

(Aus dem physiologischen Institute der k. k. böhm. Universität in Prag.)

Der allgemeine Blutstrom und die Förderung der Blutdurchströmung der Organe durch die Tätigkeit ihres Gefässsystems.

IV.

Mechanismus des Eigenbetriebs der Blutdurchströmung in verschiedenen Organen.

Von

Dr. **Franz Mareš**,
Professor der Physiologie.

Die Blutdurchströmung verschiedener Organen ist, entsprechend ihrer verschiedenen Betätigungsweise, als verschieden anzunehmen, was tatsächlich auch zutrifft. Die Regulierung seiner Blutdurchströmung muss von jedem Organe selbst ausgehen, und es ist die Frage, ob sie auch von jedem autonom durch seine eigenen Kräfte ausgeführt wird. Die herrschende vasomotorische Theorie vermag wohl die Regulierung des allgemeinen Blutstromes auf eine einheitliche Weise, durch Vermittlung des zentralen Nervensystems zu erklären; in der Erklärung der Blutdurchströmung verschiedener Organe erweist sie sich jedoch als unzulänglich.

Die ersten Beobachter der lebendigen Kreislauferscheinungen haben angenommen, dass jedes tätige Gewebe das benötigte Blut aus dem allgemeinen Blutstrom selbstständig schöpft. Der Einwand, dass die Ansicht von „aspiratorischen Vorgängen in der Peripherie“ schon von Volkmann widerlegt worden ist, trifft nicht zu, da Volkmann's Absicht gegen Einwürfe gerichtet war, wonach der Blutkreislauf durch den Betrieb der Blutgefäße allein auch ohne Herz zustande komme, dass also nicht das Herz, sondern die Lebenstätigkeit der Gefäße oder gar eine vitale Selbstbewegung des Blutes die Ursache des Kreislaufs sei. Diesen Sinn hat Volkmann's Schlusssatz (H., S. 341), dass es neben dem Herz-

stoss keine Kraft gibt, welche für sich allein den Kreislauf durchzuführen vermöchte. Bei der Verteilung des Blutes auf einzelne Organe liess Volkmann „neue blutbewegende Kräfte“ zu, und solche sind auch später von Bernard und Schiff auf Grund bestimmter Erscheinungen angenommen worden. An der Tatsächlichkeit solcher peripherer Triebkräfte nur aus dem Grunde zu zweifeln, dass man sich ihre Wirkungsweise mechanisch nicht vorstellen kann, ist nicht berechtigt, weil eine Veranschaulichung einer solchen Wirkungsweise schon ihrer blossen Möglichkeit nach genügt, solche Zweifel zu beheben. Es gibt in dieser Beziehung schon so viele tatsächliche Beobachtungen, dass es nicht so sehr nötig ist, sie durch neue zu vermehren, als die schon bekannten synthetisch in Zusammenhang zu bringen. Wir beginnen mit den einfachsten und sichersten.

1. Eigenbetrieb des Blutstromes in tätigen Muskeln.

Ein unzweifelhafter Nachweis des peripheren Eigenbetriebes der Blutdurchströmung ist an physiologisch tätigen Muskeln durch die Untersuchungen von Chauveau und Kaufmann erbracht worden, obwohl die Autoren selbst ihren Befund nicht in diesem Sinne gedeutet haben. Es liegt hier auch der Mechanismus der Wirkungsweise dieses Eigenbetriebes klar zutage. Diese Untersuchungen betreffen den Kaumuskel des Pferdes während seiner physiologischen, rhythmisch verlaufenden Tätigkeit, wobei seine Blutdurchströmung bis auf das Fünffache vermehrt erscheint. Kaufmann¹⁾ beschreibt diese Überaktivität der Blutdurchströmung wie folgt:

Sind die Kiefer in Ruhe, so fliesst das Blut aus der geöffneten Muskelvene in einem dünnen Faden oder tropfenweise ab. Wenn das Kauen beginnt, so sieht man das Blut in einem enormen, sakkadierten Strahle hervorschiessen. Die Sakkaden entsprechen den sukzessiven Zusammenziehungen des M. masseter. Bei jeder Zusammenziehung des Masseters entsteht gleichzeitig eine Blutdruckerhöhung in der maxillo-muskulären Vene und Arterie. Diese venösen Pulsationen entstehen nicht durch die normalen arteriellen Pulsationen, welche sich durch das erweiterte Kapillarnetz des Muskels fortpflanzen würden, sondern

1) M. Kaufmann, Recherches expérimentales sur la circulation du sang dans les muscles en activité physiologique. Arch. de Physiol. 1892 p. 279.

sind eine Folge des durch die Muskelzusammenziehung bewirkten Blutbetriebes. Bei jeder Zusammenziehung drückt der Muskel die Gefäße seines Gewebes lebhaft zusammen und treibt das Blut kräftig heraus. Die rhythmischen Kontraktionen des Muskels bewirken auf seiten des venösen Blutlaufs dieselbe Wirkung wie die Herzsystemen auf seiten des arteriellen. Rhythmische Kontraktionen jedes Muskels wirken auf das sein Gewebe füllende Blut ebenso ein wie die Herzsystemen auf das die Herzhöhlen füllende Blut einwirken; sie schicken Blutwellen durch die Venen, welche einen wahren peripheren Venenpuls hervorbringen. Diese Blutwellen können auch in die Arterien eindringen und den Herzpuls modifizieren. Dieser arterielle Puls peripheren Ursprungs kann beim Kaninchen bis in die untere Partie der Karotis reichen, das Blut unterliegt hier einer Rückströmung.

Trotzdem aber leitet Kaufmann die pulsatorische Steigerung des Blutdurchflusses nicht von den wie ein Herz wirkenden rhythmischen Kontraktionen des Muskels ab, sondern von einer enormen Erweiterung der Muskelkapillaren und von der Beschleunigung der Herztätigkeit. Diese enorme Erweiterung ist aber nicht beobachtet, sondern daraus erschlossen, dass dabei der Blutdruck in der Muskelarterie merklich sinkt und in der Muskelvene bedeutend steigt. Ja, Kaufmann hielt die Muskelkontraktionen für ein Hemmnis des infolge der Gefässerweiterung im Muskel anschwellenden Blutstromes, da er erklärte: der Blutstrom im tätigen Muskel unterliegt zwei entgegengesetzten Einflüssen; die Gefässerweiterung unterstützt ihn, die Muskelkontraktion drückt aber die Gefäße mechanisch zusammen, so dass der Blutstrom unterbrochen wird und sakkadiert erscheint.

Darin ist der Einfluss der herrschenden Lehre deutlich. Wie kann durch eine blosse Gefässerweiterung eine andauernde Blutstromvermehrung oder gar Beschleunigung zustande kommen, wenn dabei der Blutdruck in der Arterie sinkt und in der Vene steigt, also die einzig angenommene Triebkraft abnimmt? Ist die Wirkung der Muskelkontraktion auf das die Muskelkapillaren füllende Blut der des Herzens zu vergleichen, wie kann diese Wirkung als ein Hemmnis der Blutströmung aufgefasst werden? Das könnte man vielleicht bei der Annahme einer „vitalen Selbstbewegung des Blutes“; da würde auch die Herzdiastole die Blutströmung fördern

und die Herzsystole dieselbe hemmen, da sie den Druck stromabwärts erhöht und die Strömung intermittierend macht. Diese Verwirrung verschwindet sofort, wenn man den Zusammenhang so auffasst, wie er sich Kaufmann selbst auf den ersten Blick dargeboten hat: durch die Muskelkontraktion wird das die Muskelkapillaren füllende Blut in die Venen ausgetrieben, bei der Muskelerschließung füllen sich seine entleerten Kapillaren wieder mit Blut durch den arteriellen Blutdruck. Rhythmische Muskelkontraktionen wirken auf den Blutstrom im Muskel wie die eines Herzens. Damit ist der Eigenbetrieb der Blutdurchströmung eines physiologisch tätigen Muskels anerkannt.

Keine Beobachtung zwingt dazu, zur Erklärung der so mächtig gesteigerten Blutdurchströmung des tätigen Muskels eine besondere oder gar enorme Erweiterung seiner Kapillaren anzunehmen, zu welcher auch wenig Zeit übrig bliebe. Das einfache Freiwerden der durch die vorhergehende Kontraktion entleerten Muskelkapillaren kann auf das arterielle Blut saugend einwirken und die beobachtete Blutdrucksenkung in der Muskelarterie verursachen.

Als eine sehr verwickelte Frage wird in der Physiologie der Zusammenhang zwischen der Muskeltätigkeit und der Herzfrequenz behandelt. Bei ausgebreiteter Muskeltätigkeit würde durch die gesteigerte Blutdurchströmung das arterielle System bald erschöpft werden, wenn es vom Herzen in gleichem Maasse nicht nachgefüllt würde. Der periphere Eigenbetrieb muss durch den zentralen allgemeinen Betrieb kompensiert werden. Kaufmann¹⁾ fand, dass die Herzaktion unfähig wird, den normalen Blutdruck zu erhalten, wenn bei fast allgemeiner Muskeltätigkeit „die periphere Gefässerweiterung“ sehr ausgebreitet ist; eine lokale „Gefässerweiterung“ könne das Herz leicht kompensieren, eine allgemeine kaum. Bei sehr angestregten Muskelbewegungen ohne vorübergehende Übung sei das Herz unfähig, den arteriellen Blutdruck auf seiner Höhe zu erhalten.

Tangl und Zuntz²⁾ haben angenommen, dass in der Norm jede motorische Innervation eines Muskels mit einer Erweiterung

1) M. Kaufmann, Influence des mouvements musculaires sur la circulation artérielle et cardiaque. Arch. de Physiol. 1892 p. 495.

2) F. Tangl und N. Zuntz, Über die Einwirkung der Muskelarbeit auf den Blutdruck. Pflüger's Arch. Bd. 70 S. 544. 1898.

seiner zuführenden Gefäße verbunden ist, „wie der Versuch von Chauveau und Kaufmann dargetan“. Sie fanden auch, dass eine solche Gefässerweiterung in vielen Muskelgruppen zugleich erfolgend den arteriellen Blutdruck herabsetzen müsste, falls nicht andere Momente dem nicht entgegen wirkten; und als ein solches Moment nennen sie in erster Linie die Förderung des Venenstromes durch die Muskelarbeit.

Das andere Moment ist die Steigerung der Herzfrequenz. Es ist erstaunlich, welche Schwierigkeiten die Frage des engen Zusammenhanges zwischen der Herzfrequenz und der Muskeltätigkeit der herrschenden Lehre bereitet hat, und noch mehr, dass diese an den Schwierigkeiten nicht schon längst gescheitert ist. Marey erklärte die Pulsbeschleunigung, wie schon erwähnt, als eine Folge der Erleichterung der Blutdurchströmung der erweiterten Muskelgefäße, so dass das Herz weniger Arbeit zu leisten hat und schneller schlagen kann. Eine solche Erklärung hat es vielleicht bewirkt, dass man diese Frage nicht weiter berührte und nur das Zustandekommen der Herzbeschleunigung bei der Muskelarbeit zu erklären suchte.

So suchte Johansson¹⁾ die Wege zu ermitteln, auf welchen die Muskelarbeit auf die Herztätigkeit einwirkt. Es können das nervöse Wege sein, oder Blutwege der Stoffwechselprodukte arbeitender Muskeln, oder aber auch Zirkulationsänderungen, welche mechanisch auf das Herz einwirken. Die Steigerung der Pulsfrequenz entsteht besonders bei willkürlichen Bewegungen, kaum bei passiven oder künstlich durch tetanische Reizung des Rückenmarks hervorgerufenen. Hier erscheint sie, wenn die tetanischen Kontraktionen mit Erschlaffung abwechseln; doch tritt keine Pulsbeschleunigung ein, wenn die Bauchorta und die Vena cava inferior unterbunden sind. Nach Lösung der Ligatur steigt sofort die Pulsfrequenz, auch wenn die Muskeln nicht tetanisiert wurden. Demnach, so schloss Johansson, beeinflussen die Pulsfrequenz nicht so sehr Muskelstoffe als vielmehr die Änderung der Blutströmung selbst.

Bei dieser Schlussfolgerung ist jedoch Johansson nicht geblieben. Er liess sich davon dadurch ableiten, dass Schwankungen

1) J. E. Johansson, Über die Einwirkung der Muskeltätigkeit auf die Atmung und die Herztätigkeit. Skand. Arch. f. Physiol. Bd. 5 S. 20. 1895.

des arteriellen Blutdrucks die Pulsfrequenz nicht beeinflussen. So meinte er, dass Änderungen der Zirkulationsverhältnisse bei der Steigerung der Herzfrequenz während der Muskelarbeit sehr wenig in Betracht kommen. Auch die Muskelstoffe seien daran wenig beeinflusst. Es sei zum grössten Teile die Miterregung der Zentren der beschleunigenden Herznerven, welche bei der willkürlichen Muskelarbeit die beträchtliche Steigerung der Pulsfrequenz verursacht.

Gleichzeitig hat H. E. Hering¹⁾ aus der Gesamtheit seiner Versuche geschlossen, dass die Steigerung der Herzfrequenz bei der Muskeltätigkeit hauptsächlich an die Integrität der Beschleunigungsnerven gebunden ist, unterstützt durch Abnahme der Erregung herzhemmender Nerven.

Athanasiu und Carvallo²⁾ sahen wohl den Zweck des Zusammenhanges zwischen der Muskeltätigkeit und dem Herzrhythmus in einer Sicherung des Blutkreislaufes, doch leugneten sie einen Zusammenhang der Herzbeschleunigung mit den Kreislaufänderungen. Denn sie fanden die Herzbeschleunigung unabhängig von Änderungen des arteriellen Blutdrucks, obgleich sie doch die Beschleunigung des Venenblutstromes aus tätigen Muskeln hervorgehoben haben. Die Pulsbeschleunigung entsteht, meinen sie, auf reflektorischem Wege, indem zentripetale Erregungen vom tätigen Muskel aus den Tonus des Herzhemmungszentrums im Kopfmarke abschwächen. Diese Herzbeschleunigung bezweckt hauptsächlich die Regelung des arteriellen Blutdrucks.

So war alle Aufmerksamkeit auf den arteriellen Blutdruck gerichtet und wichtigere Kreislaufverhältnisse wurden übersehen.

Mansfeld³⁾ hat wohl die „staunenswerte Koordination“ zwischen der Muskeltätigkeit und der Herzarbeit hervorgehoben, doch sah er sie darin, dass mehr Blut durch die Muskeln getrieben

1) H. E. Hering, Über die Beziehung der extrakardialen Herznerven zur Steigerung der Herzschlagzahl bei Muskeltätigkeit. Pflüger's Arch. Bd. 60 S. 429, 1895.

2) J. Athanasiu et J. Carvallo, Le travail musculaire et le rythme du cœur. Arch. de Physiol. 1898 p. 347, 552.

3) J. Mansfeld, Die Ursache der motorischen Akzeleration des Herzens. Pflüger's Arch. Bd. 134 S. 598. 1910.

wird, und zwar durch die verstärkte Herzaktion, unterstützt von einer „Gefässerweiterung“ in den tätigen Muskeln. Das Zustandekommen der zweckmässigen Koordination zwischen der Muskelarbeit und der Herztätigkeit erklärte Mansfeld durch den auf der Blutbahn dem Herzen zugeführten Wärmereiz, der jedoch nicht direkt auf den Herzmuskel einwirken würde, sondern auf temperaturempfindliche Nerven des rechten Herzens, welche reflektorisch durch Akzeleranswirkung, wobei aber auch die Herzvagi eine wichtige Rolle spielen, den Pulsschlag beschleunigen. Mansfeld fand nämlich am entnervten Herzen bei künstlicher Muskelarbeit nicht eine Spur von Pulsbeschleunigung.

Die Erwärmung des venösen Blutes im tätigen Muskel könnte wohl vom rechten Herzvorhof aus eine Steigerung der Pulsfrequenz hervorrufen; auf diesem Wege könnte der Zusammenhang zwischen der Muskeltätigkeit und der Herzfrequenz aufgedeckt werden. Ob dieser Zusammenhang durch einen Wärmereiz und auf reflektorischem Wege zustandekommt, ist sehr fraglich. Aulo¹⁾ meinte, dass hier ein schnell wirkender Faktor gesucht werden muss, da die Steigerung der Pulsfrequenz bei der geringsten Muskelanstrengung fast augenblicklich zustande kommt. Dass der Blutdruck diesen Faktor nicht darstellt, folgt aus Johansson's Versuchen, sagt Aulo und sieht keine andere Annahme übrig als die Johansson's, dass die Steigerung der Pulsfrequenz durch Miterregung der Herznerven beim Abgeben der motorischen Impulse verursacht ist. Das nennt Aulo eine „Irradiation des motorischen Impulses nach den Zentren der Herznerven“.

Ebenso finden Gasser und Meek²⁾ die Annahme Johansson's damit begründet, dass die sofort mit der Muskelanstrengung beginnende Steigerung der Herzfrequenz nicht durch direkte Wirkung von Muskelmetaboliten oder durch Reflexe bewirkt sein kann; der einzige Mechanismus, der in so kurzer Zeit wirken kann, sei der nervöse. Die Pulsbeschleunigung tritt, nach Gasser und

1) T. A. Aulo, Muskelarbeit und Pulsfrequenz. Skand. Arch. f. Physiol. Bd. 21 S. 146. 1909. — T. A. Aulo, Weiteres über die Ursache der Herzbeschleunigung bei der Muskelarbeit. Skand. Arch. Bd. 25 S. 377. 1911.

2) H. S. Gasser and W. J. Meek, A study of the mechanism by which muscular exercise produces acceleration of the heart. The Americ. Journ. of Physiol. vol. 34 p. 48. 1914.

Meek, auch nach Exstirpation des Ganglion stellatum ein, wird aber durch Vagusdurchschneidung behindert. Die „Irradiation des motorischen Impulses“ würde demnach den Vagustonus schwächen. Zu ihrer Überraschung fanden aber Gasser und Meek bei Hunden eine merkliche Steigerung der Herzfrequenz bei Muskelanstrengung auch nach Durchschneidung aller äusseren Herznerven und auch nach Ausschaltung der Nebennieren; diese Herzbeschleunigung möchten sie der Temperaturerhöhung zuschreiben.

„Irradiation von motorischen Impulsen auf das Herzvaguszentrum“ ist eine gar unphysiologische Hypothese. Irradiation bedeutet einen Durchbruch der Koordination, der Hauptfunktion des Nervensystems. Ein äusserer das Nervensystem treffender Reiz könnte vielleicht in demselben irradiieren; der Erfolg wäre aber keine koordinierte Verrichtung, sondern beispielsweise Jackson's Epilepsie. Der asphyktische Reiz kann alle Kopfmärkzentren betreffen, es erfolgen aber daraus allgemeine Krämpfe und Herzstillstand durch Vagushemmung. Geht man einem physiologischen Zusammenhange nur in rein kausaler Richtung nach, ohne die Führung des teleologischen Leitfadens, so trifft man schwerlich den richtigen. Wäre die Steigerung der Herzfrequenz bei der geringsten Muskelanstrengung nur durch blosse Miterregung bedingt, so wäre es besser, dieses lästige Herzklopfen zu beseitigen, wie andere überflüssige Mitbewegungen durch Übung beseitigt werden. Es handelt sich hier aber um eine „staunenswerte Koordination zur Sicherung des Blutkreislaufs“. Wird durch die tätige Muskulatur viel mehr Blut durchgetrieben, so dass der Venenstrom mächtig anschwillt, so muss auch das Herz in gleichem Maasse mehr Blut aus den Venen in die Arterien treiben, wenn der Blutkreislauf nicht unterbrochen werden darf. Die durch die Muskeltätigkeit bewirkte Kreislaufsänderung selbst muss es sein, welche die Steigerung der Herzfrequenz hervorruft. Denn die Koordination der Kreislaufsbewegung muss von den Kreislaufsänderungen selbst ausgehen, wie die Koordination jeder Bewegung von ihr selbst ausgeht.

Es zeugt von tiefer Einsicht, dass Johansson unter den die Herzfrequenz bei der Muskelarbeit anregenden Faktoren auch die Änderung der Blutströmung selbst hervorgehoben hat. Doch suchte er diese Änderung im arteriellen Blutdrucke und liess den Gedanken fallen, da der arterielle Blutdruck die Herzfrequenz nicht beeinflusst.

Als das Wesentliche erscheint hier jedoch nicht der arterielle Blutdruck, sondern das bedeutende Anschwellen des Venenblutstromes, an dem sogar der Rhythmus der Muskelzusammenziehungen zum Ausdruck kommt. Es ist also anzunehmen, dass der verstärkte Blutzuffluss zum rechten Herzvorhof die raschere Herztätigkeit hervorrufft, gerade in dem Maasse, dass das Herz den reichlicheren Blutzuffluss ohne Stauung weiterfördert.

Die gewohnte Überschätzung der Bedeutung des arteriellen Blutdrucks hat die Aufmerksamkeit von diesem wesentlichen Umstande abgelenkt. Der arterielle Blutdruck wirkt auf die linke Herzkammer während ihrer refraktären Phase und kann vielleicht nur die Kraft der Systole beeinflussen. Der Herzrhythmus wird aber von dem im rechten Vorhof eingeschlossenen Venensinus bestimmt; hier kann der vermehrte venöse Blutzuffluss die Entstehung der systolischen Erregung beeinflussen.

So entsteht die Frage, ob tatsächlich die Herzfrequenz durch den venösen Blutzuffluss beeinflusst wird. Man könnte hier sicher eine Entdeckung machen, wenn die Tatsache nicht schon längst bekannt wäre. An festgestellten Tatsachen mangelt es nicht so sehr als an der synthetischen Zusammenfügung derselben, ohne welche eine lose Tatsache der Vergessenheit nicht entgehen kann.

Tschirjew¹⁾ fand am Froschherzen bei Steigerung des Druckes der durchströmenden Flüssigkeit Beschleunigung der Herzschläge durch Verkürzung der diastolischen Pause. Luchsinger und Ludwig²⁾ stellten die Schlagfolge des Herzens als eine Funktion des intrakardialen Druckes fest; bei Füllung des Froschherzens von der Vena cava inferior aus steigt mit dem Füllungsdrucke die Pulsfrequenz.

Der beschleunigende Einfluss des venösen Blutzufflusses auf das Säugetierherz erschien zweifelhaft. Tigerstedt³⁾ hat aus Versuchen von Howell und Donaldson am Herzpräparate nach Martin gefolgert, dass im grossen Ganzen die Pulsfrequenz auch vom venösen Drucke ziemlich unabhängig ist. Bei erhaltenem

1) S. Tschirjew, Über den Einfluss der Blutdruckschwankungen auf den Herzrhythmus. Arch. f. Physiol. 1877 S. 179.

2) J. M. Ludwig und B. Luchsinger, Zur Physiologie des Herzens. Pflüger's Arch. Bd. 24 S. 227. 1881.

3) R. Tigerstedt, Physiologie des Kreislaufes S. 299. 1893.

natürlichen Zusammenhange des rechten Herzens mit dem Venensystem ist jedoch der beschleunigende Einfluss des venösen Blutzuflusses kaum zu bezweifeln, wie aus den Versuchen von Johansson hervorgeht.

Johansson¹⁾ fand nämlich beim Hunde nach Zerstörung der äusseren Herznerven, bei Reizung des Halsmarks oder des Splanchnicus, dass zuerst die arterielle Blutdrucksteigerung erscheint, welcher eine kurz dauernde Pulsbeschleunigung folgt, die jedoch bei der Wiederholung der Reizung und der Drucksteigerung ausbleibt. Da also die arterielle Drucksteigerung für sich allein die Schlagzahl des Herzens nicht mehrt, so dachte Johansson an den durch die erste Vasokonstriktion bewirkten vermehrten venösen Blutzufluss zum rechten Herzen als Ursache der Pulsbeschleunigung. Das hat dann Tigerstedt ganz bestimmt ausgesprochen: die Hauptursache der Pulsbeschleunigung, wenigstens bei der durch ausgiebige Gefässkontraktion bedingten arteriellen Drucksteigerung ist in der plötzlich vermehrten Blutzufuhr zum Herzen zu suchen, wodurch die Abteilungen des Herzens, welche den ganzen Herzschlag einleiten, zu einer schnelleren Tätigkeit gebracht werden.

Diesen Gedanken hat Johansson, wie erwähnt, auch bei seiner Erörterung des Zusammenhanges zwischen Muskelarbeit und Herzfrequenz berührt, jedoch abgestellt. Und auch hier hat Johansson gefunden, dass nach Freigeben des Blutstromes in der vorher verschlossenen Vena cava inferior die Pulsfrequenz unmittelbar steigt, auch wenn die Hinterbeine vorher nicht tetanisiert wurden.

Die Steigerung der Pulsfrequenz bei willkürlichen Bewegungen ist viel beträchtlicher als beim künstlichen Tetanisieren der Muskeln, weil die natürlich-rhythmische Muskelbewegung den venösen Blutstrom ausgiebig fördert, wogegen der künstliche Tetanus die Blutströmung hemmt. Vielleicht hängt mit der Änderung venösen Blutzuflusses zum rechten Herzen auch die Änderung der Pulsfrequenz bei Änderungen der Körperlage zusammen.

Ist irgendwo eine einfach mechanische Erklärung einer Kreislaufsregulation am Platze, so ist es hier. Die Blutdurchströmung

1) J. E. Johansson, Die Reizung der Vasomotoren nach der Lähmung der zerebrospinalen Herznerven. Arch. f. Physiol. 1891 S. 103.

des Muskels bei seiner natürlichen Tätigkeit wird durch seinen Eigenbetrieb gefördert, indem der rhythmisch tätige Muskel auf das ihn durchströmende Blut wie ein Herz einwirkt. Der dadurch beschleunigte und vermehrte venöse Blutstrom regt das Herz zu gesteigerter Tätigkeit an, durch welche die von der Muskulatur bewirkte Beschleunigung und Vermehrung des Blutstromes aus den Arterien in die Venen mit ebensolcher Beschleunigung aus den Venen durch die Atmungsfläche in die Arterien ausgeglichen wird. Bei angestrenzter, ausgebreiteter Muskelarbeit wird der gesamte Blutstrom beschleunigt. Der Ursprung dieser Beschleunigung ist in dem tätigen Muskelgewebe; durch den so beschleunigten Blutstrom wird das Herz und die äusseren Atembewegungen zu gesteigerter Tätigkeit herangezogen. Alle diese drei Faktoren leisten die zur Beschleunigung des Gesamtblutstromes erforderliche Mehrarbeit, ein jeder in dem ihm entsprechenden Maasse, nicht das Herz allein.

2. Eigenbetrieb des Blutstromes in den Drüsen.

Die Erscheinungen der Blutdurchströmung der Unterkieferdrüse bei Reizung der Chorda haben Schiff zu der Überzeugung geführt, dass hier eine besondere rhythmische Kraft zur Wirkung kommt, ähnlich der, welche das Sekret austreibt; er dachte an eine Wand zwischen dem Blute und dem Sekrete, welche unter dem Chordaeinflusse jene Kraft hervorbringt, die nicht auf Kontraktilität zu beruhen braucht.

Diese Wand kann in erster Linie die Kapillarwand sein. Die Annahme, dass sich unter dem Chordaeinflusse die Kapillaren der Drüse erweitern und dass dadurch eine solche Widerstands-herabsetzung eintritt, dass der Blutstrom in den Kapillaren seine pulsatorische Beschleunigung beibehält, entspricht dem Tatbestande nicht und ist auch hydrodynamisch verkehrt.

Entsprechend dieser Annahme hat man auch als selbstverständlich angenommen, dass dabei das Volum der Drüse zunimmt. Nun hat aber Bunch¹⁾ gefunden, dass die Unterkieferdrüse bei Reizung der Chorda regelmässig eine bedeutende Volumabnahme zeigt, wenn der Speichel frei abfließt. Wird der Drüsenausführungsgang

1) J. L. Bunch, On the changes in volume of the submaxillary gland during activity. The Journ. of Physiol. vol. 26 p. 1. 1900.

vor der Chordareizung verschlossen, so erfolgt bei der Reizung nach einer anfänglichen Volumabnahme eine Volumzunahme der Drüse. Wird die Ausstossung eines Sekrets durch Atropin gelähmt, so bewirkt die Chordareizung eine aktive Ausdehnung der Drüse.

Bunch hat seinen Befund dennoch im Sinne der herrschenden Lehre gedeutet. Die Volumabnahme sei durch die Ausstossung des Sekrets bedingt, dessen Volum grösser ist als das der Gefässerweiterung. Dafür spreche, dass die Anschwellung der atropinisierten Drüse früher eintritt als die Blutstrombeschleunigung in der Drüsenvene: denn die erweiterten Gefässe erfordern einen additionellen Blutzufuss zu ihrer Füllung, wodurch sich die Blutstrombeschleunigung in der Drüsenvene etwas verspätet. Damit erscheint aber die Erklärung der Strombeschleunigung durch Gefässerweiterung preisgegeben, diese bewirkt demnach eine Verzögerung der Beschleunigung.

Ist schon das Volum des Drüsensekrets, nach der Annahme von Bunch, grösser als die angenommene Gefässerweiterung, so kommt dazu noch das Volum der vermehrten Lymphe. Das Blut erfährt in der Drüse einen bedeutenden Wasserverlust. Es wird, nach dem Befunde von Barcroft¹⁾, reicher an Sauerstoff und Blutkörperchen. Der Wasserverlust ist zu Anfang der Chordareizung grösser als die Speichelmenge, der Überschuss vermehrt die Lymphe.

Der mächtige, aus dem Blute durch die Drüse abgeleitete Wasserstrom bedeutet eine beträchtliche Volumverkleinerung des die Drüse durchströmenden Blutes. Das passt nicht zu der Annahme einer Gefässerweiterung in der Drüse, zur Erklärung der gleichzeitigen pulsatorischen Blutstrombeschleunigung. Dafür erhebt sich hier die Frage, ob diese Beschleunigung nicht vielmehr eine Folge des aus dem Blute durch die Kapillarwand in das Drüsengewebe getriebenen Wasserstromes ist.

Die allgemeine Überzeugung, dass eine Blutstrombeschleunigung nur durch eine Widerstandsherabsetzung und diese nur durch eine Gefässerweiterung, unter Volumzunahme des Organs, zustande kommen könne, hat zu einer Überraschung geführt. Loewi, Fletcher

1) J. Barcroft, The gaseous metabolism of the submaxillary gland. The Journ. of Physiol. vol. 25 p. 479. 1900.

und Henderson¹⁾ haben gefunden, dass die vom Nervenzentrum abgetreunte Niere sich unter Koffeineinfluss mächtig ausdehnt, wobei arteriellfarbiges Blut durch die bis dahin blaurote Nierenvene schießt. Also ganz im Sinne der herrschenden Annahme. Doch hat Loewi²⁾ bei trocken gefütterten Tieren mit armseliger Diurese während der Sommerhitze Koffeindiurese ohne merkliche Zunahme des Nierenvolums beobachtet. Er gipste also die Niere ein, um jede Volumzunahme derselben unmöglich zu machen. Trotzdem trat aber nach Koffeinjektion eine mächtige Diurese ein. Dieses unerwartete Ergebnis weckte in den Beobachtern Zweifel an der Zulässigkeit der üblichen Onkometermessung als sicheren Maassstabs für Gefässerweiterung. Deshalb prüften sie die Stromgeschwindigkeit an der Farbe des Venenblutes: das Blut schoss auch nach Eingipsung der Niere rein arteriell durch die Nierenvene.

Henderson und Loewi²⁾ haben also die Frage, „dass bei der Vasodilatatorenerregung die allgemeine Gefässerweiterung vielleicht gar nicht die alleinige Ursache der Strombeschleunigung ist, sondern dass gleichzeitig noch eine davon unabhängige Widerstandsherabsetzung im Stromgebiet eintrete“, an der Unterkieferdrüse einer Prüfung unterzogen. Sie verhinderten die Anschwellung der atropinisierten Drüse beim Hunde durch Eingipsen und reizten die Chorda. Es trat eine Steigerung des Blutdurchflusses durch die Drüse ebenso ein wie bei unbehinderter Ausdehnungsmöglichkeit. Daraus schlossen sie, dass die Strombeschleunigung hier nicht durch Ausdehnung der Blutgefäße, sondern nur durch Wegfall eines inneren Widerstandes in der Strombahn erfolgen kann, das ist durch eine Erweiterung des Gefässlumens ohne Ausdehnung des Gesamtgefässes. Eine solche Erweiterung ist an den Kapillaren von Stricker und Tarchanow beobachtet worden, wo sich die wandständigen Zellen durch Wasseraustritt verkleinern können, so dass das Lumen weiter wird, bei unverändertem Gesamtquerschnitt der Kapillare.

1) O. Loewi, Untersuchungen zur Physiologie und Pharmakologie der Nierenfunktion. II. Mitteilung. Über den Mechanismus der Koffeindiurese. Arch. f. exp. Pathol. und Pharmakol. Bd. 53 S. 15. 1905.

2) V. E. Henderson und O. Loewi, Über die Wirkung der Vasodilatatorenerregung. Arch. f. exp. Pathol. und Pharmakol. Bd. 53 S. 56. 1905.

Ein Wasseraustritt aus den Kapillarepithelien kann mit dem Wasserstrom aus dem Blute in das Drüsengewebe in Zusammenhang gebracht werden, wenn man annimmt, dass er sich rhythmisch und koordiniert wiederholt. Ein einmaliger Wasseraustritt aus den Kapillarepithelien kann durch ihre Volumabnahme eine stationäre Erweiterung des Kapillarlumens herbeiführen, aber keinen Wasserstrom hervorbringen. Der mächtige Wasserstrom ist aber da und kann nur durch die Kapillarepithelien hindurchgehen.

Heidenhain¹⁾ hat gezeigt, dass die Triebkraft des Wasserstromes aus dem Blute in das Gewebe der tätigen Unterkieferdrüse nicht vom Blutdruck herrührt, auch nicht von einer Steigerung dieses Druckes „durch irgendwelche akzessorische Kräfte, zum Beispiel durch rhythmische Kontraktionen der kleinsten Drüsenarterien“. Die Zirkulationsänderung ist, nach Heidenhain, nicht die Ursache der gleichzeitigen Absonderung, das Verhältnis ist eher umgekehrt: Die Absonderung ist die Ursache der Blutstrombeschleunigung. Heidenhain verlegte diese Triebkraft in das Drüsengewebe, also vor den Wasserstrom aus dem Blute. An die Kapillarepithelien dachte Heidenhain nicht, weil er es für eine fundamentale Tatsache hielt, dass während der Absonderung aus den Blutgefäßen der Drüse immer nur gerade so viel Wasser austritt, als in dem Sekrete erscheint; denn niemals, bei noch so langer Absonderung werde die Drüse ödematös oder beschleunige sich der Lymphstrom aus derselben.

Nun ist aber die Beschleunigung des Lymphstromes aus der Unterkieferdrüse bei Reizung der Chorda von Asher und Barbèra²⁾ und besonders von Bainbridge³⁾ erwiesen worden. Es ist also die Triebkraft des Wasserstromes nicht in den Drüsenzellen zu suchen, sondern in den Kapillarepithelien, welche gleichsam an der Quelle des Wasserstromes sitzen.

Es entsteht die Frage, welche Art von Triebkraft die Kapillarwände entwickeln könnten. Marey wollte zur Erklärung aller Kreislauferscheinungen nur eine einzige vitale

1) R. Heidenhain, Hermann's Handb. d. Physiol. Bd. 5 (1) S. 44. 1883.

2) L. Asher und A. G. Barbèra, Untersuchungen über die Eigenschaften und die Entstehung der Lymphe. Zeitschr. f. Biol. Bd. 36 S. 199. 1898.

3) F. A. Bainbridge, Observations on the lymphflow from the submaxillary gland of the dog. The Journ. of Physiol. vol. 26 p. 79. 1900.

Kraft zugelassen haben: die Kontraktilität. Man denkt auch allgemein bei motorischen Leistungen tierischer Gebilde immer zuerst an die Kontraktilität, obzwar Schiff bereits darauf hingewiesen hat, dass die von der Scheidewand zwischen Blut und Gewebe gelieferte Kraft nicht auf Kontraktilität zu beruhen braucht.

Die Kontraktilität ist eine ziemlich hochentwickelte, geordnete Verrichtung, welche ein spezifisch differenziertes Organ erfordert. Vielleicht kommen doch auch bei tierischen Gebilden Kraftentfaltungen vor, welche auf einfacheren, bloss physikalischen Bedingungen beruhen, wie es bei den Pflanzen der Fall ist.

Die Wände der Blutkapillaren sind mit sternförmig verzweigten Zellen belegt, deren Ausläufer die Kapillarwand umspannen und durch ihre Kontraktion zu dünnen, längsgestreiften Strängen zusammenschnüren, wie Steinach und Kahn¹⁾ gefunden haben. Die durch diese Rouget'schen Zellen bewirkte Zusammenschnürung der Kapillare bleibt nicht örtlich beschränkt, sondern erstreckt sich weiter, und es zeigt sich eine Neigung zu rhythmischen Kontraktionen.

Neben dieser Bewegungsart der Kapillaren, die auf einer Formänderung besonderer Zellengebilde beruht, ist eine andere, zuerst von Stricker beobachtete Bewegungsart festgestellt, welche durch eine Volumänderung der protoplasmatischen Kapillarwand oder der Kapillarepithelien bewirkt wird. Durch Anschwellung der Kapillarepithelien wird das Kapillarlumen verengt, durch Abschwellung derselben erweitert. Recklinghausen und Tarchanoff²⁾ haben diese Bewegungsart der Kapillaren näher untersucht; Severini³⁾ hat ihre Abhängigkeit von den Atmungs gasen beobachtet, indem Sauerstoffzufuhr eine Verengung der Kapillare durch Anschwellen ihrer Wände, Kohlensäure das Gegenteil hervorruft. Biedl hat diese Bewegungen der Kapillaren im Froschmesenterium bei Erwärmung auf 45° gesehen. Nach Stricker ist diese Bewegungsart der Kapillaren den Vorgängen in den Drüsen analog: die Lumina werden durch Vergrößerung der Zellen kleiner.

1) E. Steinach und R. H. Kahn, Echte Kontraktilität und motorische Innervation der Blutkapillaren. Pflüger's Arch. Bd. 97 S. 105. 1903.

2) J. Tarchanoff, Beobachtungen über kontraktile Elemente in den Blut- und Lymphkapillaren. Pflüger's Arch. Bd. 9 S. 407. 1874.

3) Severini, Referat Hofmann-Schwalbe, Jahresberichte Bd. 2 S. 78—80. 1881.

Die Stricker'sche Bewegungsart der Kapillaren hat wenig Beachtung gefunden, solange man keine besondere Bedeutung dafür anzunehmen hatte. Erst die Blutdurchströmung der eingepigsten Unterkieferdrüse bei der Chordareizung hat Loewi und Matthes auf dieselbe aufmerksam gemacht.

Die Anschwellung der Kapillarepithelien erfolgt zweifellos durch Wasseraufnahme aus dem Blutplasma, und zwar durch Quellung der Protoplasmakolloide; durch nachfolgende Abquellung kann das Wasser an das Gewebe weitergegeben werden. Durch rhythmische Quellung und Abquellung der Kapillarepithelien müsste so ein Wasserstrom aus dem Blute in das Gewebe zustande kommen, dessen Triebkraft auf der Quellung und Abquellung der Zellen beruhen würde. Die Regulierung dieser physikalischen Prozesse kann durch den physiologischen Stoffwechsel der Kapillarepithelien, der unter dem Nerveninflusse steht, bestimmt werden.

Die Bedeutung der Kapillarwand als eines reizbaren und spezifisch tätigen Organs ist besonders durch die Untersuchungen Heidenhain's über die Lymphbildung ans Licht getreten. Die Kapillaren bewirken durch eigene koordinierte und geregelte Tätigkeit einen Wasserstrom aus dem Blute in die Gewebe.

Künstliche Durchströmung abgetrennter Organe mit Lockescher Lösung schädigt, nach Hédon und Fleig¹⁾, die Kapillarwände so, dass sie Flüssigkeit durchlassen, welche das Bindegewebe des Organs infiltriert und die weitere Durchströmung hemmt. Athanasiu und Gradinescu²⁾ fanden nun, dass das Adrenalin diese Infiltration verhindert, indem sie den „Tonus“ der Kapillarendothelien stärkt, so dass sich ihre „Poren“ verschliessen. Unter Adrenalineinfluss nimmt anfangs die Strömungsgeschwindigkeit in den Kapillaren zu, später nimmt sie ab und kann bei grösseren Adrenalindosen ganz aufhören. Die Kapillaren zeigen Einschnürungen, an einigen Stellen verengt sich ihre Öffnung. Gradinescu deutet diese Einschnürungen als eine Folge der Zusammenziehung

1) E. Hédon et C. Fleig, Action de sérums artificiels et du sérum sanguin sur le fonctionnement des organes isolés des mammifères. Arch. internat. de Physiol. t. 3 p. 95. 1905.

2) A. V. Gradinescu, Der Einfluss der Nebennieren auf den Blutkreislauf und den Stoffwechsel. Pflüger's Arch. Bd. 152 S. 187. 1912.

der Endothelzellen. Damit erklären sich, nach Gradinescu, die Folgen beiderseitiger Nebennierenexstirpation: das Blutplasma tritt durch die Kapillarwand unverändert in das Gewebe über, die Lymphströmung erscheint aber trotzdem vermindert.

Daraus wäre für unseren Zweck hervorzuheben, dass die Kapillarepithelien ohne den anregenden Adrenalineinfluss unverändertes Blutplasma durchlassen, welches aus dem Gewebe nicht als Lymphe abfließt. Es dürfte sich also bei der normalen Lymphbildung um Entnahme von Wasser aus dem Blute handeln. Die von Gradinescu gegebenen Abbildungen der unter Adrenalineinfluss auftretenden Einschnürungen der Kapillaren (Pflüger's Arch. Bd. 152 S. 223) entsprechen denen von Tarchanoff (Pflüger's Arch. Bd. 9 Taf. VII b Fig. 5, 6) viel mehr als denen von Steinach und Kahn (Pflüger's Arch. Bd. 97 Taf. II Fig. 6 u. 7). Sie dürften also nach Stricker durch Anschwellung der spindelförmigen Zellenelemente der Kapillarwand zustande kommen.

Wenn die Kapillarepithelien durch Quellung und Abquellung, welche durch ihre innere Tätigkeit geregelt wird, einen Wasserstrom aus dem Blute in die Gewebe bewirken, der als Lymphe abfließt und zur Abführung der Drüsensekrete dient, welchen hämodynamischen Einfluss auf den Blutstrom muss dieser aus dem Blute aktiv geschöpfte Wasserstrom haben?

Zuerst wird das Volum des durchströmenden Blutes um das abgeschöpfte Wasser verkleinert und durch nachströmendes Blut ersetzt. Die den Wasserstrom ableitende Triebkraft wird der arterielle Blutzufluss steigern, gleichsam eine Saugwirkung auf denselben ausüben. Hier erhebt sich die Frage der hämodynamischen Bedeutung des Lymphstromes.

Wenn weiter durch die koordinierte Quellung und Abquellung der Kapillarepithelien das Kapillarlumen abwechselnd verengt und erweitert wird, so wird dadurch eine rhythmisch wirkende Triebkraft entfaltet, welche dem die Kapillaren durchströmenden Blute eine rhythmische Beschleunigung zu erteilen vermag. Die Kapillarepithelien können durch die ankommende Pulswelle zur Abquellung und gleich danach wieder zur Quellung veranlasst werden, wodurch sich die Kapillare vor der ankommenden Blutwelle eröffnen und nach ihr aktiv verengern würde. Dadurch würde der Blutstrom in den

Kapillaren eine aktive pulsatorische Beschleunigung erfahren, die tatsächlich in dem aus der Vene pulsatorisch hervorschiessenden Blutstrom zum Vorschein kommt. Die pulsatorische, durch Quellung und Abquellung der Kapillarepithelien bewirkte Lumenänderung jeder einzelnen Kapillare des Organs könnte ganz geringfügig und kaum bemerkbar sein: der Erfolg würde durch Summation der koordinierten, von Querschnitt zu Querschnitt jeder einzelnen Kapillare fortschreitenden Bewegung aller Kapillaren des Organs zu erklären sein.

In den Kapillarepithelien können also ähnliche physikalische Kräfte zur Entfaltung kommen wie in den aktiven Wurzelzellen der Pflanzen, welche Wasser und Salze aus dem Nährboden aufsaugen und in die Höhe treiben (Blutungsdruck der Stengelstümpfe und ähnliche). Die Kapillarepithelien sind gleichsam die in den Nährboden eingesenkten Wurzelzellen des Tierkörpers.

Ältere Beobachtungen über die motorische Einwirkung der Kapillaren auf das Blut, welche in der herrschenden Hämodynamik wenig Beachtung gefunden haben, mögen hier kurz in Erinnerung gebracht werden. H. Weber hat in den Schwimmhautkapillaren eines fest unterbundenen Froschschenkels Blutandrang zu einer gereizten Stelle beobachtet. Ryneck hat diese Beobachtung ausführlich beschrieben; nach Umschnürung des Schenkels oberhalb des Kniegelenks steht nach einigen Schwankungen das Blut in den Schwimmhautkapillaren still; wird eine Stelle mit Ammoniak gereizt, so fließt von allen Seiten Blut zu dieser Stelle, die Blutkörperchen werden in den Kapillaren zusammengedrängt, so dass diese wie rötliche Fäden zur gereizten Stelle hinstrahlen.

Vulpian beobachtete ein ähnliches Hindrängen von Blut zu einer mit Nikotin gereizten Stelle der *area vasculosa* des Hühnerembryo. Frey hat in der Froschzunge bei Reizung des *N. glossopharyngeus* Strombeschleunigung und Gefässerweiterung gesehen. Siaweillo¹⁾ fand jedoch diese Gefäße nicht erweitert, doch strömte das Blut in die Kapillaren aus Arterien und Venen bei Reizung des *N. glossopharyngeus*, auch in ausgeschnittener Zunge. Doch sind solche Beobachtungen sehr schwierig und wenig verlässlich.

1) J. Siaweillo, Mikroskopische Untersuchungen der durch den Reiz der Vasodilatoren verursachten Veränderungen des Blutstromes. *Le Physiologiste Russe* t. 1 p. 187. 1899.

Die reichliche Wasserabsonderung in der Niere ist mit einer Blutstrombeschleunigung verbunden, so dass arteriell-farbiges Blut aus der Nierenvene hervorschießt, und das auch bei eingegipster Niere, wie Loewi unter Koffeineinfluss gefunden hat. Es erhebt sich auch hier die Frage, ob die Blutstrombeschleunigung als eine Folge des aus dem Blute abgeleiteten mächtigen Wasserstromes gedeutet werden kann.

Das Harnwasser quillt in den Malpighischen Körperchen aus dem Blute hervor. Diese werden als eine Filtrationsvorrichtung angesehen, wo das Wasser aus dem Blute durch den Blutdruck ausgepresst wird; auch noch diese Arbeit wird dem Herzen aufgebürdet. Nach der Filtrationstheorie dient das engere Vas eferens zur Erhaltung des Filtrationsdruckes. Das ist zu viel Teleologie für eine so rein mechanische Theorie. Vielleicht ist hier das Verhältnis rein mechanisch: das Vas eferens ist enger, weil das Blutvolum durch den Wasserverlust im Glomerulus kleiner geworden ist.

Lindemann¹⁾ hat neuestens eine neue Theorie der Nierenfunktion entwickelt, nach welcher das Glomerularsystem ein Apparat zur Regulierung des osmotischen Gleichgewichts im Organismus ist und nur Wasser auf osmotischem Wege abgibt, während die Kanälchen harnfähige Stoffe und Wasser ausscheiden. Ohne die Theorie zu erörtern, heben wir zu unserem Zwecke nur ihren Hauptpunkt hervor: der Glomerulus ist ein neues Gebilde, das mit dem Auftreten des geschlossenen Kapillarsystems innigst verbunden ist; die Harnsekretion ist auch nach Ausschaltung der Glomeruli möglich, als eine ursprüngliche und selbständige Verrichtung des Kanälchensystems.

Ist dem so, dann kann der Glomerulus als eine Zirkulationseinrichtung betrachtet werden. Gewöhnlich wird der Glomerulus als ein Gefäßknäuel angesehen. Es ist aber ein zellenreiches Gebilde, ein Synzytium, was besonders an den hyperplastischen Glomerulen der Schrumpfniere zutage tritt. Das Knäuelsynzytium kann durch koordinierte Quellung und Abquellung Wasser aus dem Blute schöpfen und dadurch den Blutzufluss zur Niere steigern. Es kann dadurch auch die Blutströmung durch die

1) W. Lindemann, Zur Lehre von den Funktionen der Niere. Ergebn. d. Physiol. v. Asher u. Spiro, Jg. 14 S. 618. 1914.

Kapillaren der Nierenkanälchen fördern, also gleichsam wie ein Nierenherz wirken.

Experimentelle Untersuchungen an ausgeschnittenen Nierenstücken können kaum entscheiden, ob die Nierenzellen durch Osmose oder durch Quellung wirksam sind, wie Ehrenberg¹⁾ erfahren hat. Es wären hier vielmehr pathologische Erfahrungen zu sammeln und zu würdigen. Die Auffassung des Glomerulus als eines zum Betriebe des Blutstromes in der Niere dienenden Organs findet eine Stütze in der Hyperplasie der erhaltenen Knäuelsynzytien in der Schrumpfniere, wo als erstes Symptom Polyurie erscheint, und wo es besonders auf die Erhaltung des Blutstromes durch das schrumpfende Organ ankommt.

3. Eigenbetrieb des Blutstromes im Gehirn.

Die Regulierung der Blutdurchströmung des Gehirns ist durch experimentelle Untersuchungen der Druckverhältnisse in den Gehirngefäßen und der Schwankungen des Hirnvolums schwer zu ermitteln; die darauf gegründeten Anschauungen sind auch sehr verschieden. Ihre Hauptgrundlage bildet jedoch die herrschende vasomotorische Theorie, welche behauptet, dass eine Steigerung der Blutdurchströmung eines Organs nur durch eine Widerstandsherabsetzung in seinem Gefäßsystem und diese nur durch eine Erweiterung der Gefäße zustande kommen kann.

Beim Gehirn stösst aber diese Behauptung auf eine natürliche Schwierigkeit, der Art, wie sie künstlich durch Eingipsung bei der Niere und der Unterkieferdrüse erzeugt wurde. Das Gehirn ist in der Schädelkapsel eingeschlossen. Daraus hat bereits Mouro gefolgert, dass das Gehirn aus den Arterien nur so viel Blut aufnehmen kann, als aus demselben gleichzeitig in die Venen abfließt. Das bedeutet, dass nicht die Blutfülle des Gehirns, sondern nur die Geschwindigkeit des Blutstromes im Gehirn veränderlich ist.

Auf Grund des Satzes, dass das Gesamtvolum der Hirngefäße unveränderlich ist, hat Geigel²⁾ deduziert, dass im Gehirn

1) R. Ehrenberg, Experimentelle Beiträge zur Theorie der Harnsekretion. Pflüger's Arch. Bd. 153 S. 1. 1913.

2) Geigel, Haben die Gehirngefäße ein konstantes Volum? Pflüger's Arch. Bd. 105 S. 620. 1904.

spastische Verengung der arteriellen Seite einen erhöhten, paralytische Erweiterung dagegen einen verminderten Blutdurchfluss zur Folge haben muss. Diese Deduktion steht im Widerspruch zur herrschenden vasomotorischen Theorie, welche sich nur durch einen Durchbruch des Monro'schen Satzes behaupten kann. In diesem Sinne hatte Hürthle¹⁾ gegen Geigel eingewendet, dass seine Theorie sich im Widerspruch mit den gegenwärtigen Anschauungen und Erfahrungen befindet, dass jedoch ihre Grundvoraussetzung, nämlich die Unveränderlichkeit des Gesamtvolums der Blutgefässe im Gehirn nicht zutrifft, da die Zerebrospinalflüssigkeit durch Sekretion und Resorption einem raschen Wechsel unterliegt. Jensen²⁾ führte weiter aus, dass die Schädelkapsel durchaus nicht einen starrwandigen, unveränderlichen Raum einschliesst; die dünnwandigen Venenplexus im Wirbelkanal können bei lokaler Druckerhöhung Platz schaffen, und in den Scheiden der Hirnrückenmarksnerven stehen der Zerebrospinalflüssigkeit Abflusswege offen, so dass ein Anwachsen der Blutfülle im Gehirn durch Abfluss der Zerebrospinalflüssigkeit möglich wird.

Die Veränderlichkeit der Gesamtkapazität der Hirngefässe auch bei geschlossener Schädelhöhle wird von allen behauptet, welche vasomotorische Erscheinungen am Gehirn, im Sinne der herrschenden Theorie, untersuchten. So meinten Biedl und Reiner³⁾, dass durch Eröffnung der Schädelhöhle die hydrodynamischen Bedingungen der Blutdurchströmung des Gehirns nur insofern geändert werden, als dass zu den vielen bestehenden elastischen Stellen in der Wand des Hirnrückgratskanals eine mehr hinzu kommt. Diese Stellen ermöglichen Volumänderungen des Zentralnervensystems durch Hinauf- und Hinunterfluten der Zerebrospinalflüssigkeit innerhalb weiter Grenzen und vermögen so für relativ grosse Inhaltsvermehrung Platz zu schaffen, da sie sich schon durch geringen Druck dehnen lassen. Biedl und Reiner fanden mittels Druckmessung in der Karotis und im Arterienzirkulus des Gehirns spontane, periodisch wiederkehrende Schwankungen der Weite der Gefässlumina, gänzlich unabhängig vom Blutdruck, und bezogen

1) K. Hürthle, Zentralbl. f. Physiol. Bd. 4 S. 84. 1890.

2) P. Jensen, Über die Innervation der Hirngefässe. Pflüger's Arch. Bd. 103 S. 209. 1904.

3) A. Biedl und M. Reiner, Studien über Hirnzirkulation und Hirn-
ödem. Pflüger's Arch. Bd. 79 S. 158. 1900.

Pflüger's Archiv für Physiologie. Bd. 165.

diese auffallenden Druckvariationen auf periphere Innervation der Hirngefäße, über deren Vermögen sich aktiv zu kontrahieren und zu dilatieren kein Zweifel herrschen könne. So hat auch E. Weber¹⁾ angenommen, dass es für die Blutversorgung des Gehirns durchaus kein Nachteil ist, am eröffneten Schädel Versuche anzustellen, obzwar die hydrostatischen Verhältnisse innerhalb der Schädelkapsel nicht so einfach sind wie in anderen Körperteilen; aber die Verhältnisse sind, nach Weber, dennoch nicht so verschieden, wie zum Beispiel Geigel meinte, der durch seine mathematischen Deduktionen zu dem Schlusse kam, dass die Verengung der arteriellen Blutgefäße des Gehirns die stärkste Blutversorgung desselben herbeiführe, ihre Erweiterung die geringste. Der Gedanke an eine solche Möglichkeit sei jetzt völlig beseitigt worden. Wir wissen bestimmt, behauptet Weber, dass es sich um eine aktive Erweiterung der Hirngefäße handelt, wenn das Hirnvolum zunimmt, die einzelnen Volumpulse des Hirns sich vergrössern und der allgemeine Blutdruck unverändert bleibt. Erweiterung und Verengung der Hirngefäße kann bei geschlossener Schädelhöhle ebenso eintreten wie nach Eröffnung derselben, durch Verschiebung einer entsprechenden Menge von Zerebrospinalflüssigkeit.

Ein Hin- und Herschieben der Zerebrospinalflüssigkeit würde jedoch Arbeit erfordern, welche die Theorie folgerichtig wieder dem Herzen aufbürden würde. Wäre die Erweiterung der Hirngefäße nur durch Verdrängung der Zerebrospinalflüssigkeit durch den Blutandrang möglich, so würde doch das Blut leichter in die freien Venenabführungswege abfließen. Das heisst, dass es im Gehirn eher zu einer Steigerung der Blutstromgeschwindigkeit kommen kann als zu einer Erweiterung der Hirngefäße.

Dem Satze von Monro gemäss wäre eine stärkere Durchblutung des Gehirns durch Steigerung der Strömungsgeschwindigkeit möglich, wobei die jeweilige Blutfülle des Gehirns unveränderlich wäre. Es erhebt sich also die Frage, worin eine stärkere oder bessere Durchblutung des Gehirns zu bestehen hat. Die herrschende vasomotorische Theorie macht eine solche Unterscheidung nicht; für sie bedeutet eine stärkere Durchblutung überhaupt eine grössere Blutfülle. Bei dem

1) E. Weber, Über die Selbständigkeit des Gehirns in der Regulierung seiner Blutversorgung. Arch. f. Physiol. 1908 S. 457.

intensiven Sauerstoffbedürfnisse des Gehirns ist kaum zu bezweifeln, dass es hier auf eine schnelle Erneuerung arteriellen Blutes von höchster Sauerstoffspannung ankommt, also auf eine Steigerung der Strömungsgeschwindigkeit, nicht aber auf eine Vergrößerung der strömenden Blutmenge. Die Annahme, eine solche Geschwindigkeitssteigerung werde durch Erweiterung des Hirngefässsystems zustande gebracht, wäre hydrodynamisch unzutreffend, da eine solche Erweiterung wohl eine Vergrößerung der strömenden Blutmenge, nicht aber eine Steigerung, sondern vielmehr eine Verlangsamung der Strömungsgeschwindigkeit herbeiführen müsste.

Im Lichte der herrschenden vasomotorischen Theorie erscheint der feste Einschluss des Gehirns in der Schädelkapsel als ein Hindernis für die freie Blutdurchströmung desselben, welches durch die elastischen Verschlüsse des Hirnrückgratkanals behoben werden muss. Nach einem solchen Durchbruch des Monroschen Satzes sind die Schwierigkeiten für die Theorie nicht behoben. Es erhebt sich hier die Frage, ob der feste Einschluss des Gehirns in die Schädelkapsel nicht, gerade im Gegenteil, als eine Einrichtung zur Förderung der Blutdurchströmung des Gehirns zu betrachten ist, ähnlich wie der geschlossene Brustraum eine solche für die Blutdurchströmung der Lungen darstellt.

Der Satz von Monro ist gar nicht so leicht zu umgehen. Hill¹⁾ hat diesen Satz seinen Betrachtungen über die Blutdurchströmung des Gehirns zugrunde gelegt: das Gehirn könnte wohl um so viel mehr Blut aufnehmen, als durch Zurückdrängen der Zerebrospinalflüssigkeit Platz gemacht werden kann, das ist aber sehr wenig, etwa nur 3 ccm. Nur so viel kann von einem in die Schädelhöhle eingeführten Fremdkörper ohne Steigerung des intrakraniellen Drucks und Zusammenpressung der Hirngefässe verdrängt werden. Durch Steigerung des arteriellen Blutdrucks können die Hirngefässe nicht ausgedehnt werden, sie nähern sich dabei dem Schema rigider Röhren, in welchen durch grösseren Druck nur die Geschwindigkeit der Strömung gesteigert wird. Nach Hill wird die Blutdurchströmung des Gehirns in dieser Weise nur durch den allgemeinen arteriellen Blutdruck bestimmt, wozu besonders das splanchnische Gefässsystem dient.

1) L. Hill, Schäfer's Textbook of Physiology vol. 2 p. 141. 1900.

Ebenso hat auch Bayliss¹⁾ den Satz von Monro hervorgehoben, besonders in Hinsicht auf die Untersuchungen der Blutdurchströmung des Gehirns bei eröffneter Schädelhöhle, welche deshalb keine verlässliche Information geben können. Bayliss erhebt die Frage, welches der Nutzen der muskulösen Bekleidung der Gehirnarteriolen sei, wenn es keine vasomotorischen Nerven für das Gehirn gibt. Diesen Nutzen sieht er in der Reaktion der Arterien auf Dehnung: liessen sich die Gehirnarteriolen durch Steigerung des Blutdrucks ausdehnen, so würden dadurch die Gehirnkapillaren und Venen komprimiert werden, da das totale Volumen der Blutgefässe in der Schädelhöhle fast ganz konstant ist. Die muskulöse Wand der Gehirnarteriolen kontrahiert sich aber, nach Bayliss, gegen einen ausdehnenden Druck, wodurch die Arteriolen steif gemacht werden, so dass die Drucksteigerung ihre volle Wirkung auf die Geschwindigkeit des Stromes ausüben kann.

Das durch die herrschende vasomotorische Theorie befestigte Vorurteil, dass die Tätigkeitsform der Gefässmuskulatur nur eine statische sein kann, erschwert die freie Einsicht in die Verhältnisse. Der Nutzen der Steifheit der Gehirnarteriolen wäre leichter und einfacher durch grössere Elastizität ihrer Wand zu erzielen als durch eine muskulöse Bekleidung derselben. Wird diese durch Druck zur Kontraktion angeregt, so kann sie mehr leisten als blosse Elastizität, die nur den einwirkenden Druck wiedergibt. Sie kann den Druck vergrössern und dadurch Arbeit leisten, das ist, zur Steigerung der Strömungsgeschwindigkeit aktiv beitragen. Das um so mehr, wenn die Kontraktion nicht nur einmal auf eine Steigerung des arteriellen Blutdrucks erfolgen würde und spastisch bestehen bliebe, sondern sich rhythmisch wiederholte. Ist die Gefässmuskulatur durch Steigerung des arteriellen Blutdrucks reizbar, so wird sie auf die in den Arterien tatsächlich wirkenden Drucksteigerungen reagieren. Der mittlere Blutdruck ist ein blosser Maassbegriff und besteht tatsächlich im arteriellen System nicht. Tatsächlich sind die pulsatorischen Druckschwankungen. Wenn die Gefässmuskulatur auf diese Druckstösse reagieren kann, so wird sie nicht spastisch, sondern rhythmisch reagieren, das heisst aktiv mitpulsieren.

1) W. M. Bayliss, Innervation der Gefässe. *Ergebn. d. Physiol.* von Asher u. Spiro Jg. 5 S. 339. 1906.

Die Gehirnpulsationen sind an der noch nicht geschlossenen Schädelkapsel von jeher bekannt. Sie erscheinen regelmässig auch nach Eröffnung der schon geschlossenen Schädelhöhle und treten an der eröffneten Stelle als Volumschwankungen des Gehirns hervor, welche den Rhythmus der Herzschläge und der Atembewegungen einhalten.

Diese Gehirnpulsationen werden auf eine passive Ausdehnung der Gehirngefässe durch die entsprechenden Blutdruckschwankungen bezogen. Die muskulöse Bekleidung der Gehirnarteriolen würde demnach bei nicht geschlossener Schädelhöhle eine solche Ausdehnung nicht verhindern. Es dürfte ihr auch bei geschlossener Schädelhöhle eine solche Aufgabe nicht zukommen, da dieser Verschluss jene Ausdehnung selbst verhindern kann. Die Pulsationen der Gehirngefässe können vielmehr als Ausdruck ihrer eigenen Tätigkeit aufgefasst werden. Biedl und Reiner haben auch spontane, von den allgemeinen arteriellen Blutdruckschwankungen unabhängige Druckschwankungen im Hirngefässsystem beobachtet.

Es ist nun die Frage, ob die bei eröffneter Schädelhöhle als Volumschwankungen hervortretenden Gehirnpulsationen auch bei geschlossener Schädelhöhle als Volumschwankungen bestehen. Hier wird der Satz von Monro von entscheidender Bedeutung. Ist das Gesamtvolum des Schädelinhalts unveränderlich, so sind bei fest geschlossener Schädelhöhle Volumschwankungen des Gehirns durch Blutfüllung ausgeschlossen, wenn man keine grossen Verdrängungen der Zerebrospinalflüssigkeit aus der Schädelhöhle, die doch auch pulsatorisch erfolgen müssten, nicht annehmen will. Bei geschlossener Schädelhöhle können die von den Arterienkontraktionen ausgehenden Drucksteigerungen nur durch Geschwindigkeitssteigerungen des Blutstromes gegen die Venen zu ausgeglichen werden.

Der feste Einschluss des Gehirns in der Schädelspalte kann als eine besondere hämodynamische Einrichtung aufgefasst werden. Verläuft zum Beispiel an den Gehirnarteriolen eine Kontraktionswelle, so wird vor derselben und durch dieselbe das Kapillarsystem erweitert, da die Gesamtkapazität der Blutgefässe konstant bleibt; in dem Maasse, als sich ein Abschnitt des Gefässsystems verengt, wird sich ein anderer erweitern. Die Gehirnarteriolen wirken durch ihre Verengung auf den Blutstrom zugleich drückend und saugend ein. Ist die Kontraktionswelle abgelaufen, so füllen sich die Gehirn-

arteriolen wieder mit Blut, und in demselben Maasse muss das Blut aus den Kapillaren und Venen weiter entweichen.

Nach Eröffnung der Schädelhöhle ist der Mechanismus dieses Triebwerks gestört, ein Teil der aufgewendeten Triebkraft geht in Volumschwankungen des Gehirns für den eigentlichen Blutstrombetrieb in demselben verloren. Der Einschluss des Gehirns in die starre Schädelkapsel stellt sich so nicht allein als eine Schutzvorrichtung, sondern auch als eine Vorrichtung zum Eigenbetrieb des Blutstromes dar, der beim Gehirne besonders auf die Steigerung der Strömungsgeschwindigkeit hinzielt.

Der Eigenbetrieb des Blutstromes im Gehirn kann aber auch durch aktive Ableitung eines Wasserstromes aus dem die Gehirngefäße durchsetzenden Blute zustande gebracht werden. Einen solchen Wasserstrom stellt die Zerebrospinalflüssigkeit dar, welche aus den Piagefäßen und besonders aus den *Telae chorioideae* beständig hervorquillt, die Hirnhöhlen und die Subarachnoidealräume füllt und durch die Nervenscheiden fortwährend abfließt. Die Zerebrospinalflüssigkeit wird nicht einfach sezerniert und wieder resorbiert, auch wird sie nicht zwischen der Hirn- und der Rückgratshöhle hin und her geschoben, sondern fließt in einem beständigen Strome aus den Hirnhöhlen gegen das Rückgrat, von wo sie durch die Nervenscheiden in das Lymphsystem gelangt und sich mit der Lymphe in die Vene ergießt.

Diese Erkenntnis ist aus chirurgischen Beobachtungen hervorgegangen und zuerst von Cathelin¹⁾ ausgesprochen worden. Die Grundtatsache ist hier das ununterbrochene, fortwährende Hervorquellen der Zerebrospinalflüssigkeit aus dem Subarachnoidealraume bei Verletzungen des Rückgrats. Die Richtung des beständigen Stromes der Zerebrospinalflüssigkeit aus der Schädelhöhle in den Rückgratskanal zeigt eine in die *Membrana occipito-atlantica* eingestochene Nadel. Die Menge der aus einem verletzten Rückgratskanal ausfließenden Zerebrospinalflüssigkeit kann ein erstaunliches Maass erreichen. Der Abfluss ist während der Ruhe spärlich, steigert sich bei einer Erregung, so dass die Flüssigkeit stossweise, synchron mit dem arteriellen Pulse hervorspritzt; es gibt einen selbständigen Puls der Zerebrospinalflüssigkeit, der von dem Pulse des Blutgefäß-

1) F. Cathelin, *La circulation du liquide cephalorachidien avec applications à la thérapeutique*. Paris 1912.

systems unabhängig ist. Der normale Abfluss der Zerebrospinalflüssigkeit erfolgt durch die perivaskulären „lymphatischen“ Scheiden in das eigentliche Lymphgefäßsystem und mit der Lymphe in das Venensystem. Der Abfluss geschieht auch durch die Scheiden der Hirn-Rückenmarksnerven. Die Zerebrospinalflüssigkeit bewegt sich also in einem Kreislaufe wie die Lymphe.

Die Zerebrospinalflüssigkeit ist ein Sekret der Epithelien, welche besonders die Kapillaren der *Telae chorioideae* bekleiden und welche als Chorioidealdrüse bezeichnet werden. Das Sekret ist von der Lymphe verschieden, da es kaum Spuren von Proteinstoffen enthält und eine wässrige Lösung der Plasmakristalloide darstellt. Mestrezat¹⁾ bezeichnet es als ein Dialysat, da in demselben spezifische, durch den Metabolismus der Zellen bereitete Stoffe fehlen; diese Zellen wären demnach nicht als spezifisch sezernierende, sondern als dialysierende Zellen zu bezeichnen. Die Ausscheidung der Zerebrospinalflüssigkeit geschieht nicht durch mechanische Einwirkung des Blutdruckes, sondern durch die Tätigkeit der Epithelien, welche von bestimmten Stoffen beeinflusst werden kann. Die neuesten Untersuchungen von Dixon und Halliburton²⁾ ergaben besonders, dass das Extrakt der Chorioidealdrüse selbst einen vermehrten Ausfluss der Zerebrospinalflüssigkeit aus einer Fistel hervorruft; den wichtigsten Einfluss auf die Bildung der Zerebrospinalflüssigkeit haben jedoch der Sauerstoffmangel und der Kohlensäureüberschuss im Blute. Dixon und Halliburton kommen auch zu der Annahme eines Kreislaufes der Zerebrospinalflüssigkeit, da bei ununterbrochener Bildung derselben auch ein fortwährender Abfluss aus dem kranio-spinalen Raume auf natürlichen Abflusswegen bestehen muss.

Die Zerebrospinalflüssigkeit füllt die Hirn- und Rückenmarkshöhlen unter einem bestimmten Drucke, so dass sie bei Eröffnung derselben hervorspritzt. Die Angaben über den Druck der Zerebrospinalflüssigkeit und seine Beziehungen zum Blutdrucke waren bisher schwankend. Dixon und Halliburton finden den Druck

1) W. Mestrezat, Nature vraie du liquide céphalorachidien. Journ. de Physiol. et de Pathol. gén. t. 14 p. 504. 1912.

2) W. E. Dixon and W. D. Halliburton, The cerebro-spinal fluid. I. Secretion of the fluid. The Journ. of Physiol. vol. 47 p. 215. 1913. — II. Cerebro-spinal pressure. The Journ. of Physiol. vol. 48 p. 128. 1914.

niedriger als den Venendruck im Torcular des Gehirns und durch den Blutdruck kaum beeinflusst. Der Druck der Zerebrospinalflüssigkeit ist ein selbständiger, unabhängiger, sekretorischer Druck. Er ist durch die sekretorische Tätigkeit der Chorioidealdrüse bestimmt, was sich besonders bei Beeinflussung dieser Tätigkeit durch besondere Stoffe kundgibt. Das Chorioideal-extrakt bewirkt eine Erhöhung des Drucks der Zerebrospinalflüssigkeit, zugleich auch des Venendrucks, dagegen aber eine Senkung des arteriellen Blutdrucks. Das Chloroform bewirkt eine noch grössere Erhöhung des Drucks der Zerebrospinalflüssigkeit; der arterielle Blutdruck sinkt immer, wenn der Druck der Zerebrospinalflüssigkeit steigt; der Venendruck kann sich dabei verschieden ändern. Der Druck der Zerebrospinalflüssigkeit ist ganz unabhängig vom Venendrucke; es ist ein selbständiger sekretorischer Druck.

Den wichtigsten Einfluss auf die Bildung der Zerebrospinalflüssigkeit haben, nach Dixton und Halliburton, Kohlen-säureüberschuss und Sauerstoffmangel im Blute, also die Atmungsreize. Einatmung von kohlen-säurehaltiger Luft hat sofort einen steilen Anstieg des Drucks der Zerebrospinalflüssigkeit zur Folge; ebenso steigt dieser Druck in der Asphyxie, wo der arterielle Blutdruck sinkt. Bezeichnend in dieser Beziehung sind die älteren Angaben, dass der Zerebrospinaldruck während der Inspiration sinkt und während der Expiration steigt. Diese Verhältnisse weisen auf eine besondere Bedeutung der Bildung und der Strömung der Zerebrospinalflüssigkeit hin. Die Flüssigkeit selbst scheint ihrer Zusammensetzung nach keine besondere Bedeutung zu haben. Nach Mestrezat stellt sie ein blosses wässriges Dialysat aus dem Blutplasma vor. Als eine Nährflüssigkeit, welche mit den Gewebs-elementen des Nervensystems in innigste Berührung zu kommen hätte, ist sie kaum aufzufassen, da sie in den Hirnhöhlen gebildet wird und der eigentlichen Nährstoffe fast vollständig entbehrt. Dagegen ist der Zusammenhang ihrer gesteigerten Bildung und Strömung mit dem Atmungsbedürfnis des Gehirns auffallend. Dem gesteigerten Atmungsbedürfnisse, besonders dem Sauerstoffbedarfe des Gehirns kann nur durch eine Steigerung des arteriellen Blutzufusses und der Durchströmungsgeschwindigkeit des Blutes im Gehirne entsprochen werden. So wird die Frage nahegelegt, ob und auf welche Weise durch gesteigerte Bildung und Strömung der Zerebrospinalflüssigkeit

eine Steigerung des arteriellen Blutzufusses in das Gehirn bewirkt werden kann.

Die Säule der Zerebrospinalflüssigkeit kann bei aufrechter Körperstellung durch ihr Gewicht in der geschlossenen Schädelhöhle eine Saugwirkung ausüben, wodurch der arterielle Blutzufuss zum Gehirne gefördert werden kann. Einen solchen hydrostatischen Einfluss hat, nach einer Bemerkung von Morat und Doyon, Marey angenommen, doch dürfte dadurch nur das Gewicht der arteriellen Blutsäule ausgeglichen werden, und die Zerebrospinalflüssigkeit könnte stets dieselbe bleiben. Ihre fortwährende Neubildung und Abströmung aus der Schädelhöhle in den Rückgratkanal kann aber auch eine dynamische Wirkung ausüben. Die gesteigerte Bildung der Zerebrospinalflüssigkeit durch die Chorioidealepithelien erfolgt unter Drucksteigerung der Flüssigkeit und Drucksenkung im arteriellen Systeme: der arterielle Blutdruck sinkt immer, wenn der Druck der Zerebrospinalflüssigkeit steigt. Durch die Tätigkeit der Chorioidealepithelien, welche in rhythmischer Quellung und Abquellung bestehen kann, wie der selbständige Puls der Zerebrospinalflüssigkeit anzeigt, wird ein Wasserstrom aus dem Blute gleichsam hervorgepumpt und dadurch eine Saugwirkung auf das arterielle Blut ausgeübt.

Wie die fortwährende Bildung und Abströmung der Zerebrospinalflüssigkeit, so kann auch die Lymphbildung und Lymphströmung überhaupt als eine Einrichtung zur Förderung des Blutstromes in den Geweben durch aktive Ableitung eines Wasserstromes aus ihren Blutkapillaren angesehen werden. In jedem Organe ist die Steigerung der Blutdurchströmung mit einer Steigerung des Lymphabflusses verbunden. Die gesteigerte Lymphbildung hängt gewiss mit der gesteigerten Stoffumwandlung im tätigen Organe zusammen und dient zur Abführung seiner Stoffwechselprodukte. Wäre dies aber die eigentliche Aufgabe des Lymphstromes, so wäre seine Einmündung in den Blutstrom nahe dem rechten Herzen organisch kaum verständlich. Wird aber mit der Lymphe der zu dem Betriebe des Blutstromes in den Blutkapillaren abgesonderte Wasserstrom wieder in das Blut, weit abwärts vom Betriebsorte, zurückgeführt, so ist eine solche Einrichtung hämodynamisch so verständlich wie das Zurückführen eines Mühlbaches zurück in den Fluss.

4. Widerstand der Kapillaren.

Die hier vorgebrachten Betrachtungen über den Eigenbetrieb der Blutdurchströmung tätiger Organe durch die aktive Wirksamkeit ihrer Kapillaren stellen sich in Widerspruch zu der herrschenden Lehre, welche in den Kapillaren nur einen Widerstand gegen den vom Herzen getriebenen Blutstrom erblickt und die gesteigerte Blutdurchströmung tätiger Organe nur durch Herabsetzung dieses Widerstandes infolge einer Erweiterung der Kapillaren erklärt.

Diese Lehre beurteilt den Widerstand der Kapillaren nur nach ihren Dimensionen, also nach äusserlichen Widerstandsumständen und macht hierin zwischen den Kapillaren verschiedener Gewebe keinen Unterschied. Doch zeigte sich darin schon bei den Begründern der Lehre eine ungleiche Schätzung des Kapillarwiderstandes. Volkmann, dem es um den Nachweis zu tun war, dass das Herz allein genügt, um das Blut durch den ganzen Kreislauf zu treiben, schätzte den Widerstand der Kapillaren ziemlich niedrig, weil die Strömungsgeschwindigkeit in denselben und damit die innere Reibung, also der wesentliche Widerstandsfaktor, ziemlich gering ist. Marey hingegen veranschlagte den Widerstand der Kapillaren hoch, als eine Bedingung der hohen Arterienspannung. Diese ist aber eher dem Widerstande der Endarterien zuzuschreiben, so dass die Schätzung Volkmann's richtiger erscheint. Die Kapillarwand selbst wurde als eine indifferente Membran betrachtet, durch welche Stoffe diffundieren und Flüssigkeiten durch den Blutdruck filtriert werden, bis Heidenhain durch seine Untersuchungen über die Lymphbildung gezeigt hat, dass die Kapillaren ein reizbares, spezifisch tätiges Organ sind, was jedoch noch immer auf Widerspruch stösst.

Die ältere Hämodynamik hat den peripheren Gefässwiderstand bei unveränderten Dimensionen der Gefässe, besonders ihrer Weite, als konstant angenommen und erleichterte sich auf diese Weise die Betrachtung des Zusammenhanges zwischen dem arteriellen Blutdruck und der Strömungsgeschwindigkeit des Blutes. Erst Hürthle¹⁾ hat hervorgehoben, dass zur Bestimmung dieses Zusammenhanges alle drei Grössen gemessen werden müssen und hat Methoden angegeben, den Widerstand in verschiedenen Gefässgebieten zu messen.

1) K. Hürthle, Über den gegenwärtigen Stand der Lehre von der Blutbewegung. Sep.-Abdr. Breslau 1904. Pflüger's Arch. Bd. 82 S. 415. 1900. Arch. f. Physiol. 1907 Suppl. S. 37.

Die unter seiner Führung angestellten Widerstandsmessungen ergaben bei verschiedenen Gefässsystemen so grosse Unterschiede, dass sie nicht auf die Unterschiede in den Dimensionen der Kapillaren bezogen werden können. So fand Tschuewsky¹⁾ den Widerstand im Verzweigungsgebiete der *A. cruralis* viermal so gross als im Gebiete der *A. carotis*; und ausserordentlich gering zeigte sich der Widerstand im Gefässsystem der Schilddrüse. Doch war man geneigt, auch diese Unterschiede auf Änderungen des Durchmessers der Kapillaren zu beziehen.

In Rücksicht auf die festgewurzelte Überzeugung, dass engere Kapillaren einen grösseren Widerstand dem Blutstrom entgegenzusetzen, ist es merkwürdig, dass die engsten Kapillaren gerade in Organen anzutreffen sind, welche an die Blutdurchströmungsgeschwindigkeit die grössten Ansprüche machen, wie die graue Nervensubstanz, wogegen indifferente Gewebe, wie die Knochen, die weitesten Kapillaren haben. Die Strömungsgeschwindigkeit in den Lungen ist bedeutend grösser als in den Körperkapillaren, und doch gehören die Lungenkapillaren zu den engsten. Der arterielle Blutdruck kann bei gegebener Herzaktion als Ausdruck des peripheren Gefässwiderstandes betrachtet werden. Dem niedrigen Drucke in der *A. pulmonalis* und der Schwäche der rechten Herzkammer entsprechend muss der Widerstand der Lungenkapillaren trotz ihrer Enge und trotz der grossen Strömungsgeschwindigkeit in denselben sehr gering sein. Dazu können noch bis nahezu drei Viertel der Lungenkapillaren unwegsam gemacht werden, ohne dass die Blutdurchströmung der Lungen wesentlich behindert erschiene.

Es sind also nicht so sehr die äusserlichen Widerstandsfaktoren wie die Gefässweite, welche den Widerstand der Blutgefässe bestimmen, als vielmehr die wesentlichen, das ist die Beschaffenheit der Gefässwand und der Flüssigkeit. Diese wurden in der Hämodynamik als unveränderlich angenommen nach dem Vorbilde der Hydrodynamik, wo es sich um Strömung von Wasser in Glasröhren handelt und wo der Widerstand nur mit den Dimensionen der Röhren sich ändert.

Die wesentlichen Faktoren des Widerstandes sind die Adhäsion

1) J. A. Tschuewsky, Über Druck, Geschwindigkeit und Widerstand in der Strombahn der *A. carotis* und *cruralis* sowie in der Schilddrüse und im *Musculus gracilis* des Hundes. Pflüger's Arch. Bd. 97 S. 210. 1903.

der Flüssigkeit an die Gefäßwand und die Kohäsion der Flüssigkeit, womit der Grad der inneren Reibung bei der Strömung bedingt ist. Hürthle¹⁾ hat zuerst auf die Bedeutung der Viskosität des Blutes für die innere Reibung und die Strömungsgeschwindigkeit hingewiesen und eine Methode zur Bestimmung der Viskosität des lebenden Blutes angegeben. Danach bestimmte Burton-Opitz²⁾ die Änderungen der Blutviskosität unter verschiedener Ernährung, Temperatur usw. Die Kliniker haben erwartungsvoll der Blutviskosität eine besondere Aufmerksamkeit gewidmet.

Den Einfluss der Viskosität oder der inneren Reibung des Blutes auf die Blutströmung in überlebenden Organen und in Körperteilen während des Lebens haben du Bois-Reymond, Brodie und Müller³⁾ dem Poiseuille'schen Gesetze entsprechend gefunden: es besteht eine Proportionalität zwischen der inneren Reibung oder der Viskosität des Blutes und der Ausflussmenge oder der Strömung. Die Viskosität wurde durch Zusatz von Blutserum oder von Blutkörperchenbrei geändert. Wenn die Viskosität des Blutes unter normalen und pathologischen Bedingungen nur in den Grenzen veränderlich ist, wie bisher gefunden wurde, so sind solche Änderungen, nach diesen Autoren, von keiner einschneidenden Bedeutung. Sie fanden zum Beispiel im Darme, trotz erheblicher Verdünnung des Blutes, keine Zunahme, sondern Abnahme der Stromgeschwindigkeit; die Änderung des Gefäßlumens sei viel wirksamer. Die innere Reibung sei neben den äusseren, durch die Gefäßweite gesetzten Widerständen, von viel geringerer Bedeutung für die Blutströmung und werde von klinischer Seite vielfach überschätzt.

Die Bedeutung der inneren Reibung, welche hier als von der Viskosität allein abhängig dargestellt wird, scheint damit allzu sehr unterschätzt gegenüber der Gefäßweite. Doch beruht der äusserliche, mit der Gefäßweite veränderliche Widerstand durchaus auf dem wesentlichen Widerstande der inneren Reibung.

1) K. Hürthle, Über eine Methode zur Bestimmung der Viskosität des lebenden Blutes und ihre Ergebnisse. Pflüger's Arch. Bd. 82 S. 415. 1900.

2) R. Burton-Opitz, Weitere Bestimmungen der Viskosität des Blutes. Pflüger's Arch. Bd. 119 S. 359. 1907.

3) R. du Bois-Reymond, T. G. Brodie, F. Müller, Der Einfluss der Viskosität auf die Blutströmung und das Poiseuille'sche Gesetz. Arch. f. Physiol. 1907 Suppl. S. 37.

Diese aber hängt nicht allein von der Viskosität der Flüssigkeit ab, sondern in erster Linie von ihrer Adhäsion an die Gefässwand. Haftet die Flüssigkeit der Gefässwand nicht an, so fliesst sie oder gleitet ohne innere Reibung, unabhängig von ihrer Viskosität. Wenn die Flüssigkeit der Gefässwand anhaftet, so ist die innere Reibung um so ausgedehnter, je enger das Gefäss, da die anhaftende Schicht im Verhältnis zur fließenden Menge um so grösser ist. Die Hauptfrage betrifft also nicht so sehr die Viskosität des Blutes als vielmehr seine Adhäsion an die Gefässwand. Diese Frage ist auch für die Verteilung des Blutstromes an verschiedene Organe von grosser Bedeutung. Das Haften der Flüssigkeit an der Gefässwand ist nicht von der Viskosität, sondern von der Natur der Flüssigkeit und der Gefässwand bestimmt. Die Natur der Blutgefässwand wurde bisher ganz ausser acht gelassen, da sie als unveränderlich, wie die eines Glasröhrchens, angenommen wurde. Es hat aber bereits Volkmann hervorgehoben, dass in betreff der Blutstromregulierung von Änderungen der Blutviskosität nicht viel, viel mehr dagegen von Änderungen der Gefässwand erwartet werden kann:

„Zu den Kräften, welche einen lokalen Einfluss auf die Blutbewegung ausüben, gehören auch jene, welche den Adhäsionskoeffizienten des Blutes in gesonderten Abschnitten des Gefässsystems umändern: wir wissen von solchen Kräften sehr wenig. Der Wert des Adhäsionskoeffizienten wird von der Beschaffenheit des Blutes ebenso wie der Gefässwand bestimmt; auf die Blutänderung kommt es aber wenig an, weil sie nicht örtlich, sondern im ganzen Gefässsysteme zur Wirkung käme und zur Regelung der Blutverteilung gar nichts beitragen würde. Örtliche Blutstockungen können durch Umstimmung des Gewebes zustande kommen, durch welche die Adhäsion zwischen Blut und Gewebe vermehrt wird“ (H. S. 357).

Wie man eine solche „Umstimmung des Gewebes“ ganz konkret auffassen kann, werden wir weiter zeigen. Zunächst ist die bisherige Behandlung der Frage des Haftens des Blutes an der Gefässwand zu überblicken. Diese Frage wurde meist in Verbindung mit der der Gültigkeit des Poiseuille'schen Gesetzes für die Blutströmung in den Blutgefässen behandelt, weil dieses Gesetz die Benetzung der Gefässwand durch die strömende Flüssigkeit voraussetzt. Da das Gesetz für die Blutströmung angenommen wurde, so wurde

damit auch die Benetzung der Gefäßwand mit Blut wie der einer Glaskapillare angenommen. B. Loewy¹⁾ fand das Poiseuille'sche Gesetz bei Durchströmung von defibriniertem Blut durch Glaskapillaren gültig und nahm es auch als für die Blutkapillaren gültig an. Dass diese vom Blute benetzt werden, schloss er daraus, dass in den Kapillaren der Austausch von Blut- und Gewebsbestandteilen vor sich geht. Gegen Freund, welcher die gerinnungshindernde Eigenschaft der Gefäßwände auf den Mangel der Adhäsion zurückführte, suchte Loewy die Adhäsion aus dem Ansaugen des Blutes in den Blutgefäßen und aus der Tropfenform des Blutes an der Gefäßintima zu erweisen und schloss, dass vollkommene Benetzung zwischen Blut und der Innenwand der Blutgefäße stattfindet. Die Benetzung, das ist die Unbeweglichkeit der die Intima berührenden Blutschichte, wird zum Stoffaustausch zwischen Blut und Gewebe für erforderlich gehalten. Es sind jedoch auch Zweifel an der Benetzung der Gefäßwand durch das Blut laut geworden.

Die Adhäsion des Blutes an die Blutgefäßwand und die dadurch bedingte innere Reibung des strömenden Blutes findet einen sichtbaren und messbaren Ausdruck in der schichtweisen Zunahme der Strömungsgeschwindigkeit in der Richtung von der Gefäßwand gegen die Gefäßachse. Durch den sehr schnellen Achsenstrom werden die roten Blutkörperchen fortgewiesen, so dass in der langsamer strömenden Wandschichte nur Blutplasma fließt und Leukocyten dahinrollen. Diese nach Poiseuille benannte Randzone im Verhältnis zu der die Blutkörperchen führenden Axialzone könnte als ein messbarer Ausdruck der Adhäsion des Blutes an die Gefäßwand, bei gegebenem Gefäßdurchmesser und gegebener Strömungsgeschwindigkeit angesehen werden. Erschiene die Strömungsgeschwindigkeit des Blutes an der Wand und in der Achse eines Blutgefäßes gleich, so dass sich keine zellenfreie Randzone bilden würde, so könnte man annehmen, dass das Blut an der Blutgefäßwand nicht haftet, sondern gleitet.

Die Frage nach dem Gleiten des Blutes an der Blutgefäßwand versuchte Thoma²⁾ durch Beobachtung der zellen-

1) Benno Loewy, Die Reibung des Blutes. Pflüger's Arch. Bd. 65 S. 447. 1897. — Benno Loewy, Über die Adhäsion des Blutes an der Wandung der Blutgefäße. Arch. f. Physiol. 1899 Suppl. S. 89.

2) R. Thoma, Die Viskosität des Blutes und seine Strömung im Arteriensystem. Deutsch. Arch. f. klin. Medizin Bd. 99 S. 565. 1910.

freien Randzone zu beleuchten. In Glasröhrchen gleitet das Blut nicht, die Randzone bildet einen grösseren Bruchteil der strömenden Flüssigkeit. Bei abnehmender Geschwindigkeit wird die Breite der Randzone kleiner, doch muss die Geschwindigkeitsänderung sehr gross sein, um eine bemerkbare Änderung der Breite der Randzone hervorzurufen. In allen der Beobachtung zugänglichen Arterien erscheint die Breite der Randzone gleich gross, etwa 0,005—0,01 mm, doch ist sie schwer zu messen. Ein Gleiten ist demnach nicht zu erkennen, womit es jedoch nicht ausgeschlossen ist. Thoma sieht ein Anzeichen einer Gleitung des Blutes an der Gefässwand darin, dass die Abänderung der Viskosität des Blutes nur eine sehr geringe Änderung der Ausflussmenge aus Blutgefässen, im Vergleich zu Glaskapillaren, hervorruft, wie aus den Versuchen von du Bois-Reymond, Brodie und Müller zu entnehmen ist. Die Viskosität wäre wohl für die Strömung belanglos, wenn das Blut an der Blutgefässwand gleiten würde, weil dabei die innere Reibung wegfiel. Doch würde es, wie Thoma sagt, unvorsichtig sein, gleich auf ein Gleiten des Blutes zu schliessen.

Bei aller Vorsicht kann man doch behaupten, dass die Blutströmung in lebenden Blutgefässen sich anders verhält als in Glaskapillaren, dass also das für diese festgestellte Gesetz von Poiseuille auf die Blutgefässe keine volle Anwendung finden kann. Rothmann¹⁾ hat die völlige Ungültigkeit dieses Gesetzes für die Blutströmung in Blutgefässen zuerst theoretisch abgeleitet und auch durch Versuche bestätigt. Das Gesetz hat für Suspensionsflüssigkeiten keine Geltung; füllt ein Blutkörperchen die Kapillare ganz aus, so muss sich die Flüssigkeit wie ein massiver Zylinder durch die Kapillare bewegen, so dass alle Teile innerhalb eines Querschnittes dieselbe Geschwindigkeit haben müssen. Die Strömungsgeschwindigkeit ist hier nicht in der einfachen, durch die Poiseuille'sche Formel gegebenen Weise von den Dimensionen der Kapillare und dem treibenden Druck abhängig, sondern sie ist vielmehr eine komplizierte Funktion des Druckes, des Quotienten aus Körperchengrösse und Kapillardurchmesser und der relativen Zahl der suspendierten Blutkörperchen; es könnten vielleicht noch andere Faktoren in Betracht kommen.

1) M. Rothmann, Ist das Poiseuille'sche Gesetz für Suspensionen gültig? Pflüger's Arch. Bd. 155 S. 318. 1914.

Vielleicht ist die Ungültigkeit des Poiseuille'schen Gesetzes für die Blutkapillaren auch dadurch bedingt, dass das Blut die Blutgefässwand nicht so benetzt wie die Glaswand. Hier ist es aber bemerkenswert, dass in bestimmten Blutgefässgebieten die Blutdurchströmung dem Poiseuille'schen Gesetz entsprechend, in anderen aber von demselben sehr abweichend befunden wurde. Solche „widersprechende“ Ergebnisse erhielten zum Beispiel du Bois-Reymond, Brodie und Müller bei der Prüfung des Einflusses des Druckes auf die Durchflussmenge bei künstlicher Blutdurchströmung der Lungen und des Darms eines eben getöteten Tieres. Bei den Lungen tritt keine Proportionalität zwischen Druck und Durchflussmenge hervor, dagegen ist sie sehr deutlich bei dem Dünndarm. Bei den Lungen steigt die Durchflussmenge unverhältnismässig mehr als der Druck; wird dieser verdoppelt, so vermehrt sich jene sechs- bis achtmal. Dies erklärten die Beobachter damit, dass die Gefässe der Lungen viel leichter dehnbar sind als die Gefässe des Darms.

Die Ursache dieses grossen Unterschiedes in der Blutdruckströmung der Lunge und des Darms kann aber auch darin gelegen sein, dass das Blut an der Wand der Lungenkapillaren gleitet, an der der Darmkapillaren jedoch haftet. Da wäre eine alte Beobachtung von R. Wagner¹⁾ von grosser Bedeutung, wonach in den Lungen- und Kiemengefässen der Poiseuille'sche Raum fehlt und die roten und weissen Blutkörperchen untereinander gemengt fortschreiten, trotzdem sie von keinem anderen Beobachter wieder gesehen worden ist. Luciani²⁾ führt die Beobachtung Wagner's mit der Erklärung an, dass es zu einer Sonderung wegen der grösseren Strömungsgeschwindigkeit des kleinen Kreislaufes und des kürzeren Weges desselben an Zeit mangelt.

Das Fehlen der Randzone in den Blutgefässen der Atmungsfläche, wenn es sich bestätigen sollte, würde vielmehr auf ein Gleiten des Blutes an der Gefässwand zurückzuführen sein. Zum Gasaustausche ist vielleicht ein Haften des Blutes an der Gefässwand nicht so erforderlich wie zum Stoffaustausche im Darne. Zur Ernährung haben die Lungen auch ein besonderes

1) Hermann's Handbuch der Physiologie. Rollet, Bd. 4 (1) S. 314.

2) L. Luciani, Physiologie des Menschen. Bearb. von Baglioni und Winterstein, Bd. 1 S. 131. Jena 1905.

Gefässsystem. Durch Gleiten des Blutes an der Wand der Lungengefässe würde der ausserordentlich geringe Widerstand der Lungenkapillaren, trotz deren Enge und der grossen Strömungsgeschwindigkeit, seine Erklärung finden.

Die Frage, ob das Blut an der Gefässwand haftet oder gleitet, ist in dieser allgemeinen und disjunktiven Fassung nicht richtig gestellt. Sie hätte vielmehr zu heissen: In welchen Organen und unter welchen Umständen haftet oder gleitet das Blut an der Gefässwand? So trifft die Frage den Hauptpunkt, auf den sie bereits Volkmann gelenkt hat:

Die Blutverteilung an verschiedene Organe, ihrem Bedürfnisse entsprechend, kann auch durch Änderung des Widerstands ihres Gefässsystems herbeigeführt werden; diese aber braucht nicht auf einer Änderung der Gefässweite allein zu beruhen, sondern auf Änderung der Beschaffenheit der Gefässwand, wodurch das Haften des Blutes an der Gefässwand und damit die innere Reibung geändert wird.

Solche Änderungen der Beschaffenheit der Blutgefässwand können durch die Tätigkeit der Kapillarepithelien hervorgebracht werden. Die „Umstimmung des Gewebes“, an welche Volkmann gedacht hat, wodurch örtliche Blutstockung, aber auch Blutbeschleunigung bedingt werden könnte, beruht vielleicht auf einer solchen Tätigkeit der Kapillarepithelien. Die von diesen gebildete Oberfläche, mit der das Blut in Berührung kommt, kann als eine vom Zellprotoplasma bereitete Plasmahaut betrachtet werden, in ähnlicher Weise, wie es Pfeffer¹⁾ von der Plasmahaut der Pflanzenzellen angenommen hat. Würde die Plasmahaut der Kapillarepithelien aus Proteinstoffen aufgebaut werden, so müsste sie vom Blute benetzt werden, so dass dieses an der Plasmahaut haften bliebe und nur unter innerer Reibung fortbewegt werden könnte. Würde hingegen die Plasmahaut von Lipoidstoffen durchsetzt werden, dann würde das Blut nicht an derselben haften, und der Blutstrom würde an der Gefässwand ohne innere Reibung gleiten. Solche Änderungen ihrer Plasmahaut könnten die Kapillarepithelien rasch, entsprechend verschiedenen Reizen und Bedürfnissen, ausführen.

Die Lehre vom Blutkreislaufe suchte einer physiologischen Lösung unzugängliche Fragen durch hydrodynamische Versuche an Röhren

1) W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie Bd. 1 S. 77 ff.
Pflüger's Archiv für Physiologie. Bd. 165.

zu entscheiden. So suchten wir auch den Einfluss der Beschaffenheit der Gefässwand auf die Strömung zu prüfen, nicht um die physiologische Frage dadurch zu entscheiden, sondern nur zu illustrieren. Wir versuchten die Durchströmung eines Glasrohres mit Wasser bei blanker innerer Oberfläche des Rohres und nach Überziehung derselben mit einer feiner Paraffinschichte unter sonst gleichen Bedingungen zu vergleichen. Die Herstellung des Paraffinüberzuges ist ziemlich schwierig. In günstigen Fällen fiesst tatsächlich durch die paraffinierte Röhre mehr durch als durch dieselbe Röhre im blanken Zustande, trotzdem hier der Durchmesser etwas grösser ist. Doch kehrt der Erfolg bald ins Gegenteil um, weil der Wasserstrom Paraffinfetzen losreisst, welche das Rohr verstopfen. Die Versuche werden in anderer Anordnung fortgesetzt. Übrigens ist eine solche Illustration der Verhältnisse kaum nötig, um das in reiner mechanischer Anschauung evidenten Verhältnis klarer zu machen. Mechanische Verhältnisse sind überhaupt in reiner Anschauung viel klarer als in empirischer Durchführung.

Die in diesen Abhandlungen vorgebrachten Betrachtungen über den allgemeinen Blutstrom und die Förderung der Blutdurchströmung verschiedener Organe sind nicht als Behauptungen, sondern als Fragen zur weiteren Erforschung aufzufassen. Ihre Grundlage bilden neben einzelnen eigenen Beobachtungen manche altbekannte Tatsachen, die hier aber in neue Zusammenhänge gebracht werden, welche die herrschende Lehre fern von sich gehalten hat. Die Verhältnisse des Blutkreislaufes erscheinen in diesem Lichte viel verwickelter, als diese Lehre zulassen möchte. Es bricht aber die Überzeugung durch, dass eine einfache Hämodynamik überhaupt nicht möglich ist.