

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Zürich.)

Die relative Überlegenheit der rhythmischen Durchströmungsart bei überlebenden Organen als Zeichen aktiver Fördertätigkeit der Arterien.

Von

Dr. Alfred Fleisch, Assistent des Instituts.

Mit 9 Textabbildungen.

(Eingegangen am 9. September 1918.)

Es ist eine heute wieder vielumstrittene Frage, ob die Arterien lediglich Leitungsröhren sind oder ob sie an der Vorwärtsbewegung des Blutes aktiven Anteil nehmen. Wegen der grundlegenden Bedeutung dieser Frage für die Lehre vom Blutkreislauf ist ihr von jeher ein starkes Interesse zugewendet worden, und zahlreich sind die Arbeiten, die sich für und wider die Auffassung einer aktiven Förderung aussprechen. Da aber trotzdem eine eindeutige Lösung nicht gelang, so ist in neuester Zeit dieses Problem von verschiedenen Autoren wiederum bearbeitet worden.

Schon von Volkmann¹⁾ wurde die sehr alte Auffassung der aktiven Arterienarbeit bei der Blutdurchströmung widerlegt. Legros und Onimus²⁾ präzisierten die Vorstellung eingehend und bezeichneten den Vorgang als eine peristaltische Kontraktion der Arterien, wie v. Bezold und Gscheidlen³⁾.

Gegen Marey⁴⁾, der die Förderung des Blutstromes durch Gefäßsysteme entschieden ablehnte, hat sich Turró⁵⁾ gewendet, der die Pulswelle nicht bloss als eine elastische, sondern als eine muskuläre

1) Volkmann, Die Hämodynamik. Kapitel XII. 1850.

2) Legros et Onimus, Recherches expérimentales sur la circulation et spécialement sur la contractilité artérielle. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. t. 5 p. 362 et 479. 1868.

3) v. Bezold und Gscheidlen, Von der Lokomotion des Blutes durch die glatten Muskeln der Gefässe. Unters. a. d. physiol. Laboratorium in Würzburg Heft 2 S. 347. 1867.

4) E. J. Marey, Physiologie médicale de la circulation du sang. Paris 1863.

5) Ramon Turró, La circulation du sang. Paris 1883. Zit. n. Mareš, Pflüger's Arch. Bd. 165 S. 361. 1916.

Bewegung der Arterie deutet. Von neueren Untersuchern wurde zur Stütze der Hypothese der aktiven Förderung häufig die Arbeit von Hamel¹⁾ herbeigezogen, welcher die Hinterbeine des Frosches mit rhythmischem und konstantem Druck durchströmte. Doch weisen Hürthle²⁾ und Hühne³⁾ mit vollem Recht darauf hin, dass diese Versuche gar nicht die Frage betreffen, ob durch die Arterien eine aktive Förderung des Blutstromes stattfindet, und dass diese Untersuchungen in unserer Frage deshalb auch gar keinen Schluss erlauben. Einen entschiedenen Vertreter hat die Hypothese der aktiven Förderung in Grützner⁴⁾ gefunden, welcher die Gefäße als akzessorische Herzen bezeichnet, die die Tätigkeit des Herzens unterstützen und nebenher die Blutverteilung besorgen. Auch von klinischer Seite wurde zu dieser Frage Stellung genommen; so ist namentlich Hasebroek⁵⁾ ein eifriger Verfechter der Hypothese der Förderung des Blutstromes durch Arterienarbeit. Diese Hypothese schien an Wahrscheinlichkeit zu gewinnen, als von Hürthle⁶⁾, C. Tigerstedt⁷⁾ und Bittorf⁸⁾ die Beobachtung gemacht wurde, dass die Arterien pulsatorisch-elektrische Ströme liefern, welche sich als Aktionsströme, hervorgerufen durch die Reaktion der Gefäßmuskulatur auf den Dehnungsreiz, deuten liessen. Hürthle betonte allerdings schon in der gleichen Arbeit, dass der Beweis für diese Deutung noch nicht erbracht sei, und nachher wurden von Hürthle⁹⁾ selbst ganz ähnliche Ströme an

1) Gust. Hamel, Die Bedeutung des Pulses für den Blutstrom. Zeitschr. f. Biol. Bd. 25 S. 474. 1889.

2) K. Hürthle, Ist eine aktive Förderung des Blutstromes durch die Arterien erwiesen? Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 147 S. 582. 1912.

3) H. Hühne, Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 165 S. 180. 1916.

4) P. Grützner, Betrachtungen über die Bedeutung der Gefäßmuskeln und ihrer Nerven. Deutsches Arch. f. klin. Med. Bd. 89 S. 132. 1906 und Münchener med. Wochenschr. 1907 S. 1802.

5) Hasebroek, Versuch einer gymnastischen Therapie der Zirkulationsströmungen auf Grund einer neuen Darstellung des Kreislaufs. Deutsches Arch. f. klin. Med. Bd. 77 S. 354. 1903. — Derselbe, Physikalisch-experimentelle Einwände gegen die sogenannte arterielle Hypertension; zugleich ein Beitrag zur Frage der aktiven Arterienbewegung. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 143 S. 519. 1912. — Derselbe, Extrakardialer Kreislauf. Jena 1914.

6) K. Hürthle, Über pulsatorisch-elektrische Erscheinung an den Arterien. Skand. Arch. f. Physiol. Bd. 29 S. 100. 1913.

7) C. Tigerstedt, Vermutliche Aktionsströme bei den Arterien. Skand. Arch. f. Physiol. Bd. 28. 1913.

8) Bittorf, Über das Elektrokardiogramm. XXX. Kongr. f. inn. Med. zu Wiesbaden 1913.

9) K. Hürthle, Über elektrische Erscheinungen bei pulsatorischer Dehnung toter Arterien. Mediz. Sektion d. schles. Gesellsch. f. vaterl. Kultur zu Breslau 4. Juli 1913.

toten Arterien beobachtet und auf die Möglichkeit von physikalisch-chemischen Ursachen dieser Ströme hingewiesen. Von Blumenfeldt ¹⁾ wurden diese Untersuchungen weitergeführt und die elektrischen Ströme bei Durchströmung von totem, organischem Material (abgetötete Arterien, Gelatineröhrchen) und überlebenden Arterien verglichen. Blumenfeldt kommt zu dem Schlusse, dass die elektrischen Ströme von überlebenden und von toten Arterien keine prinzipiellen Unterschiede zeigen. Für eine physiologische Erklärung der Gefässströme wurde kein Beweis gefunden.

Der Frage der Förderung des Blutstromes durch aktive Arterienarbeit hat Hürthle ²⁾ eine grössere Anzahl von Arbeiten gewidmet. Hürthle registrierte die Druckpulsweite und die Strompulsweite und berechnete gleichzeitig den Verlauf der Strompulsweite. Die registrierte und die berechnete Strompulsweite zeigen nun einen auffallenden Unterschied, indem die registrierten Stromstärken in der Umgebung des Gipfels der Druckkurve grösser sind als die berechneten, in den übrigen Abschnitten des Pulses aber kleiner. Dieses Anwachsen des Strompulses über den berechneten Wert hinaus bezeichnet Hürthle als „systolische Schwellung“. Während unter Adrenalinwirkung die systolische Schwellung grösser wird, erfolgt eine Verkleinerung oder vollständige Beseitigung der systolischen Schwellung nach Lähmung der Gefässe. Diese systolische Schwellung könnte nun zweifellos ein Ausdruck der aktiven Arterienarbeit sein; Hürthle selbst findet aber kein entscheidendes Kriterium für die absolute Annahme dieser Erklärungsmöglichkeit.

Gegen die Auslegung der systolischen Schwellung als Symptom der aktiven Arterienarbeit wendet sich W. R. Hess ³⁾. Um die Strom-

1) E. Blumenfeldt, Experimentelle Untersuchungen über die Natur der pulsatorischen Gefässströme. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 162 S. 390. 1915.

2) K. Hürthle, Über die Beziehung zwischen Druck und Geschwindigkeit des Blutes in den Arterien. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 147 S. 525. 1912. — Derselbe, Ist eine aktive Förderung des Blutstromes durch die Arterien erwiesen? Ebenda Bd. 147 S. 582. 1912. — Derselbe, Untersuchungen über die Frage einer Förderung des Blutstromes durch die Arterien. Ebenda Bd. 162 S. 301. 1915. — Derselbe, Die Analyse der Druck- und Strompulse. Ebenda Bd. 162 S. 304. 1915. — Derselbe, Analyse der arteriellen Druck- und Stromkurve des Hundes. Ebenda Bd. 162 S. 322. 1915. — Derselbe, Über die Änderung der Strompulse unter dem Einfluss vasokonstriktorischer Mittel. Ebenda Bd. 162 S. 338. 1915. — Derselbe, Der Strompuls nach Lähmung der Gefässe. Ebenda Bd. 162 S. 359. 1915. — Derselbe, Zusammenfassende Betrachtungen über den Inhalt der vorhergehenden Abhandlungen. Ebenda Bd. 162 S. 413. 1915.

3) W. R. Hess, Die Arterienmuskulatur als „peripheres Herz“? Arch. f. die ges. Physiol. Bd. 163 S. 555. 1916.

pulskurve berechnen zu können, teilt Hürthle die arterielle Bahn schematisch in zwei Abschnitte: der erste, das elastische Reservoir darstellend, reicht vom Aortenanfang bis zu den kapillaren Arterien. Seinen Widerstand betrachtet Hürthle als sehr gering im Verhältnis zum zweiten Abschnitt, der das Kapillargebiet umfasst. Für diesen letzteren Teil der Bahn nimmt Hürthle an, dass der Widerstand im Verlaufe eines Pulsschlages konstant sei, und dass die Stromstärke im Kapillargebiet dem Druck proportional sei. Hess weist darauf hin, dass bei Druckerhöhung in einem elastischen Röhrensystem eine Dehnung der Wandungen und somit eine Erweiterung der Strombahn stattfindet, welche durch Widerstandsherabsetzung die Abflussverhältnisse begünstigt. Da die pulsatorischen Schwankungen der Gefässe nach der Peripherie hin immer geringer werden und schliesslich versiegen, so kann sich die Begünstigung der Strömung in der Systole um so weniger geltend machen, je weiter der Blutstrom vom Zentrum entfernt ist. Im Gegensatz zu Hürthle, der den Widerstand von Aortenanfang bis zu den kapillaren Arterien als sehr gering betrachtet und deshalb in der Rechnung vernachlässigt, schreibt Hess auf Grund von theoretischen Ableitungen¹⁾ diesem Abschnitt der arteriellen Strombahn einen nicht zu vernachlässigenden Widerstand zu, der namentlich auch wegen der erheblichen Länge der weiteren Arterien ins Gewicht fällt. Hess fasst die Kritik über die systolische Schwellung folgendermassen zusammen: „Der Umstand, dass in der Arterienbahn der Windkessel selbst Widerstandsbahn ist, scheint als Ursache mächtig genug, weitgehende Differenzen herbeizuführen mit einer Berechnung wie derjenigen von Hürthle, welche eine Trennung von Windkessel und Widerstandsbahn voraussetzt.“

In der gleichen Arbeit publiziert Hess Versuche über allfällige aktive Kontraktionsvorgänge an der lebenden Arterie. Die von O. B. Meyer²⁾, H. Full³⁾, Günther⁴⁾ und Bayliss⁵⁾ veröffentlichten Untersuchungen über spontane Kontraktion an ausgeschnittenen Arterien haben einen so trägen Verlauf, dass sie als propulsatorisch

1) W. R. Hess, Das Prinzip des kleinsten Kraftverbrauches im Dienste hämodynamischer Forschung. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1914 S. 1. — Derselbe, Über die periphere Regulierung der Blutzirkulation. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 168 S. 439. 1917.

2) O. B. Meyer, Über rhythmische Spontankontraktionen von Arterien. Zeitschr. f. Biol. Bd. 61 S. 275. — Derselbe, Über einige Eigenschaften der Gefässmuskulatur usw. Ebenda Bd. 48 S. 352.

3) H. Full, Versuche über die automatischen Bewegungen der Arterien. Zeitschr. f. Biol. Bd. 61 S. 287.

4) G. Günther, Zur Kenntnis der Spontanbewegung überlebender Arterien. Zeitschr. f. Biol. Bd. 65 S. 401.

5) W. M. Bayliss, On the local reactions of the arterial wall etc. The Journ. of physiol. vol. 28 p. 220.

wirksamer Vorgang nicht in Frage kommen. Zudem treten diese spontanen Kontraktionen nach O. B. Meyer nur bei Sauerstoffmangel auf. Hess lässt bei seinen Versuchen die Arterie in ihrem natürlichen Bett und lässt die Kontinuität der Wandung zentralwärts intakt. Die Arterie ist mit arteriellem Blut desselben Tieres gefüllt, und der Innendruck bzw. die angewandten Druckschwankungen liegen innerhalb der physiologischen Grenze. Aber trotz diesen Kautelen tritt weder bei konstantem Druck noch bei raschen Druckvariationen eine Andeutung einer Reaktion auf, und Hess kommt zu dem Schlusse, dass auch den Arterien mit sichtbaren pulsatorischen Querschnittschwankungen eine aktive Förderleistung fremd ist.

Der Frage der Förderung des Blutstromes durch Arterienarbeit hat Mareš¹⁾ eine Reihe von vorwiegend theoretischen Abhandlungen gewidmet, in welchen er die Hypothese der aktiven Arterienarbeit plausibel zu machen sucht. Ein irgendwie entscheidendes Kriterium für die Annahme der genannten Hypothese fehlt allerdings, und durch den Umstand, dass sich bekannte Erscheinungen auch durch die Annahme einer aktiven Arteriéarbeit deuten liessen, ist aber deren Existenz noch nicht wahrscheinlich gemacht.

In einer jüngsten Arbeit bringt W. R. Hess²⁾ dadurch neue Gesichtspunkte in die Beurteilung der Frage, dass er an einem Objekt, bei dem die aktive Förderung des Blutstromes durch die Gefässe ausser Zweifel steht, diesen Vorgang eingehend untersucht, zum Zwecke, die wesentlichen Merkmale des aktiven Pulses festzustellen. Die Auswertung dieser Erfahrungen spricht gegen die Förderfähigkeit der Arterien.

Die Arbeiten von Schäfer und Hühne.

Im Gegensatz zu den bis jetzt kurz berührten Arbeiten zum allgemeinen Thema des „peripheren Herzens“ beanspruchen zwei Publikationen unser besonderes Interesse, da sie sich mit derjenigen Erscheinung befassen, deren Studium wir uns hier zur Aufgabe gemacht haben; es ist dies die Tatsache, dass unter bestimmten Umständen durch das Gefässsystem überlebender Organe ein grösseres Durchflussvolumen befördert wird, wenn nicht mit konstantem, sondern mit rhythmischem Druck durchströmt wird. Die relative Überlegenheit der letzteren in bezug auf den Strömungseffekt wurde verschiedentlich

1) Franz Mareš, Der allgemeine Blutstrom und die Förderung der Blutdurchströmung der Organe durch die Tätigkeit ihres Gefässsystems. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 165 S. 159 u. 194. 1916; *ibid.* S. 337 u. 381.

2) W. R. Hess, Untersuchungen über den Antrieb des Blutstromes durch aktive Gefässpulsationen. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 173 S. 243. 1918.

als Beweis für die aktive Förderung des Blutstromes durch die Arterien betrachtet. Ziel dieser Untersuchungen ist es, darüber Orientierung zu erhalten, ob der in Frage stehenden Erscheinung tatsächlich die ihr zugemutete Beweiskraft zukommt.

In den Versuchen von Schäfer¹⁾ wurde Ringer-Lösung mit einem Zusatz von defibriertem Froschblut abwechselnd unter konstantem und rhythmischem Druck durch die Hinterbeine des Frosches geleitet, und es wurde in allen Versuchen der einwirkende Druck, das Stromvolumen, sowie die Zeit der Durchströmung gemessen. Zur Bestimmung des Mitteldruckes bei den rhythmischen Schwankungen wurden Maxima und Minima aller Pulse gemessen und daraus das Mittel gezogen, an welchem noch eine Korrektur angebracht wurde. Zur Vergleichung des rhythmischen mit dem konstanten Druck wurde von Schäfer in beiden Fällen das Durchflussvolumen bezogen auf

Druck- und Zeiteinheit, also $\frac{\text{Stromvolumen}}{\text{Mitteldruck mal Zeit}}$ berechnet und miteinander verglichen.

Schäfer fasst das Resultat seiner Versuche folgendermaassen zusammen: „Die unter konstantem und rhythmischem Druck durch die Gefässe der Hinterbeine des Frosches getriebenen Flüssigkeitsmengen sind gleich, wenn die in beiden Fällen einwirkenden Mitteldrucke gleich sind.“ In einer weiteren Arbeit, bei der die gleiche Methode verwendet wird, untersucht Schäfer den Einfluss gefässerregender Mittel (Adrenalin, Pituitrin, Digitalis) auf die bei konstantem und rhythmischem Druck durch die Hinterbeine des Frosches getriebenen Flüssigkeitsmengen und findet, dass durch Zusatz dieser gefässerregenden Mittel zur Durchströmungsflüssigkeit die Ausflussmengen bei rhythmischem Druck *et. par.* deutlich grösser werden als beim konstanten.

Ähnlich wie Schäfer macht Hühne²⁾ ebenfalls künstliche Durchströmungsversuche mit rhythmischem und konstantem Druck. Hühne betrachtet die Hinterbeine des Frosches für den Nachweis einer Förderung des Blutstromes durch die pulsatorische Tätigkeit des Gefässsystems wenig geeignet, da eine solche Förderung nicht allgemein konstant und bei allen Teilen des Gefässsystems gleich zu sein brauche, da sie dem Bedürfnis entsprechend reguliert werde. Hühne vertritt

1) Fritz Schäfer, Vergleichung der bei konstantem und rhythmischem Druck durch die Hinterbeine des Frosches getriebenen Flüssigkeitsmengen. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 151 S. 97. 1913. — Derselbe, Der Einfluss gefässerregender Mittel auf die bei konstantem und rhythmischem Druck durch die Hinterbeine des Frosches getriebenen Flüssigkeitsmengen. Ebenda Bd. 162 S. 378. 1915.

2) Hubert Hühne, Zur Frage einer Förderung des Blutstromes durch pulsatorische Tätigkeit der Blutgefässe. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 165 S. 180. 1916.

die gleiche Ansicht wie Mareš¹⁾, wenn er schreibt: „Während des Ruhezustandes reicht vielleicht die Herztriebkraft aus, um den allgemeinen Blutstrom zu unterhalten. Wird aber durch die Tätigkeit der Organe ihre Anforderung an Blutdurchströmung gesteigert, dann erst tritt vielleicht eine stärkere Förderung des Blutstromes in dem tätigen Organe durch pulsatorische Tätigkeit seines Gefässsystems ein.“ Hühne glaubt, dass eine solche Förderung bei bestimmten Säugetierorganen, welche grosse Anforderungen an die Blutdurchströmung machen, deutlicher hervortrete. Aus diesem Grunde verwirft Hühne die Hinterbeine des Frosches und verwendet frische Kaninchennieren, zum Teil auch Nieren von eben geschlachteten Schweinen. Zur künstlichen Durchströmung wird sauerstoffhaltige, körperwarmer Locke'sche Lösung verwendet. Der rhythmische Druck wird in einigen Versuchen durch Öffnen und Schliessen eines Hahnes, in anderen durch rhythmisches Zusammenpressen eines mit Ventilen versehenen Kautschukballons erzeugt. Über die Methode, wie der rhythmische mit dem konstanten Druck verglichen wurde, schreibt Hühne: „Bei rhythmischer Durchströmung wurde am Manometer des Zuleitungsrohres das Druckmaximum und das Druckminimum abgemessen und so der Mitteldruck bestimmt. Dieser Mitteldruck wurde dann bei der ununterbrochenen Durchströmung verwendet. Die Ausflussmengen wurden durch Dividierung mit dem einwirkenden Druck und mit der Zeit auf Druck- und Zeiteinheit zurückgeführt, welche Grösse bei der rhythmischen Durchströmung mit R , bei ununterbrochener Durchströmung mit K bezeichnet ist. Das Verhältnis $R:K$ stellt den Unterschied zwischen der rhythmischen und der konstanten Durchspülung zahlenmässig dar. Ist die Zahl kleiner als 1, so ist die rhythmische geringer als die konstante. In dem Maasse, als diese Zahl grösser ist als 1, überwiegt die rhythmische Durchströmung über die konstante.“

Als Resultat aller Versuche Hühne's zeigt sich eine Überlegenheit der rhythmischen Durchspülung der Säugetierniere über die konstante unter der Bedingung, dass die Niere ganz frisch und unbeschädigt ist, und dass die Niere während des Versuches warmgehalten wird.

Kritik der Versuche mit rhythmischer und konstanter Durchströmung.

Diese Überlegenheit des rhythmischen Druckes über den konstanten bei gleichen Mitteldrücken in bezug auf

1) Franz Mareš, Der allgemeine Blutstrom und die Förderung der Blutdurchströmung der Organe durch die Tätigkeit ihres Gefässsystems. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 165 S. 173—176. 1916.

das Stromvolumen wird nun von Hühne, Mareš¹⁾ und Hasebroek²⁾ zugunsten einer aktiven Beteiligung der Blutgefäße an der Förderung des Blutstromes durch die Organe gedeutet. Den gleichen Standpunkt scheint Hürthle³⁾ einzunehmen; denn anlässlich einer Kritik der Arbeit Hamel's schreibt Hürthle: „In der Tat könnte ein solcher Unterschied in der Wirkung der konstanten und rhythmischen Triebkraft wohl kaum anders gedeutet werden als durch die Annahme einer aktiven pulsatorischen Mitwirkung der Gefäße.“

Die Tatsache, dass die Überlegenheit des rhythmischen Druckes über den konstanten bei gleichen Mitteldrucken zur Begründung einer aktiven Förderung des Blutstromes durch die Arterien herangezogen wird, bedarf einer eingehenden Erörterung; denn es liegt ein prinzipieller Fehler in der Voraussetzung, dass ohne aktive Förderleistung der Arterien die Strömungsvolumina bei rhythmischem und konstantem Druck einander gleich sein sollen, sofern nur die einwirkenden Mitteldrucke und die Zeit einander gleich sind. Hürthle selbst hat die Bedingungen, unter denen solche Versuche gemacht werden müssten, angegeben, wenn er schreibt, dass unter der Voraussetzung eines unveränderlichen Widerstandes Mitteldruck und Zeit experimentell bestimmt werden müssten. Doch wird später bei den Arbeiten Schäfer's, die in Hürthle's Laboratorium entstanden sind, die Forderung eines unveränderlichen Widerstandes ausser acht gelassen. Von der Notwendigkeit eines gleichen Widerstandes der durchströmten Bahn beim Vergleich der Durchflussvolumina bei konstantem und rhythmischem Druck überzeugt uns ein Blick auf die bekannten Formeln $V_k = \frac{P_k}{W_k}$

und $V_r = \frac{P_r}{W_r}$, wobei V_k das Durchflussvolumen, P_k den Druck und W_k den Widerstand bei konstanter Durchströmung, V_r, P_r, W_r die gleichen Grössen bei rhythmischem Druck darstellen. Wenn die Zeit des einwirkenden Druckes in beiden Fällen gleich ist und ferner der mittlere rhythmische Druck P_r gleich dem konstanten Druck P_k ist, so sind die Durchflussvolumina nur dann einander gleich, wenn die Widerstände gleich gross sind. Diese Forderung nach gleichen, unveränderlichen Widerständen ist selbstverständlich. Wenn also

1) Mareš, l. c.

2) K. Hasebroek, Die Entwicklungsmechanik des Herzwachstums sowie der Hypertrophie und Dilatation des Herzens und das Problem des extrakardialen Blutkreislaufes. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 168 S. 247. 1917. (Siehe spez. S. 350.)

3) K. Hürthle, Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 147 S. 587.

ein System von Glaskapillaren abwechselnd mit konstantem und rhythmischem Druck durchströmt wird, so ist ohne weiteres klar, dass auch die Durchflussvolumina bei gleicher Zeitdauer einander gleich sind, sofern nur die Mitteldrucke in beiden Fällen dieselbe Höhe haben. Allerdings nur unter der Voraussetzung, dass das Poiseuille'sche Gesetz in diesem Fall sowohl für konstante wie rhythmische Durchströmungsart Gültigkeit hat. Nun haben wir aber bei der Durchströmung eines lebenden Organes durchaus keinen konstanten Widerstand vor uns; denn es ist bekannt und Hürthle selbst hat darauf hingewiesen, dass mit zunehmendem Druck der Widerstand durch Gefässerweiterung abnimmt. Bei der pulsatorischen Durchströmung fehlt also eine Grundbedingung für die Gleichheit der beiden Durchflussvolumina bei konstantem und rhythmischem Druck.

Nun kann hier das Argument angebracht werden, dass bei der pulsatorischen Durchströmung wohl Gefässquerschnittsschwankungen stattfinden, die den Widerstand während der Pulsation variieren lassen, dass aber der Druck in einem Zeitmoment ebensoviel über dem rhythmischen Mitteldruck wie im folgenden Zeitmoment unter denselben zu liegen komme, und dass sich somit die Gefässquerschnittsschwankungen annähernd aufheben. Ein solches gegenseitiges Kompensieren der Gefässquerschnittsschwankungen könnte aber nur dann stattfinden, wenn der Gefässquerschnitt proportional dem steigenden Druck zunehmen würde, was nicht stattfindet, und dies selbst vorausgesetzt, liesse die angeführte Argumentation immer noch nicht zu Recht bestehen, da der Widerstand keine direkte Funktion des Gefässquerschnittes ist, sondern sich mit dem Quadrat des Querschnittes verändert. Infolgedessen ist das Durchflussvolumen als reziproke Funktion des Widerstandes keine direkte, sondern eine quadratische Funktion des Querschnittes, wie aus der Poiseuille'schen Formel ersichtlich ist.

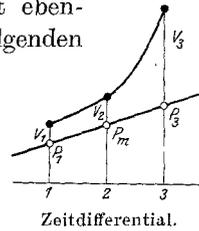


Abb. 1.

Betrachten wir im Verlauf einer Druckänderung drei verschiedene, aber gleich lange Zeitdifferenziale (Abb. 1).

Im ersten Zeitdifferential sei der herrschende Druck P_1 und das zugehörige Durchflussvolumen V_1 , im dritten Zeitdifferential sei der Druck P_3 und das Durchflussvolumen V_3 . Das zweite Zeitdifferential ist so gewählt, dass sein Druck P_m gleich dem Mittel aus den beiden Drucken im ersten und dritten Zeitdifferential ist, also $P_m = \frac{P_1 + P_3}{2}$.

Zu diesem Mitteldruck P_m gehört ein Durchflussvolumen von V_2 . Es sei die Voraussetzung zugestanden, dass sich der Querschnitt

proportional mit dem Druck verändert, dass also der Querschnitt beim Mitteldruck P_m gleich dem arithmetischen Mittel ist aus den beiden Querschnitten im ersten und dritten Differential. Weil das Durchflussvolumen eine quadratische Funktion des Querschnittes ist, entspricht das arithmetische Mittel der beiden Durchflussvolumina im ersten und dritten Differential nicht dem Durchflussvolumen V_2 , das dem Mitteldruck entspricht, sondern es ist grösser als dieses $\left(\frac{V_1 + V_3}{2} > V_2\right)$.

Diese Überlegung müssen wir auch auf die rhythmische Durchströmung anwenden.

Wir kommen somit zum Schluss, dass bei der Durchströmung einer dehnbaren Widerstandsbahn, wie es das Gefässsystem darstellt, das Durchflussvolumen bei rhythmischer Durchströmung eo ipso grösser sein muss als das Durchflussvolumen bei konstanter Durchströmung, sofern die Zeit und die Mitteldrucke einander gleich sind. Dieser Satz hat in dem Maasse Geltung, als die Dehnbarkeit der Röhrenwandungen bei der pulsatorischen Durchströmung zu Widerstandsveränderung Anlass gibt.

Dies ist der Grund, weshalb wir keiner der bis heute bekanntgegebenen Beobachtungen betreffend Überlegenheit der pulsatorischen Durchströmung irgendwelche Beweiskraft zuerkennen können zugunsten aktiver Förderleistung der Gefässwände.

Experimentelle Belege zu meiner Kritik.

Versuche an totem Material.

Die angeführte Kritik verlangt, dass es auch an einer toten, dehnbaren Widerstandsbahn, bei der eine aktive Förderung ausgeschlossen ist, gelingen muss, eine Überlegenheit des rhythmischen Druckes über den konstanten in bezug auf das Stromvolumen zu erhalten.

Zur experimentellen Nachprüfung wiederholte ich die Versuche von Schäfer und Hühne; aber anstatt einer frischen Niere wie Hühne verwendete ich eine dehnbare Widerstandsbahn aus totem Material. Diese bestand aus einem Stück eines komprimierten Schwammes, das von einer Gummimembran straff umspannt war. Auf zwei gegenüberliegenden Seiten des Schwammes waren Kanülen in die Gummimembran eingebunden, so dass der zugeführte Flüssigkeitsstrom die Kapillaren des Schwammes passieren musste, um auf der anderen Seite abfliessen zu können. Diese tote Widerstandsbahn stimmt mit derjenigen der überlebenden Niere in folgenden Eigenschaften überein: Der zugeführte Flüssigkeitsstrom muss in beiden

Fällen eine Summe von engsten Kapillaren durchfließen, welche dem Strömen der Flüssigkeit den Widerstand entgegensetzen; jedes Flüssigkeitsteilchen muss diesen Widerstand passieren, bevor es durch die Abflusskanüle ausfließen kann. Genau so, wie sich die zuführenden Gefäße und Kapillaren der Niere unter höherem Druck erweitern und der Gesamtwiderstand dadurch herabgesetzt wird, so erweitern sich die Kapillaren des Schwammes unter höherem Druck. Nur darin besteht ein Unterschied, dass die Gefäße des überlebenden Organes selbst elastisch sind und sich nach Aufhören des hohen Druckes von selbst wieder kontrahieren, während die Schwammkapillaren sich nur durch Druck der gedehnten Gummikapsel verengern. Doch spielt diese Differenz für unsere Versuche keine Rolle; denn was wir von der toten Widerstandsbahn verlangen, ist, wie bei der überlebenden Niere, ein System von dehnbaren Widerstandskapillaren, deren Gesamtwiderstand durch erhöhten Druck vermindert und bei vermindertem Druck erhöht wird.

Die für diese Versuchsserie angewandte Apparatur war folgende: Aus einer Druckflasche strömt Wasser durch einen kurzen, weichen Gummischlauch in die Widerstandsbahn. Unmittelbar davor zweigt ein T-Rohr ab zum Hürthle'schen Torsionsfederanometer, das den konstanten wie den rhythmischen Druck auf dem Kymographion registriert. Die pulsatorische Durchströmung wird durch rhythmisches Öffnen und Zusammenpressen des weichen Gummischlauches vor dem Abgang der Manometerleitung ausgeführt. Der Druck wird durch komprimierten Sauerstoff erzeugt, der über der Flüssigkeit in der Reservoirflasche lastet. Um die Höhe des konstanten Druckes möglichst gleich dem Mitteldruck bei pulsatorischer Durchströmung zu machen, werden mehrere konstante Durchströmungen mit verschieden hohem Druck ausgeführt und derjenige zur Berechnung verwendet, der dem pulsatorischen Mitteldruck am nächsten kommt. Das Ausflussvolumen wird in kleinen Messzylindern aufgefangen und die Menge direkt abgelesen. Die Zeit, während welcher die Flüssigkeit in den Messzylinder fließt, wird auf der Trommel des Kymographions durch ein elektrisches Signal fixiert; auf der Trommel zeichnet ferner ein Jaquet'scher Chronograph $\frac{1}{5}$ Sekunden.

Die Bestimmung des rhythmischen Mitteldruckes aus der Druckkurvenfläche.

In der Bestimmung des pulsatorischen Mitteldruckes bin ich zur Erreichung grösserer Genauigkeit von der Methode Hühne's abgewichen, welcher den Mitteldruck lediglich aus Minimum und Maximum der Pulse bestimmte. Da dieses Vorgehen nur sehr ungenaue Werte liefert, berechnete ich den Mitteldruck aus der Fläche der Druck-

kurve, welche durch Umfahren mit dem Planimeter erhalten wird. Die mit dem Planimeter zu umfahrende Fläche ist einerseits begrenzt durch die Nulllinie des Druckes, welche der Hürthle'sche Apparat vorteilhafterweise schreibt, andererseits durch die Kurvenlinie. Der Beginn und das Ende, d. h. die Länge der Basis, der zu berechnenden Druckfläche sind durch die zwei Marken des elektrischen Signals gegeben, zwischen welchen das Ausflussvolumen aufgefangen und gemessen wurde. Durch die Zeichnung des Chronographen kann die Zeit zwischen den beiden Signalmarken bestimmt werden. Die durch das Planimeter erhaltene Druckfläche und das gemessene Ausflussvolumen werden nun auf eine Minute umgerechnet. Die gleiche Methode wird beim konstanten Druck verwendet. Auf diese Weise werden für die konstante und für die rhythmische Durchströmung folgende Daten erhalten: Ausflussvolumen pro Minute in Kubikzentimeter und Druckfläche pro Minute in Quadratzentimeter. Bei gleicher Trommelgeschwindigkeit für die rhythmische und konstante Durchströmung ist die Basis der rhythmischen und der konstanten Druckfläche gleich lang; zum Beispiel bei einer Trommelgeschwindigkeit von 60 cm in der Minute beträgt die Basis in beiden Fällen 60 cm. Die Druckfläche in Quadratzentimeter pro Minute dividiert durch die Basis in Zentimeter pro Minute ergibt die Höhe des Druckes in Zentimeter, d. h. die Grösse des Manometerauschlages in Zentimeter. Diese Druckhöhe ist für den konstanten Druck gleich dem registrierten Ausschlag des Manometers, für den rhythmischen Druck gleich dem Mitteldruck.

Da die konstante wie die rhythmische Druckfläche pro Minute die gleich lange Basis haben, so ist es gar nicht notwendig, diesen Quotient Druckfläche pro Minute dividiert durch Basis pro Minute zu bilden, sondern es können die beiden Druckflächen direkt miteinander verglichen werden. Der konstante Druck ist dann gleich dem rhythmischen Mitteldruck, wenn die beiden Druckflächen pro Minute gleichen Inhalt haben. In diesem Falle kann das minutliche Durchflussvolumen bei rhythmischer Durchströmung direkt verglichen werden mit demjenigen bei konstanter Durchströmung.

Da bei der konstanten Durchströmung immer mehrere Kurven mit verschieden hohem Druck aufgenommen sind, kann für den Vergleich des rhythmischen mit dem konstanten Durchflussvolumen derjenige konstante Druck gewählt werden, dessen Druckfläche möglichst nahe kommt der Druckfläche bei rhythmischer Durchströmung. Immerhin gelingt es im Experiment nur selten, genau gleich grosse Druckflächen zu erhalten. Deshalb muss das experimentelle Resultat noch rechnerisch reduziert, d. h. die beobachteten Durchflussvolumina auf gleiche Druckwerte bezogen werden. Diese Reduktion erreichen wir mittels Division jedes beobachteten Stromvolumens durch den zu-

gehörigen Mitteldruckwert. In dem so erhaltenen Wert haben wir das exakte Maass zum Vergleich der Strömungseffekte bei konstanter und rhythmischer Druckwirkung.

Die reduzierten Stromvolumina seien für den rhythmischen Druck mit V_r , für den konstanten mit V_k bezeichnet. Ihr Quotient $\frac{V_r}{V_k}$ gibt das Verhältnis der beiden Stromvolumina an. Ist $\frac{V_r}{V_k}$ grösser als 1, so überwiegt das Stromvolumen bei rhythmischer Durchströmung, ist dieser Quotient kleiner als 1, so überwiegt die konstante Durchströmung.

Die beschriebene Methode der Bestimmung des Mitteldruckes aus der Druckfläche ist wohl etwas komplizierter als die von Hühne und Schäfer angewandten Methoden, dafür aber exakter und entsprechend zuverlässiger.

Die Beziehung von Druck und Widerstand einer toten, dehnbaren Widerstandsbahn.

Um die auf diese Weise erhaltenen Resultate interpretieren zu können, müssen zuerst die Widerstandsverhältnisse dieses toten Organes näher festgelegt werden, insbesondere die Abhängigkeit des Widerstandes vom Druck. Die Bestimmung des Widerstandes geschieht am einfachsten aus der Beziehung von Druck und Durchflussvolumen; wir werden somit die Abhängigkeit des Durchflussvolumens vom Druck näher untersuchen und dabei im Auge behalten, dass bei konstantem Widerstand das Durchflussvolumen proportional mit dem Druck ansteigen wird. In einem Ordinaten-system, in dem der Druck als Abszisse und das Volumen als Ordinate aufgetragen ist, wird die so erhaltene Kurve des Durchflussvolumens, sofern der Widerstand konstant bleibt, eine Gerade bilden. Da von diesen Kurven des Durchflussvolumens noch häufig die Rede sein wird, bezeichne ich sie in Zukunft kurzerhand als Volumkurven. Sinkt mit steigendem Druck der Widerstand, so ergibt sich daraus ein mehr als proportionales Anwachsen der Volumkurve, die um so steiler ansteigt, je grösser die Widerstandsherabsetzung ist.

Für diesen Versuch 1 wurde die gleiche Apparatur verwendet, wie sie nachher für die Versuche mit pulsatorischer und konstanter Durchströmung der toten Widerstandsbahn in Anwendung kam. Nur war an Stelle des Hürthle'schen Manometers ein Quecksilbermanometer an die Zweigleitung angeschlossen. Das Durchflussvolumen wurde während einer bestimmten Zeit bei verschiedenen Drucken von 10 bis

120 mm Hg in einem Messzylinder aufgefangen. Der Druck ist als Abszisse, das zugehörige Durchflussvolumen ist als Ordinate aufgetragen.

Versuch 1 (Abb. 2). Durchströmung einer toten, dehnbaren Widerstandsbahn. Als Abszisse ist der Druck, als Ordinate das Durchflussvolumen aufgetragen. Bei höheren Drucken zeigt die Volumkurve ein stark überproportionales Anwachsen, welches durch Widerstandsherabsetzung bedingt ist.

Versuch 1 mit der zugehörigen Abb. 2 demonstriert diese Verhältnisse; es ist daraus das stark überproportionale Anwachsen der Volumkurve bei höheren Drucken deutlich ersichtlich. Die Volumkurve, die anfangs einer Geraden ähnlich ist, bekommt mit zunehmendem Druck einen immer steiler werdenden Verlauf als Ausdruck der immer zunehmenden Widerstandsherabsetzung. Diese Kurve gibt den Beleg dafür,

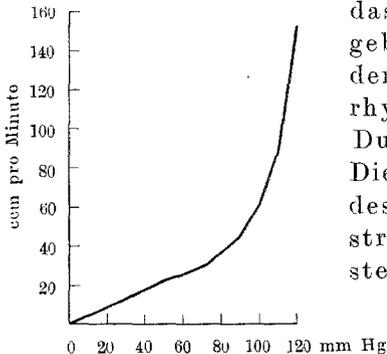


Abb. 2.

dass in diesem toten Widerstandsbahnbau derjenige Faktor vorhanden ist, der eine Überlegenheit der rhythmischen über die konstante Durchströmung verursachen muss. Dieser Faktor ist das Sinken des Widerstandes in der durchströmten Bahn als Folge des steigenden Druckes.

Es handelt sich hier vorerst nur um den experimentellen Beweis der prinzipiellen Tatsache, dass unter den geforderten Bedingungen der rhythmische Druck dem konstanten in bezug auf das Stromvolumen überlegen ist. Ob das lebende Gefäßsystem diese geforderten Bedingungen der Widerstandsbahn erfüllt, soll später untersucht werden.

Die Beziehung des konstanten und rhythmischen Strömungseffektes der toten, dehnbaren Widerstandsbahn.

Nach der oben angegebenen Methode wurden eine ganze Anzahl Durchströmungen mit rhythmischem und konstantem Druck durchgeführt. Die Art und Höhe der Pulsationen sowie die Höhe des konstanten Druckes zeigt Abb. 3, welche zu Versuch 2 gehört.

Versuch 2 (Abb. 3). Rhythmische und konstante Durchströmung einer toten, dehnbaren Widerstandsbahn.

Die in verschiedenen Versuchen erhaltenen Werte sowie die daraus gebildeten Quotienten $\frac{V_r}{V_k}$ sind aus nachfolgender Tabelle ersichtlich.

Nr. des Versuches	Druckschwankungen in mm Hg	Druckfläche pro Minute in qcm	Ausflussvolumen V pro Minute in ccm	V pro Minute dividiert durch Druckfläche pro Minute	$\frac{V_r}{V_k}$
2 {	Rhythm. 23—108	59	98,5	1,67 = V_r	} 1,67
	Konst. 66	64	64	1,0 = V_k	
3 {	Rhythm. 21—104	53,4	72,4	1,35 = V_r	} 1,53
	Konst. 54	49,0	43,2	0,88 = V_k	
4 {	Rhythm. 2—91	30,9	42,0	1,36 = V_r	} 2,01
	Konst. 39,5	32,4	21,8	0,67 = V_k	
5 {	Rhythm. 52—104	72,6	86,8	1,29 = V_r	} 0,94
	Konst. 90	67,5	90,6	1,345 = V_k	

Aus Versuch 2, 3 und 4 und einer Reihe anderer, hier nicht aufgeführter Versuche ist klar ersichtlich, dass die rhythmische

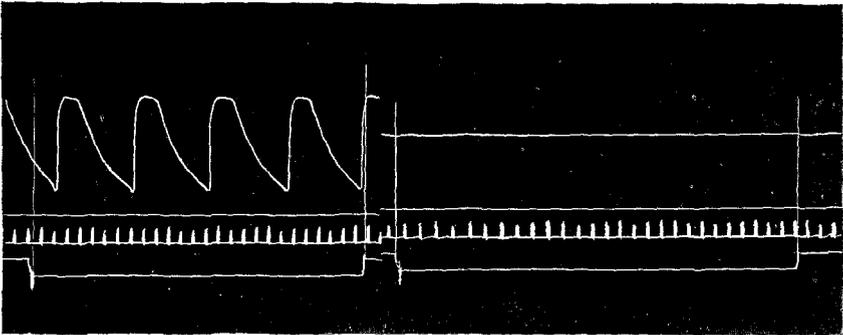


Abb. 3.

Durchströmung bei Zeit- und Druckgleichheit der konstanten überlegen ist.

Die aufgestellte theoretische Forderung, dass die rhythmische Durchströmung eines dehnbaren Widerstandes aus rein mechanischen Gründen ein grösseres Durchflussvolumen ergebe als die konstante Durchströmung, ist somit experimentell bestätigt.

Es ist hier noch auf eine auffallende Erscheinung hinzuweisen, die Versuch 5 zeigt. Hier ist nämlich der Quotient $\frac{V_r}{V_k}$ kleiner als 1; die rhythmische Durchströmungsart ist hier also unterlegen. In diesem Versuch sind die Druckschwankungen (52—104 mm Hg) geringer als in den anderen Versuchen, wodurch der konstante Druck ziemlich hoch zu liegen kommt (90 mm Hg). Bei Betrachtung dieses Abschnittes der Volumkurve von Versuch 1 (Abb. 2) sollte man erwarten, dass wegen des überproportionalen Anwachsens der Volumkurve auch Ver-

such 5 eine Überlegenheit der rhythmischen Durchströmung geben sollte. Die gleiche Beobachtung machte ich in folgendem Versuch:

Versuch 6: Durchströmung eines dünnen, sehr dehnbaren Schlauches (Ventilschlauch). Die in gleicher Weise wie in Versuch 1 (Abb. 2) aufgestellte Volumkurve ergibt ebenfalls ein überproportionales Ansteigen des Volumens über den Druck. Allerdings ist die Überproportionalität hier nicht so stark wie in Versuch 1. Die rhythmische und konstante

Durchströmung ergibt einen Quotienten $\frac{V_r}{V_k}$, der meistens kleiner ist als 1, im besten Falle gleich 1.

Genau die gleiche Erscheinung ergab sich mir auch bei Durchströmung lebender Organe, wie auch Hühne die gleiche Beobachtung machte, ohne sie allerdings näher zu analysieren. Es scheint also bei der rhythmischen Durchströmung ganz allgemein ein bis jetzt unberücksichtigter Faktor mit im Spiele zu sein, welcher der Überlegenheit der rhythmischen Durchströmungsart unter Umständen so stark entgegenwirkt, dass die konstante Durchströmung die Oberhand erlangt. Welcher Art dieser hemmende Faktor ist, bedarf einer gesonderten Untersuchung, die nicht zu dieser Arbeit gehört. Wahrscheinlich spielt die Turbulenz, für welche bei der pulsatorischen Durchströmung in erhöhtem Maasse Gelegenheit geboten ist, eine Rolle. Nicht zu übersehen ist ferner der Arbeitsverlust, der bei Dehnung und Kontraktion von elastischen Körpern infolge der sogenannten Hysteresis auftritt.

Jedenfalls ergeben unsere Beobachtungen, dass die Überlegenheit der rhythmischen Durchströmungsart an ausgiebige Druckschwankungen gebunden ist.

Die Beziehung zwischen Druck und Durchflussvolumen bei Durchströmung der überlebenden Kaninchenniere.

Wir haben bis anhin klargelegt, dass die Überlegenheit des rhythmischen Druckes lediglich als Folge des überproportionalen Anwachsens des Durchflussvolumens bei steigendem Druck erscheint, also eine mechanische Folge der dehnbaren Widerstandsbahn ist. Das Gefäßsystem einer überlebenden Niere stellt ebenfalls eine dehnbare Widerstandsbahn dar; der rhythmische Druck wird also, so erwarten wir, dem konstanten ebenfalls überlegen sein! Es hängt dies davon ab, ob die Widerstandsherabsetzung bei Druckanstieg ausgiebig genug ist. Darüber unterrichtet uns der Verlauf der Volumkurve, wie sie für die tote Widerstandsbahn aufgestellt wurde.

Um aus dieser Versuchsreihe direkte Schlüsse auf die Versuche Hühne's ziehen zu können, verwendete ich, wie Hühne, vorwiegend Nieren von eben getöteten Kaninchen. Die einfache Technik bei

dieser Versuchsserie war folgende: Aus einem Druckgefäß strömte sauerstoffgesättigte Ringer-Lösung durch eine Heizspirale mit Blasenfänger direkt in die Niere, die während des ganzen Versuches in körperwarmer Ringer-Lösung eingetaucht war. Der gewünschte Druck wurde durch eine Sauerstoffbombe mit feinem Reduzierventil hergestellt unter Kontrolle eines Quecksilbermanometers, das kurz vor der Arterienkanüle abzweigte. Das zu jedem Druck gehörige Durchflussvolumen wurde durch Auffangen des Abflusses aus der Venenkanüle in einem kleinen Messzylinder direkt gemessen. Die Durchströmungszeit dauerte jeweils 30 Sekunden bis 1 Minute. In den folgenden Kurven ist der Druck in Millimeter Quecksilber als Abszisse, das zugehörige Durchflussvolumen in Kubikzentimeter pro Minute als Ordinate aufgezeichnet.

Versuch 7 (Abb. 4). Durchströmung einer frischen Kaninchenniere mit sauerstoffgesättigter Ringer-Lösung. Als Abszisse ist der Druck in Millimeter Hg, als Ordinate das Durchflussvolumen in Kubikzentimeter pro

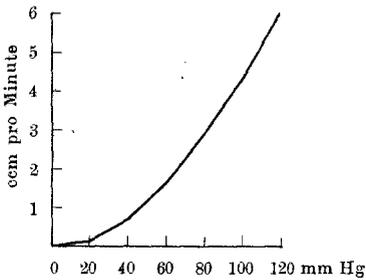


Abb. 4.

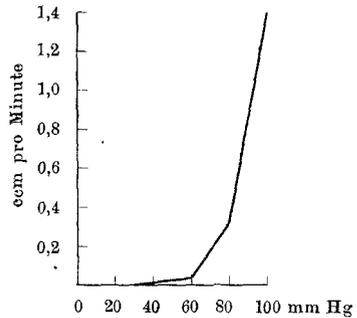


Abb. 5.

Minute aufgetragen. Die immer steiler anwachsende Kurve demonstriert das stark überproportionale Anwachsen des Durchflussvolumens über den zugehörigen Druck.

Versuch 8 (Abb. 5). Durchströmung einer frischen Kaninchenniere mit Rinderblut. Als Abszisse ist der Druck in Millimeter Hg, als Ordinate das Durchflussvolumen in Kubikzentimeter pro Minute aufgetragen. Hier ist das überproportionale Ansteigen der Volumkurve ein sehr akzentuiertes. Das Durchflussvolumen bei einem Druck von 30 mm Hg ist gleich Null, um von 60 mm Hg an ganz plötzlich emporzusechnellen.

Diese angeführten und zehn weitere gleiche Versuche stimmen sämtliche darin überein, dass das Stromvolumen durch eine frische Kaninchenniere bedeutend rascher ansteigt, als dem zugehörigen Druck entsprechen würde. Die Linie, die entsteht, wenn wir die im Ordinatensystem aufgetragenen Werte der Durchflussvolumina miteinander verbinden, ist eine nach rechts immer stärker ansteigende Kurve. Das sehr ausgeprägte überproportionale Ansteigen der Volumkurve in Versuch 8 (Abb. 5) bei Durchströmung mit Blut ist zweifellos durch die korpuskulären Elemente des Blutes bedingt,

welche die bei niederem Druck nicht genügend entfalteteten Kapillaren überhaupt nicht mehr passieren können.

Die Durchströmung einer frischen Kaninchenniere ergibt also dieselben Erscheinungen, wie wir sie bei dem Organ aus totem Material gefunden haben, nämlich eine starke Widerstandsherabsetzung bei steigenden Drucken. Diese Widerstandsherabsetzung wurde oben als derjenige Faktor festgelegt, durch welchen die Überlegenheit des rhythmischen über den konstanten Druck bedingt ist. Die rhythmische Durchströmung einer frischen Niere muss also aus diesen rein mechanischen Gründen der konstanten überlegen sein.

Noch eine andere interessante Beobachtung hat diese Versuchsserie geliefert, die eine Erklärung abgibt, warum die rhythmische Überlegenheit in den Versuchen von Hühne nur bei ganz frischen Nieren auftrat und immer mehr verschwand, je länger das Organ aus dem Körper entfernt war. Diese Beobachtung demonstriert auf das auffälligste Versuch 9 (Abb. 6).

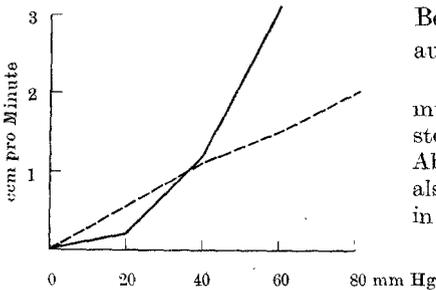


Abb. 6.

Versuch 9 (Abb. 6). Durchströmung einer Kaninchenniere mit sauerstoffgesättigter Ringer-Lösung. Als Abszisse ist der Druck in Millimeter Hg, als Ordinate das Durchflussvolumen in Kubikzentimeter pro Minute aufgetragen. Die ausgezogene Kurve ist die Volumkurve der ganz frischen Niere, die gestrichelte Linie die Volumkurve der gleichen Niere, aber 1 Stunde später.

Die Volumkurve der frischen Niere (ausgezogene Linie) zeigt das bekannte, immer stärker werdende Aufsteigen nach rechts als Ausdruck einer Widerstandsherabsetzung bei zunehmendem Druck. Ganz anders sieht die Volumkurve aus eine Stunde, nachdem die Niere aus dem Körper entfernt ist (gestrichelte Linie). Das immer steiler werdende Ansteigen ist verschwunden, die Volumkurve hat fast ganz die Form einer Geraden. Dieses Verhalten wurde in sämtlichen Versuchen beobachtet, allerdings nicht immer so auffallend, wie in Versuch 9. Es erklärt, warum frische Nieren die Überlegenheit der rhythmischen Durchströmungsart ergeben, bei älteren Nieren aber diese Überlegenheit immer mehr schwindet, bis schliesslich der konstante Druck überlegen ist. Ob der Grund für dieses Verhalten in einer verminderten Gefässelastizität der älteren Niere oder in dem bei künstlicher Durchströmung mit Ringer-Lösung auftretenden Ödem zu suchen ist, bleibe dahingestellt.

Diese sämtlichen Versuche haben gezeigt, dass bei langsamem Druck-

anstieg im Verlauf von einigen Minuten das Durchflussvolumen weit stärker anwächst, als dem Druck entsprechen würde. Diese Erscheinung kann sicher nicht auf eine aktive Förderung des Flüssigkeitsstromes durch die Gefäße bezogen werden, da die Durchströmung bei konstantem Druck durchgeführt wurde und bei den Druckerhöhungen immer zuerst einige Sekunden gewartet wurde bis zur Adaptation der Gefäße an die neue Druckhöhe, bevor das Messen des Ausflussvolumens einsetzte. Der überproportionale Volumanstieg ist zweifellos durch eine progressive Widerstandsherabsetzung bei steigendem Druck bedingt, welche auf Dehnung der Gefäße durch den höheren Druck zu beziehen ist.

Die von W. R. Hess ¹⁾ festgelegte Veränderlichkeit des inneren Strömungswiderstandes bei Blut und vielen kolloidalen Lösungen fällt hier ausser Betracht, da die Durchströmung mit Ringer-Lösung ausgeführt wurde und mit dem Registrieren des Ausflussvolumens erst begonnen wurde, nachdem alles Blut aus dem Organ ausgewaschen war. Zudem ergaben verschiedene Versuche, direkt hintereinander an der gleichen Niere ausgeführt, die gleichen Resultate; es ist somit auszuschliessen, dass Spuren von Blut, die zu Beginn des Versuches noch ausgewaschen wurden, von Einfluss sein konnten. Nur in Versuch 8 kann die Inkonstanz des inneren Strömungswiderstandes eine Rolle spielen, da hier mit Blut gearbeitet wurde.

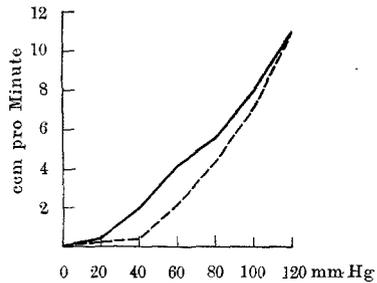


Abb. 7.

Alle aufgeführten Volumkurven wurden bei steigendem Druck hergestellt, und es wäre denkbar, dass eine Volumkurve, die mit abnehmendem Druck hergestellt ist, ein wesentlich anderes Verhalten aufweisen würde. Versuch 10 (Abb. 7) demonstriert nun zwei etwas differente Volumkurven, von welchen die eine (ausgezogene Linie) mit aufsteigendem Druck, die andere (gestrichelte Linie) mit absteigendem Druck aufgenommen wurde. Dabei zeigt sich, dass die Disproportionalität zwischen Druck und Durchflussvolumen bei absteigendem Druck noch stärker hervortritt als bei aufsteigendem Druck. Die wesentliche Tatsache ist, dass die Überproportionalität des Volumens über den Druck, welche bei aufsteigendem Druck festgestellt wurde, auch bei absteigendem Druck in Erscheinung tritt.

Versuch 10 (Abb. 7). Durchströmung einer frischen Kaninchenniere mit sauerstoffgesättigter Ringer-Lösung. Als Abszisse ist der Druck in

1) W. R. Hess, Gehorcht das Blut dem allgemeinen Strömungsgesetz der Flüssigkeiten? Arch. f. d. ges. Physiöl. Bd. 162 S. 187. 1915.

Millimeter Hg, als Ordinate das Durchflussvolumen in Kubikzentimeter pro Minute aufgetragen. Die ausgezogene Linie ist die Volumkurve bei langsam ansteigendem, die gestrichelte die Volumkurve bei langsam absteigendem Druck.

Diese Versuchsserie hat ergeben, dass bei Durchströmung einer überlebenden Niere mit langsam ansteigenden Drucken das Durchflussvolumen bedeutend rascher ansteigt, als dem Druck entsprechen würde, dass also eine ausgiebige Widerstandsherabsetzung bei zunehmendem Druck stattfindet. Doch ist dieses Verhalten nur bei frischen überlebenden Nieren zu beobachten; je länger die Niere aus dem Organismus entfernt ist, um so mehr verschwindet dieses überproportionale Anwachsen der Volumkurve.

Bei frischen Nieren findet also bei Druckanstieg diese Widerstandsherabsetzung statt, die wir als maassgebend dafür gekennzeichnet haben, dass dadurch eine Überlegenheit der rhythmischen Durchströmungsart auftreten muss.

Die Beziehung von Durchflussvolumen und Druck beim Froschpräparat und die Veränderung dieser Beziehung durch Adrenalin.

Eine auffällige Erscheinung in den Versuchen von Schäfer ist bis jetzt noch unerwähnt geblieben, nämlich die Beobachtung Schäfer's, dass pulsatorische und konstante Durchströmung beim Frosch das gleiche Durchflussvolumen ergeben, und dass erst durch Adrenalin-zusatz zur Durchströmungsflüssigkeit der rhythmische Durchströmungseffekt grösser wird. Die Veranlassung zu diesen Untersuchungen Schäfer's war die Beobachtung Hürthle's, dass unter Adrenalin-einfluss die systolische Schwellung erhöht wird. Für diese Vergrösserung der systolischen Schwellung unter Adrenalineinfluss hat Hürthle keine physikalische Grundlage gefunden, und er nimmt deshalb eine physiologische Ursache als möglich an, welche vielleicht in einem aktiven Eingreifen der Arterienwand in Form einer peristaltischen Welle bestehe, die entweder durch systolische Energieentwicklung oder systolische Herabsetzung des Widerstandes wirken könne. Die gleiche Auffassung vertritt Schäfer, wenn er in der Zusammenfassung schreibt, dass eine Erklärung der fördernden Wirkung des Pulses bei Anwendung von gefässerregenden Mitteln (Adrenalin, Pituitrin, Digitalis) zurzeit nicht gegeben werden könne. Die Hypothese von der aktiven Tätigkeit der Arterien habe zwischen den beiden Möglichkeiten zu entscheiden, ob unter der Wirkung des Pulses eine Abnahme des Widerstandes in der durchströmten Bahn erfolge oder ob in den Arterien eine Kraft ausgelöst werde, welche die vom Herzen aufgebrauchte unterstützt.

Ich habe in den folgenden Experimenten nun versucht, eine Erklärung beizubringen, warum in den Versuchen Schäfer's die rhyth-

mische Durchströmungsart der konstanten nur unter Adrenalinwirkung überlegen war. Ich ging dabei in der gleichen Weise vor wie bei der Durchströmung der Niere unter konstantem Druck und stellte die Abhängigkeit des Durchflussvolumens vom Druck fest bei Durchströmung der hinteren Extremitäten des Frosches mit sauerstoffgesättigter Ringer-Lösung. Anstatt die Ausflussmenge zu messen, verwendete ich die einfachere und exaktere Methode der Registrierung der Zuflussmenge nach dem Überlaufprinzip, wie sie von mir angegeben wurde¹⁾. Die erhaltenen Werte wurden in einem Ordinaten-system aufgetragen, als Abszisse der Druck in Zentimeter Wassersäule, als Ordinate das Durchflussvolumen in Tropfen pro Minute.

Der Wert der Schäfer'schen Versuche erscheint mir von vornherein zweifelhaft, da die experimentelle Technik von Schäfer nicht einwandfrei ist. Es betrifft dies nämlich die Druckhöhe, mit der Schäfer die Hinterbeine des Frosches durchströmte, welche weit über dem maximalen Blutdruck des Frosches gelegen ist. Ich habe den Blutdruck des Frosches bestimmt durch Einbinden eines Steigrohres in den Bulbus und Werte erhalten, die sich zwischen 12 und 17 cm Blutsäule bewegen. Schäfer verwendet nun aber für seine Adrenalinversuche Mitteldrucke von 38—59 cm, und seine Maximaldrucke reichen von 51—84 cm Wassersäule. Selbstverständlich experimentiert Schäfer bei Verwendung von solch hohen Drucken nicht mehr unter physiologischen Verhältnissen, und es ist von vornherein fraglich, ob seine Resultate auf physiologische Verhältnisse übertragen werden können. Aber trotzdem verlangen seine Resultate eine nähere Erörterung, weil sie als Beleg für die aktive Förderung angeführt wurden.

Da die folgende Versuchsserie eine Erklärung bringen soll für die Versuche Schäfer's, so musste ich unter den möglichst gleichen Bedingungen experimentieren wie Schäfer; ich musste also ebenfalls diese viel zu hohen Durchströmungsdrucke verwenden.

Versuch 11 (Abb. 8). Durchströmung der hinteren Extremitäten des Frosches mit steigenden Drucken. Der Druck in Zentimeter Wasser ist als Abszisse, das Durchflussvolumen in Tropfen pro Minute als Ordinate aufgetragen. Die ausgezogene Linie ist die Volumkurve bei Durchströmung mit sauerstoffgesättigter Ringer-Lösung. Die gestrichelte Linie ist die Volumkurve bei Zusatz von Adrenalin 1/500 000. Diese Kurve proportional vergrößert ergibt die punktierte Kurve.

Abb. 8 (Versuch 11) gibt die Volumkurven wieder, die erhalten wurden bei Durchströmung ohne Adrenalin (ausgezogene Kurve) und mit Adrenalinzusatz von 1/500 000 (gestrichelte Kurve). Während

1) A. Fleisch, Experimentelle Untersuchungen über die Kohlensäurewirkung auf die Blutgefäße. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 171 S. 86. 1918.

ohne Adrenalin die Volumkurve ein ziemlich proportionales Ansteigen aufweist, ändert sich dieses Verhalten bei Adrenalinzusatz zur Durchströmungsflüssigkeit. Hier wird das Durchflussvolumen einmal in toto geringer, aber von dieser Verminderung

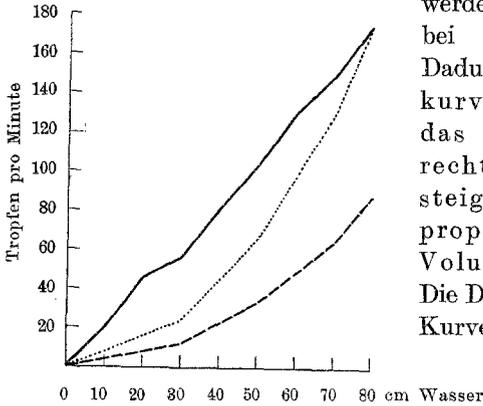


Abb. 8.

werden namentlich die Volumina bei kleinen Drucken betroffen. Dadurch bekommt die Volumkurve unter Adrenalinzusatz das Aussehen einer nach rechts immer steiler ansteigenden Kurve; das überproportionale Anwachsen der Volumkurve ist augenfällig. Die Differenz im Verlauf der beiden Kurven wird namentlich auffällig, wenn die Ordinaten der Adrenalinvolumkurve so proportional vergrößert werden, dass der höchste Punkt

derselben zusammenfällt mit dem höchsten Punkt der Volumkurve ohne Adrenalin. Diese proportional vergrößerte Adrenalinvolumkurve ist in den Abbildungen punktiert eingetragen.

Noch ausgeprägter werden diese Verhältnisse bei Verwendung von grösseren Adrenalinkonzentrationen, wie in Versuch 12 (Abb. 9), wo zur Ringer-Lösung Adrenalin 1/200000 zugesetzt war. Auch hier ist

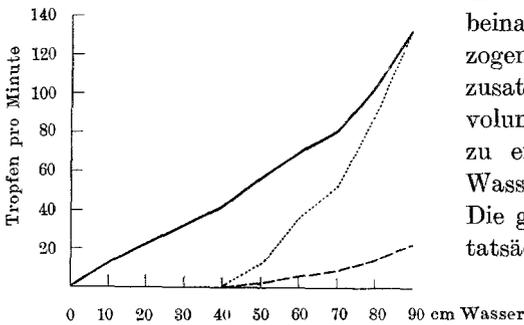


Abb. 9.

die Volumkurve ohne Adrenalin beinahe eine Gerade (ausgezogene Linie). Unter Adrenalinzusatz wird das Durchflussvolumen äusserst gering, bis zu einem Druck von 40 cm Wasser überhaupt gleich Null. Die gestrichelte Kurve gibt das tatsächliche Durchflussvolumen unter Adrenalin an, die punktierte ist die gleiche Kurve, aber proportionalvergrößert.

Versuch 12 (Abb. 9). Durchströmung der hinteren Extremitäten des Frosches mit sauerstoffgesättigter Ringer-Lösung zuerst ohne Adrenalin (ausgezogene Linie) und nachher mit Adrenalinzusatz von 1/200000 (gestrichelte Linie). Als Abszisse ist der Druck in Zentimeter Wasser, als Ordinate das Durchflussvolumen in Tropfen pro Minute aufgetragen.

Durch Adrenalin wird das Durchflussvolumen sehr gering. Die punktierte Kurve ist die proportional vergrößerte Adrenalincurve.

Von der Verwendung von noch grösseren AdrenalinKonzentrationen, wie Schäfer, der mit einer Konzentration von 1/100000 arbeitete, musste ich Abstand nehmen, da bei meinem Präparat dadurch vollkommener Gefässverschluss hervorgerufen wurde.

Ich glaube, dass durch diese und fünf weitere übereinstimmende Versuche klargelegt sein dürfte, warum Schäfer bei Durchströmung ohne Adrenalin keine Überlegenheit des rhythmischen Druckes erzielen konnte. Die mechanischen Bedingungen, nämlich die Herabsetzung des Widerstandes bei steigendem Druck, ist in diesen Versuchen nicht erfüllt; denn die Volumkurve stellt annähernd eine Gerade dar. Ebenso klar ist, dass durch Adrenalinzusatz die rhythmische Durchströmung überlegen wird; hier ist eben die notwendige mechanische Bedingung erfüllt: der Widerstand wird durch Druckerhöhung vermindert. Diese Widerstandsherabsetzung bei Druckanstieg unter Adrenalineinfluss findet übrigens in dem Maasse nur statt bei Verwendung von hohen Drucken; bei Drucken innerhalb der physiologischen Grenzen fällt sie bedeutend geringer aus, wie aus einigen anderen, hier nicht speziell aufgeführten Versuchen hervorgeht.

Die sämtlichen aufgestellten Volumkurven beziehen sich auf relativ langsame Druckveränderungen, langsamer, als dem Ablauf der natürlichen Pulsationen entspricht. Auch bei diesen müssen Querschnittsveränderungen als Folge der Druckschwankungen analoge Konsequenzen haben. So bestimmt das aus theoretischen Gründen zum voraus abgeleitet werden kann, so muss diese Schlussfolgerung doch experimentell erhärtet werden. Wir sind damit vor eine neue Aufgabe gestellt, in welcher der Einfluss des Zeitfaktors bei Druckschwankungen auf die Widerstandsveränderungen zu untersuchen ist. Die Notwendigkeit, rasche Variationen von Druck und Stromstärke fortlaufend zu registrieren, erfordert eine spezielle Apparatur mit optischer Registrierung von Druck und Stromstärke; denn nur eine solche kann den gestellten Anforderungen vollkommen genügen. Ich werde diese Untersuchungen, die vor dem Abschluss stehen, in einer nächsten, in diesem Archiv erscheinenden Arbeit publizieren.

Zusammenfassung.

In der Einleitung wird eine kurze Übersicht über die wichtigsten Arbeiten gegeben, die das Problem der aktiven Förderung des Blutstromes durch die Arterien zum Gegenstand haben. Eingehend wird über die Publikationen von Schäfer und Hühne referiert, welche

sich mit rhythmischer und konstanter Durchströmung überlebender Organe befassen. Unter gewissen Umständen beobachteten diese Autoren eine Überlegenheit der rhythmischen Durchströmungsart, welche sie mit anderen Autoren zugunsten einer aktiven Förderleistung der Arterien deuten.

Die Berechtigung, aus der Überlegenheit des rhythmischen Druckes über den konstanten auf eine aktive Förderleistung der Arterien zu schliessen, stellen wir in Abrede; denn es liegt ein prinzipieller Fehler in der Voraussetzung, dass ohne Förderleistung der Arterien die Strömungseffekte bei rhythmischem und konstantem Druck einander gleich sein sollen. Wegen der Abhängigkeit des Durchflussvolumens vom Quadrat des Querschnittes muss bei Durchströmung einer dehnbaren Widerstandsbahn das Durchflussvolumen bei rhythmischer Durchströmung aus rein mechanischen Gründen grösser ausfallen als — *cet. par.* — das Durchflussvolumen bei konstanter Durchströmung.

Ursache für das Zustandekommen der Überlegenheit des rhythmischen Druckes ist eine Widerstandsherabsetzung der durchströmten Bahn bei Druckanstieg.

Die Richtigkeit der Kritik wird experimentell nachgewiesen an einer toten, dehnbaren Widerstandsbahn, bei welcher eine Widerstandsherabsetzung bei Druckerhöhung erfolgt. Auch hier ergibt die rhythmische Durchströmungsart ein grösseres Durchflussvolumen als die konstante, sofern Mitteldruck und Zeiten in beiden Fällen gleich sind.

Für die Bestimmung des rhythmischen Mitteldruckes wird das exaktere Verfahren angewendet, bei welchem der Mitteldruck aus der mit dem Planimeter bestimmten Fläche der Druckkurve berechnet wird.

Die Untersuchungen über die Beziehung von Druck und Durchflussvolumen bei der überlebenden Kaninchenniere ergeben, dass bei Druckanstieg das Stromvolumen rascher wächst, als dem zugehörigen Druck entsprechen würde. Es findet also eine Herabsetzung des Widerstandes bei Druckanstieg statt.

Diese Widerstandsherabsetzung bei Druckanstieg lässt sich für die hinteren Extremitäten des Frosches nur unter Adrenalinwirkung nachweisen. Dadurch lässt sich die Beobachtung Schäfer's erklären, dass nur unter Adrenalinwirkung die Überlegenheit der rhythmischen Durchströmungsart auftritt.

Aus der angeführten Überlegung und den experimentellen Resultaten kann schon jetzt mit voller Bestimmtheit die Be-

rechti gung dazu bestritten werden, die relative Überlegenheit der rhythmischen Durchströmung überlebender Organe als ein Zeichen aktiver Fördertätigkeit der Arterien anzusprechen.

Eine nächste Arbeit wird eine Erweiterung der experimentellen Belege bringen mit einer Methodik gewonnen, welche speziell gestattet, die Verhältnisse bei rasch ablaufenden Druckschwankungen zu untersuchen.