werden.

1. Bei dem vorhin gewählten Beispiel eines kontraktile Gefäßringes spielt die periodische Absperrung eine wichtige Rolle. Sie muss aber weichen, damit der eben tätige Anteil auch als passives Rohr benutzt und mit Blut gefüllt werden kann. Ob es sich nun um ein kontraktiles Gefäss oder ein richtig entwickeltes Herz handelt, ist im Endergebnis gleichgültig. Mit der Weite des Gefässes bzw. der Ausdehnung des Herzens hängt bloss das Fassungsvermögen zusammen, damit also diejenige Menge von Blut, die bei einem einmaligen Ablauf einer peristaltischen Welle befördert wird.

Wie kann nun die Strömungsrichtung festgelegt werden? Hier spielt schon die *Ausgangsstelle* der peristaltischen Welle eine ausschlaggebende Rolle. Dazu

<sup>1</sup> E. V. SKRAMLIK, *Ergebn. Biol.* 15, 166 (1936); *Das Tier mit der Herzfrequenz*: 1. Kongressbericht II des XVI. Internat. Physiologen-Kongresses, Zürich (1938); *Pubbl. Staz. Zool. Napoli* 17, 130 (1938).

<sup>1</sup> S. DE BOER, *On the Fibrillation of the Heart. Pt. II. On the Relation Between Fibrillation of the Heart and "gehäufte" Extrasystoles*, *Versl. kon. acad. wetensch. (Amsterdam)*, Deel 28, 992 (1920), und *Proc. royal. Acad. Amsterdam* 23, 329 (1920); *Ergebn. Physiol.* 21, Abt. I, 1 (1921).

<sup>2</sup> G. R. MINES, *J. Physiol.* 46, 349 (1911). – E. V. SKRAMLIK, *Zool. Jb. Abt. Physiol.* 61, 297 (1915).

kommt eine Differenzierung des Kreislaufsystems in tätige Teile als solche, welche die Blutströmung in Gang bringen, und in untätige, die das Blut wie ein einfaches Rohr ohne selbständiges Eingreifen fördern.

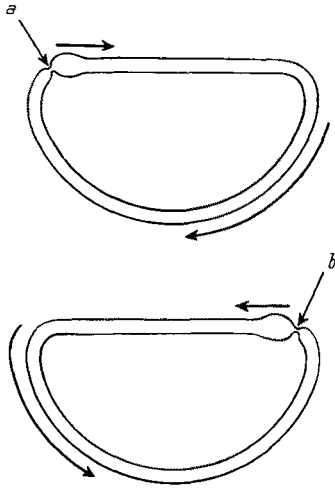


Abb. 3. Primitives Kreislaufsystem, das aus einem kontraktilem Anteil von geradem Verlauf besteht, während der restliche gebogene nur zur Leitung der Flüssigkeit dient. Wird der kontraktile Schlauch an einem Ende (a oder b) erregt, so gleitet die Erregungs- und Kontraktionswelle in einer Richtung über dieses primitive Gefäßsystem hinweg, bei Reizung von a im Sinne des Uhrzeigers, bei Reizung von b im entgegengesetzten Sinne des Uhrzeigers.

Auf diese Weise können wir einen treibenden (aktiven) Anteil von einem System von einfachen Röhren sondern, die einer selbständigen Kontraktion nicht mehr fähig sind und nur passiv zur Leitung der Flüssigkeit dienen (*Triebssystem* auf der einen, *Leitungssystem* auf der anderen Seite). Fassen wir (siehe Abb. 3) ein solches primitives Kreislaufsystem, das bloss an einer Stelle kontraktile ist, ins Auge, so ist es wieder ohne Schwierigkeit zu verstehen, dass sich das Blut jetzt von der Stelle, von der die Kontraktion ihren Ausgang nimmt, in zwei Richtungen genau so ausbreiten kann wie bloss in einer Richtung. Für diesen Erfolg ist es ausschlaggebend, ob die Kontraktionswelle von der Mitte oder den Enden des kontraktilem Schlauches ausgeht.

Setzt die Kontraktionswelle (siehe Abb. 4) an der Stelle c ein, so haben wir denselben Fall verwirklicht,

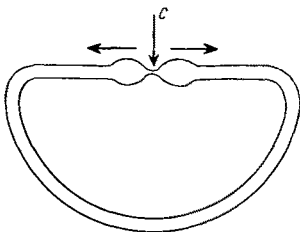


Abb. 4. Primitives Kreislaufsystem, das aus einem kontraktilem Anteil von geradem Verlauf besteht, während der restliche gebogene nur zur Leitung der Flüssigkeit dient. Wird der kontraktile Schlauch in der Mitte erregt (c), so gleiten zwei Erregungs- und Kontraktionswellen nach entgegengesetzter Richtung über dieses primitive Gefäßsystem hinweg. In diesem Falle kommt es zu keiner geregelten Strömung der Flüssigkeit.

wie er in Abbildung 1 zur Darstellung gekommen war, nur mit dem Unterschied, dass jetzt nicht der ganze Ring einer Zusammenziehung fähig ist, sondern nur ein Teil von ihm. Setzt dagegen die Kontraktionswelle an dem Eingang zu dem tätigen Schlauch ein, sei es bei a, sei es bei b, so kann das Blut das eine Mal in der einen, das andere Mal in der anderen Richtung befördert werden, wie dies durch die Pfeile angedeutet ist.

Es gibt nun eine ganze Anzahl von Kreislaufsystemen, die bloss aus Gefäßen bestehen und in die keine Klappen eingebaut sind. Bei den *Würmern*, vor allem *Herpobdella octoculata* L.<sup>1</sup> sowie *Glossosiphonia*<sup>2</sup> (siehe

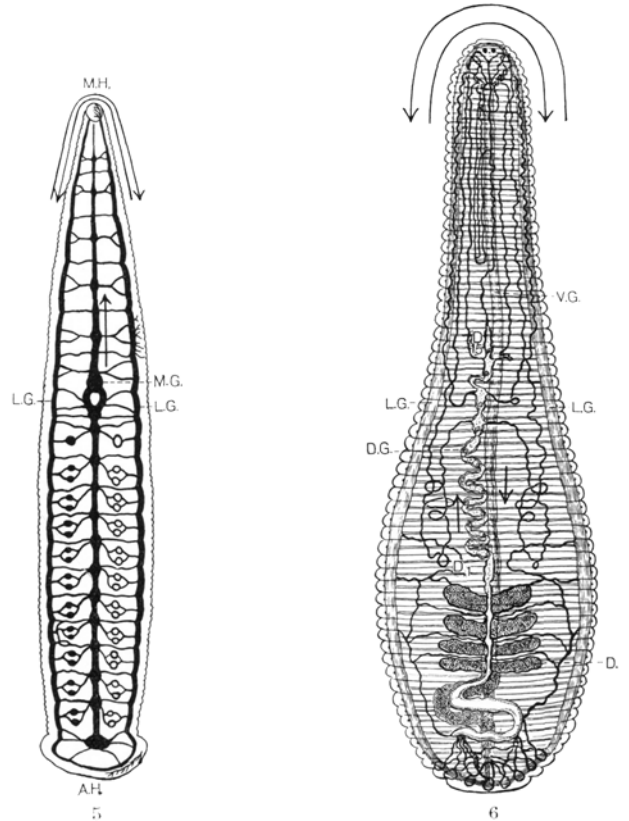


Abb. 5. Schema des Gefäßsystems von *Herpobdella octoculata* L. in etwa 4facher Vergrößerung. Entnommen aus A. GRAF «Hirudineenstudien», Abh. K.-Leopold-Akad. Naturforscher, Halle 72, 215 (1899). Es bedeuten: M.H. die Mundhaftscheibe; A.H. die Afterhaftscheibe; L.G. das Lateralgefäß; M.G. das Mittel- oder Bauchgefäß. Durch die Pfeile ist die Richtung des Blutstroms gekennzeichnet; sie wechseln in den Lateralgefäßen.

Abb. 6. Darstellung des Kreislaufsystems von *Glossosiphonia Johnson* nach BUDGE von der Dorsalseite aus gesehen, in etwa 3facher Vergrößerung. Es bedeuten: D. den Darm mit den Ausstülpungen; D.G. das Dorsalgefäß mit den zahlreichen Kammern von D<sub>1</sub>-D<sub>15</sub>; L.G. das Lateralgefäß; V.G. das Ventralgefäß. In dem Dorsalgefäß geht der Kreislauf vom Schwanz- zum Kopfende des Tieres vor sich, im Ventralgefäß vom Kopf- zum Schwanzteil. In den Lateralgefäßen kann entsprechend den Pfeilen (oben) die Strömungsrichtung wechseln.

<sup>1</sup> J. MÜLLER, Über den Kreislauf des Blutes bei *Hirudo vulgaris*. Meckels Arch. Anat. Physiol. 1828, S. 22. – E. v. SKRAMLIK, Blutkreislauf bei *Herpobdella octoculata* L. Nr. C 330 Zentralinstitut Film und Bild, Berlin (1939). – A. BIDDER, Untersuchungen über das Blutgefäßsystem einiger Hirudineen (Inaug.-Diss. Dorpat 1868).

<sup>2</sup> J. BUDGE, Verh. nat. hist. Vereins Pr. Rheinlande u. Westphalens, Bonn 6, 89 (1849).

Abb. 5 und 6), hat man den Fall verwirklicht, dass das Blut durch das Eingreifen der Lateralgefäße tatsächlich im Kreise umgetrieben wird. Die Hauptgefäße – drei bzw. vier – nehmen sämtliche von den Kapillaren im Afterteil ihren Ausgang, vor allem die beiden Seitengefäße. Zu diesen letzteren kommt bei *Herpobdella* ein Mittelgefäß, das sich zwischen den beiden Seitengefäßen dorsal gelagert befindet. Bei *Glossosiphonia* kommen zwei Mittelgefäße in Betracht, ein dorsales und ein ventrales. In den Seitengefäßen wird das Blut sowohl in der einen als auch in der anderen Richtung umgetrieben. Dabei nimmt die Erregungs- bzw. Kontraktionswelle in einem Seitengefäß unmittelbar am zugehörigen Teil des Kapillarsystems im Afterteil ihren Ausgang und pflanzt sich über das Kapillarsystem des Mundteils nach dem zweiten Seitengefäß fort. Zuletzt gelangt das Blut von neuem in das Kapillarsystem des Afterteils, jetzt aber von der anderen Seite. Diese Kreisbahn – wenn sich von einer solchen sprechen lässt – kann einmal in der einen, das andere Mal in der anderen Richtung durchmessen werden. Im Mittelgefäß von *Herpobdella* dagegen strömt das Blut stets in der Richtung vom After- zum Mundteil. Bei *Glossosiphonia* wird das Blut im Dorsalgefäß vom After- nach dem Mundteil, im Ventralgefäß vom Mund- zum Afterteil getrieben.

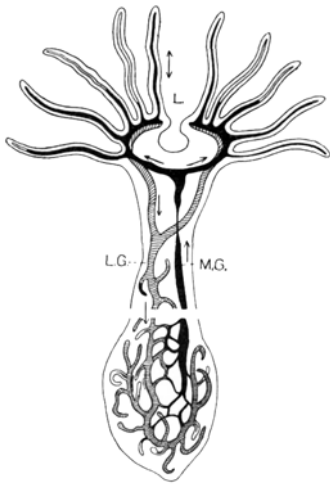


Abb. 7. Schema des Gefäßsystems von *Phoronis psammophila* nach BETHE in etwa 8facher Vergrößerung. Es bedeuten: L. Lophophor; L.G. Lateralgefäß; M.G. Medialgefäß. Durch die Richtung der Pfeile ist die Richtung des normalen Umlaufes des Blutes gekennzeichnet.

Gerade bei den Seitengefäßen haben wir den Fall verwirklicht, dass das Blut einzig und allein durch das Eingreifen von Muskeln in der Gefäßwandung umgetrieben wird. Da die ganze Anlage *symmetrisch* ist, besteht die Möglichkeit einer Kreisbewegung des Blutes in den Seitengefäßen sowohl in der einen als auch in der anderen Richtung, wobei die Richtungsänderung nach Ablauf einer Anzahl gleichsinniger Tätigkeiten eintritt.

Sehr interessante Verhältnisse liegen in dem Kreislaufsystem von *Phoronis psammophila* vor, wie es BETHE<sup>1</sup> beschrieben hat. Hier wird das Blut (siehe Abb. 7) aus dem sogenannten Mittelgefäß in eines der Lophophorgefäße getrieben, aus dem die Tentakelgefäße hervorgehen, die ihrerseits selbst blind endigen. Aus einem weiteren Lophophorgefäß, das zu dem erstgenannten parallel angeordnet ist, gelangt das Blut unter Benutzung einer  $\gamma$ -förmigen Bildung in das Seitengefäß, aus dem es durch die Magenkapillaren nach dem Mittelgefäß zurückgetrieben wird. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle strömt das Blut aus dem Mittelgefäß nach den Lophophorgefäßen und aus diesen wieder zurück nach dem Lateralgefäß. Es kann sich aber der Kreislauf ohne ersichtlichen Grund auch in der umgekehrten Richtung abspielen.

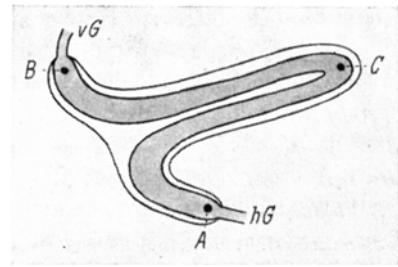


Abb. 8. Schlauchförmig gestaltetes Manteltierherz (von *Ciona intestinalis* L.) in etwa 3facher Vergrößerung. Die Erregungs- und Kontraktionswelle kann in beiden Richtungen über dieses Rohr hinwegschreiten. A, B, C sind Automatiezentren, A und B arbeiten periodisch rhythmisch. vG und hG bedeuten ventrales und hypobranchiales Gefäß.

Bei den genannten tätigen Gefäßen, gleichgültig ob es sich um das Kreislaufsystem von *Herpobdella*, *Glossosiphonia* oder *Phoronis* handelt, sind an keiner Stelle Klappen eingeschaltet, durch die die Strömungsrichtung des Blutes geregelt wird. In den Tentakelgefäßen, die blind endigen, geht die Strömung des Blutes einmal in der Richtung nach dem freien Ende des Tentakels, das andere Mal in der Richtung der Ansatzstelle des betreffenden Greifarmes am Lophophor vor sich. Es handelt sich also hier um eine Strömung des Blutes bloss im Sinne eines Hin- und Herschiebens. Im übrigen können wir bei den Lateralgefäßen von einer Peristaltik und Antiperistaltik sprechen, obgleich keiner dieser Begriffe für eine bestimmte Strömungsrichtung anzuwenden ist. Jedenfalls gilt dies für *Herpobdella* und *Glossosiphonia*, während bei *Phoronis* die eingeschalteten Organe eine peristaltische bzw. antiperistaltische Bewegung festzuhalten gestatten würden.

Auch bei anderen Tierstämmen gibt es Kreislaufsysteme, in denen das Blut zeitweise in der einen, aber auch in der entgegengesetzten Richtung umgetrieben

<sup>1</sup> A. BETHE, *Vergleichende Physiologie der Blutbewegung*, in «Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie» 7, 1. Hälfte (J. Springer, Berlin 1926), S. 3 ff.; Z. vgl. *Physiol.* 5, 555 (1927).

wird. Es handelt sich um die *Manteltiere*<sup>1</sup>. Doch wird in diesem Falle der Umlauf des Blutes nicht durch das Eingreifen pulsierender Gefässe, sondern durch das eines *Herzens* herbeigeführt. Dieses Organ (siehe Abb. 8) wird im wesentlichen durch einen Schlauch dargestellt, der einen grösseren Durchmesser besitzt, als er den an das Herz angeschlossenen Gefässen (auch allen übrigen) zukommt. In einem solchen System wird das Blut infolge des Schlagwechsels des Herzens eine Zeitlang in der einen, sodann in der anderen Richtung befördert.



Abb. 9. *Nereis diversicolor* O. F. Müll. in Schlangelbewegung mit eingezeichnetem Dorsalgefäss in etwa normaler Grösse. Die Richtung des Pfeiles gibt die Richtung der normalen Blutströmung in dem Gefäss an. Man beachte, dass der Schwanzteil des Gefässes sehr viel enger ist als der Kopfteil.

Die Erregungs- und Kontraktionswelle nimmt einmal an dem einen, das andere Mal an dem anderen Ende des Herzens ihren Ausgang und pflanzt sich von hier über das ganze Herz fort. Klappen sind weder in das Herz noch in die Gefässe eingefügt. Sie dürfen es auch nicht sein, sonst würde ein Wechsel in der Strömungsrichtung des Blutes nicht durchführbar sein. Die Absperrung nach der einen Richtung erfolgt in diesem Falle genau so, wie bei den Gefässen durch die Zusammenziehung der Muskulatur in der Herzwand.

Wenn das Triebwerk durch ein an allen Stellen gleichartig, vor allem aber symmetrisch gebautes Gefässrohr oder Herz dargestellt wird, so kann der Umlauf des Blutes in dem angeschlossenen Kreislaufsystem sowohl in der einen als auch in der anderen Richtung bewerkstelligt werden. In dem Augenblicke, wo eine Symmetrie der Anlage nicht besteht, erfährt die Beförderung des Blutes in der einen Richtung eine Begünstigung, in der anderen eine Erschwerung. Solchen Verhältnissen begegnen wir bereits bei denjenigen Würmern, bei denen der Umlauf des Blutes durch das pulsierende Rückengefäss erzeugt wird. Dieses stellt

das Triebwerk dar, während alle anderen Gefässe bloss rein passiv für die Beförderung des Blutes da sind. Sehr einleuchtend sind die Verhältnisse bei *Nereis cultrifera* Grube. Hier stellt das Rückengefäss (siehe Abb. 9) ein Rohr dar, das nicht an allen Stellen gleichartig gebaut ist, vor allem nicht die gleiche Weite aufweist<sup>1</sup>. Es ist gegen den Schwanzteil des Tieres verjüngt, wird demgemäss gegen den Kopfteil zu (meist fortlaufend) weiter. Normalerweise wird hier das Blut durch Kontraktionswellen befördert, die vom Schwanzteil des Tieres ihren Ausgang nehmen und nach dem Kopfteil zu ziehen. Nicht als ob eine Rückbeförderung des Blutes, also ein Umlauf des Blutes in der entgegengesetzten Richtung unmöglich wäre; er stellt aber die Ausnahme, nicht etwa die Regel dar. Dadurch, dass sich das Gefäss im Schwanzteil verjüngt, genügt hier bereits ein geringer Zustrom von Blut, um eine Erweiterung herbeizuführen, die infolge des Dehnungsreizes zu einer Zusammenziehung führt. Die Kontraktionswelle, die hier ihren Ausgang nimmt, pflanzt sich gegen den Kopfteil des Tieres fort. Ein gleicher Zustrom von Blut würde an dem Kopfteil des Gefässes unter sonst gleichbleibenden Bedingungen zu keiner derartigen Dehnung führen, damit auch nicht zum Anregen einer Kontraktionswelle. Über die Strömungsrichtung entscheidet wenigstens in derartigen Fällen die *Asymmetrie* des Baues. Ein symmetrisch gebauter Motor begünstigt die Strömung in beiden Richtungen, ein asymmetrisch gebauter erschwert sie in einer Richtung.

Zu dem asymmetrischen Bau kann noch eine «Asymmetrie der funktionellen Anlage» hinzukommen, indem die einzelnen Anteile des Herzens in bezug auf die Leistung nicht gleichartig sind. Solchen Verhältnissen begegnen wir bereits bei den *Manteltieren*. Hier weisen die Enden des Herzschlauches eine grössere Leistungsfähigkeit in bezug auf das Aussenden automatischer Antriebe auf als die übrigen Anteile des Herzschlauches. Diese Eigentümlichkeiten beobachten wir in noch ausgeprägterem Masse bei den Herzen der *Wirbeltiere*. Die führenden Zentren, wie sie bezeichnet werden, sind bei den meisten *Fischen* und *Amphibien* in der Dreizahl, von den *Kriechtieren* einschliesslich aufwärts bis zum menschlichen Herzen in der Zweizahl gegeben. Sie befinden sich jeweils am *Eingang* zu der betreffenden Herzabteilung. Es differenziert sich also das Herz in bezug auf die Leistung, es differenziert sich im übrigen auch noch in bezug auf die Zahl und die Beschaffenheit der Herzabteilungen. Unter diesen Bedingungen wird ja eine Umkehr der Strömungsrichtung kaum zu verwirklichen sein, denn schliesslich kann sich die Erregungs- und Kontraktionswelle, die vom Automatiezentrum ihren Ausgang nimmt, für gewöhnlich nur in einer Richtung ausbreiten.

Des Interesses halber sei darauf hingewiesen, dass es ein Gefäss oder ein Herz bloss mit *einer* differenzierten

<sup>1</sup> E. v. SKRAMLIK, *Herzautomatiezentren vom Typus Cheyne-Stokes*, Abstr. Commun. XII<sup>th</sup> Intern. Physiol. Congr., Stockholm, Aug. 3, 1926, S. 228; Z. vgl. Physiol. 4, 607, 630 (1926); 9, 553 (1929); Bull. Inst. océanograph. Monaco, Nr. 548 (1930); (Berichtigung zu der Arbeit von QUINCKE und STEIN in Band 230 dieses Archivs) Pflüg. Arch. ges. Physiol. 253, 98 (1933).

<sup>1</sup> E. v. SKRAMLIK, Zool. Jb. Abt. Physiol. 61, 266 (1945).

Stelle in der Tierreihe *nicht* gibt. Es sind zumeist zwei solcher Stellen gegeben. Es entspricht dies dem von mir aufgestellten Prinzip der Sicherungen<sup>1</sup>. Wenn die führende Stelle versagt, so ist noch eine zweite vorhanden, die, wenn auch zumeist nicht vollwertig, so doch in einem nicht unbeträchtlichen Umfange die Leistung der ausgefallenen Stelle zu übernehmen vermag. Dadurch aber, dass zwei führende Stellen einander gegenüberstehen, muss für die Sicherung gegebenenfalls ein Wettstreit zwischen diesen Automatiezentren in Kauf genommen werden. Gerade dann, wenn sich die führenden Stellen, wie dies bei den Manteltierherzen der Fall ist, in der Leistungsfähigkeit nicht sehr stark voneinander unterscheiden, ist die Gefahr eines solchen Wettstreites gegeben<sup>2</sup>.

Es muss noch darauf hingewiesen werden, dass die Absperrung nach der einen Richtung durch das Eingreifen von Muskeln niemals vollständig ist. Es lässt sich einfach nicht vermeiden, dass in dem Augenblicke der Zusammenziehung einer Stelle, also bei Beginn der Kontraktionswelle, das Blut auch nach der falschen Richtung strömt. Gleichgültig um welches Herz es sich handelt, immer kommt es zu einem gewissen, wenn auch normalerweise sehr geringfügigen Rückstrom von Blut.

Damit haben wir nun an einer Anzahl von wesentlichen Fällen auseinandergesetzt, wie eine Blutströmung zustande kommt. Es geschah dies auf aktivem Wege durch Betätigung von Muskeln. Dabei nimmt die Kontraktionswelle nahezu immer an einer bestimmten Stelle ihren Ausgang. Ist dies nicht der Fall, so muss es zu einer Störung der Blutbeförderung kommen. Man braucht sich nur den Fall zu vergegenwärtigen, dass zum Beispiel die Kontraktionswelle in den Seitengefässen von *Herpobdella* nicht an dem Ausgang der Kapillaren im Afterteil, sondern mitten im Gefässverlauf ansetzt. Dann kommt es zu einer Strömung des Blutes in zwei einander entgegengesetzten Richtungen, wie wir es für den Fall des gedachten, im Ring angeordneten Kreislaufsystems haben. Solche Fälle sind gelegentlich zu beobachten, sie sind aber der Ausdruck für ein krankhaftes Geschehen.

2. In jedem höher entwickelten Kreislaufsystem muss es durch Absperrung bestimmter Gefässanteile zu einer länger anhaltenden Abschaltung von Kreislaufanteilen kommen. Diese Einrichtung sehen wir vor allem in den *Hülsenarterien* in der Milz, auch in den *Rougettschen Zellen* der Kapillaren. Kontrahieren sich diese Muskeln, so geht eine Blutströmung in dem betreffenden Gefässanteil für längere Zeit nicht vor sich (Abschaltungen). Dadurch besteht unter Umständen die Notwendigkeit zu einer Umschaltung im Blutkreislauf. Es kann aus diesem Anlass sogar zu einer Umkehr der Stromrichtung kommen.

### B. Passive Mechanismen

Es gibt in jedem Kreislaufsystem eine Anzahl von Einrichtungen, durch die die Blutströmung in einer bestimmten Richtung auf *passivem* Wege geregelt wird.

1. Schon die Anlage des betreffenden Gefässes oder Herzens ist für die Strömungsrichtung von Bedeutung. Als Urform eines Motors für das Blut in einem Kreislaufsystem haben wir das kontraktile Gefäss kennengelernt. Es ist überall gleichmässig gebaut und stellt in bezug auf die zu- und ableitenden Gefässe wie in bezug auf seinen Mittelteil eine *symmetrische* Anlage dar. Aus diesem primitiven Gefässrohr entwickelt sich aufsteigend in der Tierreihe infolge mannigfacher Umwandlungen durch Windung, Einstülpung, Einschnürung und Verwachsung das sehr kompliziert gebaute Herz der Wirbeltiere, vor allem der Vögel, Säugetiere und Menschen. Es kommt weiter zu einer Gliederung des Herzens in Abteilungen, die untereinander nicht gleichwertig sind, weder in bezug auf den Bau noch in bezug auf die Funktion. Man denke an die Vorhöfe und an die Kammern, man denke weiter an die Gefässe, die das Blut den Vorhöfen zu- und an diejenigen, die es aus den Kammern abführen. Jetzt haben wir keine symmetrische Anordnung vor uns, im Gegenteil fällt uns die *Asymmetrie* der Anlage auf, wenn wir uns die Anordnung Venen-Vorhöfe-Kammern-Arterien, zum Beispiel beim Menschenherzen, vor Augen führen. Auch sind die Verbindungen zwischen den einzelnen Abteilungen untereinander durchaus nicht gleichartig gestaltet; sie weichen übrigens im Aufbau sogar von den benachbarten Herzabteilungen ab, die sie verknüpfen. Erwähnt sei hier der sogenannte Atrioventrikulartrichter des Amphibienherzens, der ja eine Einstülpung der Vorhöfe in die Kammer bzw. die Kammern ist, die sich zum Teil recht tief in das anschliessende Gebilde einsenkt. Wenn auch die Erregungs- und Kontraktionswelle in einem solchen verwickelt gebauten Herzen in beiden Richtungen übertragen werden kann, so unterliegt es keinem Zweifel, dass ein solcher Motor zum Umtreiben des Blutes in *einer* Richtung besser geeignet ist als in der anderen.

Dazu kommt die verschiedene Weite der zu- und abführenden Gefässe sowie deren Wanddicke. Denkt man an eine Stromumkehr beim Menschenherzen, so wäre die Aorta gar nicht geeignet, die Menge Blutes zu fassen, die zur Einfüllung der Kammern nötig ist. Sie kann also niemals den Vorhof ersetzen, der auch zur Bereitstellung von Blut für die Kammer da ist, und zwar zu der Zeit, da sich diese zusammenzieht. Die Dicke der Aortawand wäre völlig bedeutungslos, denn sie hätte ja nicht mehr den ersten Anprall des Blutes auszuhalten, das den Kammern entströmt. Es würde sich im Gegenteil der ganze Anprall jetzt an den Vorhöfen auswirken, wenn die starkwandigen Kammern das Blut nach den zartwandigen Vorhöfen zu treiben. Dies kommt wohl unter pathologischen Verhältnissen vor. Wir wissen es aber aus zahlreichen Erfahrungen,

<sup>1</sup> E. v. SKRAMLIK, Dtsch. med. Wschr. 1927, Nr. 35; Dtsch. Gesundheitswesen 1946, H. 16, 488.

<sup>2</sup> E. v. SKRAMLIK, Münch. med. Wschr. 1939, 315; Nr. C 275 Zentralinstitut Film u. Bild, Berlin.



dass eine derartig krankhafte Störung zu einer Veränderung in dem Bau und der Leistung des Vorhofs führt<sup>1</sup>.

2. Im Kreislaufsystem vieler Tierstämme, besonders der höchsten, kommt eine Umkehr der Strömungsrichtung auch unter pathologischen Verhältnissen nur auf kurze Strecken in Frage. Es ist dies auf *Klappen-einrichtungen* zurückzuführen, wobei jetzt nur derjenigen gedacht werden soll, die sich in den *Venen* und im Anfangsteil der *grossen arteriellen Gefässe* befinden. Diese Taschenklappen werden nämlich rein passiv betätigt. Wir finden sie in der Einzahl genau so häufig wie in der Vielzahl. Eine einzelne Tasche treffen wir in dem Herzen einer grossen Anzahl von Wirbellosen, in der Zweizahl stossen wir vor allem in den Venen der Warmblüter auf sie. Hier stehen zwei solche Taschen einander gegenüber. Sie weichen bei der Strömung des Blutes in der einen Richtung auseinander, während sie sich in der anderen verschliessen. Im letzteren Falle legen sie sich in breiter Fläche einander an, und zwar nicht etwa bloss mit den Rändern. Unter diesen Bedingungen wird eine weitgehende Abdichtung erzielt.

Bei diesem Geschehen spielt eine anatomische Bildung in der Umgebung der Klappe eine wichtige Rolle. Die Gefässe sind nämlich an dieser Stelle etwas *erweitert*. Es kommt zu jenen Einrichtungen, die wir als *Sinus* bezeichnen. Wir finden sie im Anfangsteil der grossen arteriellen Gefässe der Warmblüter als *Sinus Valsalvae* wieder. Die Bedeutung dieser Sinus liegt darin, dass sich die Taschenklappen beim Auseinandergehen nicht etwa der Innenwand des Gefässes anlegen, was zu einer Störung beim nachfolgenden Schluss führen müsste. Sie nehmen vielmehr eine Art von Mittelstellung ein. Zwischen der Taschen- und der Gefässinnenwand befindet sich stets eine bestimmte Menge von Blut, das von den Sinus abgefangen wird und für das Zustandekommen des Abschlusses der betreffenden Gefässe bedeutungsvoll ist. Der gesamte Mechanismus ist rein passiver Natur und bedeutet die Schaffung einer *Asymmetrie des Widerstandes*, indem der Widerstand gegenüber dem Blutdurchtritt in der einen Richtung sehr gross, in der anderen sehr gering ist.

Im Anfangsteil der grossen arteriellen Gefässe des Herzens von den Vögeln einschliesslich bis zum Menschen sind *drei* solcher Taschen gegeben (Semilunarklappen). Sie verzapfen sich beim Schluss. Die *Noduli Arantii* spielen hier eine wichtige Rolle, indem sie die Abdichtung begünstigen. Solche Taschenklappen finden wir in grosser Zahl und in mehreren Reihen angeordnet auch im *Truncus arteriosus* der *Knorpelfische*. Jetzt aber kommt ein rein passiver Mechanismus für den Abschluss nicht in Frage; die Abdichtung wird nämlich hier auch durch das Eingreifen von Muskeln besorgt (vgl. S. 447).

3. Die Strömung des Blutes in einer bestimmten Richtung wird weiter durch jenes physikalische Prinzip unterstützt, das man als das der *Wasserstrahlpumpe* bezeichnet. Überall dort, wo Flüssigkeiten

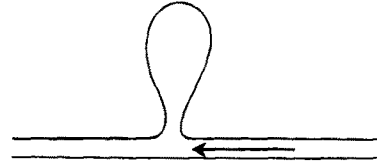


Abb. 10. Das Prinzip der Wasserstrahlpumpe in den Tentakelgefässen von *Phoronis* (schematisch). Der Pfeil deutet die Richtung der Strömung im Hauptgefäss an.

strömen, macht sich (siehe Abb. 10) in den Seitenzweigen eine Art von Sog bemerkbar. Dieser spielt sogar bei Endgefässen eine Rolle, wie sie zum Beispiel bei *Phoronis* vorkommen. Diese werden auch infolge des Sogs entleert und damit ihr Inhalt erneuert. Es geschieht dies also nicht allein durch Peristaltik bzw. Antiperistaltik der Muskeln in der Wand der Endgefässe. Einem derartigen Vorgang begegnen wir sogar beim Herzen der Säugetiere und des Menschen. Die Entleerung des *Sinus coronarius*, der in den rechten Vorhof einmündet, wird durch den Sog begünstigt, der bei der Strömung des Blutes aus dem rechten Vorhof in die rechte Kammer entsteht. Freilich hängt die Richtung des Ausstromes aus derartigen seitenständigen Behältern von der Richtung der Hauptströmung ab. Sie verlaufen beide parallel.

### C. Aktive und passive Mechanismen in Kombination

Nunmehr ist es unsere Aufgabe, diejenigen Einrichtungen für die Regelung der Blutströmung zu beschreiben, bei denen sich aktive Mechanismen genau so bedeutungsvoll erweisen wie passive. Beide kombinieren sich nämlich vielfach miteinander, wie vor allem die vergleichend physiologischen Untersuchungen lehren. Auch in diesem Falle empfiehlt es sich, zuerst die kombinierten aktiv-passiven Einrichtungen zu behandeln, die einer kurz dauernden Absperrung dienen; im Anschluss sollen diejenigen besprochen werden, die zum Zwecke eines länger anhaltenden Abschlusses von Gefässgebieten da sind.

1. a) Einen aktiv-passiven Mechanismus zur Regelung der Blutströmung haben wir schon durch die gegenseitige Beeinflussung benachbarter Abteilungen gegeben. Wir beobachten sie vor allem bei den Herzen der *Wirbellosen*, bei denen der Dehnungsfaktor<sup>1</sup> für die Anregung zur Tätigkeit von ausschlaggebender Bedeutung ist. Vielfach sind die Herzabteilungen in der Längsrichtung hintereinandergeschaltet, so dass die Zusammenziehung des einen gleichzeitig die Dehnung des benachbarten Teiles herbeiführt. So bedeutet beim

<sup>1</sup> E. v. SKRAMLIK, Diskussionsbemerkung zu dem Vortrag über die Mitralklappen von Prof. Dr., Dr. h. c. THEODOR BRUGSCH am 2. Dezember 1953, Z. ges. inn. Med. u. Grenzgebiete 9, 207 (1954).

<sup>1</sup> E. v. SKRAMLIK, Pflüg. Arch. ges. Physiol. 221, 503 (1929); Z. vgl. Physiol. 10, 1 (1929); Ergebn. Biol. 18, 88 (1941).



*Schneckenherzen* eine Zusammenziehung des Vorhofs eine Dehnung und Erweiterung der Kammer, die ihrerseits zu einer Zusammenziehung dieses Herzteils Anlass gibt. Eine Zusammenziehung der Kammer bedeutet wiederum eine Dehnung des Vorhofs, der damit die Anregung zur Tätigkeit empfängt.

Ausserdem stehen die Herzabteilungen wirbelloser Tiere vielfach durch *Bänder* untereinander in Verbindung. Wir begegnen derartigen Einrichtungen vor allem bei den *Kopffüssern*. Zieht sich ein Herzanteil zusammen, so dehnt er über das Band gleichzeitig den benachbarten. In einem solchen Falle brauchen die Herzabteilungen gar nicht in der Längsrichtung angeordnet zu sein. Die Aufeinanderfolge, in der sie in Tätigkeit geraten, wird dann in hohem Masse von demjenigen Teil abhängen, der zuerst zu arbeiten beginnt. An und für sich ist es für die Tätigkeitsweise als solche gleichgültig, ob der Vorhof oder aber die Kammer als erstes arbeiten. Unter diesem Gesichtspunkt könnte also die Strömung des Blutes sowohl in der einen als auch in der anderen Richtung erfolgen. Wenn dies nicht der Fall ist, so beruht es vorzugsweise darauf, dass ja zwischen die einzelnen Herzabteilungen Klappen eingeschaltet sind.

Ähnlichen Mechanismen begegnen wir auch bei den Herzen der Wirbeltiere. Hier sind allerdings die einzelnen Abteilungen nicht in der Längsrichtung angeordnet, auch gibt es keine bandartigen Verbindungen mehr. Wohl aber wissen wir, dass ein Herzabschnitt auf den benachbarten durch die *Art* seiner *Zusammenziehung* einwirken kann. So nähert sich bei einer Betätigung der Kammern die Basis der Spitze. Das bedeutet, dass der vorgeschaltete Vorhof gedehnt wird. Jetzt kann er aus den angrenzenden Venen besser eingefüllt werden. Dazu kommt die Abknickung der Kammern gegenüber den Vorhöfen, die den Schluss der dort befindlichen Klappen unterstützt. Bei der Zusammenziehung vollführt die Kammer auch noch eine spiralige Drehung um ihre Längsachse, die im gleichen Sinne wirkt. Das alles ist von Vorteil, solange das Herz normal arbeitet. Arbeitet es dagegen *antiperistaltisch*, so wird diese Form der Zusammenziehung das Austreiben von Blut nach den Vorhöfen auf das schwerste hindern. Dieses Geschehen leuchtet noch mehr ein, wenn wir die Verhältnisse an dem Übergang der venösen Gefässe in die Vorhöfe berücksichtigen, deren Einmündung niemals in gerader Richtung, vielmehr in schräger erfolgt. Der Verlauf des venösen Gefässes schliesst mit der Wandung der Vorhöfe einen Winkel ein, der im linken Vorhof etwa 90°, im rechten etwa 60° beträgt. Unter diesen Bedingungen kann bei einer Zusammenziehung der Vorhöfe der Eingang zu den Venen sehr leicht verlegt werden. Arbeitet das Herz in normaler Weise, so wirkt sich dieser kombinierte aktiv-passive Mechanismus für die Regelung der Blutströmung günstig aus. Arbeitet dagegen das Herz rückläufig, so verlegt der Vorhof bei seiner Zusammen-

ziehung sich selbst den Ausgang, und er kann das Blut nach den Venen nicht austreiben (Selbstabsperrung).

b) Aktiv-passive Mechanismen, welche die Strömung des Blutes in *einer* Richtung vermitteln, sind alle Arten

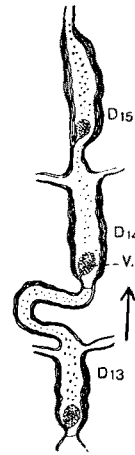


Abb. 11. Kammern des Dorsalgefässes von *Glossosiphonia Johnson* von  $D_{13}$ – $D_{15}$ . Es sind die Kugelventile  $V$ . eingezeichnet, die mit einem Stielchen an der Seite der Kammer, nahe deren Zugang, befestigt sind und die die Strömungsrichtung des Blutes in diesem Gefäss regeln, die durch den Pfeil gekennzeichnet ist.

von Klappen mit Ausnahme derjenigen, die schon besprochen wurden. Sie erweisen sich innerhalb der Tierreihe als ganz verschiedenartig gebaut. Vor allem soll hier jenes interessanten Gebildes gedacht werden, bei dem die Klappe in der Herzkammer durch eine Art von Kugelventil dargestellt wird. Es handelt sich um Gebilde in den Herzkammern des Dorsalgefässes von *Glossosiphonia* (siehe Abb. 11). Die Blutströmung findet in diesem Gefäss, worauf schon an anderer Stelle hingewiesen wurde, stets in *einer* Richtung statt, und zwar vom After- zum Kopfteil. Ein Rückstrom auf längere Strecken ist völlig ausgeschlossen: es hängt dies damit zusammen, dass sich im Innern einer jeden Kammer, und zwar jeweils an deren Eingang, ein Kugelventil eingebaut befindet. In der Richtung der Blutströmung ist der Zugang zur Kammer frei; das Ventil weicht da leicht aus. Sowie sich aber die Kammer zusammenzieht, wird es gegen ihren Eingang geschleudert und verlegt ihn. Mit Recht wird man sich die Frage vorlegen, ob dieser Mechanismus einwandfrei arbeitet. Ein derartiges Ventil könnte ja bei der Zusammenziehung der Herzkammer an eine ganz falsche Stelle geraten, so dass die erforderliche Dichtung nicht gewährleistet ist. Das Kugelventil wird aber am Eingang zur Kammer durch einen dünnen, kurzen Gewebefaden festgehalten, kann also von hier nicht weit weggetrieben werden.

Ein Analogon zu diesem Kugelventil im Innern einer Herzkammer ist dasjenige, das wir im Perikardialraum vieler Manteltierherzen antreffen. Unter normalen Bedingungen bewegt sich dieses «*Perikardialkörperchen*» während der Tätigkeit des Herzens im Perikardialsack hin und her. Es wandert in der Richtung der Kontrak-

tionswelle, und zwar befindet es sich stets derjenigen Stelle des Herzens angelegt, die durch die Kontraktion maximal verengt ist. Es bewegt sich langsam mit dieser Kontraktionswelle vom einen Ende des Herzschlauches zum anderen, kehrt aber *schnell* an die Ausgangsstelle zurück, sobald die Kontraktionswelle abgeklungen ist. Dann setzt seine Wanderung von neuem ein. Entsprechend der Schlagumkehr des Herzens bewegt sich das Perikardialkörperchen mit der Kontraktionswelle einmal in der einen, das andere Mal in entgegengesetzter Richtung. Im wesentlichen dient es dazu, die Abdichtung der zusammengezogenen Stelle des Herzens zu sichern.

Der Abschluss des Herzens in einer Richtung wird also nicht nur durch die tätige Muskulatur, also einen aktiven Faktor, sondern auch durch das Perikardialkörperchen, eine passive Einrichtung, erzielt. Bei den *Würmern* wirkt sich das Kugelventil im Innern der Kammer aus, bei den *Manteltieren* ausserhalb der Kammer. Freilich behindert das Kugelventil bei den letzteren die Blutströmung in beiden Richtungen nicht, während es im ersteren Falle eine Asymmetrie des Widerstandes schafft. Sein Zweck ist aber in beiden Fällen der gleiche, nämlich die Abdichtung der Kammer in einer Richtung; diese wird bei den Würmern in viel vollkommenerer Weise erreicht.

Es ist dies der einfachste Fall, in dem aktive und passive Mechanismen zur Regelung der Strömungsrichtung ineinandergreifen. Man kann daraufhin sogar eine Regel aufstellen: Dort, wo die Muskelwandung des kontraktilen Gebildes *kräftig* ist, wie bei den Seitengefässen zum Beispiel von *Herpobdella*, bedarf es einer solchen Sicherung in Form eines Kugelventils nicht. Wo dagegen die Wandung *dünn* ist, wie zum Beispiel bei *Glossosiphonia* oder den Manteltieren, da erweist sich ein solches Kugelventil als sehr zweckmässig, gleichgültig, ob es im Innern des Herzens oder ausserhalb desselben im Perikardialraum untergebracht ist.

Weitere Einrichtungen, bei denen sich aktive und passive Mechanismen im Sinne der Regelung der Blutströmung in einer Richtung auswirken, sind die *Sichel-, Segel-, Taschen- und Spiralklappen* in den Wirbeltierherzen. Sichelklappen<sup>1</sup> finden sich an der Übergangsstelle des Sinus venosus in den rechten Vorhof bei den Fisch-, Amphibien- und Reptilienherzen. Der Eingang zum Herzen muss zur Zeit der Zusammenziehung dieses Vorhofs abgesperrt sein. Durch zweierlei Vorrichtungen ist für eine solche Abdichtung Sorge getragen: einmal befindet sich an dieser Stelle kräftigere Muskulatur im Ring angeordnet, die in Tätigkeit gerät, sobald die Kontraktionswelle, die vom Sinus bzw. den vorgeschalteten Hohlvenen ihren Ausgang nimmt, auf den rechten Vorhof übergeht. Zieht sich dieser Ringmuskel zusammen, so wird (genau so wie dies bei der Iris in bezug auf den Strahleneinfall zur Netzhaut der Fall ist) der Eingang zum Vorhof verkleinert. Das

aber reicht zu einer völligen Abdichtung noch nicht aus. Deswegen sind an dieser Stelle – einander gegenüberstehend – 2 halbmondförmige Sichelklappen angeordnet, die so arbeiten wie manche Verschlüsse bei photographischen Apparaten. Sie lagern sich bei Zusammenziehung übereinander und bewirken so eine völlige Abdichtung.

Bei den Vogel-, Säugetier- und Menschenherzen liegen an der gleichen Stelle *andere* Verhältnisse vor. Hier weist das venöse Vorherz, das dem Sinus der Kaltblüter entspricht, eine sehr starke Verkümmern auf. Es handelt sich jetzt vorzugsweise um die Abdichtung der grossen Hohlvenen, die zumeist getrennt voneinander in den rechten Vorhof einmünden und mit ringförmig angeordneter Muskulatur ausgestattet sind. Die Vena cava caudalis verfügt noch über Reste einer Sichelklappe (Valvula venae cavae caudalis sive *Eustachii*). Die beiden Venae cavae craniales beim Vogel- und bei manchen Säugetierherzen (zum Beispiel dem Igel) haben eine solche Klappeneinrichtung nicht mehr, ebensowenig die *eine* Vena cava cranialis bei den meisten Säugetieren und beim Menschen. Im übrigen muss im rechten Vorhof noch ein Gefäss verlegt werden, das jenes Blut zum Herzen zurückführt, das ihm selbst von der Aorta aus zur Verfügung gestellt wird, der Sinus coronarius. Hier befindet sich die Valvula sinus coronarii sive *Thebesii*. Die Wirkung dieser Klappe wird noch verstärkt durch zwei andere, von denen sich die eine in der Vena magna cordis (Valvula *Vieussensii*), die andere in der Vena interventricularis dorsalis befindet, die beide in den Sinus coronarius einmünden. Hier wird die Verlegung des venösen Gefässes zur Zeit des Bedarfes nicht allein durch die Zusammenziehung ringförmig angeordneter Muskulatur, sondern auch durch die erwähnten Klappen herbeigeführt. Es ist aber fraglich, ob der Abschluss des Vorhofes gegenüber den Venen durch diese Muskulatur allein gewährleistet ist, um so mehr als richtige Klappen vielfach fehlen. Sicher spielt für die Abdichtung auch die Art und Weise eine Rolle, in der die genannten venösen Gefässe in den Vorhof einmünden<sup>1</sup>.

Von grossem Interesse ist die Bildung und Funktion der Atrioventrikularklappen im Herzen der *Rundmäuler, Fische, Amphibien* und *Reptilien*. Sie erinnern in hohem Masse an jene, die wir im Herzen des Menschen und der Säugetiere finden. Während aber im letzteren Fall zwei solcher Klappeneinrichtungen gegeben sind (je eine für das rechte und linke Herz), befindet sich hier nur eine Klappe. Eine Ausnahme bildet allerdings das Herz der *Crocodylier*, das bereits eine völlige Trennung in zwei Abschnitte erkennen lässt. Die Atrioventrikularklappe besteht aus zwei bindegewebigen Wülsten, die einander gegenüberstehen. Man kann in diesem Falle nicht recht von einer Segel-, auch nicht von einer Taschenklappe sprechen, obgleich das Gebilde in seiner Funktion an die erstere weitgehend erinnert.

<sup>1</sup> E. v. SKRAMLIK, Z. ges. exper. Med. 14, 146 (1921).

<sup>1</sup> E. v. SKRAMLIK, Z. ges. inn. Med. u. Grenzgebiete 9, 157 ff. (1954).

Der Abschluss der Vorhöfe gegenüber den Kammern wird in erster Linie durch ringförmig angeordnete Muskulatur herbeigeführt, welche im Innern des Herzens den sogenannten *Atrioventrikulartrichter* umfasst. Die Anordnung und Bildung ist im Herzen der einzelnen Tierstämme der Kaltblüter verschieden; setzt sich ja doch das Herz der *Rundmäuler* und *Fische* nur aus einem Vorhof und einer Kammer zusammen. Im Herzen der *Amphibien* und meisten *Reptilien* finden wir bereits zwei Vorhöfe und eine Kammer, so dass der Atrioventrikulartrichter durch die herabragende Scheidewand der Vorhöfe in zwei Hälften unterteilt wird. Das Septum verfestigt gewissermassen die Wülste, denn es ist senkrecht zu ihnen angeordnet und mit ihnen verbunden. Durch Zusammenziehung des Trichters werden diese bindegewebigen Wülste einander sehr stark genähert. Der völlige Abschluss wird aber dadurch herbeigeführt, dass sie durch den Anprall von Blut, das infolge der Zusammenziehung der Kammern unter einem hohen Druck steht, in breiter Fläche aneinandergedrückt und gegen die Vorhöfe zu ausgebuchtet werden. Die Gefahr eines Durchschlagens dieser Wülste nach der falschen Seite ist nicht zu befürchten, weil ihre Ränder mit Hilfe feiner Sehnenfäden an der Kammerinnenwand befestigt sind. Diese Sehnenfäden gehen in Muskelbündel über, welche sehr stark an die Papillarmuskeln im Menschen- und Säugetierherzen erinnern.

Nunmehr muss die Rede auf die gleichen Klappen im Herzen der *Vögel*, *Säugetiere* und *Menschen* gebracht werden. In diesem Falle wird allerdings am besten von *Segelklappen* gesprochen. Da das Herz schon in zwei Anteile gesondert ist, in einen rechten und einen linken, so müssen hier zwei Klappeneinrichtungen gegeben sein: die Zweizipfelklappe im linken, die Dreizipfelklappe im rechten Herzen.

Diese Klappen sind an jenem Gebilde festgemacht, das sich an dem Übergang von den Vorhöfen zu den Kammern befindet und als Faserring bezeichnet wird. Die Faserringe im linken und rechten Herzen weisen verschiedene Form auf. Im linken Herzen ist die Umgrenzung oval, im rechten mehr kreisförmig. Die Klappeneinrichtung selbst besteht aus mehreren Anteilen. Es handelt sich einmal um die Segel, das sind Häute, die an dem Faserring befestigt sind, zwei im linken, drei grössere mit zusätzlich zwei kleineren im rechten Herzen. Dazu kommen die Sehnenfäden, durch die die Hauptsegel mit den Papillarmuskeln in Verbindung treten, die ihrerseits an der Herzinnenwand befestigt sind. Zwei solcher Papillarmuskeln bedienen die linke, drei die rechte Atrioventrikularklappe.

Zum Zwecke der Regelung der Blutströmung müssen hier *zwei* Mechanismen ineinandergreifen: ein aktiver, gegeben durch Muskeln, ein passiver, gegeben durch Segel mit deren Befestigung. An dem aktiven Mechanismus sind beteiligt: die Muskulatur, die den Faserring rechts bzw. links umgibt, und zwar in einer solchen

Weise, dass er vollkommen umfasst wird, sodann die Papillarmuskeln.

Es ist nunmehr die Art des Abschlusses sowie der Eröffnung dieser Klappeneinrichtungen zu besprechen. Zum Zwecke des *Abschlusses* wird der Eingang zu den Kammern von seiten der Vorhöfe durch Zusammenziehung des Atrioventrikularrings enger gemacht. Dadurch werden die Segel einander genähert. Nun greifen in das ganze Geschehen weitere passive Hilfsmechanismen ein. Es handelt sich um das Blut, das in der Herzkammer angesammelt ist und das unter dem Einfluss der Zusammenziehung der betreffenden Abteilung unter einen hohen Druck gesetzt wird. Dieser Druck wirkt sich an den Segeln in der Weise aus, dass sie einander bis zur völligen Abdichtung genähert werden. Dabei spielt auch die Blutmasse eine Rolle, die sich zwischen der Aussenwand der Segel und der Herzinnenwand angesammelt hat. Durch die Papillarmuskeln werden die Segel stets in einer solchen Weise gehalten, dass sie der Herzinnenwand nicht etwa anliegen, sonst bestünde genau so wie bei den Semilunarklappen die Gefahr, dass sie beim Schluss nicht aneinanderprallen. Auch könnte es geschehen, dass die Segel infolge des hohen Druckes in der Kammer nach der falschen Richtung, das ist nach den Vorhöfen, durchschlagen. Das aber wird verhütet, weil die Segel über die Sehnenfäden mit den Papillarmuskeln zusammenhängen.

Die völlige Abdichtung der Vorhöfe gegenüber den Kammern wird zuletzt dadurch herbeigeführt, dass an den Rändern und dort, wo die grossen Segel aneinander grenzen, eine gewisse Verzapfung statthat. Die Verschlussfigur der Segel ist demgemäss recht verwickelt, und zwar nicht allein bei der Drei-, sondern auch bei der Zweizipfelklappe, die ja zweifellos etwas einfacher gebaut ist als die erstere.

Zum Zwecke der *Öffnung* der Klappen müssen sich im Herzen die Verhältnisse grundlegend ändern. Vor allem erschlafft die Basismuskulatur. Dadurch wird der Eingang zu den Herzkammern nicht unbeträchtlich erweitert, da ja die Faserringe auseinandergehen. So entfällt schon eine wesentliche Sicherung für den Verschluss der Klappe, die jetzt infolge des Druckanstieges im Vorhof leicht geöffnet werden kann. Wahrscheinlich greifen auch die Papillarmuskeln in das Geschehen ein, indem durch ihren Zug die Erweiterung der Öffnung zwischen Vorhof und Kammer wesentlich begünstigt wird. Auch werden die Segel durch die Papillarmuskeln in einer Art von Mittellage gehalten, die ihr Anlegen an die Kammerinnenwand ausschliesst, ein Geschehen, das für den nachfolgenden Klappenschluss von grösster Bedeutung ist.

Damit kommen wir zu dem Ergebnis, dass sowohl der Schluss als auch die Öffnung der Atrioventrikularklappen das Eingreifen von Muskeln erforderlich macht. Es macht den Eindruck, als ob eine gewisse antagonistische Tätigkeit zwischen der Muskulatur des Faser-

ringes an der Basis und den Papillarmuskeln bei der Öffnung bzw. beim Schluss der Segelklappen von Bedeutung wäre. Allerdings müssen diese Verhältnisse noch einer genauen experimentellen Untersuchung unterworfen werden.

An anderer Stelle wurde schon darauf hingewiesen, dass der Abschluss der Kammern gegenüber den grossen angeschlossenen arteriellen Gefässen vielfach durch einen passiven Mechanismus zustande kommt. Eine Ausnahme bilden die entsprechenden Einrichtungen bei zahlreichen Fischen, ferner bei den Amphibien und Reptilien. So ist der Anfangsteil des *Truncus arteriosus* bei manchen Fischen einer aktiven Kontraktion fähig, weil hier ringförmig angeordnete Muskulatur vorhanden ist. Dazu kommen noch die zahlreichen *Taschenklappen*, die sich im Conus arteriosus in verschiedenen Reihen angeordnet befinden.

Bei der *Spiralklappe* im Anfangsteil des Bulbus arteriosus der *Frösche*<sup>1</sup> handelt es sich um einen sehr verwickelten Mechanismus: einmal ist dieses Gebilde mit Muskulatur ausgestattet, die in Spiralen angeordnet ist. Dazu kommt noch der Einbau jener Klappe, die mit Rücksicht auf ihre Form als Spiralklappe bezeichnet wird und die an eine Wendeltreppe erinnert. Der Mechanismus dieser Klappenvorrichtung ist noch nicht genügend geklärt. Sicher ist das eine, dass sich bei der Zusammenziehung des Bulbus arteriosus die Ränder der Spiralklappe der Wand des Gefässes anlegen. Dadurch wird eine Abdichtung zu dem Zeitpunkt erzielt, wo die Kammer ihre Tätigkeit einstellt. Die Spiralklappe hat aber neben der Abdichtung des Bulbus gegenüber der Kammer auch noch eine andere Funktion zu erfüllen, nämlich die Regelung der Blutverteilung nach dem Körper bzw. den Lungen; wir haben bei diesen Tieren ja noch nicht eine eigene Lungenarterie gegeben, sondern ein Gebilde, bei dem Aorta und Arteria pulmonalis miteinander verschmolzen erscheinen. Infolgedessen muss dafür Sorge getragen sein, dass die Funktion der Abdichtung mit der Vorrichtung zur Blutverteilung gepaart ist und dass diese beiden Mechanismen zweckmässig ineinandergreifen.

Bei allen Klappeneinrichtungen, bei denen sowohl aktive als auch passive Mechanismen eine Rolle spielen, liegen sehr verwickelte Verhältnisse vor. Die Asymmetrie in der Aufeinanderfolge des Spieles der Mechanismen tritt am klarsten zutage, wenn die gesamte Anlage in der einen oder aber in der anderen Richtung in Anspruch genommen wird. Es muss ja in einem bestimmten Augenblicke die Muskeltätigkeit in Gang kommen, worauf erst der passive Mechanismus eingreift. Meist sind aber die aktiven Mechanismen nicht durch die Arbeit von *einem* Muskel bedingt, sondern von mehreren Muskeln, die zum Teil antagonistische Funktionen zu erfüllen haben. Am einleuchtendsten sind diese Verhältnisse bei den Klappen an der Atrio-

ventrikulargrenze, hauptsächlich bei den höheren Wirbeltieren und beim Menschen. Die Erregungs- und Kontraktionswelle nimmt vom Sinusknoten ihren Ausgang; sie ergreift nacheinander den rechten und linken Vorhof und springt auf den *Aschoff-Tawaraschen Knoten* über. Sie erfasst aber jetzt nicht etwa die Basis der Kammern, sie gleitet vielmehr in der Scheidewand der Vorhöfe bzw. Kammern im sogenannten Reizleitungssystem abwärts, geht dann auf die Papillarmuskeln und im Anschluss daran auf den Spitzen-, zuletzt auf den Basisteil der Herzkammer über. Für den Abschluss des Vorhofes gegenüber der Kammer sind aber nicht nur die Segel von Bedeutung, die durch die Papillarmuskeln betätigt werden; es spielt hier auch die Basismuskulatur eine wichtige Rolle, weil sie den Eingang zu der Kammer von seiten des Vorhofs verengt. Die Aufeinanderfolge der Bewegungen bei normaler Betätigung des Herzens lässt sich kennzeichnen: Eingreifen der Papillarmuskeln, Tätigkeit der Spitzen- und zuletzt der Basismuskulatur. Durch die Papillarmuskeln werden die Segel gestellt, durch die Tätigkeit der Basis- und Spitzenmuskulatur wird das Blut in der Kammer unter hohen Druck gesetzt. Dadurch werden die Segel einander genähert. Durch das Eingreifen der Basismuskulatur wird gleichzeitig eine Verengung des Atrioventrikularrings erreicht, der die Abdichtung der Klappe sichert.

Wird nun der gesamte Mechanismus in entgegengesetzter Richtung «mobilisiert», so zieht sich zuerst die Basis der Kammer zusammen; es folgt die Spitze nach, und zuletzt kommt es durch die Papillarmuskeln zu einer Stellung der Segel. Man kann demgemäss annehmen, dass bei einer rückläufigen Tätigkeit des Herzens wenigstens anfänglich Blut aus den Kammern nach den Vorhöfen zu getrieben wird. Die Blutströmung wird aber in dem Augenblicke unterbrochen, wo es zu einer Stellung der Segel kommt; dann prallen diese aufeinander, und die Kammer führt eine Selbstabsperrung herbei. Es wird demgemäss nur ein kleiner Teil des in den Kammern angesammelten Blutes zum Rückströmen gebracht werden. Eine wesentliche rückläufige Bewegung des Blutes kann unter diesen Bedingungen nicht zustande kommen.

Gewiss sind die hier vorliegenden Verhältnisse weder bei der recht- noch bei der rückläufigen Tätigkeit des Herzens ausreichend bekannt. Immerhin lässt es sich ganz allgemein für sämtliche Klappen, bei deren Betätigung aktive und passive Mechanismen ineinandergreifen, sagen, dass die rückläufige Arbeitsweise des Herzens infolge der Asymmetrie der Anlage und der Aufeinanderfolge der Leistungen eine Umkehr der Strömungsrichtung kaum möglich macht. Wir befinden uns allerdings auf einem Gebiet, auf dem noch viel Arbeit geleistet werden muss, bevor völlige Klarheit herrscht.

c) Hier ist noch der Wirkungsweise der *Knorpel* bzw. *Knochen* zu gedenken, welche in manchen Säugetier-, auch Menschenherzen in der Umgebung der Wurzel

<sup>1</sup> E. BRÜCKE, Denkschr. k. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Klasse 3, Wien (1852).

der Aorta eingebaut sind<sup>1</sup>. Diese Gebilde weisen vielfach die Form eines nicht geschlossenen Ringes auf, der auf der einen Seite einen breiten Ansatz trägt und überall mit Muskeln in Verbindung tritt. Er setzt sich zumeist aus zwei Anteilen zusammen, aus Halbringen ungleicher Grösse, die untereinander sehnig verbunden sind. Das bedeutet, dass hier eine elastische Federung möglich ist. Es wäre verfehlt, zu glauben, dass es sich bei dieser Einrichtung um einen rein passiven Mechanismus handelt. Die Tatsache, dass Muskeln hier ansetzen, spricht schon dafür, dass der gesamte Ring zu bewegen ist und dass seine Teile gegeneinander verstellt werden können. Für gewöhnlich ist die Aufgabe dieses knorplig knöchigen Gebildes in dem Freihalten des Ausganges zur Aorta zu erblicken. Da diese Einrichtung nicht *symmetrisch* angelegt ist, so wird sie sich in verschiedener Weise auswirken, je nachdem das Blut aus der Kammer in die Aorta oder umgekehrt aus der Aorta in die Kammer strömen soll. Doch ist über ihre Funktion zur Zeit noch viel zu wenig bekannt, als dass man sich genauere Vorstellungen von ihrem Eingreifen unter den genannten Bedingungen machen könnte.

2. Es wurde bereits darauf hingewiesen, dass es neben den Mechanismen, die einen periodischen Abschluss von Herz- bzw. Gefässanteilen herbeiführen, auch solche gibt, die eine länger dauernde Abriegelung eines Gefässgebietes herbeiführen. Von derartigen Einrichtungen wurde schon an anderer Stelle gesprochen. Hier muss nochmals die Rede darauf gebracht werden, da solche Mechanismen vielfach eine Kombination aktiver und passiver Natur darstellen. Hier ist auf einen merkwürdigen Fall hinzuweisen, der bei *Würmern* gegeben ist.

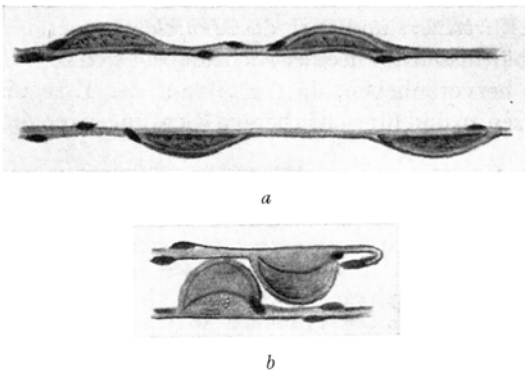


Abb. 12. Klappenzellen von *Stichostemma graecense*. Nach BOEHMIG, Z. w. Zool. 64, 479 (1898). a Diastole; b Systole.

Nach den Erfahrungen von BOEHMIG<sup>2</sup> ist die Wandung der Blutgefässe von *Stichostemma graecense* in eigenartiger Weise zusammengesetzt. Sie besteht aus Endothel, in das Muskelfasern eingebaut sind, die eine Anordnung zum Teil in der Längsrichtung, zum Teil in zirkulärer Form aufweisen. Daneben gibt es aber auch noch eigene Zellen, die für gewöhnlich halbmondförmig gestaltet sind und die bei der Zusammenziehung der Muskelfasern Bewegungen in das Innere des Ge-

fässes durchführen. Sind die Muskeln erschlafft, so liegen diese Zellen scheinbar aussen der Gefässwand auf; ziehen sich die Muskelfasern zusammen, so werden sie in das Lumen des Gefässes hineingedrängt. Diese Klappenzellen, wie sie bezeichnet wurden, verändern infolge des Eingreifens zirkulärer Muskelfasern an der Basis ihre Form. Sie verkürzen sich in der Längs- und erweitern sich in der dazu senkrechten Richtung. Diese Zellen lösen sich in eigenartiger Weise in der Gefässwandung ab, wie aus der Abbildung 12 hervorgeht. Man kann von einer spiralförmigen Anordnung sprechen, indem die Klappenzellen der einen Seite einfach der glatten Gefässwand gegenüberliegen. An die Klappenzelle der einen Seite schliesst sich wieder freie Gefässwandung an, der auf der entgegengesetzten Seite eine andere Klappenzelle gegenüberliegt.

Wenn sich nun die Muskulatur zusammenzieht und die Klappenzellen dadurch eine Formveränderung erfahren, so kommt es zu einem völligen Abschluss des Gefässes. Die Muskelzellen in der Gefässwand verengen das Lumen; völlig abgedichtet wird es aber erst dadurch, dass die Klappenzellen vorspringen und sich wechselseitig verzapfen. Ein Rückstrom des Blutes nach der «falschen» Richtung ist nun nicht mehr möglich. An und für sich macht es den Eindruck, als ob eine Klappenzelle ausreichen müsste, um den Abschluss des Gefässes zu gewährleisten. Die Abdichtung wird aber erst durch die Verzinkung der Klappenzellen vollständig gemacht. Darin haben wir wieder einen Ausdruck für das *Prinzip der Sicherungen* zu erblicken. Reicht die eine Klappenzelle nicht aus, so ist noch eine zweite da, die gewissermassen die Abdichtung des verengten Gefässes sichert. Der *aktive* Mechanismus ist in diesem Falle in den Muskelzellen, der *passive* in den Klappenzellen zu erblicken. Man beachte den tiefgreifenden Unterschied zwischen dem Einbau von Klappen in ein Gefäss und der Funktion der Klappenzellen. Diese sind nicht schon von vornherein Ventile, sondern sie werden erst zu einem Ventil durch Betätigung von Muskeln.

Es empfiehlt sich, auf die Analogie hinzuweisen, die zwischen den Klappenzellen und den Rougetschen Zellen in den Kapillaren besteht. Wenn sich nämlich die Rougetschen Zellen zusammenziehen, so verkürzen sie sich in der Längsrichtung, sie erweitern sich aber gleichzeitig in der dazu senkrechten Richtung. Die Analogie wird dadurch vollständig, dass die Rougetschen Zellen spiralförmig in der Gefässwand angeordnet sind, wie dies auch bei den Klappenzellen der Fall zu sein scheint. Ferner sind die Rougetschen Zellen genau so wie die Klappenzellen nicht kontinuierlich in der Gefässwand angeordnet, sondern diskontinuierlich.

### III. Überblick

Die Regelung der Strömungsrichtung des Blutes in einem Kreislaufsystem beruht, wie unsere Ausführungen lehren, auf dem Eingreifen einer ganzen Anzahl von Faktoren. Diese lassen sich ohne Zwang in *aktive* auf der einen und *passive* auf der anderen Seite sondern.

<sup>1</sup> M. MILNE EDWARDS, *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée*, Bd. 4 (V. [G.] Masson, Paris 1859), S. 37.

<sup>2</sup> L. BOEHMIG, Z. wiss. Zool. 64, 479 ff. (1898).

Dazu kommen noch Einrichtungen, die sowohl aktiver als auch passiver Natur sind. Wenn von einem aktiven Mechanismus gesprochen wird, so handelt es sich um das Vorhandensein und das Eingreifen von Muskelfasern. Einen derartigen Mechanismus finden wir in reinsten Form im Gefäßsystem der *Würmer*, in einem gewissen Umfang auch im Herzen der *Manteltiere*. Hier wird das Blut nur durch das Eingreifen von Muskelzellen in einer bestimmten Richtung vorangetrieben, die allerdings wechseln kann<sup>1</sup>.

Ist der Herzschlauch durch die Anlage von Automatiezentren differenziert, so ist ein bestimmter Ablauf der Erregungswelle bereits festgelegt, mit dem im allgemeinen die Strömungsrichtung des Blutes gleichsinnig gekoppelt ist. Die Lagerung der führenden Zentren am *Eingang* zu jeder Herzabteilung erweist sich dann für einen Rückstrom des Blutes als sehr ungünstig.

Die *passiven* Mechanismen erstrecken sich auf die Anlage der Gefässe und der Herzen, die bereits eine Unterteilung in verschiedene Abschnitte aufweisen, weiter auf jene Klappeneinrichtungen, die wir in den Venen bzw. im Anfangsteil der grossen arteriellen Gefässe vom Vogel- einschliesslich bis zum Menschenherzen finden. Gleichartig wirkt sich jenes physikalische Geschehen aus, das bei strömenden Flüssigkeiten zu verzeichnen ist und als Prinzip der *Wasserstrahlpumpe* bezeichnet wird.

Von grösster Bedeutung für die Regelung der Blutströmung ist aber die Kombination von aktiven und passiven Faktoren. Wir treffen sie bei der wechselseitigen Einwirkung benachbarter Herzabteilungen an, ferner bei der Betätigung der meisten Klappen, gleichgültig, ob es sich dabei um Kugelventile bzw. um jene handelt, die mit dem Namen Sichel-, Segel-, Taschen- und Spiralklappen angesprochen werden. Hier ist überall eine Asymmetrie des Baues und der Aufeinanderfolge der Leistung gegeben. Dasselbe gilt für den Fall, dass *Knorpel* bzw. *Knochen* an der Wurzel der Aorta in das Herz eingebaut sind.

Einer eigenen Hervorhebung bedarf die Tatsache, dass die Blutströmung durch das Eingreifen aktiver bzw. kombinierter Mechanismen periodisch verhindert, dass sie aber auch für längere Zeit abgesperrt werden kann. Das letztere Geschehen spielt bei der Blutverteilung im Organismus eine wichtige Rolle.

Unsere Betrachtungen lehren, dass man innerhalb der Tierreihe *zwei* Arten von Kreislaufsystemen sondern kann, einmal solche, bei denen der Umlauf des Blutes scheinbar völlig gleichartig in beiden Richtungen zu bewerkstelligen ist, sodann solche, bei denen er, wenn auch nicht ständig, so doch vorzugsweise in einer Richtung erfolgt. Im letzteren Falle müssen alle diejenigen Faktoren eingreifen, die die Strömungsrichtung regeln. Es erfolgt dies auf einem um so verwickelteren Wege, je höher die betreffende Art in der Tierreihe steht. Nur wenn man die entsprechenden Einrich-

tungen und Vorgänge innerhalb der gesamten Tierreihe überblickt, kann man diese Tatsache richtig bewerten.

Es ist nicht unwichtig, zu bemerken, dass alle Mechanismen zur Regelung der Blutströmung in einer bestimmten Richtung nur dann einwandfrei arbeiten, wenn durch sie wirklich eine Asymmetrie des *Widerstandes* geschaffen wird. Dann ist der Durchgang des Blutes in der einen Richtung möglich, in der anderen undurchführbar. Präzisionsmechanismen im strengen Sinne des Wortes gibt es allerdings in der Natur nicht. Es kann also niemals völlig vermieden werden, dass es bei Betätigung dieser Einrichtungen zu einem Rückstrom von Blut kommt; nur ist dieser für gewöhnlich und unter normalen Verhältnissen sehr klein.

Die Beantwortung der Frage nach der Regelung der Strömungsrichtung in einem Kreislaufsystem lehrte uns eine grosse Anzahl wichtiger Einzeltatsachen kennen. Auf dieser Grundlage lassen sich nunmehr folgende *allgemeinen Gesetze* aufstellen:

Ist ein Kreislaufsystem in bezug auf den Bau und die Leistung des Motors, ferner in bezug auf die Beschaffenheit der Peripherie, vorzugsweise deren Widerstand, *symmetrisch* gestaltet, so kann darin der Umlauf des Blutes in beiden Richtungen vor sich gehen. Dies ist bei verschiedenen *Wurmern* und bei den *Manteltieren* der Fall. Liegt dagegen eine *Asymmetrie* in der Anlage vor, sei es in bezug auf den Bau und die Leistung des Motors, sei es in bezug auf die Beschaffenheit der Peripherie, so wird die Strömung bevorzugt in *einer* Richtung vor sich gehen. Je höher wir in der Tierreihe aufsteigen, um so mehr stossen wir auf Asymmetrien der Anlage und der Funktion. So ist es zu erklären, dass der Umlauf des Blutes im Kreislaufsystem der meisten *Wirbeltiere* und auch des *Menschen* unter normalen Verhältnissen nur in einer Richtung vor sich geht. Es ist dies hervorzuheben, da der Ablauf der Erregung im Herzen an und für sich in beiden Richtungen möglich ist.

#### Summary

Within the animal kingdom, two kinds of circulatory systems can be distinguished: those in which the circulation of the blood is seemingly congeneric in both directions, and those in which it flows, if not constantly at least chiefly, in one direction. In the latter case, all those factors must influence it which regulate the direction of the flow. They may be divided into active and passive factors. The active factors are the intervention of muscle fibres, while the passive factors are the arrangement of the heart as regards fore- and afterportions as well as the formation of the valves. By the interference of active or combined mechanisms the blood may be periodically hindered from circulating, sometimes even stopped for a longer period, a process which is of the utmost importance for the distribution of the blood in the organism. The higher the species ranks in the animal kingdom, the more complicated are the ways in which this can take place.

From these facts, a general law can be established: if a circulatory system is built symmetrically, the circulation of blood in it can go in both directions, as is the case with various worms and tunicata. In the case of asymmetry in the arrangement, the flow will be especially in one direction.

<sup>1</sup> E. V. SKRAMLIK, Jenaische Z. Med. Naturwiss. 77, 116 (1944).