(Aus der medizinischen Klinik der Universität Jena.
Direktor: Geh. Medizinalrat Prof. Stintzing.)

Über Massenverhältnisse am Vogelherzen.

Von

Prof. Dr. **J. Grober**, 1. Assistent.

Die wesentlich verschiedene Lebensform hat beim Vogel dem Säugetier und dem Reptil gegenüber eine starke Differenzierung der anatomischen und physiologischen Verhältnisse zur Folge gehabt. Die Deutlichkeit des Unterschiedes hat bedingt, dass der biologische Zweck der Änderung bei dieser Tierklasse viel eher und leichter erkannt worden ist als bei anderen. Der Aufenthalt in der freien Atmosphäre, die Flugfähigkeit bringen dem Vogel neben den Vorteilen auch Nachteile im Kampf ums Dasein, die er zu überwinden versuchen muss, und wohl auch, soweit es der einzelnen Art möglich, überwunden hat. Man wird so zu der Annahme geführt, dass jede der Eigenschaften, die sich in deutlicher Differenzierung von anderen Arten abhebt, in einer teleologischen Beziehung zur Erhaltung der Art unter ihren derzeitigen Lebensbedingungen stehen muss, sei es für die betreffende Spezies selbst, sei es für Lebewesen, mit denen sie in irgendeiner — auch einer uns nicht erkennbaren — Lebensgemeinschaft — Symbiose — stehen.

Dazu gehört die Verringerung des spezifischen Gewichtes des Vogelkörpers im Verhältnis zu seiner Ausdehnung. Die Ausbildung der Luftsäcke, die luftführenden Knochen insbesondere, der besondere Bau des Schädels sind hier von Wichtigkeit. Auch das Gewicht der einzelnen Organe ist bei den Fliegern unter den Vögeln im Verhältnis zum Gewicht derselben bei den Säugern stark verringert. Das trifft freilich nicht auf alle Organe des Vogelkörpers zu. Einige von ihnen sind sogar, wieder im Verhältnis zu denen der Säugetiere genommen, ganz unerwartet gross, und man hat daraus geschlossen, dass diese Organe für die Lebensbedingungen der Vögel von besonderer Wichtigkeit sein müssten. Dahin gehören die Brust-

muskeln, das Auge, zum Teil das Gehirn und endlich das Herz. Für die beiden ersten Organe, bei einigen Arten vielleicht auch für das Gehirn, lässt sich die Bedeutung für den Organismus für sein Bestehen in der Umwelt deutlich erkennen. Die Brustmuskeln sind die Kraftquellen für die notwendige Ortsbewegung im Luftraum, des Auges bedarf der Vogel zu für uns unerhört rascher Orientierung und namentlich zu rasch wechselnder Akkommodation bei ebenfalls wechselndem Gesichtsfeld; man denke nur an den auf Beute stossenden Raubvogel oder an den Gebüsch durchfliegenden Finken.

Bezüglich des Gehirns kann ein Einwand nicht unberührt bleiben. Es ist nicht unmöglich, dass, wie bekanntlich beim hungernden Tier das Gehirn an Gewicht fast gar nicht abnimmt, auch bei der notwendig gewordenen Verkleinerung der Organmassen beim Vogel das wichtigste Organ, nämlich das Gehirn, besonders geschont worden ist. Der Verlust der Ganglienzellen bedeutet doch wohl der Zahl nach auch einen Verlust an Funktionen; dieser konnte aber gerade bei einem so hoch komplizierten Organismus, wie es der Vogelkörper ist, nicht ertragen werden, ohne eine Minderwertigkeit zu bedingen, die der Erhaltung der Art verderblich werden musste.

Von diesem berechtigt teleologischen Standpunkt aus, dessen konsequente Anwendung in Physiologie, aber auch in der Pathologie, mir sehr vielversprechend zu sein scheint, muss also die abnorme relative Grösse des Vogelherzens mit irgendwelchen besonderen Lebensverhältnissen in einem kausalen oder besser zweckdienlichen Zusammenhang stehen. Warum haben die Vögel dieses grosse Herz, lautet die erste Frage unserer Untersuchung.

Parrot¹⁾, bisher der einzige, der sich auf Veranlassung Bollinger's²⁾, auf dessen Anschauungen noch zurückzukommen sein wird, mit dem Thema der Grösse des Vogelherzens beschäftigt hat, hat in einer eingehenden Untersuchung eine Serie von Vogelherzen der verschiedensten Art gewogen und bei ihnen das Proportionalgewicht (P) des Organs bestimmt. Unter diesem Wert versteht man die Zahl, die das Gewicht des Herzens angibt, wenn das Gewicht des ganzen Körpers gleich 1000 gesetzt wird. Bei den

1) Parrot, Grössenverhältnisse des Herzens bei Vögeln. Zoolog. Jahrb. f. Systematik S. 496.

2) Bollinger und Bauer, Festschrift für Pettenkofer. München 1893. — Bollinger, Idiopath. Hypertrophie und Dilatation des Herzens. Arbeiten aus dem pathol. Institut München 1886 S. 30.

Säugern schwankt nach Bergmann¹⁾ P zwischen 4,5 bei Haustieren (Schwein) und 11,5 beim Reh; letzteres stellt bereits einen exorbitanten Wert dar, denn der nächst niedere findet sich, soweit bekannt, beim Hasen mit 7,7. Beim Menschen beträgt P im Durchschnitt 5,67. Alle diese Zahlen sind aus einer grossen Reihe von Bestimmungen gewonnen. Im einzelnen Fall kommen natürlich Variationen je nach Wasserreichtum und Fettgewebe des betreffenden Körpers vor. Parrot hat nun durch seine Wägungen an Vogelherzen festgestellt, dass bei ihnen P ungefähr zwischen 7 und 25,6 schwankt. Er konnte eine fortlaufende Reihe von Arten aufstellen, deren P -Werte zwischen diesen beiden Zahlen gelegen, jedesmal nur um ein geringes voneinander unterschieden sind. Dass das Vogelherz relativ bedeutend grösser sei als das der Säuger, war schon vorher durch den Augenschein und einzelne Wägungen bekannt. Parrot gebührt das Verdienst, das durch zahlreiche Bestimmungen innerhalb vieler Klassen der Vögel zahlenmässig festgelegt zu haben. Es kann also nicht zweifelhaft sein, dass besondere Verhältnisse vorliegen, die dafür verantwortlich gemacht werden müssen.

Parrot ist mit der Absicht an die Beurteilung der von ihm aufgestellten Reihe von P -Werten bei den Vögeln herangegangen, aus ihnen die Bedeutung der Muskelarbeit der Tiere für die ungewöhnliche Herzgrösse zu erklären. Er meint, dass die besten Flieger, die besten Läufer und etwa noch die lautesten Singer und Schreier die grössten Herzen hätten. Namentlich die Flugbewegung macht er für die vorliegende Erscheinung verantwortlich. Er kann dafür als Unterstützung einen Wert beifügen, den er an einem fliegenden oder vielmehr flatternden Säugetier, an der Fledermaus, bestimmt hat (12,17), der allerdings den bisher höchsten bekannten Wert für eine Säugerart, das Reh (s. o.), wesentlich übertrifft. Betrachtet man aber seine Tabelle über P bei den Vögeln, so wird für einen Kenner des Vogellebens der aus diesen Zahlen gezogene Schluss, es seien die oben angegebenen Muskeltätigkeiten, die ein grosses Herz bedingen, doch in etwas zweifelhaft erscheinen. Dass der Pirol die Seeschwalbe und die Rauchschwalbe überragt, dass die Singdrossel die Sturmmöwe fast um das dreifache schlägt, die Spechte einen doppelt so grossen Wert für P zeigen als unsere kräftigsten

1) Bergmann, Grösse des Herzens bei Menschen und Tieren. Dissertation München 1884.

und flugbegabtesten Raubvögel, scheint mit jener Annahme in starkem Widerspruch zu stehen.

Gegen die Art der Parrot'schen Untersuchung sind einige Einwände zu erheben. Einmal hat er von einer ganzen Reihe von Vogelarten nur so wenig Exemplare — d. h. nur ein einziges Exemplar — zur Wägung zur Verfügung gehabt, dass er keine Durchschnittswerte gewinnen konnte. Individuelle Differenzen spielen schon am lebenden, erst recht am getöteten Tier, wo die Bedingungen der Erhaltung des Körpergewichts doch sehr verschieden sind — Parrot erhielt seine Exemplare von Ausstopfern — eine sehr grosse Rolle. Dann ist die Ermittlung des Herzgewichts nicht so erfolgt, wie es wünschenswert ist. Die grossen Gefässe blieben in geringer, naturgemäss verschiedener Ausdehnung am Herzmuskel stehen, das subepikardiale Fett wurde am Herzen belassen, und endlich wurde das durch Längsschnitte geöffnete Organ längere Zeit an der Wasserleitung durchspült, wobei es nicht kontrollierbare Wassermengen aufnehmen konnte, mit Fliesspapier leicht abgetrocknet und gewogen. Ausserdem kommen Herzstreifschüsse oder Schusskanäle vor, d. h. also Massenverluste, ebenso wie nach stecken gebliebenen Schroten, d. h. nach Gewichtsvermehrung, gesucht werden musste. Alles dies sind Fehlerquellen, die die *P*-Werte Parrot's nicht unbeeinflusst gelassen haben können und für die Beurteilung derselben in Betracht kommen, wenngleich zugegeben werden muss, dass seine Schlüsse mit den derzeitigen Anschauungen über die physiologische und pathologische Hypertrophie des Herzmuskels wohl übereinstimmen.

Aus zwei anderen Gründen lässt sich wesentliches gegen die Parrot'schen Schlüsse einwenden. Wir haben bereits beim Gehirn gesehen, dass für die relative Vermehrung der Masse eines Organs auch der Umstand von Bedeutung ist, dass es weniger an Masse verringert worden ist als die anderen Organe des Körpers, weil es zur Aufrechterhaltung des Betriebes im Organismus in eben dieser Grösse notwendig ist. Mit anderen Worten, es könnte sich um eine nur scheinbar bedeutende Steigerung auch von *P* bei den Vögeln handeln, indem die allgemeine Tendenz der Verringerung des spezifischen Gewichts des Vogelkörpers vor der Wichtigkeit des Herzens haltgemacht hätte, wie sie es vor einem anderen wichtigen Organe, dem Auge, auch getan hat. Es ist ja auch für das Herz bekannt, dass es während der Inanition erst spät und nur wenig an Masse verliert.

Übersieht man die hohen Zahlen der Parrot'schen Tabelle, bei denen das Gewicht des Herzens gegen $2\frac{1}{2}\%$ des ganzen Körpergewichts ausmacht, gegen 6% beim Menschen, so liegt der Gedanke nicht fern, dass der soeben erörterte Umstand zum mindesten bei diesen hohen Werten für *P* mit im Spiele gewesen ist.

Die Ursache der physiologischen Herzhypertrophie kann nach den neueren Untersuchungen von Külbs¹⁾, Schieffer²⁾ und von mir³⁾ in nichts anderem gesehen werden als in einer vermehrten Herzarbeit, wie sie z. B. bei anhaltender und intensiver Tätigkeit der Skelettmuskeln geleistet werden muss. Es gibt aber noch andere Verhältnisse, die eine Vermehrung der Herzarbeit bedingen. Und hierin liegt der zweite Einwand gegen die von Parrot gezogenen Schlüsse, dass nämlich Fliegen, Laufen und Singen die Vermehrung der Masse des Vogelherzens bedinge. Der Stoffwechsel des Vogels ist ein viel lebhafterer als der des Säugers. Auch während der Ruhe und bei Vögeln, die nicht zu den Fliegern, Läufern und Sängern gehören, schlägt das Herz erheblich rascher als bei den Säugetieren. Es wird von Gadow⁴⁾ angegeben, dass während des Fluges das Herz mehrere 100 mal in der Minute schlägt. Dass vermehrte Schlagfolge eine Herzhypertrophie bedingen könne, ist nach klinischen Erfahrungen, z. B. beim Morbus Basedow, zum mindesten nicht unwahrscheinlich. Ob die andere Grösse und Gestalt der Blutkörperchen bei den Vögeln eine Viskositätsänderung des Blutes im Gefolge hat und damit eine Vermehrung der Herzarbeit bedingt, ob etwa der Blutdruck bei den Vögeln in der Ruhe höher ist als bei Säugetieren, und so ebenfalls die Arbeit des Herzmuskels erhöht wird, darüber ist Sicheres und allgemein Verwendbares noch nicht bekannt. Sicher ist jedenfalls, dass der Inhalt der Herzkammern im Verhältnis zu der vorhandenen Blutmenge des kleinen Körpers bei den Vögeln erheblich grösser ist als bei den Säugetieren. Dementsprechend ist — von allem Einfluss des Fliegens, Laufens und Singens abgesehen — auch das Schlagvolumen bei den Vögeln relativ erheblich

1) Külbs, Experimentelles über Herzmuskel und Arbeit Bd. 55 S. 288.

2) Schieffer, Herzvergrösserung infolge Radfahrens. Deutsches Arch. f. klin. Medizin Bd. 89 S. 604.

3) Grober, Untersuchungen zur Arbeitshypertrophie des Herzens. Deutsches Arch. f. klin. Medizin Bd. 91 S. 502.

4) Gadow, Vögel in Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Leipzig 1891.

grösser als entsprechend bei den Säugetieren. Da wir nun Schlagvolumen und Pulszahl als Produkt genommen als ein Maass der Herzarbeit ansehen, bei den Vögeln aber, wie eben gezeigt, beide Komponenten dieses Produkts relativ vergrössert sind, so lässt sich schon hieraus die Notwendigkeit eines besonders grossen Herzens für den Vogelorganismus ableiten und verstehen.

So glaube ich verständlich gemacht zu haben, dass eine Reihe von Vogelarten, die durchaus nicht zu den besonders muskeltätigen gehören, in ihrem *P*-Wert Säugetierarten, die uns als erheblich muskeltätiger bekannt sind, erreichen und übertreffen.

Andere Einwände bezogen sich auf die Art der Bestimmungsmethoden. Deshalb können nun freilich die Schlüsse Parrot's durchaus zu Recht bestehen. Namentlich z. B. die besonders hohen Werte, die er für die Arten der Strandläufer gefunden hat, eine Vogelgattung, die sich an eilfertiger Bewegung kaum genug tun kann und in der Unermüdlichkeit ihres Laufes jedem Beobachter fest einprägt, lassen den Einfluss erheblicher Muskelarbeit auf die Masse des Herzens wahrscheinlich werden.

Diese Frage ist für die Säugetiere durch die oben angeführten Arbeiten in dem Sinne gelöst, dass bei anhaltender starker Arbeit der Skelettmuskulatur das Herz hypertrophiert, und zwar anscheinend sogar noch über das Maass der Hypertrophie der Skelettmuskeln selbst hinaus. Die Vermehrung der Herzarbeit, die das Bindeglied zwischen beiden Erscheinungen abgibt, wird bedingt durch schnelleren Puls, erhöhten Blutdruck und durch vergrössertes Schlagvolumen. Jeder Muskel — glatter wie quergestreifter — scheint vor einer Erschwerung seiner Leistung, d. h. also unter vermehrter Beanspruchung seiner Kraft, zu hypertrophieren, d. h. an Masse der einzelnen Muskelfaserzellen zuzunehmen. Auch Hohlmuskel folgen diesem Gesetz; nicht minder die vier einzelnen Hohlmuskeln, aus denen man sich das Herz zusammengesetzt denken kann. Das typische Beispiel dafür bietet das alltägliche klinische und anatomische Bild der Kompensation eines Herzklappenfehlers. Die linke Herzkammer überwindet das Hindernis der Aortenstenose vermittelt einer Vermehrung ihrer Wanddicke, d. h. ihrer Masse und ihres Gewichts; sie überwindet auf die gleiche Weise den gesteigerten Blutdruck etwa bei einer Nierenentzündung, die rechte Herzkammer hypertrophiert, wenn der Lungenkreislauf durch Emphysem oder Infiltrationen der Lungen eingeschränkt ist.

Diese Überlegung führte nun zu dem Versuch, zu prüfen, wie sich die einzelnen Herzteile an der reinen Arbeitshypertrophie des Herzens, also noch unter starker Tätigkeit der Skelettmuskeln, beteiligten [Grober¹⁾]. Es zeigte sich, dass verschiedene Arten von Muskeltätigkeit ganz verschiedene Resultate am Herzen erkennen liessen. Die einfache Bewegung aller Muskelemente des Körpers gegenüber der erzwungenen Ruhe liess die Hypertrophie des linken Ventrikels deutlich hervortreten. Angestrenktes Laufen aber, wie es z. B. der Hase während seines lebenslangen Daseinskampfes dauernd und vielfach ausführen muss, schien eine auffällige Bevorzugung der rechten Herzkammer in ihrer Hypertrophie zu bedingen, die kaum anders als durch das nach Anstrengungen solcher Art auftretende Emphysem und die erschwerte Ausatmung auch dem raschen Vorwärtstommen der viel laufenden Tiere erklärt werden konnte, indem damit der Lungenkreislauf eingeengt und stärker als normal belastet wurde. Rascher noch als die laufenden Säuger durchschneiden die Vögel beim Flug die Luft, werden also nach gewöhnlicher Annahme an der Ausatmung gehindert sein. Es lag deshalb nahe, auch bei den Fliegern den Anteil der einzelnen Herzkammern an der Masse des Herzens zu untersuchen.

Die Voraussetzung eines solchen Vergleichs wären die gleichen Verhältnisse an Atmungs- und Kreislauforganen bei beiden Tierklassen. Für die ersteren trifft das nicht zu. Über die Lungen der Vögel und ihre Anordnung gibt G a d o w ausführliche Auskunft, physiologische Daten finden sich in einer früheren Arbeit des Verf. über die Atmungsreflexe der Vögel²⁾. Hier sei nur bemerkt, dass die Lungen dieser Tierklasse nicht durch den Zug eines Raumes von negativem Druck, sondern durch die in sie hineingelagerten sensenförmigen breiten Rippen bewegt werden, dass die Alveolen nicht die alleinige endständige Umrandung des Luftraumes der Lunge darstellen, sondern dass ihnen eine bei den einzelnen Arten verschieden grosse Anzahl von sogenannten Luftsäcken, die sich durch den ganzen Körper verbreiten, angegliedert sind, z. T. wahrscheinlich dazu bestimmt, beim Flug sowohl als Blasebalg für die schwammähnlich vaskularisierten Lungen wie als Vorratskammern für Luft, sei es

1) Grober, Herzarbeit und Herzmasse. Arch. f. experim. Pathol. und Pharmakol. 1908 (im Druck).

2) Grober, Atmungsreflexe der Vögel. Pflüger's Arch. Bd. 76 S. 427.

frische oder verbrauchte, zu dienen, wenn sie nicht etwa auch den Zwecken den Höhensteuerung beim Fluge dienen.

Die Kreislauforgane der Vögel verhalten sich im allgemeinen nicht wesentlich anders wie die der Säuger. Die anatomischen Unterschiede sind gering, von physiologischen ist noch wenig bekannt. Erstere bestehen im wesentlichen darin, dass die Art. pulmonalis sich sehr rasch spaltet, die Trikuspidalklappe ist durch eine muskulöse „Einkrempung“ [Stannius¹⁾] der Kammerwand ersetzt; von der rechten Herzkammer heisst es bei Gadow: sie hat Wände, welche drei- bis viermal dünner als die der linken Herzkammer sind; sie liegt auf der Ventralseite des Herzens, reicht nach links ziemlich weit herum, abwärts aber nicht bis zur Spitze des Herzens. Gasch²⁾ spricht von dem Septum des Herzens, dass es einen eigentümlich gewundenen Verlauf habe. Es bildet nach ihm mit der ebenso dicken Wand des linken Ventrikels einen starken muskulösen Hohlkegel, an dem der dünnwandige rechte Ventrikel wie ein Anhängsel erscheint.

Die Beziehungen zwischen Atmungs- und Kreislauforganen sind also bei den Vögeln etwa dieselben wie bei den Säugetieren. Ein Vergleich war deshalb nicht unmöglich.

Nach diesen Ausführungen lauten die für die folgende Untersuchung maassgebenden Fragen: 1. Ist noch auf andere Weise als durch die mit Einwänden beschwerte Untersuchung Parrots, und vielleicht exakter, zu zeigen, dass durch die dem Vogelorganismus eigenen spezifischen Arten von Muskeltätigkeit, wie namentlich der Flug, die besondere Grösse des Herzens bei den Vögeln, die noch zu kontrollieren ist, wesentlich mit oder allein bedingt wird? 2. Wie verhalten sich die einzelnen Herzteile bei einer etwa nachweisbaren Flughypertrophie, namentlich wächst, in Ansehung früherer Versuchsergebnisse, der Anteil des rechten Ventrikels am Herzgewicht?

Diese Fragen habe ich dadurch am besten entscheiden zu können geglaubt, dass ich Mittelwerte für *P* und für die einzelnen Herzteile, die nach der Methode von W. Müller³⁾ gewonnen wurden, bei

1) Stannius, Lymphherzen der Vögel. Müller's Arch. f. Anat. u. Physiol. 1849 S. 1.

2) Gasch, Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Herzens der Vögel. Arch. f. Naturgesch. Bd. 54 S. 119.

3) W. Müller, Massenverhältnisse des menschlichen Herzens. B. Voss, Hamburg 1883.

mehreren Arten miteinander verglich, die miteinander verwandt, doch bezüglich des Flugvermögens und der Fluggewöhnung sich verschieden verhielten, und auch bezüglich der Art des Fluges Differenzen zeigten, worauf gleich noch näher einzugehen sein wird. Nach einigen Vorversuchen, nach denen ich kleinere Vögel wegen der unvermeidlichen Fehlerquellen ganz ausschloss, habe ich als geeignete Vogelarten die Hausente, die nordische Krickente und die Sturmmöwe verwendet. Die ersteren stammen von thüringischen Bauernhöfen, wo sie wenig Gelegenheit zum Schwimmen haben und fast gar keine Neigung zum Fliegen zeigen. Die Krickenten stammen aus den Vogelkojen der Insel Sylt; sie waren dort unmittelbar im Anschluss an ihre weite Wanderung aus dem Norden gefangen worden. Sie flogen und schwimmen viel und gut. Die Sturmmöwen verdanke ich der liebenswürdigen Bereitwilligkeit der Kaiserlich Deutschen biologischen Station in Helgoland. Ihre Flug- und Schwimmfähigkeit ist bekannt genug.

Ich glaubte so mit einer planmässig durchgeführten systematischen Untersuchung an wenigen Arten mehr zu erreichen, als wenn wahllos an vielen Arten zugleich, deren Lebens- namentlich Fluggewohnheiten weniger bekannt sind, Bestimmungen ausgeführt würden.

Der Flug der Vögel ist ein ebenso kompliziertes Problem der Physiologie, wie er bei den einzelnen Arten derselben äusserst verschiedene Arten der Muskelbewegung darstellt. Das lehrt schon die Beobachtung mit freiem Auge, noch mehr die Vergleichung kinematographischer Serienaufnahmen. Wir sind bezüglich der Mechanik und namentlich der Dynamik des Vogelflugs in der Hauptsache auf Beobachtungen am frei sich bewegenden Tier, nicht auf Versuche im Laboratorium und an Apparaten angewiesen. Erstere zeigen dem aufmerksamen Beschauer im wesentlichen vier Arten von Fortbewegung des Vogelkörpers im freien Luftraum: der Stossflug, der Schwirr- oder Rüttelflug, der Schlagflug und der Schwebeflug. Die beiden letzten Arten kommen für die beiden gutfliegenden Vogelarten, die ich meiner Untersuchung zugrunde gelegt habe, fast allein und sehr deutlich voneinander getrennt in Betracht. Denn selbst dem oberflächlichen Beobachter wird der Charakter des Entenflugs als Schlagflug aufgefallen sein. Enten schlagen beim Flug häufig und heftig mit den Flügeln. Brehm¹⁾ spricht sehr charakteristisch

1) A. Brehm, Tierleben, 2. Aufl., Leipzig 1882. Vögel Bd. 3.

von klatschenden rasch aufeinander folgenden Flügelschlägen. Möwen dagegen zeigen einen deutlichen Schwebeflug; die Flügelschläge erfolgen nur dann häufiger, wenn sie eben einen sich fortbewegenden Gegenstand einholen wollen; meist aber liegen sie in anhaltendem Schweben, wie leicht spielend, in der Luft, bald schräg vor dem Winde sich treiben lassend, bald in Kehren dem Wind entgegenstrebend. Bei solcher Flugart erfolgen nach eigener Beobachtung oft 60—80 Sekunden lang keine Flügelschläge. Noch ausgesprochener scheint der Schwebeflug beim Albatros vorhanden zu sein; mir haben gute Beobachter berichtet, und andere Autoren geben das auch an, dass er oft, in den antarktischen Gewässern ganz gewaltige Strecken ohne zu ruhen durcheilend, alle 5—7 Minuten erst einen Flügelschlag macht¹⁾.

Die übrigen Muskeltätigkeiten sind bei den Wildenten und den Möwen gleichstark entwickelt. Beide sind gute Schwimmer, entfernen sich freilich weder beim Schwimmen noch im Fluge weit vom Lande, wo sie sich, wie bekannt, nicht so geschickt zu benehmen verstehen. Bei der Hausente käme von diesen Tätigkeiten nur das Schwimmen in Betracht, wozu aber die von mir verwendeten Tiere, wie schon erwähnt, wenig Gelegenheit gehabt haben dürften.

Die Methode der Herznutzung und vorherigen Präparation und Zerteilung ist die von W. Müller angegebene, die ich schon bei anderen Untersuchungsreihen angewendet habe. Das Herz wurde vom Fett, soweit solches vorhanden, und von den Gefäßen befreit, das Blut durch loses Abtrocknen mit reinem Leinen weggenommen, die Vorhöfe wegen ihrer Kleinheit in einem zusammen ab- und aufgeschnitten, die Blutgerinnsel mit einer Pinzette entfernt, die beiden Kammerwände vom Septum abgetrennt, alle getrennt gewogen und ihre Summa als Herzgewicht betrachtet. Verletzte Herzen, was nur bei den Möwen durch Schrotschüsse in Betracht kam — die Enten waren durch Halswirbelbruch getötet —, wurden nicht verwendet.

Die Verrechnung der Gewichtsresultate wurde nach den üblichen Gesichtspunkten vorgenommen, die Zahlen stellen Mittelwerte dar; für die Benutzung der Wahrscheinlichkeitsformel von Gauss

1) Ich habe mich vergebens bemüht, das Herz eines Albatros und das Gewicht des zugehörigen Tieres zu erlangen. Allen Herren, die mir dazu ihre Hilfe haben zuteil werden lassen, danke ich auch hier für ihre leider vergebene Mühe.

schiienen mir die Reihen zu klein zu sein. Die Tabelle enthält die gewonnenen Werte.

Zunächst sind in Hinsicht auf die Parrot'sche Arbeit die Zahlen für das Proportionalgewicht des Herzens bei den drei Vogelarten von Bedeutung. Parrot hatte für die Stockente (*Anas boschas*) 10,63, für die Jägerente (*Mergus merganser*) 12,5 und für die Sturmmöwe (*Larus canus*) 9,7 in je einem Exemplar bestimmt. Meine Durchschnittszahlen sind folgende:

	Hausente	Wildente	Sturmmöwe
<i>P</i>	6,98	11,02	8,49

Setzen wir zunächst die beiden Entenarten miteinander in Vergleich, so zeigt die fluggewandte Art ein beinahe viersiebelntelmal so grosses relatives Herzgewicht als die des Fluges entwöhnte Art, obgleich das absolute Gewicht des Organs bei der zahmen Ente erheblich grösser ist. Da beide Arten miteinander verwandt sind, also in phylogenetischer Beziehung miteinander zusammenhängen, vielleicht so, dass sie eine gemeinsame Urform haben, so ergibt sich daraus, dass im Laufe der Artentwicklung die im Fluge begabtere und tätigere Art sich besser mit einem grossen Herzen an die Bedürfnisse des Daseinskampfes angepasst hat, die ruhiger lebende mit einem viel kleineren Herzen ausgekommen ist. Der Schluss, den wir daraus zu ziehen berechtigt sind, dass nämlich die regere Muskeltätigkeit des Organismus ein grösseres Herz verlangt, stimmt also mit den Parrot'schen Folgerungen überein, wenn wir auch seine Methode als nicht einwandfrei bezeichnen mussten. Sie werden noch weiter durch die Vergleichung der Werte von Wildente und Sturmmöwe bestätigt. Die letztere hat, entsprechend der Art ihres Fluges, die, wie vorher ausgeführt, einen ruhigeren und seltneren Flügelschlag bedingt, ein kleineres Herzgewicht wie die Wildente „mit den häufigen klatschenden Flügelschlägen“.

Wir sehen also, auch bei den Vögeln liegen gleiche Verhältnisse vor, wie wir sie durch die oben bereits genannten Arbeiten von Bollinger, Bergmann, Külbs, mir für die Säugetiere kennen gelernt haben. Stärkere Gewöhnung an Muskularbeit lässt Herzgrösse und -masse wachsen. Steigerung des Blutdrucks, der Pulsfrequenz und des Schlagvolumens geben wohl die Mittelglieder für diese Erscheinung ab, für die namentlich wieder die Steigerung der Verbrennungen im Tierkörper bei vermehrter Muskularbeit ursächlich

in Betracht kommt. Dass die Eigenschaft des Muskelgewebes, auf gesteigerte Ansprüche hin an Zahl und Volumen der einzelnen Elemente zuzunehmen, eine biologisch resp. artteleologisch im Sinne der Einleitung zu dieser Untersuchung höchst wertvolle Eigenschaft ist, steht ausser Zweifel. Nach pathologischen und physiologischen Beobachtungen scheint sie in verschiedenen, wenn nicht in allen Klassen des Tierreichs vorhanden zu sein.

Wir wenden uns nunmehr der Beantwortung der zweiten Frage zu, welcher Herzteil bei der durch die Flugarbeit veranlassten Herzhypertrophie am meisten beteiligt ist. Es war nach Erfahrungen an Säugetieren, die eine ähnlich beschleunigte Fortbewegungsgeschwindigkeit besitzen wie die Vögel, nicht unmöglich, dass der rechte Ventrikel sich stärker an der Massenzunahme des Organs beteiligt als der linke.

Setzte man das Herzgewicht gleich 1, so betrugen bei den beiden Entenarten die Werte für den

	linken Ventrikel	rechten Ventrikel
Wildente . . .	0,372	0,206
Hausente . . .	0,369	0,151

Die Werte für den Anteil der linken Herzkammer am ganzen Organgewicht waren also bei beiden Tierarten fast ganz gleich; die für den Anteil der rechten Kammer unterschieden sich zugunsten der Wildente. Auch hier war an der Hypertrophie des Herzens also zum grossen Teil die rechte Herzkammer schuld, d. h. sie betraf die Massenzunahme des Organs.

Das trat noch deutlicher hervor, wenn die Werte für die rechte Kammer berechnet wurden, unter der Voraussetzung, dass beide linke Kammern gleich 1 gesetzt wurden. Dann galt für die

	Wildente	Hausente
der Wert . . .	0,555	0,403.

Um mehr als ein Drittel war also der rechte Ventrikel bei der mehr- und besser fliegenden Art grösser als bei dem domestizierten Vogel.

Dass aber in Wirklichkeit beide Kammern sich, freilich ungleich, an der Herzvergrösserung beteiligten, zeigen am besten die Zahlen, wenn man den Anteil der beiden Herzteile am Körpergewicht in Promille-Werten ausdrückt. Ist das Körpergewicht gleich 1000 gesetzt, so entspricht bei der

	Wildente	Hausente
der linke Ventrikel . . .	3,85	2,57
der rechte Ventrikel . . .	2,31	1,03.

Der linke Ventrikel ist also von der Hausente zur Wildente um das nicht ganz $1\frac{1}{2}$ fache, das rechte aber um mehr als das Zweifache gewachsen.

Es kann somit keinem Zweifel unterliegen, dass auch bei den Vögeln die Herzhypertrophie bei reichlicher Flugtätigkeit den rechten Ventrikel mehr betrifft als den linken. Die Zahlen für die Sturmmöwe, die freilich erst in weiterer phylogenetischer Beziehung zu den beiden Entenarten steht, zeigen in Anbetracht ihrer geringeren Flugleistung sich gut zwischen die beiden anderen einreihende Werte, die aus der Tabelle ersehen werden mögen.

Wie die vorwiegende Hypertrophie der rechten Herzkammer zustande kommt, ist nicht ganz klar ersichtlich. Worin eine Mehrbelastung des kleinen Kreislaufs gefunden werden könnte, scheint mir bei den wenig ausgiebigen physiologischen Kenntnissen über den Vogelkörper heute unverständlich. An die Wirkung eines Emphysems nach körperlicher Anstrengung ist nicht zu denken; denn dasselbe würde nicht die fast unveränderlichen, d. h. nicht ausdehnbaren Lungen, sondern die Luftsäcke dehnen, die ihrerseits nicht von den Lungengefässen versorgt und erreicht werden (Gadow). Immerhin wäre es aber doch nicht undenkbar, dass bei dem raschen Vorwärtsschreiten, beim Fliegen, die Luftsäcke wegen der durch die Atemlöcher der Nase schnell einströmenden Luft so stark gefüllt würden, dass auch die Wände der Lungenluftwege in höhere Spannung versetzt würden, namentlich wenn nur während des Fliegens die Muskelkontraktion der Skelettmuskeln durch Kompression den Inhalt der Luftsäcke nach aussen, also durch die Lunge, in die Trachea und in die stark ausgegenströmende Aussenluft, entleeren möchte, jedenfalls die Luftwege alle unter stärkerem Druck füllte. Vergrösserung der luftführenden Räume in der Lunge bedingt aber eine Belastung des Lungenkreislaufs, damit bedeutet sie einen Anlass zur Hypertrophie des rechten Ventrikels.

Diese Erklärung kann naturgemäss nur als eine Möglichkeit aufgefasst werden.

Die oben angeführten Ursachen für die allgemeine Hypertrophie des Herzens gelten selbstverständlich noch ausserdem für den rechten wie den linken Ventrikel gleichmässig.

		K	H	R	L	$\frac{L \times 1}{H}$	$\frac{R \times 1}{H}$	$\frac{R \times 1}{L}$	$\frac{H \times 1000}{K}$	$\frac{L \times 1000}{K}$	$\frac{R \times 1000}{K}$
1	Wildente	650	7,80	1,75	2,90	0,372	0,224	0,604	12,0	4,46	2,69
2	"	875	10,30	2,15	3,90	0,379	0,209	0,551	11,77	4,47	2,47
3	"	835	9,7	2,15	3,85	0,396	0,222	0,558	11,62	4,62	2,57
4	"	912	8,95	1,75	3,30	0,367	0,196	0,530	9,27	3,73	1,92
5	"	938	10,60	2,20	3,65	0,344	0,207	0,603	11,30	3,89	2,35
6	"	792	8,05	1,45	3,00	0,373	0,180	0,483	10,16	3,90	1,83
	Durchschnitt	—	—	—	—	0,372	0,206	0,555	11,02	3,85	2,31
7	Hausente	1818	13,00	1,85	3,25	0,327	0,150	0,435	7,15	2,34	1,02
8	"	1595	10,65	1,65	4,10	0,385	0,155	0,403	6,68	2,57	1,03
9	"	1818	12,95	1,90	5,10	0,394	0,147	0,372	7,12	2,80	1,05
	Durchschnitt	—	—	—	—	0,369	0,151	0,403	6,98	2,57	1,03
10	Möwe	387	3,30	0,75	1,15	0,349	0,228	0,652	8,53	2,97	1,94
11	"	372	3,30	0,70	1,45	0,439	0,212	0,414	8,87	3,63	1,88
12	"	607	5,20	0,95	2,45	0,471	0,183	0,388	8,57	4,04	1,57
13	"	879	5,85	1,20	2,75	0,470	0,205	0,436	6,66	3,13	1,36
14	"	948	7,15	1,55	3,10	0,434	0,217	0,500	7,54	3,27	1,73
15	"	404	3,90	0,80	1,65	0,423	0,205	0,485	9,90	4,08	1,98
16	"	434	3,85	0,75	1,35	0,341	0,195	0,556	8,87	3,09	1,73
17	"	447	4,05	0,70	1,45	0,358	0,173	0,483	9,06	3,25	1,57
	Durchschnitt	—	—	—	—	0,415	0,202	0,488	8,49	3,43	1,82

Die Ergebnisse vorstehender Untersuchungen lassen sich, wie folgt, zusammenfassen:

1. Die Flugarbeit als Muskularbeit erhöht bei den Vögeln die Grösse (Masse) des Herzens. Der hier geführte Nachweis ist exakter erbracht als der seiner Zeit von Parrot eingeschlagene Weg es vermochte.

2. Diese Hypertrophie scheint, wie bei einigen schnellaufenden Säugetieren, aus hier nicht ohne weiteres ersichtlichen Gründen, die rechte Herzkammer bei den Fliegern mehr zu betreffen als die linke. Daran ist vielleicht die Erschwerung der Ausatmung beim Flug schuld.