

Der Energieverbrauch in der Blutbahn.

Von

cand. med. **Josef Schleier.**

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Breslau.)

(Mit 4 Textabbildungen.)

Inhalt:

	Seite
Fragestellung	172
Erster Teil.	
Historisches	173
Untersuchungen an einem Kapillarschema der Blutbahn: Gilt das Poiseuille- sche Gesetz für ein System verzweigter Röhren?	180
Zweiter Teil.	
Berechnung des Gefälles in der Bahn der Arteria mesenterica nach den Gefäss- messungen von Mall und in der Lungenbahn eines Hundes nach den Messungen von Miller. Vergleichung des berechneten Gefälles mit dem experimentell bestimmten	190
Zusammenfassung	203

Fragestellung.

Die nachfolgenden Untersuchungen gehören, der Fragestellung nach, in die Reihe derjenigen, welche Hürthle zur Entscheidung der Möglichkeit angestellt hat, dass die Arterien sich aktiv an der Blutbewegung beteiligen. Da diese Möglichkeit schwierig zu beweisen oder zu widerlegen ist und eine einwandfreie Entscheidung bis heute nicht herbeigeführt werden konnte, ist es nützlich, der Frage von einer neuen Seite näherzutreten. Der leitende Gesichtspunkt ist der folgende: Wenn es möglich wäre, theoretisch die Kraft zu berechnen, welche der mit einer bestimmten Geschwindigkeit sich bewegende Blutstrom zur Überwindung der inneren und äusseren Reibung in einer gegebenen Bahn des Körpers verbraucht, so könnte man die theoretisch berechnete Kraft mit der vom Herzen tatsächlich auf-

gebrachten vergleichen, und dieser Vergleich würde zeigen, ob die Herzkraft zur Unterhaltung des Stromes ausreicht oder nicht. Wäre die berechnete Kraft wesentlich grösser als die gemessene, so müsste man in dem Ergebnis den Beweis erblicken, dass die vom Herzen erzeugte Kraft zur Überwindung der Reibung unzureichend ist, und dass stromabwärts eine neue hinzukommen muss.

Bei der allgemeinen Bedeutung dieser Frage habe ich mich der von Herrn Geheimrat Hürthle gestellten Aufgabe gern unterzogen, die gemessenen und berechneten Kräfte des Blutstromes miteinander zu vergleichen.

Erster Teil.

Historisches.

Eine Berechnung des Energieverbrauchs in der Blutbahn nach allgemein anerkannten Grundsätzen ist ohne weiteres nicht möglich, da über die Grösse des Druckverbrauchs in den einzelnen Abschnitten der Bahn noch widersprechende Ansichten herrschen, je nach der Methode, deren sich die einzelnen Autoren zu ihrer Entscheidung bedient haben. Drei verschiedene Wege wurden hierzu benutzt: erstens die experimentelle Bestimmung des Blutdruckes in den einzelnen Abteilungen der Bahn, zweitens die Bestimmung des Gefälles in einem schematischen, der Blutbahn nachgebildeten System von Glasröhren und drittens die Berechnung des Gefälles auf Grund theoretischer Vorstellungen. Da die Ergebnisse der verschiedenen Methoden zum Teil einander widersprechen, muss die eine oder andere von ihnen mit wesentlichen Fehlern behaftet oder unter unrichtigen Voraussetzungen angewandt worden sein. Allerdings muss man sich von vornherein darüber klar sein, dass auch dieselbe Methode an derselben Bahn nicht stets dieselbe Form des Gefälles ergeben kann, da eben die Bahn keine dauernd gleichbleibende Gestalt hat. Bei der Änderung der Querschnitte, die mit dem Wechsel des Tonus einhergeht, muss auch das Gefälle ganz verschiedene Werte annehmen. Zunächst handelt es sich aber um die Gewinnung von Mittelwerten, die für normalen Tonus der Gefässe gelten. Aber auch darüber gehen die Meinungen wesentlich auseinander. Nach den älteren Anschauungen ist der Druckverlust bis in die kleinsten, einem Manometer zugänglichen Arterien, ja sogar bis in den Übergang der Kapillaren in die Venen sehr gering, während neuerdings Beobachtungen und Über-

legungen übereinstimmend zur Vorstellung führen, dass der Druck schon im Gebiet der kapillaren Arterien den grössten Teil seiner ursprünglichen Höhe eingebüsst hat.

Betrachten wir zunächst die Ergebnisse der direkten Bestimmung des Blutdruckes in zwei Arterien, welche verschiedenen Abstand vom Herzen haben, so begegnen wir schon in der ältesten, aus der ersten Hälfte des vergangenen Jahrhunderts stammenden Literatur einem Widerspruch, der zwischen den Messungen von Poiseuille und denjenigen Volkmann's besteht. Während Poiseuille¹⁾ angibt, dass er eine völlige Gleichheit des Druckes (bis auf die zweite Dezimale!) in der Karotis und der Arterie eines Schenkelmuskels beim Pferde beobachtet habe, nämlich 146,68 mm Hg, findet Volkmann²⁾ beim Kalb zwischen der Karotis und der Arteria metatarsi eine Druckdifferenz von 27 mm Hg; da der Druck in der Karotis 116 mm Hg betrug, würde ein Druckverlust von 23 % vorliegen. Zu diesem Widerspruch hat schon E. H. Weber³⁾ Stellung genommen, und zwar gegen Volkmann. Er stützt sich dabei hauptsächlich auf die theoretischen Betrachtungen von Thomas Young⁴⁾, nach welchen der Druckverlust von der Aorta bis zu den Arterien von $\frac{1}{172}$ engl. Zoll (= 0,15 mm) Durchmesser nur einer Wassersäule von 8 Zoll (= 20 cm) Höhe entsprechen würde, und meint, dass die hydraulischen Untersuchungen Volkmann's sich mehr für einen rechnenden Physiker, wie Th. Young, als für einen Physiologen eignen. Die Vorstellung, welche er über den Druck des Blutes in den Arterien sich gebildet habe, halte er durch Volkmann's Versuche nicht für widerlegt. Dem Gewicht des Urteils von E. H. Weber ist es zuzuschreiben, dass sich diese Ansicht bis in die neuere Zeit erhalten hat, so dass zum Beispiel Rollet⁵⁾ in seiner Darstellung des Blutkreislaufs diese Ansicht mit den Worten vertritt: „Die vom Herzen aufgebrachte Kraft wird vorzugsweise zur Überwindung der Widerstände in den Kapillaren verwendet.“

Zu einer wesentlich anderen Vorstellung über die Lage des Haupt-

1) Poiseuille, Recherches sur la force du coeur aortique à Paris 1828, p. 32-36.

2) Volkmann, Die Hämodynamik. Leipzig 1850. S. 168.

3) Weber, Über die Anwendung der Wellenlehre auf die Lehre vom Kreislaufe des Blutes und insbesondere auf die Pulslehre. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1851 S. 497.

4) Siehe S. 176.

5) Rollet, Hermann's Handb. d. Physiol. Bd. 4 S. 322. 1880.

widerstandes führten die Messungen von Bogomolez¹⁾, dem es gelungen ist, den Druck noch in Gefäßen von 0,1 mm Durchmesser experimentell zu bestimmen, und zwar durch Einstechen der Hohnadel einer Injektionsspritze, welche mit einem Quecksilbermanometer verbunden war, in kleinste Gefäße. Das Ergebnis seiner am Kaninchenohr angestellten Messungen entnehmen wir dem folgenden Versuch: Der Druck in der Karotis betrug 133, in einer Ohrarterie (von 0,1 mm Durchmesser) 14 und in einer Vene (von 0,25 mm Durchmesser) 9 mm Hg. Nach Erzeugung einer Hyperämie durch Überhitzung betrugen die gemessenen Werte auf der anderen Seite desselben Tieres: Karotis 133, Arterie (von 0,4 mm Durchmesser) 65 und Vene (von 0,25 mm Durchmesser) 22 mm Hg. Wir müßten demnach annehmen, dass bei normalem Tonus in der arteriellen Bahn bis zu den Arterien von 0,1 mm Durchmesser etwa 90 % des arteriellen Druckes verbraucht werden, im Kapillargebiet aber, nämlich in den Arterien von 0,1 bis zu den Venen von 0,25 mm Durchmesser, weniger als 4 %. Durch Herabsetzung des Tonus wurde das Gefälle derart verändert, dass es bis zu den kleinen Arterien geringer wird und nur etwa 50 % des Druckes verbraucht werden, im Kapillargebiet aber stärker, nämlich von 4 auf 40 % des Gesamtdruckes steigt.

Dieses Ergebnis steht bezüglich der absoluten Werte des Druckes in Widerspruch mit den älteren unblutigen Bestimmungen des Kapillardruckes nach dem v. Kries'schen Verfahren, welche Werte von etwa 40 mm Hg lieferten²⁾. Auch die unter mikroskopischer Kontrolle ausgeführten Messungen von Lombard lieferten ähnliche Werte. Lombard³⁾ beziffert die zur Entleerung notwendigen Druckwerte für

den subapillären Venenplexus . .	10—15 mm Hg
kleinste Venen, nahe der Oberfläche	15—20 „ „
die am leichtesten entleerbaren	
Kapillaren	15—25 „ „
mittlere Kapillaren	35—45 „ „
widerstandsfähigste Kapillaren und	
kleinste Arterien	60—70 „ „

1) Bogomolez, Über den Blutdruck in den kleinen Arterien und Venen (den Kapillaren nahestehenden) unter normalen und gewissen pathologischen Verhältnissen. Pflüger's Arch. Bd. 141 S. 118. 1911.

2) Eine Zusammenstellung der verschiedenen Messungsergebnisse findet sich bei Basler, Pflüger's Arch. Bd. 157 S. 348.

3) W. P. Lombard, Americ. Journ. of Physiol. vol. 29 p. 335. 1912.

Dagegen findet Basler¹⁾ mit Hilfe seines Ochrometers, in welchem die Farbe eines normalen Fingers mit der eines unter erhöhten Luftdruck gesetzten verglichen wird, Werte für den Kapillardruck von gleicher Höhe wie Bogomolez, nämlich 6—10 mm Hg. Dieses Ergebnis der unblutigen Druckmessung verdient um so mehr Zutrauen, als es von Basler²⁾ durch ein Verfahren kontrolliert worden ist, bei welchem die Kapillargefässe durch Einstich in die Haut eröffnet und der Druck des austretenden Blutes manometrisch bestimmt wurde: dabei ergaben sich übereinstimmende Werte von 6—10 mm Hg. Wir werden also durch drei verschiedene Methoden, an denen ein Fehler vorläufig nicht nachzuweisen ist, zu der Vorstellung geführt, dass im Kapillargebiet, und zwar schon in den Arterien von 0,1 mm Durchmesser, der grösste Teil des Druckes, nämlich gegen 90 %, verbraucht ist.

Diese Vorstellung ist zunächst durchaus nicht einleuchtend; bedenkt man, dass der Widerstand mit der Abnahme der Durchmesser in der vierten Potenz wächst, so wird man sich nicht so leicht davon überzeugen lassen, dass zur Überwindung der Reibung in den Arterien von 0,1—0,01 mm Durchmesser und in den eigentlichen Kapillaren ein Druck von weniger als 10 % des arteriellen — ein Teil wird ja noch in den Venen verbraucht — zur Bewegung des Blutes ausreichend sein soll, während 90 % für die Arterien bis 0,1 mm Durchmesser in Anspruch genommen werden sollen. Man muss sich aber daran erinnern, dass die absoluten Längen der kleinsten Gefässe sehr gering sind und ebenso die darin herrschenden Geschwindigkeiten, und dass der Druckverlust ausser vom Querschnitt von diesen Faktoren abhängt. Zu einer überzeugenden Vorstellung wird man daher nur durch eine quantitative Bestimmung der beteiligten Faktoren gelangen.

Theoretische Untersuchungen über den Energieverbrauch in der Blutbahn sind zuerst von Th. Young³⁾ angestellt worden. Er bestimmte zunächst experimentell den Druckverlust in Glasröhren, die mit Salzlösungen durchströmt wurden, und übertrug das Ergebnis auf eine ideale Aortenbahn, deren Stamm von 1,9 cm Durchmesser

1) Basler, Untersuchungen über den Druck in den kleinsten Blutgefässen der menschlichen Haut. I. Mitteilung. Pflüger's Arch. Bd. 147 S. 393. 1912.

2) Basler, Untersuchungen über den Druck in den kleinsten Blutgefässen der menschlichen Haut. II. Mitteilung. Pflüger's Arch. Bd. 157 S. 345. 1914.

3) Th. Young, The Croonian Lecture. On the functions of the heart and arteries. Philos. Transactions of the Royal Soc. of London 1809. S. 1.

sich 29 mal derart in je zwei Äste teilt, dass die Summe der Astquerschnitte jeweils das 1,26 fache des Stammquerschnitts ist. Herrscht nun im Stamm eine Sekundengeschwindigkeit von 21,5 cm (75 Herzschläge zu 42 ccm), so berechnet sich der Druckverlust von der Aorta bis zur 25. Teilung (Röhren von 0,15 mm Durchmesser) für den Fall, dass Wasser durch das System fließt, zu etwa 5 cm Wasser. Da Young für Blut eine viermal grössere Reibung annimmt, würden auf der genannten Strecke der Aortenbahn 20 cm Wasser verlorengehen. Dieses Ergebnis bildete für Weber eine nicht unwesentliche Stütze seiner Windkesseltheorie, da geringer Widerstand Bedingung für die Wirkung eines Windkessels ist, steht aber in Widerspruch zu den erwähnten Messungen von Volkmann und insbesondere zu denen von Bogomolez. Der Widerspruch findet seine Erklärung darin, dass Young die Reibung umgekehrt proportional dem Röhrendurchmesser wachsen lässt und nicht seiner vierten Potenz, wie Poiseuille forderte. Bedauerlicherweise hat dieser das Ergebnis seiner berühmten Untersuchungen nicht zur Berechnung des Gefälles in der natürlichen oder einer schematischen Bahn benützt; in diesem Falle wäre er auf den starken Widerspruch geführt worden, der zwischen dem theoretisch zu erwartenden Gefälle und seinem oben (S. 174) erwähnten Tierversuch (völlige Gleichheit des Druckes in Karotis und der Arterie eines Schenkelmuskels) besteht, dessen Zuverlässigkeit übrigens schon von Volkmann¹⁾ beanstandet worden ist.

Eine theoretische Verfolgung des Druckverbrauches unter Zugrundelegung des Poiseuille'schen Gesetzes ist erst von B. Lewy²⁾ angestellt worden. Lewy trat vor allem der Ansicht entgegen, dass der Hauptdruckverlust in den Kapillaren stattfinde. Bei Einsetzung ihrer Dimensionen, der darin herrschenden Geschwindigkeit und des Koeffizienten der Blutviskosität in die Poiseuille'sche Formel ergibt sich vielmehr: „Im Maximum wird sonach höchstens etwa der 14. Teil des ganzen Blutdruckes für die eigentlichen Kapillaren verbraucht; es kann gar nicht die Rede davon sein, dass der Hauptteil des Gefälles auf die Kapillaren entfällt.“

Bei der weiteren Übertragung der Berechnungen auf ein schematisches Verzweigungsgebiet einer Arterie von 0,5 mm Durchmesser

1) l. c. S. 160 ff.

2) Benno Lewy, Die Reibung des Blutes. Pflüger's Arch. Bd. 65 S. 447. 1897.

zeigte sich, „dass nicht die allerkleinsten, sondern die unmittelbar vor ihnen gelegenen Abschnitte des Systems das grösste Gefälle“ . . . und „dass die kleinen Venen keinen nennenswerten Anteil des Gefälles für sich beanspruchen“.

Zu einem ähnlichen Ergebnis bezüglich des Druckverbrauches in den Kapillaren gelangte Campbell¹⁾ auf Grund einer anatomischen Betrachtung: Würde in den Kapillaren ein erheblicher Druckverbrauch stattfinden, d. h. wäre der Druck im arteriellen Ende erheblich grösser als im venösen, so müssten die Kapillaren wegen ihrer dünnen und dehnbaren Wand kegelförmige Gestalt annehmen; da eine solche aber nicht festzustellen ist, kann das Gefälle in ihnen nur gering sein. Gegen diese Überlegung kann man aber einwenden, dass die dünne Kapillarwand in den Geweben ein Widerlager besitzt, durch welches ihre Dehnung sehr herabgesetzt wird.

Vergleicht man nun die experimentellen Bestimmungen des Druckverlustes von Volkmann und Bogomolez mit dem Ergebnis der theoretischen Berechnung Lewy's, so zeigt sich eine durchaus befriedigende Übereinstimmung, und man könnte die darauf begründete Vorstellung vom Gefälle der Blutbahn als gesicherte Tatsache betrachten, wenn dem nicht ein von Adolf Fick²⁾ beschriebener Versuch entgegenstehen würde.

In diesem wurde ein System von Glasröhren verwandt, in welchem sich ein Stammrohr von 8 mm Durchmesser dreimal in drei Äste derart teilte, dass allemal der Durchmesser der Zweige etwa drei Viertel von dem des Stammes war. Dabei vergrösserte sich der Gesamtquerschnitt des Systems etwa auf das Vierfache. An diese arterielle Seite des Systems schloss sich eine venöse von gleichen Abmessungen. Von einer Vergrösserung des Venenquerschnitts im Vergleich zum arteriellen sah Fick augenscheinlich ab, um der Vorstellung entgegenzutreten, dass „eine Zone vor den Kapillaren im arteriellen Teile des Systemes gerade soviel Widerstand bietet als eine Zone mit gleich engen Röhren hinter den Kapillaren im venösen Teile“. „An sechs Punkten des Schemas waren kleine Seitenzweige angebracht und mit senkrechten oben offenen Glasröhren verbunden,

1) Harry Campbell, The resistance to the blood-flow. Journ. of Physiol. vol. 23 p. 301. 1898/99.

2) Adolf Fick, Über den Druck in den Blutkapillaren. Pflüger's Arch. Bd. 42 S. 482. 1888.

um den Druck an diesen Stellen in Wasserhöhe zu beobachten.“ Bei der Durchströmung, bei welcher 1 Liter Wasser in 26 Sekunden durch das Schema floss, ergab sich nun, dass auf 20 cm Röhrenlänge auf der arteriellen Seite ein Gefälle von nur 3 cm kam, auf der venösen dagegen von 39 cm, also dem 13fachen von dem entsprechenden Gefälle auf der arteriellen Seite.

„Hiernach dürfte also der Satz als experimentell bewiesen zu betrachten sein: Im Blutgefässsystem herrscht bis zu den Kapillaren ein sehr unbedeutendes Gefälle, so dass in diesen noch nahezu der arterielle Blutdruck besteht; in den Anfängen des venösen Abschnittes sinkt er dann sehr rasch zu den in den Venen mittleren Kalibers beobachteten schon sehr geringen Werten.“ Über die Ursache der Verschiedenheit des Gefälles auf der arteriellen und venösen Seite macht sich Fick folgende Vorstellung: „Der Gang der Druckkurve längs des verzweigten Gefässsystemes muss also durch die besonderen Verhältnisse der Widerstände an den Verzweigungsstellen bedingt sein. Mit anderen Worten, es muss an einer Verzweigungsstelle, wo das Strombett wächst, der Widerstand besonders klein, an einer, wo das Strombett abnimmt, besonders gross sein.“

Gegen die Übertragbarkeit des Fick'schen Versuches auf den Blustrom hat zwar schon Gad¹⁾ allgemeine theoretische Bedenken und den besonderen Einwand erhoben, „dass das Blutgefässsystem durch Überwiegen der Weite der Venen über die Weite der Arterien unsymmetrisch ist, und dass diese Asymmetrie dem von Fick in den Vordergrund gestellten Faktor entgegenwirken muss“. Allein auch Gad kann eine Erklärung für den Unterschied im Gefälle der beiden Seiten des Fick'schen Schemas nicht geben und lässt die Frage unbeantwortet, ob an den Verzweigungsstellen besondere Widerstände auftreten, die das Gefälle bei der Erweiterung des Strombettes anders beeinflussen als bei der Verengung. Dass ein solcher Faktor besteht, kann nach dem Fick'schen Versuch kaum bezweifelt werden. Die Frage ist nur, ob er sich in jedem System verzweigter Röhren geltend macht oder nur unter den von Fick benützten Versuchsbedingungen. Zwischen dem Fick'schen Schema und der Blutbahn besteht nun der wesentliche Unterschied, dass die Querschnitte der

1) J. Gad, Über den Druck in den Blutkapillaren. Zentralbl. f. Physiol. Bd. 2 Nr. 2. 1888.

Fick'schen Röhren und die darin verwendeten Geschwindigkeiten sehr viel grösser sind als in der Blutbahn. Im erwähnten Versuch von Fick betrug nämlich die Geschwindigkeit in der Stammröhre ca. 80, in den „Kapillaren“ ca. 19 cm/Sek. Bei solchen Werten ist aber höchstwahrscheinlich die kritische Geschwindigkeit überschritten und Wirbelbildung vorhanden, die an den Teilungsstellen der Röhren eine ganz andere Wirkung als an den Sammelstellen entwickeln und die Erklärung für das Fick'sche Ergebnis liefern kann. In der Blutbahn würde der fragliche Faktor wegen der linearen Strömung¹⁾ vollständig in Wegfall kommen.

Untersuchungen an einem Kapillarschema der Blutbahn: Gilt das Poiseuille'sche Gesetz für ein System verzweigter Röhren?

Ob der in dem Fick'schen Schema beobachtete Unterschied des Widerstandes auf der arteriellen und venösen Seite tatsächlich auf den Mangel einer linearen Strömung zurückzuführen ist, kann nur experimentell entschieden werden; ich habe daher den Fick'schen Versuch an einem Schema wiederholt, welches vermutlich eine wirbel-freie Strömung gewährleistet, das ist an einem Schema von Glaskapillaren; abweichend vom Fick'schen wurde es so ausgeführt, dass die Röhren der Abflusshälfte etwa den doppelten Querschnitt der Zuflusshälfte bekamen, und dass an den Verzweigungsstellen Zwei-, nicht Dreiteilung stattfand. Ferner wurde es so hergestellt, dass sein Widerstand in allen Teilen theoretisch berechnet und mit dem experimentell zu bestimmenden verglichen werden konnte. Seine Ausmaasse mussten also genau bekannt sein.

Die Herstellung eines solchen Systems ist sehr mühsam und zeitraubend. Zunächst stellt die Prüfung der Glasröhren auf kreisförmigen Querschnitt (durch mikroskopische Messung) sowie auf Gleichförmigkeit des Lumens (durch Verschiebung von Quecksilberfäden) eine erhebliche Arbeit dar. Von einer grossen Zahl der käuflichen Kapillaren genügen nur wenige den genannten Anforderungen. An den brauchbaren Stücken wurden dann die absoluten Werte der Querschnitte durch Wägung von Hg-Fäden bestimmt und die Stücke nach wachsenden Querschnitten in eine Reihe geordnet. Die fertigen Kapillaren wurden dann vom Glasbläser zu Gabelröhren verarbeitet. Um sicher zu sein, dass die verschiedenen Röhren nicht vom Glasbläser verwechselt wurden, wurden diesem jeweils nur die zu einer Reihe gleichförmiger Gabeln gehörenden

1) Siehe die vorhergehende Abhandlung von Hürthle.

Röhrenstücke, auf denen jeweils der Durchmesser durch zwei Etiketten vermerkt war, zur Verarbeitung übergeben. Er hatte die schwierige Aufgabe, die Gabel so herzustellen, dass an den Verschmelzungsstellen unter allen Umständen Verengerungen, aber auch Erweiterungen tunlichst vermieden werden. Vollkommene Gleichförmigkeit des Überganges liess sich allerdings nicht erzielen; vielmehr entstanden an den Verzweigungsstellen beim Verblasen Auftreibungen bis etwa auf das Doppelte des Querschnitts, die im Stiel und in den Ästen je eine Länge von 2 bis 3 mm einnehmen. Die Gabelwinkel schwanken zwischen 45° bei dem Stamm- und ca. 20° bei den letzten Gabeln.

Natürlich wäre es wünschenswert gewesen, die einzelnen Gabeln durch Verschmelzen der Röhren zur Bahn zu vereinigen. Allein diese Art der Verbindung wäre technisch zu schwierig gewesen. So musste ich mich damit begnügen, die einzelnen Gabeln durch Gummischlauchstücke zu verbinden. Dadurch entstanden zwischen den einzelnen Kapillaren Spalten (wenn auch sehr schmale) mit starker Erweiterung des Lumens, die, wie wir später sehen werden, der Füllung der Bahn erhebliche Schwierigkeiten bereiteten. Ferner liess es sich nicht erreichen, alle Gabeln in einer Ebene auszubreiten. Die Ebenen der Gabeln höherer Ordnung lagen schräg, die der höchsten senkrecht zur Ebene der Bahn. Das kann aber auf das Gefälle keinen merklichen Einfluss haben, da Anfang und Ende der Bahn in einer Ebene lagen.

Zur Anbringung der Druckmesser, bestehend aus Glasröhren von 8 mm Durchmesser, wurden die am Rande liegenden Gabeln durch T-förmige Verbindungsstücke aus Gummi, die für diesen Zweck besonders hergestellt wurden, vereinigt. Der vertikal gestellte freie Schenkel dieser Verbindungsstücke wurde mit dem Manometerrohr verbunden. Zwischen der Reihe 6 und 7 wurde zur Kontrolle auf der anderen Seite der Bahn eine weitere Steigeröhre eingeschaltet, so dass der Druck auf diesem Querschnitt der Bahn doppelt angezeigt wurde. Das ganze Schema wurde zwecks leichter Handhabung auf ein Brett befestigt, an dessen einer Seite ein Gestell zur Fassung der Steigeröhren angebracht war. Nach Vereinigung der Gabeln durch die Gummistücke betrug die Länge des Schemas 130, seine Breite 37 cm. Die Grössenverhältnisse des Schemas sind in Tabelle 1 (S. 182) zusammengestellt.

Das Schema ist aus 126 einzelnen Gabeln zusammengesetzt. Ein Zuflussstammrohr löst sich unter fortgesetzter dichotomischer Teilung in 64 Äste auf, um sich auf der Abflussseite mit derselben Zahl von Ästen wieder zu einem Stammrohr zu sammeln. Über die Bezeichnung der einzelnen Abschnitte des Schemas gibt die Abb. 1 (S. 183) Aufschluss.

Die Zunahme des Gesamtquerschnittes (vgl. die Abb. 2 S. 186) konnte nicht in ganz gesetzmässiger Weise erfolgen, weil die brauchbaren Kapillaren leider nicht in der Zahl und Mannigfaltigkeit zur Verfügung standen, dass der Erweiterungsquotient $\frac{S \cdot Q \cdot Ae}{Q \cdot St}$ (Summe der Querschnitte der Äste / Querschnitt des Stammes)

Tabelle 1.
Die Dimensionen des Schemas.

	Gabelreihe 1		Gabelreihe 2		Gabelreihe 3		Gabelreihe 4		Gabelreihe 5	
	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b
I. Die Anzahl der Röhren	1	2	2	4	4	8	8	16	16	32
II. Ihre Länge in mm. . .	150	65	65	55	55	45	45	35	35	25
III. Maxima und Minima der Durchmesserwerte in mm	0,325	0,319	0,318	0,310	0,310	0,306 0,297	0,297 0,296	0,293 0,289	0,293 0,291	0,282 0,280
IV. Radius der Röhren in mm (Mittel)	0,162	0,159	0,159	0,155	0,155	0,150	0,148	0,146	0,146	0,141
V. Einzelquerschnitt in qmm (Mittel)	0,083	0,080	0,079	0,075	0,075	0,071	0,069	0,067	0,067	0,062
VI. Gesamtquerschn. in qmm	0,083	0,160	0,159	0,302	0,302	0,565	0,551	1,071	1,067	1,994

Fortsetzung der Tabelle 1.

Gabelreihe 6		Gabelreihe 7		Gabelreihe 8		Gabelreihe 9		Gabelreihe 10		Gabelreihe 11		Gabelreihe 12	
a	b	b	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	a
32	64	64	32	32	16	16	8	8	4	4	2	2	1
50	30	30	50	25	35	35	45	45	55	55	65	65	150
0,290	0,282	0,286	0,383	0,392	0,435	0,435	0,479	0,476	0,532	0,523	0,535	0,537	0,553
0,283	0,272	0,272	0,328	0,381	0,408	0,407	0,469	0,469	0,527	0,521			
0,143	0,139	0,139	0,175	0,192	0,212	0,208	0,237	0,237	0,265	0,261	0,267	0,269	0,277
0,064	0,061	0,060	0,096	0,116	0,141	0,136	0,177	0,176	0,220	0,214	0,224	0,227	0,240
2,046	3,888	3,870	3,064	3,716	2,265	2,177	1,418	1,411	0,880	0,855	0,449	0,453	0,240

auf der arteriellen und venösen Seite hätte konstant gehalten werden können; immerhin schwankt er bei den einzelnen Teilungen auf der Zuflussseite nur zwischen 1,85—1,94, auf der Abflussseite zwischen 1,46 und 1,90. Auch die Röhrenlängen ändern sich nicht ganz gesetzmässig; ursprünglich war geplant, die Röhren auf der Zuflussseite in arithmetischer Reihe abnehmen und auf der Abflussseite ebenso zunehmen zu lassen, und das ist von Reihe 5a aufwärts und 8a abwärts auch der Fall. Die Gabeln der mittleren Reihe aber wurden

zunächst ungekürzt so verwendet, wie sie der Glasbläser geliefert hatte, und sollten erst nach einigen Probeversuchen gekürzt werden.

Von der Kürzung der Röhren und Wiederholung der Versuche wurde aber Abstand genommen, da gleich die ersten Versuche ganz befriedigend ausfielen; dazu kam, dass die Gummistücke bald unbrauchbar wurden, dass ein Ersatz nicht möglich war, und dass der Wert der Untersuchungen durch die Unregelmässigkeit der Röhrenlängen nicht beeinträchtigt

wird. Der Anfang des Zufluss- und das Ende des Abflussrohres waren kegelförmig erweitert worden, um hier einen besonderen Druckverlust zu vermeiden¹⁾.

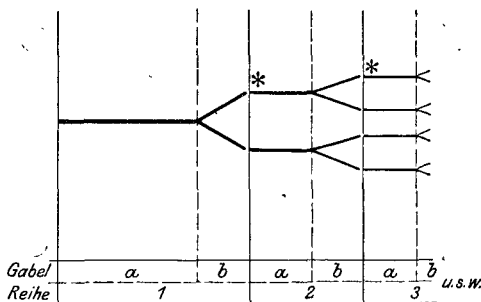


Abb. 1. Schema der Verästelung und Bezeichnung der einzelnen Abschnitte. An den mit * bezeichneten Stellen waren Steigeröhren zur Druckmessung eingesetzt.

Füllung und Durchströmung des Systems.

Das Stammrohr des Systems wurde unter Zwischenschaltung eines T-Rohrs, sowie eines Hahns mit einer am Boden tubulierten Flasche von etwa 5 Liter Inhalt verbunden, die mit destilliertem und mehrfach filtriertem Wasser gefüllt war. Der freie Schenkel des T-Rohrs diente zur Anbringung einer Steigröhre, durch welche der Druck am Anfang des Systems gemessen wurde (H der Tabellen 2 und 3, S. 185 und 188). Zur Herstellung der treibenden Kraft wurde die Wasserflasche mit einer zweiten viel grösseren Flasche (von etwa 50 Liter Inhalt) verbunden, in welcher der gewünschte Druck mit Hilfe einer Fahrradpumpe hergestellt und reguliert wurde. Ihr Gummistöpsel hatte drei Bohrungen, durch welche zwei kurze, gebogene und eine gerade, 1,6 m lange Steigeröhre gesteckt waren. Letztere reichte bis zum Boden der Flasche, der mit einer 6 cm hohen Wasserschicht bedeckt war; die kurzen, gebogenen Röhren dienten zur Verbindung mit der Fahrradpumpe bzw. der Wasserflasche. Da sich zu dem in der Luftflasche

1) K. Hürthle, Über die Änderung des Seitendruckes bei plötzlicher Verengerung der Strombahn. Pflüger's Arch. Bd. 82 S. 443. 1900.

herrschenden Druck der langsam sinkende der Wasserflasche addiert, musste zur Bestimmung des Druckes am Anfang des Systems das genannte T-Rohr eingeschaltet werden, dessen freier Schenkel in eine Steigeröhre mündete.

Die luftfreie Füllung des Systems mit destilliertem Wasser bereitete einige Schwierigkeiten, da sich in den Spalträumen zwischen den durch Gummistücke verbundenen Glaskapillaren Luft befindet, die schwer zu entfernen ist. Zu diesem Zweck muss das ganze System senkrecht gestellt werden, nachdem die zur Anbringung der Steigröhren bestimmten freien Schenkel der T-förmigen Gummiröhren durch Klemmen verschlossen worden sind. Man erzeugt dann in der Luftflasche einen Druck von etwa $1\frac{1}{2}$ m Höhe und lässt das Wasser in dem System aufsteigen, während man die Verbindungsstellen mit dem Finger beklopft, um die Entfernung der Luft zu beschleunigen. Zu geeigneter Zeit müssen auch die Klemmen der Gummigabeln geöffnet werden, damit auch aus ihnen die Luft verdrängt wird.

Nach beendeter Füllung wird das Schema wieder horizontal gelagert, die Steigröhren eingesetzt und die Durchströmung in Gang gebracht. Der eigentliche Versuch kann natürlich erst dann beginnen, wenn in allen Steigröhren Konstanz des Druckes eingetreten ist. Diese vorbereitende Durchströmung nimmt mehrere Stunden in Anspruch, wobei die Wassersäulen der im Kapillargebiet liegenden Steigeröhren am langsamsten ihren gleichbleibenden Stand erreichen. Dabei ist sehr wichtig, dass während dieser Zeit der Druck am Anfang des Systems (in der Steigröhre H) tunlichst konstant erhalten wird, da dies die Voraussetzung für die Konstanz der übrigen Druckmesser ist. Vollkommen gelang die Konstanthaltung des Druckes am Anfang des Systems nicht, so dass hierin eine allerdings nicht wesentliche Fehlerquelle der Versuche liegt. Die Druckhöhen wurden an einem an den Steigeröhren befestigten Maassstabe abgelesen.

Da in den Versuchen nicht allein das Gefälle experimentell bestimmt, sondern auch theoretisch berechnet werden sollte, war auch eine experimentelle Bestimmung der Durchflussmengen erforderlich. Zu diesem Zweck wurden die Ausflussmengen mit Hilfe der in Pflüger's Archiv Bd. 82 S. 420 beschriebenen Wippe gesammelt und durch Wägung bestimmt. Die Zeit der Durchströmung, die sich in den unten angeführten Versuchen über eine Viertelstunde erstreckte, wurde durch eine Stoppuhr ermittelt.

In dieser Weise wurden sechs Versuche angestellt, die nur ganz geringe Abweichungen untereinander zeigten; es genügt daher, einen ausführlicher zu besprechen. Sein Ergebnis ist in Tabelle 2 zusammengestellt.

Tabelle 2.

Druck in den Steigeröhren. cm W.		Druckverlust in den einzelnen Abschnitten des Schemas. cm W.					Druckverlust pro 1 cm Länge	
		gemessen		berechnet				
H	93,4	}	h_1	49,9	49,7	$\left\{ \begin{array}{l} h \ 1a \\ h \ 1b \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 39,7 \\ 10,0 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 2,647 \\ 1,539 \end{array} \right.$
M_1	43,5					$\left\{ \begin{array}{l} h \ 2a \\ h \ 2b \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 10,2 \\ 4,8 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 1,569 \\ 0,872 \end{array} \right.$
M_2	27,8	}	h_3	9,1	7,0	$\left\{ \begin{array}{l} h \ 3a \\ h \ 3b \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 4,4 \\ 2,2 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 0,800 \\ 0,489 \end{array} \right.$
M_3	18,7					$\left\{ \begin{array}{l} h \ 4a \\ h \ 4b \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 2,3 \\ 1,0 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 0,511 \\ 0,285 \end{array} \right.$
M_4	14,3	}	h_5	2,2	1,4	$\left\{ \begin{array}{l} h \ 5a \\ h \ 5b \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 1,0 \\ 0,4 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 0,285 \\ 0,160 \end{array} \right.$
M_5	12,1					$\left\{ \begin{array}{l} h \ 6a \\ h \ 6b \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 0,8 \\ 0,2 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 0,160 \\ 0,066 \end{array} \right.$
$(M_6'$	9,9)	}	h_7	1,0	0,6	$\left\{ \begin{array}{l} h \ 7b \\ h \ 7a \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 0,3 \\ 0,3 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 0,100 \\ 0,060 \end{array} \right.$
M_6	9,9					$\left\{ \begin{array}{l} h \ 8b \\ h \ 8a \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 0,1 \\ 0,2 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 0,040 \\ 0,057 \end{array} \right.$
M_7	8,9	}	h_8	0,5	0,3	$\left\{ \begin{array}{l} h \ 9b \\ h \ 9a \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 0,2 \\ 0,4 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 0,057 \\ 0,089 \end{array} \right.$
M_8	8,4					$\left\{ \begin{array}{l} h \ 10b \\ h \ 10a \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 0,3 \\ 0,6 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 0,067 \\ 0,109 \end{array} \right.$
M_9	7,8	}	h_{10}	1,1	0,9	$\left\{ \begin{array}{l} h \ 11b \\ h \ 11a \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 0,6 \\ 1,2 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 0,109 \\ 0,185 \end{array} \right.$
M_{10}	6,7					$\left\{ \begin{array}{l} h \ 12b \\ h \ 12a \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 1,2 \\ 4,2 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 0,185 \\ 0,280 \end{array} \right.$
M_{11}	5,0	}	h_{12}	5,0	5,4			
		Summe	93,4	87,0	Summe	87,0		

Tabelle, enthaltend die beobachteten Manometerstände $H-M_{11}$ sowie die theoretisch berechneten Druckverluste h_1-h_{12} bei Durchströmung des Schemas von der Seite der kleineren zu der der grösseren Querschnitte mit dest. Wasser von $18,5^\circ \text{ C}$. Die in 15 Minuten ausgeflossene Menge hatte ein Gewicht von $6,6596 \text{ g} = 6,6696 \text{ ccm}$.

Die abgelesenen Manometerstände sind in Spalte 2 der Tabelle verzeichnet, in Spalte 1 die Bezeichnungen der Druckmesser. H bedeutet den Gesamtdruck, der im Schema verbraucht wird, gemessen

in der zwischen der Wasserflasche und dem Stammrohr eingeschalteten Steigeröhre. Mit M sind die in den Steigeröhren des Schemas abgelesenen Drucke bezeichnet. M_1 entspricht dem Druck der Steige-

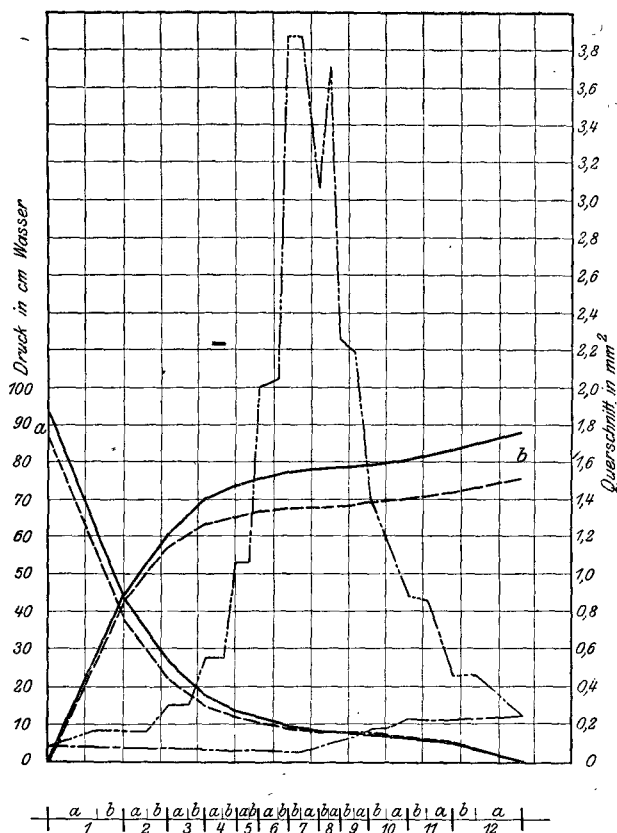


Abb. 2. Vergleich des gemessenen mit dem berechneten Gefälle.

— gemessenes Gefälle,
 - - - - - berechnetes Gefälle,
 . . . Einzelquerschnitt,
 - . . . Gesamtquerschnitt.

- a) rechtläufige Durchströmung von dem arteriellen zum venösen Abschnitte der Bahn.
 b) rückläufige Durchströmung von dem venösen zum arteriellen Abschnitte der Bahn.

röhre zwischen der Reihe 1 und 2 des Schemas, M_2 dem Druck zwischen Reihe 2 und 3 usw. bis M_{11} . Der durch den Kontrollmesser zwischen Reihe 6 und 7 angegebene Druck ist M_6' benannt. Graphisch ist das Gefälle durch die ausgezogene Linie a in Abb. 2 dar-

gestellt. Diese zeigt, dass das Gefälle im vorliegenden System einen ganz anderen Verlauf nimmt als im Fick'schen Schema, sofern der Hauptdruckverlust auf der arteriellen Seite des Systems (vor den Kapillaren) liegt. Ein bindender Schluss auf die Ursache des Unterschieds kann aber zunächst nicht gezogen werden, da das Fick'sche Schema symmetrisch gebaut ist, während im vorliegenden Schema die Querschnitte der Abflussseite etwa doppelt so gross sind als die der Zuflussseite. Die Entscheidung der Frage, ob an den Verzweigungsstellen besondere Widerstände auftreten, die auf der Zu- und Abflussseite verschieden gross sind, muss daher auf anderem Wege gesucht werden. Zunächst sei noch bemerkt, dass in einer weiteren Reihe von drei Versuchen das Schema in umgekehrter Richtung durchströmt wurde, so dass also die Strömung von der Seite des grösseren Querschnitts zu der des kleineren vor sich ging.

Der Manometerstand ist für einen dieser unter sich gleichfalls übereinstimmenden Versuche in Tab. 3, Spalte 1 und 2 (S. 188) mitgeteilt und das Gefälle in derausgezogenen Linie *b* der Abb. 2 graphisch dargestellt. In diesem Falle ist das Gefälle dem des Fick'schen Schemas ähnlich; doch beginnt der steile Abfall nicht unmittelbar hinter den Kapillaren, sondern merklich später.

Um sich nun Einsicht in die das Gefälle beherrschenden Faktoren zu verschaffen, wurde es theoretisch unter der Voraussetzung verfolgt, dass das Poiseuille'sche Gesetz auch für ein System verzweigter Kapillaren gilt, und dass an den Teilungsstellen besondere Widerstände von wesentlicher Grösse nicht auftreten. Der Vergleich der Ergebnisse des Experiments mit denen der Theorie entscheidet dann über die Zulässigkeit der Voraussetzungen.

Die theoretische Verfolgung des Gefälles bestand darin, dass die Druckverluste in den Röhren der einzelnen Reihen des Schemas berechnet wurden. Das ist möglich, wenn ausser den Dimensionen der Röhren und der Viskosität der Flüssigkeit die Durchflussmenge bekannt ist. Zu diesem Zweck wurde die Durchflussmenge in der oben angegebenen Weise für alle Versuche bestimmt; sie betrug im Versuch der Tab. 2 6,669 ccm in 15 Minuten, im Versuch der Tab. 3 5,857 ccm in derselben Zeit. Aus der Durchflussmenge des Stammrohres lassen sich aber auch die durch die einzelnen Röhren strömenden Mengen berechnen, da ihre Anzahl und ihre Querschnitte bekannt

Tabelle 3.

Druck in den Steigeröhren. cm W.		Druckverlust in den einzelnen Abschnitten des Schemas. cm W.					Druckverlust pro 1 cm Länge	
		gemessen		berechnet				
H	89,7	}	h_{12}	6,3	4,8 {	h_{12a}	3,7	0,247
						h_{12b}	1,1	0,169
M_{11}	83,4	}	h_{11}	2,9	1,6 {	h_{11a}	1,1	0,169
						h_{11b}	0,5	0,091
M_{10}	80,5	}	h_{10}	1,2	0,8 {	h_{10a}	0,5	0,091
						h_{10b}	0,3	0,067
M_9	79,3	}	h_9	0,7	0,5 {	h_{9a}	0,3	0,067
						h_{9b}	0,2	0,057
M_8	78,6	}	h_8	0,4	0,3 {	h_{8a}	0,2	0,057
						h_{8b}	0,1	0,040
M_7	78,2	}	h_7	0,8	0,5 {	h_{7a}	0,3	0,060
						h_{7b}	0,2	0,067
$(M_6'$	77,4)	}						
M_6	77,4					h_6	1,7	0,9 {
		h_{6a}	0,7	0,140				
M_5	75,7	}	h_5	1,6	1,2 {	h_{5b}	0,3	0,120
						h_{5a}	0,9	0,257
M_4	74,1	}	h_4	4,1	2,9 {	h_{4b}	0,8	0,229
						h_{4a}	2,1	0,467
M_3	70,0	}	h_3	9,1	6,1 {	h_{3b}	1,9	0,422
						h_{3a}	4,2	0,764
M_2	60,9	}	h_2	16,0	13,1 {	h_{2b}	4,2	0,764
						h_{2a}	8,9	1,369
M_1	44,9	}	h_1	44,9	43,7 {	h_{1b}	8,8	1,354
						h_{1a}	34,9	2,327
		Summe	89,7	76,4	Summe	76,4		

Tabelle, enthaltend die beobachteten Manometerstände $H-M_1$ sowie die theoretisch berechneten Druckverluste $h_{12}-h_1$ bei Durchströmung des Schemas in umgekehrter Richtung (von der Seite der grösseren zu der der kleineren Querschnitte) mit destilliertem Wasser von $17,5^\circ \text{C}$. Durchflussmenge in 15 Minuten $5,8501 \text{ g} = 5,8577 \text{ ccm}$.

sind. Fließt zum Beispiel durch das arterielle Stammrohr (Reihe $1a$) in der Zeiteinheit die Menge Q , dann fließt in der ersten Verzweigung (Reihe $1b$) durch jeden der Äste die Menge $\frac{Q}{2}$, durch jeden der Äste der Reihe $2b$ die Menge $\frac{Q}{4}$ usw. Ist der Druckverlust in

dem arteriellen Stammrohr $h_{1a} = \frac{Q \cdot 8 \cdot \eta \cdot l}{981 \cdot \pi \cdot r_1^4}$, so beträgt er in der ersten Verzweigung $h_{1b} = \frac{Q \cdot 8 \cdot \eta \cdot l}{2 \cdot 981 \cdot \pi \cdot r_2^4}$ usw.

Eine solche Berechnung wurde für die beiden in Tab. 2 und 3 mitgeteilten Versuche, also für recht- und rückläufige Durchströmung, durchgeführt. Ihr Ergebnis ist gleichfalls in den genannten Tabellen mitgeteilt. Die Spalten 3 und 4 dieser Tabellen enthalten unter der Bezeichnung $h_1 - h_{12}$ die Differenzen der in Spalte 2 angegebenen, im Versuch beobachteten Manometerstände. Spalte 5 enthält die berechneten Werte des Gefälles. Da dieses sich in jeder Gabel aus dem Druckverlust im Gabelstiel und einem Schenkel der Gabel zusammensetzt, sind in Spalte 6 und 7 die Druckverluste in den beiden Gabelabschnitten hinzugefügt.

In Abb. 2 (S. 186) ist unter dem experimentell gefundenen auch das theoretisch berechnete Gefälle durch eine gestrichelte Linie eingezeichnet: *a*) für rechtläufige, *b*) für rückläufige Durchströmung.

Der Vergleich ergibt, dass das berechnete Gefälle qualitativ den gleichen Verlauf nimmt wie das im Versuch bestimmte, und dass nur quantitativ ein Unterschied festzustellen ist, derart, dass das berechnete Gefälle durchweg etwas kleiner ist als das gemessene. Im ganzen ist aber auch diese Differenz nicht sehr erheblich. Sie beträgt im Falle der rechtläufigen Durchströmung 6,9 %, im Falle der rückläufigen allerdings 14,8 %. Diese Differenzen lassen sich aber ungezwungen auf die Unvollkommenheiten des Schemas zurückführen. Es ist wahrscheinlich, dass an den Verzweigungsstellen (126 im ganzen Schema), wo durch das Verblasen der einzelnen Röhren zu Gabeln kleine Auftreibungen entstanden sind (s. S. 181), bei der Durchströmung Wirbel auftreten, die einen besonderen Druckverlust veranlassen, der in der Berechnung nicht zum Ausdruck kommt. Eine weitere Fehlerquelle bilden die Gummiverbindungsstücke (188), durch die jedesmal eine sprungweise Änderung des Durchmessers hervorgerufen wird, da die Querschnitte der Glasröhren sich nicht vollkommen berühren. Schliesslich wird eine Erhöhung des Druckverbrauches gegenüber dem berechneten auch dadurch veranlasst, dass die zur Berechnung verwendeten Röhrenlängen an den Glasgabeln bestimmt worden sind, bei der Verbindung der Gabeln durch Gummistücke aber eine vollkommene Berührung der Schnittflächen nicht er-

zielt werden konnte; die, wenn auch schmalen Spalten bewirken also eine Verlängerung der Bahn über den der Berechnung zugrunde gelegten Wert hinaus.

Es ist also von vornherein eine Abweichung zwischen Theorie und Versuch in dem beobachteten Sinne zu erwarten. Im übrigen sind die Abweichungen verhältnismässig so gering, dass wir unsere Voraussetzungen als zutreffend betrachten und den Schluss ziehen dürfen, dass das Poiseuille'sche Gesetz auch auf ein System verzweigter Kapillaren übertragen werden darf, und dass an den Teilungsstellen¹⁾ besondere Widerstände merklicher Grösse nicht auftreten. Der Widerspruch mit dem Fick'schen Versuchsergebnis erklärt sich daraus, dass Fick, wie schon oben S. 180 vermutet wurde, Strömungen benützt hat, in welchen die kritische Geschwindigkeit erheblich überschritten worden ist. Die dabei auftretenden Wirbel scheinen auf der Seite der Erweiterung des Strombettes einen anderen Einfluss auf das Gefälle auszuüben als auf der Seite der Verengerung.

Durch die vorliegenden Untersuchungen ist somit ein Widerspruch beseitigt, der zwischen den Ergebnissen der Druckmessung am lebenden Tier und der theoretischen Berechnung des Druckverbrauchs einerseits und dem Versuch am Schema andererseits bestanden hatte. Dadurch sind wir weiterhin in den Stand gesetzt, das Poiseuille'sche Gesetz auch auf die lebende Blutbahn anzuwenden und das dort herrschende Gefälle zu berechnen, sobald uns die Dimensionen der Bahn ausreichend bekannt sind.

Zweiter Teil.

Berechnung des Gefälles in der Bahn der Arteria mesenterica nach den Gefässmessungen von Mall und in der Lungenbahn eines Hundes nach den Messungen von Miller.

Die Zahl der Blutbahnen des Tierkörpers, deren Dimensionen durchgehend bestimmt sind, ist leider sehr gering; immerhin besitzen wir in der Literatur meines Wissens zwei Arbeiten, in denen die Dimensionen eines Stromgebietes mit einer für diesen Zweck ausreichenden Vollständigkeit angegeben sind. Diese Arbeiten sind:

1) Ideale Verschmelzung der Röhren vorausgesetzt.

1. J. P. Mall: Die Blut- und Lymphwege im Dünndarm des Hundes¹⁾ und

2. W. S. Miller: The Structure of the Lung²⁾.

Die hier niedergelegten Messungen habe ich benützt, um das Gefälle in den genannten Bahnen zu berechnen.

Die Berechnung des Druckverbrauchs geschah in der oben (S. 187) für das Schema angegebenen Weise.

Zur Auflösung der Gleichung

$$h = \frac{Q \cdot 8 \cdot \eta \cdot l}{\pi \cdot r^4 \cdot 981}$$

müssen uns also bekannt sein:

- a) die Dimensionen der Röhren;
- b) die darin herrschende mittlere Geschwindigkeit und
- c) die Viskosität der Flüssigkeit.

Zu a) Was die Dimensionen der Röhren betrifft, so enthält die Arbeit von Mall, wie die von Miller, ungeachtet ihrer Sorgfalt, für den vorliegenden Zweck doch Lücken, sofern nur die Anzahl der Gefässe und ihr Durchmesser, nicht aber ihre Länge angegeben ist. Diese Grösse musste daher anderweitig ermittelt werden³⁾. Für die Bahn der Mesaraica wurde dies einigermaßen dadurch ermöglicht, dass Mall seine Ergebnisse durch Abbildungen erläutert hat, die Längenmessungen gestatten, allerdings nur näherungsweise, da die Vergrösserung nicht angegeben ist; eine Schätzung ist aber möglich, da die mittlere Grösse eines Teils der Darstellungen bekannt ist, zum Beispiel die mittlere Zottenlänge; fraglich ist allerdings, ob Mall in den zum Teil schematisierten Abbildungen auf eine den natürlichen Verhältnissen entsprechende Wiedergabe der Längen Wert gelegt hat. Ferner ist in den Ab-

1) Abhandl. d. math.-physik. Kl. d. Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss. Bd. 14 S. 153. Leipzig 1888.

2) Journal of Morphology vol. 8 p. 165. 1893.

3) Eine Berechnung der Längen unter der Annahme, dass die Längen von dem Werte 0,05 für die Kapillaren nach den Arterien und Venen zu in arithmetischer Progression im Verhältnis $0,05 + b$; $0,05 + 2b$ ($b = 0,6$) steigen, liefert für die Bahn der Mesenterica sehr unwahrscheinliche, wenn nicht unmögliche Werte. Es erreicht dabei zum Beispiel die Arterie zu den Zotten schon eine Länge von 0,65 cm, ein Wert, der das Dreifache der Darmwanddicke darstellt. Ähnlich verhält es sich mit den weiteren Reihen.

bildungen nicht die ganze Bahn der Mesaraica dargestellt, sondern nur einzelne Abschnitte; die nicht abgebildeten mussten geschätzt werden. Grosse Fehler können dabei nicht entstehen, da die Summe der einzelnen Gefässlängen zu einem wahrscheinlichen Werte für die Gesamtlänge der Bahn führen muss. Die aus den Messungen und Schätzungen hervorgegangenen Werte sind in Tab. 4 (S. 193) verzeichnet.

Den Messungen von Miller an der Lungenbahn sind Abbildungen nicht beigegeben; die Längen der Gefässe wurden daher durch Schätzung bestimmt. Als Ausgangspunkt diente eine mittlere Länge der Kapillaren von 0,05 cm, und es wurde angenommen, dass die anschliessenden Arterien und Venen in arithmetischer Progression, also im Verhältnis von $0,05 + a$, $0,05 + 2a$ usw., zunehmen. a muss dann einen solchen Wert bekommen, dass die Gesamtlänge der Bahn einen wahrscheinlichen Wert annimmt. Setzt man $a = 0,3$, so erhält man für die halbe Länge der Bahn von den Kapillaren bis zum Ursprung der Pulmonalis bzw. zum linken Vorhof den Wert von 12,6 cm, was der wirklich mittleren Länge bei einem Hunde von 7 kg entsprechen dürfte.

Auch an den von Mall angegebenen Durchmessern wurden einige Vereinfachungen vorgenommen: für die Durchmesser der Kapillaren gibt Mall verschiedene Werte an, nämlich $8\ \mu$ für die oberen zwei Drittel und $5\ \mu$ für das untere Drittel der Zottenkapillaren; da der letztere Wert als Mittelwert unwahrscheinlich klein (kleiner als der Durchmesser der Blutkörperchen) ist, wurde durchweg als Kapillardurchmesser $8\ \mu$ gesetzt. Ferner wurden die Angaben über die Gefässzweige zu den Darmkrypten für die Berechnung nicht verwertet, desgleichen nicht die Anastomosen der Submucosa, da sie für die Betrachtung des Energieverbrauches keine wesentliche Rolle spielen. Die Angaben über Durchmesser und Zahl der kurzen und langen Darmarterien, die in der erwähnten Arbeit einzeln angeführt sind, wurden für die Berechnungen zusammengefasst, ebenso die Werte für die kurzen und letzten Zweige der langen Darmarterien sowie für die langen und kurzen Darmvenen.

Zu b) Die Feststellung der mittleren Geschwindigkeit des Blutes in den beiden Bahnen, welche zur Berechnung des Gefälles erforderlich ist, wurde auf die Erfahrung gegründet, dass die Geschwindigkeit (c) in den Kapillaren durchschnittlich 0,5 mm/Sek.

Tabelle 4.

Berechnung des Gefäßes in der Bahn der Arteria mesenterica auf Grund der Messungen von Mall an Hunden von 5–7 kg.

Reihe	Bezeichnung bei Mall	Zahl der Gefäße	Radius cm	Gesamtquerschnitt qcm	Verhältniszahlen	Länge ¹⁾ cm	Geschwindigkeit cm/Sek.	Druckverlust cm Wasser $\eta = 0,03$	Druckverlust pro 1 cm Länge
1	Mesaraica	1	0,15	0,07	1:1,71	6,0	16,8	1,1	0,18
2	Hauptzweige	15	0,05	0,12	1:1,08	4,5	10,1	4,4	0,98
3	Endzweige	45	0,03	0,13	1:1,54	3,91	9,3	10,0	2,56
4	Kurze und lange Darmarterien	1 899	0,0063	0,20	1:2,85	1,42	5,8	32,0	22,5
5	Letzte Zweige der kurzen und langen Darmarterien	26 640	0,0025	0,57	1:4,35	0,11	2,1	9,8	89,0
6	Zweige zu den Zotten	328 500	0,00155	2,48	1:1,68	0,15	0,48	7,3	49,00
7	Arterien der Zotten	1 051 000	0,00112	4,18	1:5,69	0,20	0,28	11,0	55,00
8	Kapillaren der Zotten	47 300 000	0,00040	23,776 ²⁾	—	0,04	0,05	3,2	80,00
Summe								78,8	
9	Venen der Zottenbasis	2 102 400	0,00132	11,59	2,05:1	0,10	0,1	1,4	14,00
10	Venen vor dem Durchtritt in die Submucosa	131 400	0,00375	5,80	2,00:1	0,10	0,2	0,4	4,00
11	Letzte Zweige der Submucosa	18 000	0,0064	2,32	2,50:1	0,15	0,51	0,5	3,33
12	Letzte Zweige der kurzen Darmvenen	28 800	0,0032	0,93	2,49:1	0,11	1,3	3,4	3,09
13	Lange und kurze Darmvenen	1 899	0,0138	0,84	1,11:1	1,42	1,4	1,9	1,34
14	Letzte Zweige der Mesenterialvenen	45	0,075	0,79	1,06:1	3,91	1,5	0,3	0,077
15	Zweige der Mesenterialvene	15	0,12	0,67	1,18:1	4,5	1,7	0,1	0,022
16	Mesenterialvene	1	0,3	0,28	2,39:1	6,0	4,2	0,07	0,012
Summe								8,07	

1) Von Mall nicht angegeben.

2) Mall gibt 18,95 an; der Unterschied erklärt sich aus der im Text (S. 192) angegebenen Korrektur der Kapillardurchmesser.

Tabelle 5.
Berechnung des Gefäßes in der Lungenbahn vom Hund nach den Messungen von Miller an Hunden von ca. 7 kg.

Reihe	Bezeichnung bei Miller: The Structure of the Lung	Zahl der Gefäße	Radius cm	Gesamt- quer- schnitt qcm	Ver- hältnis- zahlen ¹⁾	Länge ²⁾ cm	Ge- schwindig- keit cm/Sek.	Druck- verlust cm Wasser $\eta = 0,03$	Gefälle pro 1 cm Länge
1	Pulmonary Artery	1	0,775	1,81	1:1,15	2,75	6,4	0,01	0,0036
2	R. u. L. Branches	2	0,575	2,08	1:1,07	2,45	5,5	0,01	0,0041
3	Lobar Arteries	8	0,298	2,43	1:1,31	2,15	5,2	0,03	0,0139
4	Ist. Order Arteries	24	0,198	2,93	1:2,24	1,85	3,9	0,04	0,0216
5	II. nd. "	164	0,113	6,56	1:1,22	1,55	1,8	0,05	0,0322
6	III. rd. "	1 021	0,050	8,01	1:1,40	1,25	1,4	0,2	0,1600
7	Lobular Arteries	16 000	0,015	11,20	1:1,20	0,95	1,0	1,0	1,052
8	Arterial "	64 000	0,00825	13,44	1:2,00	0,65	0,8	2,0	3,077
9	Sac Arteries	128 000	0,00825	26,88	1:8,56	0,35	0,4	0,5	1,428
10	Capillaries	600 000 000	0,00035	230,0	—	0,05	0,05	5,0	100,00
Summe								8,84	
11	Sac Veins	192 000	0,0115	76,80	2,99:1	0,35	0,1	0,09	0,257
12	Atrial Veins	32 000	0,0225	60,98	1,26:1	0,65	0,2	0,07	0,108
13	Lobular Veins	16 000	0,0200	20,0	3,05:1	0,95	0,6	0,33	0,347
14	III. rd. Order Veins	1 021	0,061	11,94	1,67:1	1,25	1,0	0,08	0,0640
15	II. nd. "	164	0,122	7,65	1,56:1	1,55	1,5	0,04	0,0258
16	Ist. "	24	0,209	3,4	2,25:1	1,85	3,4	0,04	0,0216
17	Lobar Veins	8	0,306	2,99	1,14:1	2,15	3,9	0,03	0,0139
18	Venour Trunks	4	0,687	7,56	0,39:1	2,45	1,5	0,002	0,0008
Summe								0,682	

1) Verhältnis des Gesamtquerschnitts einer Reihe zum Querschnitt der folgenden.

2) Von Miller nicht angegeben.

beträgt. Da der Radius (r) und die Zahl (n) der Kapillaren bekannt sind, ist das Sekundenvolum $Q = n r^2 \pi c$. Diese Menge strömt durch jeden Gesamtquerschnitt in den einzelnen Reihen der Bahn, und da in jeder die Zahl der beteiligten Gefässe bekannt ist (Spalte 5 der Tab. 4 u. 5), kann die Geschwindigkeit (das Sekundenvolum Q) und damit auch das Gefälle für das einzelne Gefäss jeder Reihe berechnet werden.

Zu c) Der Viskositätskoeffizient des Blutes η wurde zu 0,03, also relativ niedrig angesetzt.

Das Ergebnis der Berechnung des Gefälles in der Bahn der Arteria mesenterica und pulmonalis kleiner Hunde ist in den Tabellen 4 und 5 (S. 193 und 194) zusammengestellt. Wir entnehmen diesen die folgenden Feststellungen, die sich nicht auf das Gefälle selbst beschränken, sondern auch Betrachtungen über die Gestalt der Bahnen enthalten, durch welche ja das Gefälle bestimmt wird:

1. Die in Spalte 7 der Tabellen angegebenen Längen der Gefässe sind, wie gesagt, für die Lungenbahn von den Kapillaren in arithmetischer Progression steigend angenommen, für die Darmbahn, soweit es möglich war, den Abbildungen Mall's entnommen. Letztere bilden nun keine arithmetische Progression, ja sie ändern sich zwischen den einzelnen Reihen nicht einmal durchweg gleichsinnig (vgl. Reihe 5—7 der Tab. 4), im allgemeinen aber doch so, dass die Längen in einem um so stärkeren Verhältnis abnehmen, je mehr man sich den Kapillaren nähert; der grösste Sprung findet sich beim Übergang in die Kapillaren.

2. Zahl und Radius der Gefässe, sowie der daraus sich ergebende Gesamtquerschnitt der Bahn stehen gleichfalls nicht in dem Verhältnis, das man einer schematischen Darstellung der Bahn zugrunde zu legen pflegt. Gewöhnlich wird dabei die dichotomische Teilung der Gefässe angenommen, derart, dass die Summe der Querschnitte der Äste (SQA) jeweils grösser ist, als der Querschnitt des Stammes (QSt). Nach einer Berechnung von Hess¹⁾ bietet die Bahn dem Blutstrom in dem Falle den kleinstmöglichen Widerstand, wenn der Quotient $\frac{SQA}{QSt} = \sqrt[3]{2} = 1,26 : 1$ ist, und Hess vermutet, dass die

1) R. Hess, Pflüger's Arch. Bd. 168 S. 478.

Blutbahn so gebaut sei¹⁾. Würde die Verbreiterung des Strombettes tatsächlich in dieser Weise vor sich gehen, so würde sie sehr viel langsamer erfolgen, als in Wirklichkeit; die Zahl der Teilungen, die notwendig wären, um den Gesamtquerschnitt vom Werte 1 auf 340 zu bringen, wie dies in der Darmbahn der Fall ist, müsste das $3\frac{1}{2}$ fache derjenigen betragen, die in Wirklichkeit vorhanden sind (7). Die rasche Erweiterung der Bahn wird mit einer viel kleineren Zahl von Teilungen dadurch erreicht, dass ein Stamm nicht zwei, sondern eine grössere Zahl von Ästen abgibt, und zwar nimmt deren Zahl auf der arteriellen Seite nach den Kapillaren hin zu; am grössten ist die Teilungszahl beim Übergang der kleinsten Arterien in die Kapillaren; beispielsweise gibt im Darm die letzte Arterie 45, in der Lunge sogar 4600 Kapillaren ab. Auch die Zunahme der Gesamtquerschnitte (Spalte 5 der Tab. 4 und 5) erfolgt in den einzelnen Reihen nicht gleichförmig, sondern ähnlich wie die Zahl der Teilungen nach den Kapillaren zu im allgemeinen in steigendem Maasse (s. die in Spalte 6 der Tabellen angegebenen Verhältniszahlen je zweier aufeinanderfolgender Gesamtquerschnitte). Die daraus sich ergebende Art der Zunahme des Gesamtquerschnitts ist in den Abb. 3 und 4 (S. 197 und 201) anschaulich dargestellt. *Wenn nun auch zugegeben werden muss, dass es sich bei den Messungen von Mall und Miller um Mittelwerte handelt, bei deren Feststellung eine gewisse Schematisierung nicht zu vermeiden ist, geht aus den Messungen doch hervor, dass die von Hess vermutete stetige Querschnittsänderung in Wirklichkeit nicht oder nicht durchweg vorhanden ist.

3. Geschwindigkeit und Sekundenvolumen. Unter Zugrundelegung einer Kapillargeschwindigkeit von 0,5 mm/Sek. erhalten wir in der Stammarterie der Darmbahn von 3 mm Durchmesser eine Geschwindigkeit von 16,8 cm/Sek. und ein Sekundenvolumen von 1,2 ccm/Sek., also recht wahrscheinliche Werte²⁾.

In der Bahn der Pulmonalis erhalten wir bei der Annahme einer Kapillargeschwindigkeit von 0,5 mm/Sek. im Stamm eine solche von 6,4 cm/Sek. Dieser Wert ist zwar sehr niedrig im Vergleich zur

1) Merkwürdigerweise ist dieser Quotient derselbe, den schon Th. Young (l. c.) seiner Aufstellung eines Schemas der Blutbahn und seiner Berechnung des Blutstromes zugrunde gelegt hat.

2) Nach J. Schmid (Pflüger's Arch. Bd. 125 S. 537) beträgt das Minutenvolumen durch 100 g Darm 20—30 ccm.

Geschwindigkeit in den grösseren Arterien der Körperbahn, erklärt sich aber daraus, dass die Pulmonalis ähnlich der Aorta eine im Vergleich zu den Ästen sehr weite Arterie²⁾ ist, und dass das System der

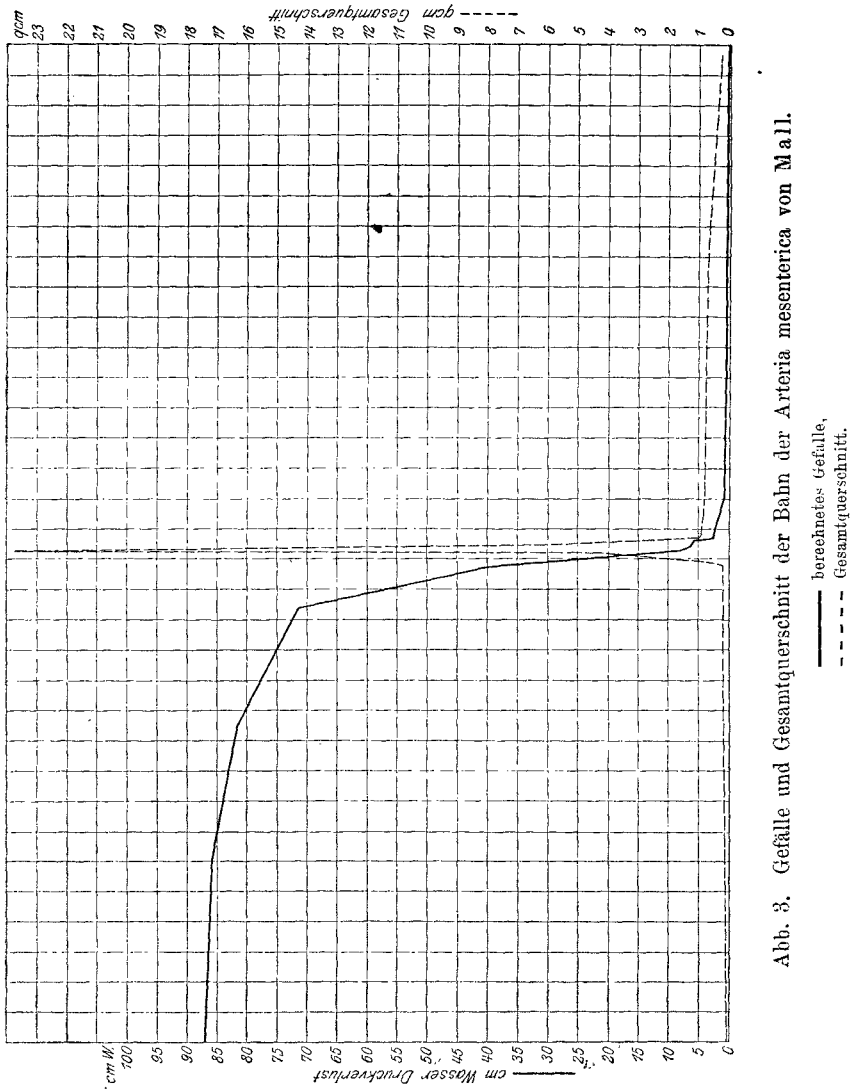


Abb. 3. Gefälle und Gesamtquerschnitt der Bahn der Arteria mesenterica von Mall.

Die Abszisse stellt die Bahnlänge dar. Die Längeneinheit der Abszissenachse entspricht 1 cm Bahnlänge.

Lungenbahn im ganzen weiter ist als das der Körperbahn (s. unten S. 200). Einen Anhaltspunkt zur Kontrolle der Messungen bietet die

²⁾ Vgl. R. Thomé, Arterien Durchmesser und Organgewicht. Pflüger's Arch. Bd. 82 S. 474. 1900.

Berechnung des Sekundenvolumens der Bahn: dieses beträgt 12 ccm; für einen Hund von $6\frac{1}{2}$ kg, der $\frac{1}{2}$ Liter Blut hat, gibt dies eine Umlaufszeit des Blutes von 42 Sekunden, ein Wert, der wahrscheinlich nur wenig kleiner ist als der mittlere bei ruhendem Tier¹⁾. Dass wir durch die Einsetzung der mittleren Geschwindigkeit des Blutstroms in den Kapillaren zu einem Werte des Gesamtstroms kommen, der dem physiologischen entspricht, erscheint mir als Beweis für die im grossen und ganzen richtige Feststellung der Dimensionen der Bahn.

4. Der Druckverlust in der Bahn der Mesenterica (Spalte 9 der Tab. 4) beträgt auf der arteriellen Seite 78,8, auf der venösen 8,1, zusammen rund 87 cm Wasser; dieser Wert ist zwar gering, aber doch nicht abnorm, wenn man bedenkt, dass in der Pfortader noch ein Druck von wenigstens 30 cm Wasser herrscht, so dass der Gesamtdruckverlust in der Bahn 117 cm Wasser beträgt. Dabei ist aber die Viskosität des Blutes sehr gering angenommen ($\eta = 0,03$); gibt man dieser den wahrscheinlicheren Wert von $\eta = 0,004$ ²⁾, so erhöht sich das Gefälle bis zur Pfortader auf 116, bis zur Cava auf 146 cm Wasser, also einen durchaus normalen Wert. Die Verteilung dieses Wertes auf die einzelnen Bahnabschnitte ist anschaulich in Abb. 3 dargestellt. Das Gefälle ist in den ersten drei Abschnitten der Bahn relativ gering, nimmt aber im vierten Abschnitt, der Arterien von etwa 140μ Durchmesser enthält, stark zu, um nach den Kapillaren zu noch steiler zu verlaufen; der Hauptdruckverlust entfällt auf das präkapillare Gebiet, in dem eine Drosselung des Stromes vor sich geht und vermutlich die hauptsächlichste Regulierung des Stromes und des Gefälles stattfindet. Die Wirkung der Vasodilatoren oder Hemmung der Konstriktoren würde dann in einer Herabsetzung oder Aufhebung der Drosselung, in einer starken Zunahme der Geschwindigkeit und einer weniger starken des Druckverbrauches bestehen, weil die Erhöhung der Geschwindigkeit nicht in gleich weiten, sondern in erweiterten Gefässen vor sich geht. In den Kapillaren selbst wird relativ wenig (ca. 4%) vom arteriellen Druck verbraucht. Dieser geringe Druckverlust ist teils der geringen Stromgeschwindigkeit, teils

1) Die mittlere Umlaufszeit beim Kaninchen ist nach den Messungen Tigerstedt's (Skand. Arch. f. Physiol. Bd. 19 S. 43. 1907) 48 Sekunden.

2) η steigt nach Hürthle (Pflüger's Arch. Bd. 82 S. 437) bei Hunden nach Fleischfütterung bis 0,05.

der geringen Länge der Kapillaren zuzuschreiben. Die Richtigkeit unserer Schlussfolgerungen steht und fällt natürlich damit, dass die von Mall angegebenen Durchmesser einem mittleren Tonus der Gefässe entsprechen.

Unter diesen Umständen ist es wichtig, unsere theoretische Vorstellung von dem in der Bahn herrschenden Gefälle mit dem experimentell gefundenen zu vergleichen, und dieser Vergleich rechtfertigt unsere Vorstellung durchaus: Nach den oben (S. 175) mitgeteilten Messungen von Bogomolez sind in einer Arterie von 0,1 mm Durchmesser bei normalem Tonus $119/133 = 89\%$, bei Hyperämie in einer weiteren Arterie (0,4 mm Durchmesser) $68/133 = 51\%$ des arteriellen Druckes verbraucht. Zwischen diesen Werten liegen die der Tabelle 4, sofern am Ende einer Arterie von 0,14 mm Durchmesser $47,5/86,8 = 55\%$, einer solchen von 0,5 mm Durchmesser $57,3/86,8 = 66\%$ des Druckes der Darmbahn verbraucht sind. Ferner soll in den Kapillaren nach Basler ein Druck von etwa 6–10 mm Hg herrschen, während er in den Darmkapillaren nach Tabelle 4 6–9 mm Hg beträgt. Unsere Berechnung stimmt also mit den experimentell gefundenen Werten in befriedigender Weise überein, wobei noch nicht ausgemacht ist, dass die Abweichungen ausschliesslich der theoretischen Berechnung zur Last fallen. Beispielsweise scheint mir die Anerkennung eines Druckverbrauches von 90% in einer Arterie von 0,1 mm Durchmesser in den Versuchen von Bogomolez nicht über allen Zweifel erhaben, da die Arterienwand bei der Durchstechung mechanisch gereizt und vermutlich in grösserer Ausdehnung zur Kontraktion gebracht wird. Immerhin können wir sagen, dass die Ergebnisse unserer Berechnung des Gefälles durchaus in den Grenzen der experimentellen Bestimmungen liegen.

Die Betrachtung der Lungenbahn (Tab. 5 S. 194) zeigt zunächst die wichtige Tatsache, dass der absolute Wert des Druckverbrauches in dieser Bahn sehr gering ist im Vergleich zur Mesenterica; er erreicht nicht ganz 10 cm Wasser (für $\eta = 0,03$). Dieser Wert ist geringer als der in der Arteria pulmonalis gemessene Druck, der zu 10–20, von Lichtheim bis 33 mm Hg angegeben wird. Die wahrscheinlichste Erklärung für diesen Unterschied zwischen dem theoretisch und dem experimentell bestimmten Druckverbrauch ist die, dass die von Miller angegebenen Gefässdurchmesser etwas zu gross sind, was sich bei der Dehnbarkeit

der Lungengefässe¹⁾ aus einem zu grossen bei der Herstellung der Präparate angewandten Injektionsdruck erklärt. Immerhin kommt der berechnete Wert dem physiologischen nahe, was wir wiederum als Beweis für die Brauchbarkeit der Messungen zum vorliegenden Zweck ansehen dürfen. Dieses Ergebnis ist von wesentlicher Bedeutung; denn es gibt Rechenschaft über den grossen Unterschied im Widerstand der Lungen- und Körperbahn, der den entsprechenden Unterschied in der Masse der rechten und linken Kammer und des Druckes in Arteria pulmonalis und Aorta zur Folge hat.

Diesen Unterschied hat zwar schon H. Campbell²⁾ auf den der Querschnitte der Arterien der Körper- und Lungenbahn zurückgeführt; doch hat er keinen Beweis für das Zutreffen seiner Annahme, insbesondere im präkapillaren Gebiet, beigebracht. Die vorliegende Berechnung des Druckverbrauches zeigt nun, dass der Unterschied im Widerstand der Körper- und Lungenbahn, wie allerdings a priori anzunehmen war, in der Weite der Bahn, insbesondere der präkapillaren Arterien liegt. Man vergleiche nur die Radien der präkapillaren Arterien des Darms, die in der 6. und 7. Reihe 15 und 11 μ betragen, mit den entsprechenden der Lunge, die 82 μ betragen, und stelle sich die vierten Potenzen dieser Zahlen vor, die für den Widerstand maassgebend sind.

Der Widerstand in den Kapillaren selbst ist nach den vorliegenden Berechnungen in der Lunge etwas grösser als im Darm (5 bzw. 3,2 cm Druckverbrauch); der Unterschied rührt daher, dass an den Lungenkapillaren der Radius etwas kleiner, die Länge aber etwas grösser angegeben ist als bei den Darmkapillaren. Ob solche Unterschiede in Wirklichkeit bestehen oder nur auf Unvollkommenheiten der Messung beruhen, mag dahingestellt bleiben; das Ergebnis unserer Berechnungen wird dadurch nicht wesentlich beeinflusst.

1) Siehe Hermann, Handb. d. Physiol. Bd. 4, I S. 273.

2) Harry Campbell, The Resistance to the blood-flow. The Journ. of Physiol. vol. 23 p. 301. 1898—1899.

„The vessels constituting the arterial half of the pulmonary segment have a larger bore than the corresponding systemic vessels. This is the great cause of the excess of systemic over pulmonary resistance.“

„This conclusion I arrived at a priori, and have since found substantiated by Ewart's work on the anatomy of the lungs. Ewart refers only to the comparatively large bore of the main trunks, but I think we may also conclude that the smaller vessels share in this peculiarity.“

Das Gefälle der Lungenbahn ist in Abb. 4 graphisch dargestellt; es ist auf der arteriellen Seite aus dem angegebenen Grunde sehr gering. Da die Drosselung des Stromes im präkapillaren Gebiet in dieser Bahn fehlt, ist auch die bekannte Tatsache verständlich, dass die Änderungen des Widerstandes hier sehr viel geringer sind als in der Körperbahn.

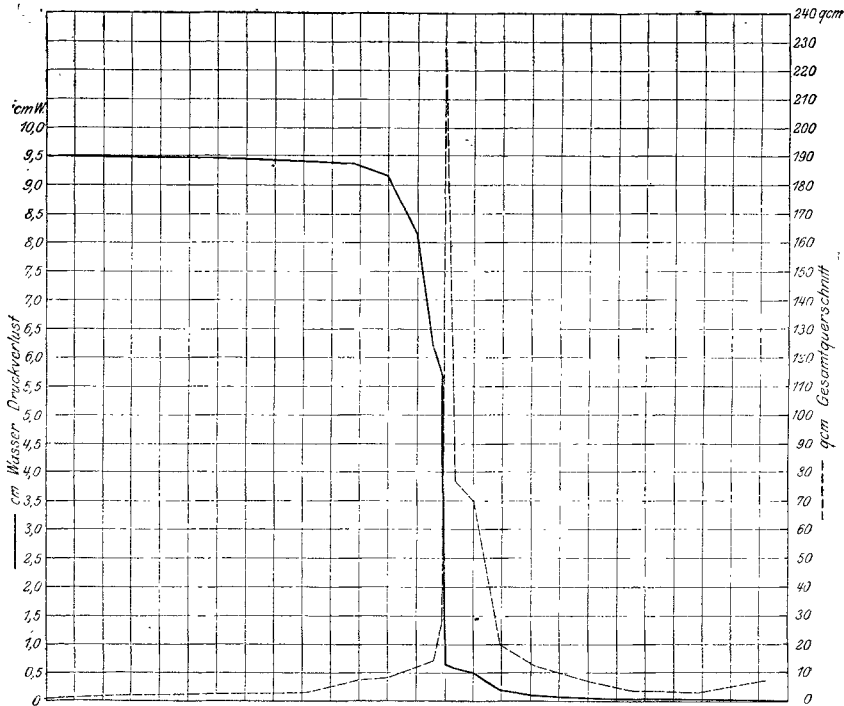


Abb. 4. Gefälle und Gesamtquerschnitt der Lungenbahn von Miller.

— berechnet Gefälle,
 - - - Gesamtquerschnitt.

Die Abszisse stellt die Bahnlänge dar. Die Längeneinheit der Abszissenachse entspricht 1 cm Bahnlänge.

5. Vergleich des Kapillarschemas mit den natürlichen Blutbahnen. Wenn man das Gefälle, so wie es der Begriff des Gefälles verlangt, auf die Längeneinheit (cm) der einzelnen Reihen der untersuchten Bahnen berechnet, so zeigt sich ein Gegensatz zwischen der künstlichen und der natürlichen Bahn. Während bei dieser das Gefälle vom Stamm nach den Kapillaren zu erheblich

steigt (s. Spalte 10 der Tab. 4 und 5), nimmt es bei der künstlichen Bahn (Tab. 2) in derselben Richtung ab. Dieser Unterschied ist in dem Bau der Bahnen, nämlich in der Art der Erweiterung in der Stromrichtung begründet. Da die Erweiterung durch die Querschnitte und die Zahl der Äste im Vergleich zum Stamm bedingt ist, muss sich die Änderung des Gefälles auf diese Faktoren zurückführen lassen, wie in folgendem gezeigt wird: Bezeichnet man mit r_1 , Q_1 , c_1 , h_1 Radius, Sekundenvolumen, Geschwindigkeit bzw. Druckverlust im Stamm, mit r_2 , Q_2 , c_2 , h_2 die entsprechenden Werte im Ast und mit n die Anzahl der Äste, so ist

$$Q_1 = r_1^2 \pi c_1 = \frac{\pi}{8\eta} \frac{r_1^4}{l} h_1; \quad Q_2 = r_2^2 \pi c_2 = \frac{\pi}{8\eta} \frac{r_2^4}{l} h_2$$

$$h_1 : h_2 = \frac{c_1}{r_1^2} : \frac{c_2}{r_2^2} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (1)$$

Teilt sich der Stamm in n -Äste, so ist

$$r_1^2 \pi c_1 = n (r_2^2 \pi c_2)$$

$$c_2 = \frac{r_1^2}{n r_2^2} (c_1 = 1)$$

$$h_1 : h_2 = \frac{1}{r_1^2} : \frac{r_1^2}{n r_2^4}.$$

Setzt man ferner $r_1 = 1$, so wird $h_1 : h_2 = 1 : \frac{1}{n \cdot r_2^4} \quad . \quad . \quad (2)$

das heisst, das Gefälle in der Richtung der Erweiterung der Strombahn wird um so grösser, je kleiner die Zahl der Äste und je kleiner der Querschnitt ist; der Einfluss des letzteren wächst im quadratischen, der der Astzahl im einfachen Verhältnis. Da nun im Kapillarschema die Einzelquerschnitte langsamer abnehmen als in den natürlichen Bahnen, so erklärt sich daraus der Unterschied im Gefälle der Bahnen; in den natürlichen ist die starke Abnahme der Querschnitte ausschlaggebend, trotz der grösseren Werte von n . In den beiden natürlichen Bahnen stossen wir übrigens auf Ausnahmen vom geschilderten Verlauf des Gefälles (s. Reihe 5 der Tab. 4 und Reihe 8 und 13 Tab. 5). Ob solche Ausnahmen in Wirklichkeit vorkommen oder auf Unvollkommenheiten der Bestimmung der Durchmesser oder auch der Zahl der Äste beruhen, lässt sich zurzeit nicht entscheiden; eine Berechnung zeigt, dass zur Beseitigung der Ausnahmen nicht unwesentliche Änderungen der Durchmesser vorgenommen werden müssten.

Kommen wir schliesslich auf die eingangs gestellte Frage zurück, ob die zur Überwindung der äusseren und inneren Reibung theoretisch erforderliche Kraft des Blutstromes von gleicher Grösse ist wie die vom Herzen aufgebrachte und an der Höhe des arteriellen Blutdruckes gemessene, so hat unsere Berechnung ergeben, dass die theoretisch erforderliche bei normalem Tonus und mittlerer Stromstärke nicht grösser ist als die experimentell bestimmte. Letztere genügt also vollständig zur Überwindung der Reibung, und es besteht keine Veranlassung, eine aktive Beteiligung der kleinen Gefässe an der zur Erhaltung des Blutstroms erforderlichen Arbeit anzunehmen.

Zusammenfassung.

Die Aufgabe, die experimentell gemessenen Kräfte des Blutstromes mit den theoretisch berechneten zu vergleichen, liess sich bis heute nicht lösen, da über das Gefälle in der arteriellen Bahn noch keine Einigkeit unter den verschiedenen Autoren erzielt werden konnte, und insbesondere die Fick'sche Messung des Gefälles in einem der Blutbahn nachgebildeten Schema von Glasröhren in Widerspruch mit den Erfahrungen des Tierexperimentes und mit der Theorie stand. Da vermutet wird, dass das Fick'sche Ergebnis auf Störungen der geradlinigen Strömung durch Wirbelbildung zurückzuführen ist, wird im ersten Teil der Abhandlung das Gefälle in einem aus Kapillarröhren hergestellten Schema untersucht. Um das Gefälle auch theoretisch nach dem Poiseuille'schen Gesetz verfolgen zu können, mussten die Dimensionen des Schemas (Zahl, Länge und Durchmesser der einzelnen Röhren) genau festgestellt werden, was die Herstellung sehr umständlich und mühsam macht. An diesem Schema wird nun das Gefälle experimentell bestimmt und theoretisch berechnet, mit dem Ergebnis, dass das Poiseuille'sche Gesetz auch auf ein System verzweigter Röhren angewandt werden darf, und dass der Hauptdruckverlust nicht auf der venösen Seite, wie im Fick'schen Schema, sondern vor den Kapillaren erfolgt. Der Unterschied gegen das Ergebnis von Fick ist auf Turbulenz der Strömung in dessen Versuch zurückzuführen.

Im zweiten Teil wird die Berechnung des Energieverbrauches an zwei Bahnen des Tierkörpers vorgenommen, deren Gefässverzweigung und Dimensionen uns durch anatomische Untersuchungen ausreichend bekannt sind: an der Bahn der Arteria mesenterica und pulmonalis

vom Hund, mit dem Ergebnis, dass die Grösse des Energieverbrauches in beiden Bahnen annähernd gleich der experimentell bestimmten ist. Der grosse Unterschied im Druckverbrauch der Körper- und Lungenbahn erklärt sich aus dem geringeren Widerstand der letzteren, und dieser ist in erster Linie durch die erheblich grösseren Querschnitte der Arterien, insbesondere im präkapillaren Gebiet, bedingt; in zweiter Linie durch die geringere Länge der Gefässe. In der Körperbahn entfällt der Hauptdruckverlust auf die präkapillaren Arterien, die bei normalem Tonus eine Drosselung des Stromes bewirken.

Da auch in den Bahnen des Tierkörpers der theoretisch berechnete Energieverbrauch mit dem experimentell bestimmten von gleicher Grösse ist, ist die Annahme einer von den kleinen Arterien am Blutstrom zu leistenden Arbeit überflüssig.

Zum Schlusse meiner Arbeit ist es mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Hürthle, für die liebenswürdige Hilfe bei der Ausführung meiner Arbeit auch an dieser Stelle meinen aufrichtigsten Dank zu sagen.
