

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Graz.)

ÜBER DIE MECHANIK DES HERZSCHLAGES BEI CLADOCEREN¹. EINE ANALYSE MIT HILFE DER MIKROZEITLUPE.

Von

OTTO STORCH.

Mit 8 Textabbildungen.

(Eingegangen am 21. März 1931.)

Über die Mechanik der Herztätigkeit bei Cladoceren fehlen noch eingehendere Beobachtungen, obwohl diese Tiere infolge der Durchsichtigkeit ihres Körpers und bei der für ein Studium am lebenden Objekt günstigen Lage ihres Herzens gerade für eine solche Untersuchung recht geeignet zu sein scheinen. Daß in dieser Beziehung noch nicht mehr bekannt geworden ist, liegt offenbar daran, daß der Herzschlag mit einer ziemlichen Frequenz erfolgt. Dadurch fällt es schwer, die genaueren Veränderungen eines Herzens während einer ganzen Pulsationsdauer mit Bestimmtheit erkennen und so über die Mechanik ihrer Herztätigkeit bündige Schlüsse ziehen zu können. Ich habe es einigen mikroskopischen Zeitlupenaufnahmen, die mir gelungen sind, zu danken, daß ich unsere Kenntnisse darüber zu erweitern in der Lage bin, und will im nachfolgenden über diejenigen Punkte in Bezug auf die Herztätigkeit der Cladoceren berichten, in denen ich mit Hilfe der Mikrozeitlupenaufnahmen zu einer Klarheit gekommen bin.

Es ist bekannt, daß das Herz bei allen Cladoceren — mit einer einzigen Ausnahme (*Sida*) — tönchen- oder sackförmig ist, vorn die Aortenöffnung besitzt und seitlich mit einem Paar Ostien ausgestattet ist. Es ist das einzige Kreislauforgan, das Blut bewegt sich im Körper in Lakunen, Gefäße fehlen. Das Herz besteht aus einer zarten, bindegewebigen Membran (Intima), der im allgemeinen quer verlaufende, ringförmige Muskeln aufgelagert sind, die *Constrictores cordis*. Es existiert eine einzige genauere Beschreibung eines Cladocerenherzens, in der auch auf die Mechanik seiner Tätigkeit eingegangen wird; sie stammt von AUG. WEISMANN (1874) und betrifft das Herz von *Leptodora kindtii* (FÖCKE). Es ist leicht bei jedem Cladocerenherzen zu beobachten, daß die Zusammenziehung, die Systole, des Herzens bei geschlossenen Ostien und geöffneter

¹ Mit Unterstützung der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft.

Aortenöffnung erfolgt und so das Blut in den Vorderkörper gepreßt wird. Die Diastole dagegen vollzieht sich bei geschlossener Aortenöffnung und bei geöffneten Ostien, in dieser Phase füllt sich das Herz wieder mit Blut auf, das aus der hinteren Körperregion und aus der Schale durch die Ostien in das Herz eingesaugt wird.

Daß die Zusammenziehung des Herzens durch die Herzkonstriktoren erfolgt, ist klar. Auch der Verschlußmechanismus der vorderen Aortenöffnung ist verhältnismäßig leicht verständlich. WEISMANN hat ihn genauer bei *Leptodora* beschrieben und auch bei anderen Cladocerenherzen sind gleiche Vorrichtungen mehr oder weniger deutlich zu erkennen (siehe z. B. CLAUS 1876). Während der Diastole legt sich ein breites Blatt, das mit der dorsalen Herzwand verwachsen ist, vor die Aortenöffnung und verschließt sie. In der Systole hebt sich dieses Blatt ab und gibt die Aortenöffnung frei. Zarte Bindegewebsfäden, die an der Klappe befestigt sind, verhindern einerseits, daß die Klappe in der Diastole sich in das Herz hinein umschlägt, andererseits ein zu starkes Umschlagen nach vorn, wenn die Klappe in der Systole durch den Blutstoß vom Herzen her aufgestoßen wird.

Nicht sichergestellt ist dagegen die Art und Weise, wie die Erweiterung des Herzens durchgeführt wird. WEISMANN hat dafür besondere „Flügelmuskeln“ verantwortlich gemacht, die sich an das hintere Herzende von oben und unten her ansetzen, und noch auf eine Anzahl weiterer feiner Fäden hingewiesen, die weiter vorn an das Herz herantreten. Er hält sie für die Dilatatoren des Herzens, wenngleich er bei all diesen Bändern, wie er selbst ausdrücklich hervorhebt, eine Querstreifung nicht feststellen konnte. Bei den Konstriktoren ist dagegen, wie bekannt sein wird, eine Querstreifung leicht zu konstatieren. Schon v. BRÜCKE (1925) hat die Fraglichkeit dieser Auffassung WEISMANNs hervorgehoben. Wir werden auf diesen Punkt noch zu sprechen kommen.

Von WEISMANN sind auch die seitlichen Ostien von *Leptodora* in Bau und Funktion näher beschrieben worden und GERSCHLER (1910), der eine Nachuntersuchung am gleichen Objekt durchgeführt hat, schließt sich in allem der Darlegung WEISMANNs an. An den Ostienrändern ist danach die Herzwand saumartig nach innen geschlagen und sowohl der äußere wie auch der innere Saumrand wird von Muskelbändern eingefaßt. So entsteht ein inneres, tief gelegenes, und ein äußeres Lippenpaar. Bei chloroformierten Tieren, bei denen der Herzschlag oft stark verlangsamt ist, konnte WEISMANN beobachten, daß der Ostienverschluß in der Systole in zwei Tempi erfolgt: Zuerst Verschluß der inneren Lippen der Klappe, während die äußeren noch geöffnet bleiben, später auch Verschluß der äußeren Lippen. Der Ostienverschluß soll dabei durch Kontraktion der Lippenmuskeln erfolgen.

Einen ganz gleichen Mechanismus erblickt CLAUS (1876) in den Ostien

von *Daphnia*. Nach seiner Beschreibung sind auch hier die seitlichen Spaltöffnungen „Unterbrechungen zweier benachbarter, zu Klappen umgebildeter Muskelzellen“. Nur der Unterschied besteht gegenüber *Leptodora*, daß die Ränder der Spalte sich in eine nur schmale innere Lippe fortsetzen, während der eingeschlagene, vom inneren Lippenmuskel eingefasste Saum bei *Leptodora* ziemlich breit ist. Diese zuerst von WEISMANN ausgesprochene Auffassung der Ostienränder als Muskeln ist weiterhin allgemein in die Cladocerenliteratur übernommen worden und hat ihre prägnanteste Formulierung bei v. BRÜCKE (1925) gefunden, der von den Lippenmuskeln als von Sphinkteren spricht.

Das Objekt, das den nachfolgenden Darlegungen im besonderen vorliegt, ist leider nicht die für unsere Kenntnis des Cladocerenherzens als klassisch zu bezeichnende *Leptodora*, sondern ein verhältnismäßig selten auftretendes Cladocer; es ist *Holopedium gibberum* ZADDACH. Wie *Leptodora* ist auch *Holopedium* ein außerordentlich glasklares, durchsichtiges Tier, bei dem die strukturlose, gallertig gequollene Schale eine klare Beobachtung des Herzens erlaubt. Das Material stammt aus der Umgebung von Graz, aus einem in der Nähe von Wundschuh gelegenen Teiche.

Vom Herzen dieses Tieres wurde bei Seitenlage eine Filmaufnahme gemacht. Die dabei verwendete, von der Firma C. REICHERT, Wien, stammende mikrophotographische Apparatur ist jene, welche ich (STORCH 1929) beschrieben habe. Die Aufnahme wurde mit vertikalem Mikroskope hergestellt, das Tier lag auf einem Objektträger in einem Wassertropfen, Deckglas wurde keines verwendet. Die bei der Aufnahme verwendete Optik war REICHERT Apochromat 16 mm, Komp.-Okular IV, die damit auf dem Filmstreifen erzielte Vergrößerung eine 50fache.

Im Gegensatz zu dem früher (STORCH 1929) verwendeten ASKANIA-Hochfrequenzapparat steht mir jetzt der Rapidapparat „G.V.“ der Firma DEBRIE (Paris) zur Verfügung. Eine genauere Beschreibung meiner jetzigen verbesserten Apparatur wird an anderer Stelle erfolgen, hier sei nur zum Verständnis des nachfolgenden dieses hervorgehoben: Der Hochfrequenzapparat von DEBRIE bietet gegenüber dem von ASKANIA mannigfache Vorteile, von denen folgende die wesentlichen sind. Erstens erlaubt er bis zu 240 Aufnahmen in der Sekunde, gegenüber dem ASKANIA-Apparat, der nur 100 bis höchstens 120 Bilder in der Sekunde aufzunehmen gestattet. Ein zweiter wichtiger Vorteil desselben besteht darin, daß er auch mit einer Zeitregistrierung ausgestattet geliefert wird. Ein solcher Apparat ist der bei mir in Verwendung stehende. Die Zeitregistrierung erfolgt in der Weise, daß auf jedem Filmbilde in einer Ecke das Zifferblatt eines Chronometers mitphotographiert wird (Abb. 4). Dieses Zifferblatt zeigt 100 Teilstriche, der Zeiger wird durch einen Elektromotor rotiert, dessen Gang durch eine geeichte Stimmgabel kontrolliert wird. Der Zeiger macht fünf Umdrehungen in der Sekunde, so daß ein Teilstrich des Zifferblattes $\frac{1}{500}$ Sek. oder 2σ entspricht. Dadurch ist es nicht nur möglich, die Aufnahmefrequenz, die in jedem Teile des Filmes gedrehte Bildzahl pro Sekunde, genau festzustellen, sondern es kann so

auch die Geschwindigkeit des auf dem Filmstreifen festgehaltenen Vorganges auf das genaueste bestimmt werden. Überdies ist man damit auch in die Lage versetzt, unter Berücksichtigung des Sektorausschnittes der verwendeten Kreisblende die genaue Expositionszeit jedes Einzelbildes zu errechnen.

In der dieser Untersuchung zugrunde gelegten Filmaufnahme des Herzens von *Holopedium* sind 63 Herzschläge festgehalten. Die mittlere Dauer eines Herzschlages beträgt 222σ , in 1 Sek. erfolgen also 4,5 Pulsationen, in der Minute 270, ohne daß irgendwie in Betracht kommende Schwankungen der Dauer festgestellt werden können. Es entspricht diese Pulszahl ungefähr denjenigen, welche auch sonst bei Cladoceren registriert wurden. So gibt LEYDIG (1860) an, daß die mittlere Zahl der Herzschläge bei *Daphnia* auf 200—250 in der Minute bestimmt wurde. KNOLL (1893) stellte bei 12 Daphnien bei einer Temperatur von 20—22° C im Mittel 228 Pulsschläge, bei Grenzwerten von 188 und 289 in der Minute fest. Es mag sein, daß die etwas höhere Pulszahl bei *Holopedium* auf eine unter dem Einfluß der starken Beleuchtung hervorgerufene etwas höhere Temperatur zurückzuführen ist. Zum Vergleich seien die Daten genannt, die aus einer unter gleichen Bedingungen gemachten Aufnahme des Herzens von *Daphnia pulex* bestimmt wurden. Hier wurde die Dauer eines Pulsschlages mit 210σ festgestellt, in 1 Sek. erfolgten 4,75 Pulsschläge, in 1 Min. 285. Die Unterschiede in der Schlagfrequenz zwischen dem *Holopedium*-Herzen und dem von *Daphnia pulex* sind also unter gleichen Bedingungen fast Null.

Die Filmaufnahme erlaubt auch, die Zeitdauer der Diastole und Systole zu bestimmen. Die mittlere Dauer der Systolen beträgt 136σ , der Diastolen 86σ . Dabei wurde als Beginn der Diastole die Öffnung der Ostien, als Beginn der Systole der Verschluß der Ostien angenommen. Danach nimmt die Diastole mehr als halbmal soviel Zeit in Anspruch als die Systole, in Zahlen ausgedrückt dauert die Systole 1,58mal solange als die Diastole. Zum Vergleich seien auch noch die entsprechenden Daten für das Herz von *Daphnia pulex* nach der oben erwähnten Aufnahme genannt. Hier beträgt die mittlere Dauer der Systole $125,6 \sigma$, die der Diastole $84,5 \sigma$. Die Systole dauert also 1,49mal solange als die Diastole. Während die Diastole bei *Holopedium* und *Daphnia* ungefähr gleich lange Zeit in Anspruch nehmen, ist die Systole bei *Daphnia* von etwas kürzerer Dauer (um 10σ).

Eine solche Zeitlupenaufnahme erfolgt natürlich bei verschiedener Frequenz, anfänglich bei niederer und späterhin, durch Regulierung des Motorwiderstandes, bei allmählich steigender Frequenz. Der vorliegenden Untersuchung habe ich im besonderen die Bilder von Herzschlägen zugrundegelegt, die mit höchster, bei dieser Aufnahme in Verwendung gekommener Frequenz gekurbelt wurden. Es waren dies 165 Bilder in der Sekunde. Der volle Herzschlag umfaßt hier 38 aufeinanderfolgende Filmbilder. Die Einzelbilder sind in einem Zeitintervall von 6σ ($\frac{6}{1000}$ Sek.) aufgenommen. Die Expositionszeit betrug dabei $0,72 \sigma$ oder $\frac{1}{1400}$ Sek., die Dunkelphase, während der der Filmstreifen transportiert und zur

nächsten Aufnahme bereitgestellt wurde, $5,29 \sigma$ oder $1/187$ Sek. Diese Zahlen lassen sich leicht aus den Daten der verwendeten Kreisblende errechnen, ihr Sektorauschnitt betrug 43° . Das Verhältnis zwischen Belichtungsdauer und Dunkelphase war also $12 : 88$ oder $1 : 7\frac{1}{8}$, so daß zwischen zwei aufeinanderfolgenden Expositionen ein immerhin in Betracht kommender Zeitsprung vorhanden war. Die verhältnismäßig kurze Exposition gewährleistete scharfe photographische Bilder auch der bewegten Teile.

Das Herz von *Holopedium gibberum* ist schon vom Entdecker dieser Cladocerenart, von ZADDACH (1855), näher beschrieben worden. Seine Form steht zu der sonst bei dieser Tiergruppe üblichen im Gegensatz, sie ist nicht tonnenförmig, sondern stellt sich in Seitenansicht als ein ungefähr dreieckiges Gebilde dar. Die vordere Ecke ist abgestumpft und trägt die Aortenöffnung; diese ist in der Aufnahme nicht zu sehen (Abb. 4 und 5). Doch sei hier hervorgehoben, daß dies nur zufällig so ist, und daß bei *Holopedium* im allgemeinen nicht nur die Aortenöffnung, sondern auch deren Klappenventil am lebenden Tiere außerordentlich gut zu sehen ist, so gut wie sonst selten bei einem Cladocer. Die obere und die hintere Ecke des Herzens sind abgerundet. Auch die hintere Ecke ist in den Bildern durch darüberliegende Organe verdeckt. G. O. SARS (1865) hat darauf hingewiesen, daß die eigentümliche Form des *Holopedium*-Herzens dadurch bedingt ist, daß es im am stärksten zusammengedrückten Teile der Schale liegt. Es ist dadurch selbst seitlich stark kompreß und zeigt deshalb in Seitenansicht seine stärkste Entfaltung. Ausmessungen des aufgenommenen Herzens haben ergeben, daß seine größte Höhe, das ist die Entfernung zwischen der Mitte des Herzbodens, der dem Darne parallelaufenden Wand und der dorsalen Herzspitze bei extremer Diastole $0,196$ mm, die Länge des Herzbodens in der gleichen Phase $0,280$ mm beträgt. Um auch über den Querdurchmesser, die Dicke, Aufschluß zu bekommen, wurden Schnittpräparate untersucht und die Ausmaße einer Reihe von Herzen festgestellt. Daraus ergab sich, daß der Querdurchmesser in den verschiedenen Höhen von ziemlich gleichbleibender Dicke ist und sich Länge zur Höhe zur Dicke ungefähr wie $3 : 2 : 1$ verhalten. Grob charakterisiert, kann das *Holopedium*-Herz demnach als ein niedriges querliegendes dreiseitiges Prisma mit abgerundeten Kanten und Ecken betrachtet werden. Für das aufgenommene Herz berechnet sich der Querdurchmesser zu ungefähr $0,095$ mm. Die prismatische Gestalt des Herzens erhält sich dadurch, daß insbesondere an den Kanten und Ecken zarte Bindegewebssäden ansetzen, die es an der Körperwand befestigen. In der Mitte der Seitenwände, entsprechend der Höhe des ungefähr gleichschenkligen Dreiecks, das das Herz in Seitenansicht darstellt, liegen jederseits die Ostien (Abb. 1).

Nicht nur durch die Gestalt, auch durch die Muskulatur ist das *Holopedium*-Herz von den anderen Cladocerenherzen unterschieden. Während üblicherweise nur ein System von Konstriktoren vorhanden ist,

das aus transversalen, zu Reifen sich zusammenschließenden Bändern besteht, ist von ZADDACH (1855) für *Holopedium* noch ein zweites System von dazu normal liegenden, horizontal verlaufenden, ebenfalls zu Reifen geschlossenen Muskeln beschrieben worden, das jedoch nur in den dorsalen zwei Dritteln des Herzens entwickelt ist. Eine nähere Untersuchung sowohl des lebenden Tieres als auch von Schnittpräparaten hat jedoch gezeigt, daß dieses zweite System nicht aus der Herzwand aufliegenden Muskeln besteht, sondern daß es sich hier um Muskeltrabekel handelt, die in der Sagittalebene durch das Lumen des Herzens ziehen. Es sind gewöhnlich 4—5 Muskelbänder ausgebildet, die innen an der Vorderwand des Herzens inserieren und zu korrespondierenden

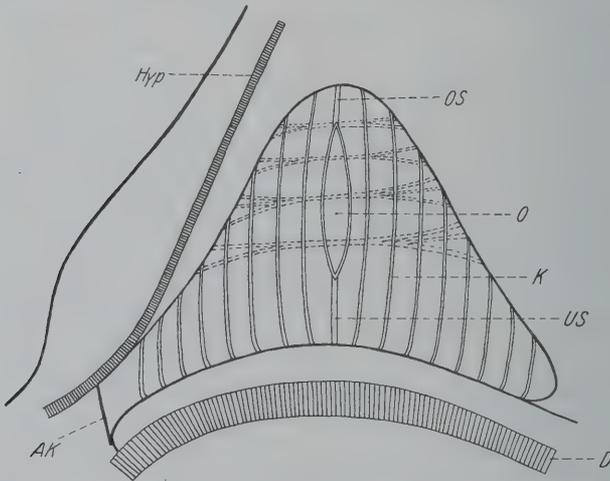


Abb. 1. Herz von *Holopedium gibberum* in Seitenansicht, etwas schematisiert. Weit fortgeschrittene Diastole. *AK* Aortenklappe, *D* dorsales Darmepithel, *Hyp* Hypodermis, *K* Konstriktoren, *O* Ostium, *OS* oberer, *US* unterer Ostiumschließmuskel.

Stellen der Hinterwand ziehen. Beide Enden dieser Muskelstreifen verzweigen sich dichotom, so daß sie in der Sagittalebene verbreiterte Ansatzstellen besitzen. Diese sagittalen Muskelzüge sind, wie die Schnittbilder erkennen lassen, von einer zusammenhängenden Bindegewebslamelle begleitet. Auch an den Filmbildern läßt sich leicht konstatieren, daß es sich in ihnen um im Inneren des Herzens verlaufende Muskelstreifen handelt, da sie auch bei geöffnetem Ostium ununterbrochen von der Herzvorderwand über die Öffnung hinweg zur Hinterwand verlaufen (Abb. 4 c und 5 a). Was die Muskelstreifen der Herzwand anbelangt, so liegen diese keineswegs so dicht beieinander, wie sie ZADDACH (1855) in seiner Abb. 3, Tafel VIII gezeichnet hat, sondern auch hier sind nur wenige Muskelbänder vorhanden, die, in verhältnismäßig weiten Abständen voneinander parallel verlaufend, der bindegewebigen Herzwand aufgelagert sind. Sowohl im rostralen Abschnitte (bis gegen das Ostium)

als auch im kaudalen Abschnitte (hinter dem Ostium) sind jederseits 7—8 Muskelstreifen ausgebildet, die jeder einer Muskelzelle entsprechen. Das Herz von *Holopedium* wie überhaupt das Cladocerenherz (man vergleiche z. B. auch die Abbildungen, die WEISMANN vom *Leptodora*-Herzen gibt), ist danach nicht ein im wesentlichen aus Muskulatur bestehendes Gebilde, sondern der hauptsächliche Formbestandteil ist die bindegewebige Wandung (sog. Intima), die nicht gerade in übermäßiger Weise mit Muskulatur versehen ist.

Wenn wir nun zu einer genaueren Darstellung dessen übergehen, was sich aus den Filmbildern über den Mechanismus der Herztätigkeit herauslesen läßt, so ist folgendes mitzuteilen: Um über die Änderungen des Herzumrisses während seiner Tätigkeit ins Klare zu kommen, habe ich die Herzkonturen mit Hilfe eines Vergrößerungsapparates bei 10facher Linearvergrößerung während der Dauer einer ganzen Pulsation nach den Filmaufnahmen nachgezeichnet. Die dabei erzielte Gesamtvergrößerung war demnach 500fach. Wenden wir uns zuerst der Beschreibung der Diastole zu, als deren Beginn das Aufspringen des Ostiums betrachtet werden kann. Diese Periode umfaßt in dem der Beobachtung zugrunde liegenden Herzschlag bis zum Ostiumverschluß 14 Einzelbilder. Bezeichnen wir die Umrißlinien des Herzdreiecks als basale (dem Darne parallel verlaufende), vordere und hintere Kontur, so zeigt sich, daß alle drei Konturen ziemlich gleich stark zurücktreten. Doch erfolgt dieses Zurücktreten nicht während der ganzen Dauer der Diastole gleichmäßig rasch, sondern nur anfangs verhältnismäßig schnell, um sich allmählich zu verlangsamen. Nur in den ersten 4 Bildern ist eine beträchtliche Verschiebung zu erkennen, in den letzten dagegen ist kaum eine wesentliche Veränderung der Herzkonturen festzustellen. Dabei mag erwähnt werden, daß die Lage des Herzens eine kleine Gesamtverschiebung nach hinten erleidet. Dies hängt damit zusammen, daß die vordere Seitenwand nahe der Körperwand lagert und deshalb im Vortreten etwas behindert ist, so daß dadurch das Herz bei der Erweiterung geringfügig nach hinten verschoben wird.

Es ist schon erwähnt worden, daß WEISMANN (für *Leptodora*) die Meinung vertreten hat, die Erweiterung des Herzens finde mit Hilfe von außen an die Herzwand ansetzenden Dilatoren statt. Nun, die Filmbilder geben keinen Anhaltspunkt für eine Stützung dieser Anschauung. Die Erweiterung des Herzens findet überall in so gleichmäßiger Weise statt, daß dabei kein von außen auf bestimmte bevorzugte Punkte (nämlich die Dilatorenansatzstellen) wirkender Zug in Betracht kommen kann. Offensichtlich ist es die Elastizität der ganzen Herzwandung, der die Erweiterung in der Diastole zuzuschreiben ist, und die vermeintlichen Dilatoren sind nichts anderes als die Aufhängebänder des Herzens.

Von besonderem Interesse während der Diastole ist das Verhalten der

Ostien. Wie schon erwähnt, besteht heute die allgemeine Anschauung, daß die Ostienlippen aus Muskelzellen bestünden und daß der Ostiumverschluß durch deren Kontraktion zustande käme. Dieser Auffassung widerspricht das Verhalten der Ostien während der Diastole. Das Öffnen erfolgt, wie wir später noch genauer hören werden, in einer kurzen Übergangsperiode zur Diastole außerordentlich rasch. Im ersten, von der Diastole festgehaltenen Filmbilde ist das Ostium schon recht weit, wenn auch noch nicht maximal geöffnet. Der Ostiumumriß entspricht dabei dem Querschnitte einer bikonvexen Linse. Gewöhnlich findet man erst im zweiten Filmbilde der Diastole das Ostium maximal geöffnet. Von da an *verengert* es sich, indem die Biegung der Ostienlippen flacher wird. Diese Verengung geht langsam vor sich und am Ende der Diastole klafft nur mehr ein ganz schmaler Spalt. Dabei ist aber hervorzuheben, daß während der Verengung das Ostium immer *höher* wird (vgl. Abb. 2 und 3). Ist schon die geschilderte Formveränderung des Ostiums während der Diastole mit der Annahme nicht in Einklang zu bringen, daß der Verschluß durch Kontraktion muskulöser Lippen zustande kommt, so schon gar nicht, daß gleichzeitig mit der Verengung die Spaltöffnung an Höhe gewinnt. Das Höherwerden kommt offenbar dadurch zustande, daß die bei weit klaffendem Ostium stark kurvig gekrümmten Lippenränder ohne jegliche Veränderung ihrer Länge sich allmählich strecken. Sie verhalten sich so wie ein federndes Stahlband, das bei Druck auf seine beiden Enden sich durchbiegt, wobei die Endpunkte einander genähert werden, und das bei Nachlassen des Druckes in seiner Biegung immer flacher wird und endlich sich durchstreckt, wobei die Enden auseinandertreten. Ob man die Lippenränder tatsächlich solchen Stahlbändern vergleichen kann, werden die weiteren Darlegungen zeigen.

Doch wollen wir erst später das Verhalten der Ostien weiter verfolgen und unter einstweiliger Übergehung des Überganges von der Diastole in die Systole, in dem der vollständige Verschluß der Ostien erfolgt, das Verhalten des Herzens in der Systole kennenlernen. Wie schon oben angegeben, sind zwei Muskelgruppen beim *Holopedium*-Herzen ausgebildet, die als Konstriktoren in Betracht kommen: die zu Reifen geschlossenen Wandmuskeln und die das Herzlumen durchsetzenden, in den dorsalen zwei Dritteln vorhandenen, eine sagittale Scheidewand bildenden Muskeltrabekel. Beide Muskelsysteme verursachen ganz selbstverständlich bei ihrer Kontraktion eine Verringerung der Herzkapazität, setzen so die im Herzen enthaltene Blutflüssigkeit unter höheren Druck und pressen sie durch die Aortenöffnung unter Öffnung der Klappe in den Vorderkörper. Doch wirken sie in verschiedener Weise. Die Wandmuskulatur bewirkt vor allem eine Verkleinerung, Zusammenziehung der beiden dreieckigen Seitenflächen des Herzens in dorsoventraler Richtung. Dadurch verliert das Herz an Höhe. Es entfernt

sich der Herzboden vom Darne und die Herzspitze und die vordere und hintere Seitenwand werden herabgedrückt, nähern sich dem Darne zu. Natürlich wird dabei auch die Wölbung der Seitenflächen flacher. Die dieses System zusammensetzenden Muskeln bestehen aus einzelnen parallel verlaufenden Muskelzellen, die links und rechts von der dorsalen zur ventralen Mittellinie des Herzens herabziehen, in gleicher Weise, wie dies auch von CLAUS für das Daphnienherz beschrieben worden ist. Auch bei *Holopedium* kann man die Kerne der Muskelzellen am lebenden Objekt beobachten, sie liegen in einer bogig verlaufenden Linie, ungefähr in der Mitte der Muskelzellen, die entsprechend den in der Höhe stark wechselnden Querschnitten des dreieckigen Herzens sehr verschieden lang sind (Abb. 1).

In ganz anderer Weise dagegen wirken die das Lumen durchsetzenden sagittalen Muskeltrabekel. Sie bringen bei ihrer Kontraktion die oberen Abschnitte der Vorder- und Hinterwand zur Näherung. Während bei voller Erschlaffung diese beiden Konturen einen ziemlich geraden Verlauf besitzen und die Herzspitze breit abgerundet erscheint, zeigen Vorder- und Hinterkontur des Herzens bei Kontraktion der Sagittalmuskeln einen konkaven Verlauf, der dorsale Abschnitt verschmälert sich in rostro-kaudaler Richtung stark und die Herzspitze läuft nun ziemlich spitz aus (Abb. 4). In diesem Kontraktionszustande macht das Herz den Eindruck, als ob die vordere Ecke, die in die Aortenöffnung ausgeht, in einen längeren gefäßförmigen Abschnitt ausliefere, und auch die hintere Ecke imponiert dann als ein kurzer, schlauchförmiger, blindgeschlossener Zipfel. Diese Sagittalmuskulatur ist offenbar eine Besonderheit von *Holopedium* unter den Cladoceren, ihre Ausbildung hängt wohl mit der diesem Tiere eigentümlichen Herzgestalt zusammen. Erst durch sie wird es möglich, den oberen Abschnitt des in der Mitte zu einer Spitze hochgezogenen Herzens auch in rostro-kaudaler Richtung zu verengern und so die Ergiebigkeit der Systole wesentlich zu erhöhen.

Ein genaueres Studium der Filmbilder zeigt, daß diese Konstriktoren nicht gleichzeitig und in gleicher Weise zur Kontraktion gelangen, sondern daß da ein Zeitgesetz vorhanden ist, welches in jeder Systole in immer wiederkehrender Weise die Abfolge der Kontraktion regelt. Zuerst beginnt sich die Wandmuskulatur zu verkürzen, aber auch die nicht gleichzeitig, sondern die ersten Muskeln, die sich verkürzen, sind die mittleren, die in der Gegend des Ostiums und parallel dazu verlaufen und die es bewirken, daß der unter dem Ostium liegende Teil des Bodens gehoben und die Herzspitze herabgedrückt wird. Die Kontraktionswelle schreitet dann von hier nach vorn und nach hinten weiter. Erst eine ziemliche Zeitspanne später, im 8. Filmbilde nach Einsetzen der Systole, also etwa 50 σ später, beginnt auch die sagittale Innenmuskulatur mit der Kontraktion, und zwar scheinbar alle Muskeln gleichzeitig und ziem-

lich kräftig, und der Erfolg davon ist, daß die Herzkuppe sich in rostrokaudaler Richtung stark verschmälert. Aber auch wenn diese Kontraktion maximal durchgeführt ist, ist die Systole noch nicht zu Ende gekommen. Als letzte Phase kann man eine Verkürzung der hintersten Wandmuskeln feststellen, wodurch der infolge der Kontraktion der Sagittalmuskeln sich ausbildende, die hintere Ecke einnehmende blindgeschlossene Zipfel verengert wird. Es mag sein — doch kann dies nicht mit Sicherheit festgestellt werden —, daß die die Wandmuskulatur betreffende Kontraktionswelle so langsam nach hinten fortschreitet, daß sie erst gegen Schluß der Systole in den hinteren Zipfel gelangt.

Aus diesen Feststellungen geht also hervor, daß der Verlauf der Systole ein ziemlich komplizierter ist. Besonders schön kommt dieser zur Anschauung, wenn man das Positive einer solchen Mikrozeitalufnahme zur Projektion bringt. Da hier 160 Bilder in der Sekunde aufgenommen wurden und bei einer normalen Positivprojektion etwa 16 Bilder in der Sekunde auf die Leinwand geworfen werden, ist man in der Lage, die Herztätigkeit bei ungefähr 10facher Verlangsamung zu beobachten. Man kann da feststellen, wie nach einer ersten, vor allem in der Herzmitte ausgesprochenen Höhenverkürzung im Anschluß daran durch Wirkung der Sagittalmuskulatur die Herzkuppe sich in ihrer Breite kontrahiert, gleichsam ausgepreßt wird und zum Schlusse noch der hintere Blindsack an die Reihe kommt. Die Regelmäßigkeit in der Kontraktionsfolge und der Umstand, daß die einzelnen Herzabschnitte wie Kuppe und hinterer Zipfel nacheinander und mehr oder weniger selbständig die Kontraktion durchführen und so allmählich das ganze Herz in den Zustand maximaler Kontraktion übergeht, rufen den Eindruck einer planmäßigen Arbeitsleistung hervor, der die Aufgabe zufällt, den Herzinhalt in möglichst ausgiebiger Weise auszupressen.

Um die eigenartige Form der Herzkontraktion auch ohne Filmprojektion so gut als möglich zur Anschauung zu bringen, sind in den Abb. 2 und 3 die Umrißkonturen einiger Systolestadien des Herzens übereinandergezeichnet. In Abb. 2 ist durch die stark ausgezogenen Konturen das letzte Diastolebild, der Zustand stärkster Erweiterung, mit schon stark verengertem und hohem Ostium wiedergegeben. Die punktierten Linien stellen den Herzumriß 4 Bilder später, nach 24σ , im Beginn der Kontraktion der Wandmuskeln dar. Man sieht, daß sich vor allem die mittleren Wandmuskeln, die in der Nähe des Ostiums liegen, kontrahieren und dadurch eine beträchtliche Erniedrigung und Verbreiterung der Herzkuppe und eine starke Eindellung der mittleren Partie des Herzbodens bewirkt haben. Die gestrichelten Linien der Abbildung geben den Herzumriß nach weiteren 10 Bildern (60σ später) wieder. Während die Höhenverkürzung der Herzmitte hier nur um geringfügiges zugenommen hat, ist eine auffällige Breitenabnahme der

Herzkuppe erfolgt, so daß nun die Seitenränder des Herzens einen ausgesprochen konkaven Verlauf aufweisen. Diese Veränderung der Herzgestalt ist offensichtlich insbesondere der Kontraktion der das Herzlumen durchsetzenden Sagittalmuskeln zuzuschreiben. In Abb. 3 sind die stark ausgezogenen Herzkonturen nur eine Kopie des letztbesprochenen Stadiums der Abb. 2. Der Zustand 8 Bilder später (48 σ), ein Bild (6 σ) vor Öffnung des Ostiums, wird durch die punktierten Linien dargestellt. Als auffallendste Veränderung ist hier die starke Kontraktion des hinteren Herzzipfels zu vermerken. So bringen diese Abbildungen die allmählich und in gesetzmäßiger Weise durchgeführte Herzkontraktion gut zur Anschauung.

Aber an dem zuletzt besprochenen Stadium (punktierte Linien der

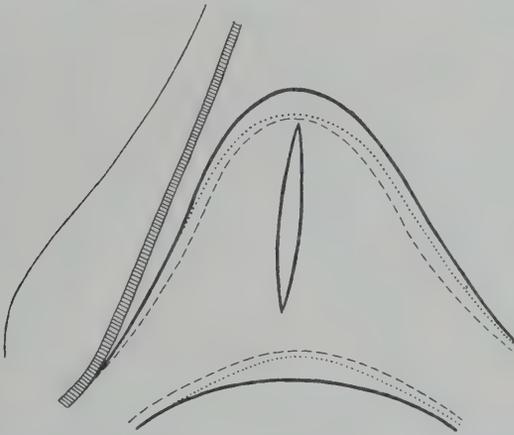


Abb. 2. *Holopedium gibberum*. Herzkumpe, nach der Filmaufnahme bei 10facher Vergrößerung (500facher Gesamtvergrößerung) gezeichnet. Im Druck auf $\frac{2}{3}$ verkleinert. — Bild 1363, Bild 1387, — — — Bild 1377.

Abb. 3) ist noch ein anderer Umstand auffällig, und zwar die hier einsetzende Erhöhung der Herzmitte. Es ist sehr wahrscheinlich, daß diese hier einstweilen nicht auf einen aktiven Vorgang, die Erschlaffung der mittleren Wandmuskeln, zurückzuführen ist, sondern eine Reaktion der kräftigen Verengung des hinteren Herzzipfels darstellt, die eine von hinten nach vorn sich fortpflanzende Drucksteigerung im Herzen zur Folge haben muß. Die geringfügige Höhenzunahme der Herzmitte wird hier wohl nur als eine passive Dehnung der mittleren Wandmuskeln infolge der Drucksteigerung aufzufassen sein. Ein genauere Vergleich der Einzelbilder und auch eine sorgfältige Beobachtung des in der Projektion einer solchen Zeitlupenaufnahme stark verlangsamten Bewegungsvorganges zeigt, daß auch in anderen Phasen des Kontraktionsvorganges solche passive, kompensatorische Dehnungen bestimmter Herzbezirke eintreten. So trifft z. B. das Umgekehrte bei Beginn der Systole zu, wenn

die Herzmitte sich stark und kräftig verkürzt; dann dehnt sich der hintere Herzzipfel etwas. Es sind dies physikalische Selbstverständlichkeiten, die nur kurz erwähnt sein mögen.

Einen Moment nach dem oben beschriebenen Stadium (Abb. 3, punktierte Linie) springt das Ostium auf. In Abb. 3 ist mit den gestrichelten Linien der Herzumriß zwei Bilder (12 σ) später dargestellt und auch das nun offene, wenn auch noch nicht maximal geöffnete Ostium eingezeichnet. Die Lippenränder sind hier noch ziemlich unscharf im Photogramm festgehalten, was darauf hindeutet, daß sie noch in Öffnungsbewegung begriffen sind (Abb. 4 b). Trotz der kurzen Expositionszeit von 0,72 σ weisen sie diese Bewegungsunschärfe auf. Ein Bild (6 σ) früher war das Ostium noch fest geschlossen (Abb. 4 a), ein

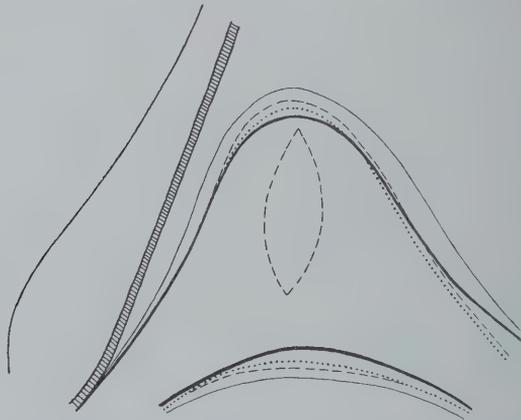


Abb. 3. *Holopedium gibberum*. Herzumrisse, wie in Abb. 2. Stark ausgezogene Linien entsprechen Bild 1377, Bild 1385, — — — Bild 1387, dünn ausgezogene Linien gleich maximale Diastole (Bild 1363).

Bild (6 σ) später ist es voll geöffnet und die Lippenränder sind scharf gezeichnet (Abb. 6 c). Noch ein zweiter Fall ist in den Filmbildern anzutreffen. Er findet sich ungefähr gleich häufig wie der eben besprochene. In diesem Falle ist die Öffnungsbewegung in ihrem ersten Beginne aufgenommen, diese geht aber so rasch vor sich, daß von dem sich öffnenden Ostium die Lippenränder völlig unscharf und in mehreren verwaschenen Konturen im Bilde festgehalten sind. Die anfängliche Öffnungsbewegung muß also außerordentlich rasch sich vollziehen, da die Bewegungsunschärfe trotz der kurzen Belichtungszeit so überaus groß ist. Im folgenden Bilde ist dann immer das Ostium weit klaffend mit scharfen Konturen abgezeichnet. Das Öffnen des Ostiums ist also tatsächlich ein ungemein rasches Aufspringen.

Durch welche Kräfte kommt es zu diesem überaus raschen Aufspringen? Das besprochene Verhalten und alles Übrige, was die Film-

aufnahme über die Ostienbewegung aufzuzeigen imstande ist und noch zu besprechen sein wird, weist eindeutig auf eine einzige Erklärungsmöglichkeit hin. Und die ist, daß die Ostienlippen mechanisch als elastische Federn anzusprechen sind, deren Ruheform nicht, wie vorläufig weiter oben angenommen wurde, in der Geradestreckung, sondern in der Durchbiegung gegeben ist. Der Beweis, der für diese Auffassung aus der Öffnungsbewegung herausgelesen werden kann, ist folgender: Schon vor der Ostienöffnung setzt, wie eben besprochen wurde, in Beantwortung der kräftigen Kontraktion des hinteren Herzzipfels eine passive Dehnung der mittleren Wandmuskeln ein, wodurch ein leichtes Höherwerden der Herzmitte bewirkt wird. Es ist nun bisher nicht erwähnt worden, daß in den beiden Ostienwinkeln, in denen die Lippen zusammenstoßen, Muskeln ansetzen, am unteren Winkel ein Muskel, der parallel mit den Wandmuskeln gegen den Herzboden, am oberen Winkel einer, der gegen die Herzspitze zieht. Diese beiden Muskeln zeichnen sich vor den übrigen Wandmuskeln dadurch aus, daß sie stärker, breiter, kräftiger sind (Abb. 1, 4 und 5). Das läßt sich sowohl am lebenden Objekt erkennen, wo sie gegenüber den anderen Wandmuskeln nicht nur durch diese Eigenschaften, sondern auch durch ihre stärkere Lichtbrechung auffällig hervortreten, als auch an den Filmbildern, wo diese beiden Muskeln gegenüber den anderen Wandmuskeln als kräftige breite Konturen sich überall hervorheben (Abb. 4 und 5). In der Systole, bei geschlossenem Ostium, zeichnen sie sich in gleich markanter Weise ab wie die geschlossenen Ostienlippen selber. Die Ansatzstelle des unteren Schließmuskels — so will ich diese Muskeln bezeichnen — am unteren Lippenwinkel ist hier (Abb. 4 a und 5 c) nur daran zu erkennen, daß er gegen das Ostium winkelig abgesetzt ist. Die Grenze dagegen zwischen Ostium und oberem Schließmuskel ist bei geschlossenem Ostium in den Filmbildern überhaupt nicht genau festzustellen, da beide in der gleichen Linie liegen und die photographische Wiedergabe von geschlossenem Ostium und Muskel keine Unterschiede aufweist (Abb. 4 a und 5 c). Diese beiden Muskeln, durch deren Kontraktion, wie wir noch hören werden, das Ostium geschlossen und geschlossen gehalten wird, sind es jetzt, die gleichzeitig mit den übrigen Wandmuskeln oder wahrscheinlich sogar einen Augenblick vor diesen in Erschlaffung übergegangen sind. Der kräftige Zug, den sie auf die federnden Ostienlippen in der Systole ausgeübt haben und wodurch sie unter Überwindung von deren elastischen Kräften ihre Streckung und damit ihren Verschuß bewerkstelligt haben, setzt aus, die elastischen Kräfte der Ostienlippen selbst werden frei, diese springen in ihre Ruhestellung zurück, biegen sich durch und geben damit die Ostienöffnung frei. Nur auf diese Weise ist die so überaus rasche Öffnung zu verstehen. Ein solcher Mechanismus bringt den großen Vorteil mit sich, daß tatsächlich mit dem Momente, wo die Dia-



stole beginnt, die Öffnung sofort durchgeführt wird und damit dem Herzen während der ganzen Dauer der Diastole ein offenes Ostium zur Verfügung steht. Nur eine gespannte Feder kann in so kurzer Zeit, wie es die Filmbilder zeigen, in ihre Ruheform zurückspringen. Und es steht damit auch im Einklang, daß im Beginne der Öffnungsbewegung, wo die Spannung noch sehr groß ist, dieses Zurückspringen so rasch erfolgt, daß bei der kurzen Expositionszeit von $\frac{1}{1400}$ Sek. kein scharfes Momentbild erhalten werden kann, wohl aber später, wenn die Öff-

Abb. 4. a-c Herz von *Holopeidum gibberum*, 3 aufeinanderfolgende, vergrößerte Bilder aus einer Mikrozeitlupenaufnahme. Frequenz 165 Bilder in der Sekunde, Expositionszeit $\frac{1}{1400}$ Sekunde. Aortenöffnung oben, hinterer Blindsack links gelegen. — In a Ostium geschlossen, in b aufspringend, Lippen unscharf, in c geöffnet. Zunahme der durch das Ostium gezogenen Herzhöhe erkennbar daran, daß der Abstand des Herzbodens vom Darmepithel in a größer ist als in c. — (In Abb. 4, 5 und 7 bedeutet ein Teilstrich des Chronometerzifferblattes 2σ , es ist zu erkennen, daß das Zeitintervall zwischen 2 Bildern 3 Teilstriche [6σ] beträgt.) Die Filmaufnahmen der Abb. 4, 5 und 7 wurden mit REICHERT Apochromat 16 mm, Komp.-Okular IV hergestellt.

nung schon zum größeren Teile vollzogen und die Spannung nur mehr gering ist (Abbild. 4 b und c).

Sind tatsächlich die Ostienlippen derartige Federn, so ist es auch verständlich, daß, wie früher dargelegt wurde, die Ostienöffnung sich während der nun einsetzenden Diastole allmählich unter Gewinnung an Höhe verengert. Wie dies zustande kommen kann, ist aus folgenden Erwägungen leicht verständlich. Sobald zu Beginn der Diastole die Konstriktoren erschlaffen, kommt die Wandungselastizität des Herzens zur Geltung und bewirkt dessen Erweiterung, damit insbesondere auch dessen Höherwerden. Der Federwirkung der Ostienlippen erwächst

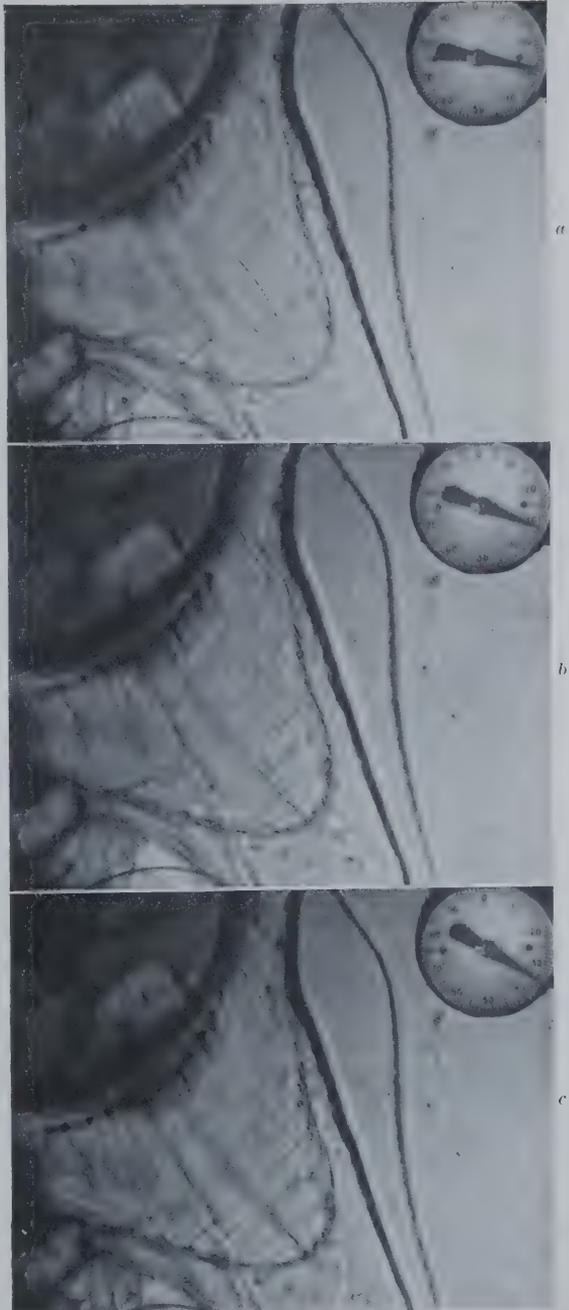


Abb. 5. a-c Herz von *Holopedium gibberum*. 3 aufeinanderfolgende, vergrößerte Bilder aus dem gleichen Filme wie Abb. 4. In a Ostium verengert und hoch, in b nur mehr ein schmaler Spalt, in c geschlossen. Daß die durch das Ostium gezogene Höhe des Herzens in c gegenüber a verkürzt ist, ist daraus zu erkennen, daß der Abstand zwischen der Mitte des Herzbodens und dem darunter liegenden Darmepithel in c größer ist als in a. Überdies ist die Herzkuppe in c niedriger und flacher als in a.

so eine stets zunehmende Gegenkraft, die es mit sich bringt, daß die stark durchgebogene Ruhestellung der Ostienlippen, damit die maximale Öffnung der Ostien aufgegeben wird und die Ostienlippen unter Annahme einer flacheren Wölbung und damit unter Verengerung der Öffnung wieder in einen Spannungszustand übergehen. Aber die Wandelastizität ist niemals so groß, daß sie einen vollständigen Verschluß der Ostien erzielen könnte (Abb. 5 a und b). Das geht vor allem daraus hervor, daß bei Tieren, die auf einem Objektträger montiert und unter Deckglas der mikroskopischen Beobachtung unterzogen werden, wenn durch Sauerstoffmangel die Herztätigkeit zu erlahmen beginnt, sich folgendes zeigt: Die Herzschläge verlangsamen sich außerordentlich und man kann beobachten, daß während der Diastole die Ostien sich nie vollständig schließen, sondern immer ein enger Spalt offenbleibt. Manchmal verharrt das Herz auch längere Zeit in einer solchen maximalen Diastole, so daß der enge Spalt des Ostiums dann sehr gut zu beobachten ist. Der feste Verschluß kommt immer erst zustande, wenn die Systole beginnt, wenn also Muskelwirkung einsetzt, und ist dann auch immer in einem kürzesten Momente vollzogen.

Das gleiche Verhalten zeigen auch die Filmbilder vom normalen Herzschlag. Wie wir gehört haben, geht die Erweiterung des Herzens in der Diastole gleichmäßig und allseits vor sich. Aber im Momente des Ostiumverschlusses läßt sich an den Bildern ein wesentliches Niedrigerwerden der Höhe des Herzdreiecks, der in den Ostienspalt fallenden Verbindungslinie von der Herzspitze zur Mitte des Herzbodens, konstatieren (Abb. 5 a—c). Die Bodenmitte hebt sich da um ein Beträchtliches vom Darne ab und auch die Spitze wird niedriger und breiter. Es ist ganz offenbar, daß dieser Effekt nur den schon erwähnten Ostien-schließmuskeln zuzuschreiben ist. Sie kontrahieren sich außerordentlich rasch und kräftig, bringen die federnden Ostienlippen zur vollständigen Streckung und damit zu vollständigem und dichtem Aneinanderlegen und im Nu ist das Ostium verschlossen. Dieser Verschluß vollzieht sich überall nach der Filmaufnahme von einem Bilde zum nächstfolgenden, also innerhalb der kurzen Zeitspanne von 6σ . Daß dieser Verschluß so rasch bewerkstelligt werden kann, ist dem Umstande zu verdanken, daß, wie sich ja aus dem früheren ergeben hat, ihm schon während der Diastole vorgearbeitet wurde. Die federnde Kraft der Ostienlippen und die elastischen Kräfte der Herzwandung sind so aufeinander abgestimmt, daß im Verlaufe der Diastole durch die Wandungselastizität der Federkraft so weit entgegengearbeitet wurde, daß nur mehr ein schmaler Spalt klafft. Aber niemals geht dieses Spiel und Gegenspiel weiter bis zu völligem Verschluß. Nur mehr ein wenig ist die Dehnung der Ostienlippen weiter zu treiben, um diesen Verschluß wirklich herbeizuführen. Dies ist aber stets den Ostienschließmuskeln überlassen, die sich als erste

in der einsetzenden Systole, oder eigentlich den anderen Konstriktoren voraus in der Übergangsperiode zur Systole kontrahieren. Diese Kontraktion muß sehr rasch und kräftig vor sich gehen, denn die durch den Muskelzug gespannten Ostienlippen, die sich bei der geringfügigen Spannung, die noch notwendig ist, sofort zusammenlegen, geraten dabei in Vibration, genau so wie eine Saite, die, durch raschen Zug in Spannung versetzt, in Vibration gerät. Das kann man daraus ersehen, daß die Verschlusslinie des Ostiums, die später in der Systole auf den Filmbildern als breiter, kräftiger, dunkler Streifen hervortritt, stets in den ersten Systolebildern ganz unscharf und nur schattenhaft erscheint (Abb. 5 c). Diese Unschärfe oder — anders ausgedrückt — dieses Vibrieren dauert überall, wie aus der Aufnahme abzulesen ist, ungefähr gleichlang, nämlich 40—50 σ . Dann erst kommen die durch die Dehnung zusammengepreßten Lippen zur Ruhe und geben ein scharfes Bild. Wenn nach der Kontraktion der Ostienschließmuskeln die der übrigen Konstriktoren einsetzt — und sie erfolgt sofort im Anschluß daran —, so wird das Herz mit verschlossenen Ostien komprimiert und die Arbeitsleistung wird von allem Anfange an zur Austreibung der Blutflüssigkeit durch die Aortenöffnung Verwendung finden können.

Zur besseren Stützung dieser Anschauung, die zuerst aus dem Studium der Herzumrisse gewonnen wurde, habe ich an den durch einen Vergrößerungsapparat erzeugten, 10mal vergrößerten Projektionsbildern des Negativs (demnach Gesamtvergrößerung 500fach) genaue Ausmessungen einiger Herzdurchmesser vorgenommen. Diese Ausmessungen sind in den Kurven (Abb. 6) wiedergegeben. Kurve 1 gibt die Höhe der Herzmitte, entsprechend dem durch das Ostium gehenden Durchmesser während einer ganzen Pulsation wieder. Kurve 2 bringt die Breitendurchmesser (normal auf das Ostium und ungefähr der Höhenmitte des Ostiums entsprechend) der Herzkuppe, wobei bei der Ausmessung fixe Bezugspunkte des *Holopedium*-Körpers zur Durchlegung der Maßlinie verwendet wurden. Kurve 3 endlich stellt die wechselnden Höhen des hinteren Herzzipfels dar, wobei wieder bestimmte Fixpunkte des Tierkörpers zur Legung der Maßlinie verwendet wurden. In Bild 1349 und 1386 springt das Ostium auf, hier ist also der Beginn der Diastole gegeben, in Bild 1364 erfolgt der Verschuß des Ostiums, es stellt den Beginn der Systole dar.

Kurve 1 zeigt folgenden Verlauf: Während der Diastole (ab 49) zuerst starke, dann allmählich sich verlangsamende Höhenzunahme der Herzmitte (von 1,71 mm bis 1,94 bis 1,96 mm). Die größte Höhe ist ungefähr in der Halbzeit der Diastole erreicht. Von Bild 57 ab (1,94 mm) ist nur mehr eine Höhenzunahme von 0,02 mm zu konstatieren (Bild 59), die in Bild 61 wieder auf 1,94 mm gesunken ist. Die Herzhöhe hält sich nun bis Bild 63. Da bei der starken Vergrößerung durch den Vergröße-

rungsapparat die Linien des Photobildes unscharf werden, sind die Ausmessungen nicht mit voller Exaktheit durchzuführen. Man kann deshalb annehmen, daß die Herzhöhe von Bild 57—63 (durch 36 σ) ungefähr stationär bleibt, während sie vorher, von Bild 49—57, also durch 48 σ , zuerst rasch und dann langsamer zugenommen hat. Auf jeden Fall zeigt dieser Teil der Kurve, was schon früher erwähnt wurde und auch die anderen Ausmessungen zeigen werden, daß während der Diastole die Herzausdehnung regelmäßig und anfangs rasch, später sich verlangsamer durchgeführt wird. Von Bild 63 zu Bild 64 jedoch erfolgt eine abrupte

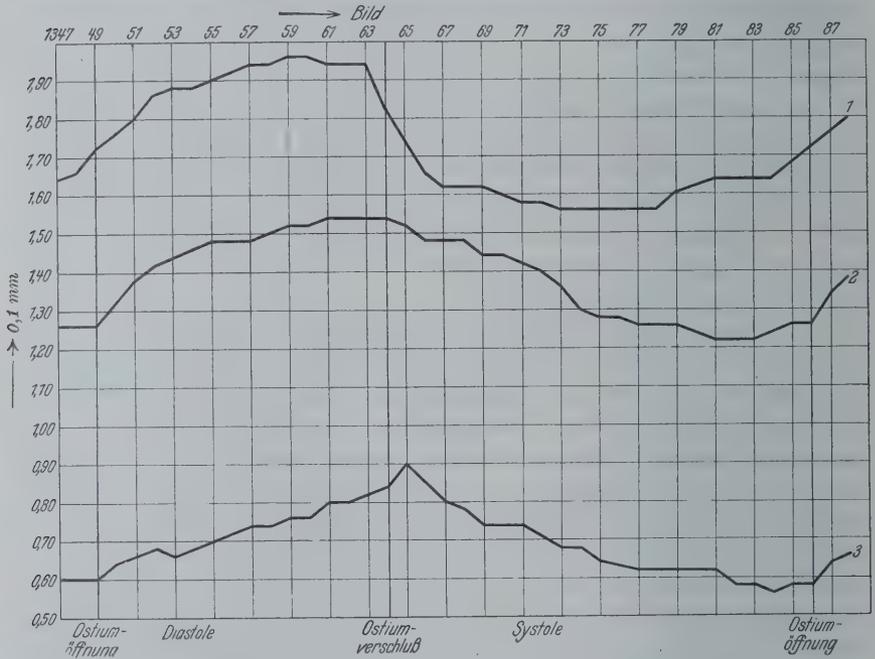


Abb. 6. Herz von *Holopedium gibberum*. Veränderungen der durch das Ostium gelegten Herzhöhe (Kurve 1), der mittleren Breite der Herzkuppe (Kurve 2) und der Höhe des hinteren Zipfels (Kurve 3) während einer ganzen Pulsation. In Bild 1349 und 1386 erfolgt Ostiumöffnung (Beginn der Diastole), in Bild 1364 Ostiumverschluß (Beginn der Systole).

und kräftige Verkürzung der Herzhöhe, sie beträgt 0,12 mm und ist in der kurzen Zeitspanne von 6 σ durchgeführt. Während in Bild 63 das Ostium noch offen ist, wenn auch nur mehr als schmaler Spalt, was, wie erwähnt, infolge der durch die Wandungselastizität verursachten Spannung der federnden Ostienlippen bewirkt wird, ist in Bild 64 das Ostium fest geschlossen. Diese plötzliche, kräftige Verkürzung der Herzhöhe, die den Ostiumverschluß durchführt, ist auf Rechnung der Kontraktion der beiden, des oberen und des unteren Ostiumschließmuskels zurückzuführen. Die kräftige Verkürzung der Herzhöhe schreitet dann noch weiter fort, aber nur durch kurze Zeit, in Bild 67, 18 σ nach dem Ostium-

verschlusse, ist die Herzhöhe auf 1,62 mm gesunken. Sie nimmt bis Bild 73, durch weitere 36 σ , nur mehr um 0,06 mm bis auf 1,56 mm ab. Dies zu einer Zeit, wo nicht einmal die halbe Dauer der Systole erreicht ist. Bis zur Wiederöffnung des Ostiums dauert es noch 78 σ .

In dieser Maximalverkürzung erhält sich aber die Herzhöhe nicht lange. Schon ab Bild 78 erfolgt eine geringfügige Erhöhung, die bis Bild 81 anhält (Zuwachs 0,08 mm). Diesen Zuwachs führe ich, wie erwähnt, auf eine passive Dehnung zurück, die im Gefolge der kräftigeren Kontraktion des hinteren Herzzipfels und der damit in Zusammenhang stehenden Steigerung des Binnendruckes stattfindet. Nun kommt es wieder zu einem Stillstande. Endlich, 2 Bilder (von Bild 84—86) vor Öffnung des Ostiums (12 σ vorher), beginnt ein kräftiger Längenzuwachs der Herzhöhe, der kontinuierlich übergeht in die im Anfange der Diastole erfolgende Höhenzunahme. Dieses Höherwerden kann wohl nur zurückgeführt werden auf die nun einsetzende Erschlaffung der beiden Ostiumschließmuskeln, denen sich entweder gleich oder wahrscheinlich in raschem Gefolge auch die nächst gelegenen Wandkonstriktoren mit Erschlaffung anschließen. Diese hier einsetzende Dilatation der Ostiumschließmuskeln bewirkt, daß die elastischen Kräfte der Ostiumlippen frei werden und diese ihre Ruhelage annehmen, die durch den durchgebogenen Zustand repräsentiert ist. Das Ostium öffnet sich demnach. Ich glaube, daß diese eigenartige Form der Kurve, die die Höhenveränderung der Herzmitte, in die das Ostium fällt, wiedergibt, in eindringlicher Weise die oben gegebene Erklärung des Öffnungs- und Schließmechanismus des Ostiums nahelegt. Kurz vor der Öffnung des Ostiums erschlaffen die Ostiumschließmuskeln und bewirken dadurch deren Öffnung, kurz vor Verschuß des Ostiums verkürzen sich die Schließmuskeln kräftig und haben so den Verschuß des Ostiums zur Folge.

Die beiden übrigen Kurven ergänzen das Bild von der Arbeitsweise des Herzens in der Systole und präzisieren die oben gegebene Darstellung. Besprechen wir zuerst Kurve 2 (Abb. 6), die die Änderungen des Breiten-durchmessers der Herzkuppe wiedergibt. Über den Diastoleteil ist wenig zu sagen. Auch hier wieder eine regelmäßige, zuerst starke, dann abnehmende Breitenzunahme, die offensichtlich allein auf die elastische Ausdehnung der Herzwandung infolge Erschlaffung der gesamten Konstriktorenmuskulatur zurückzuführen ist. Nur ist hier hervorzuheben, daß die Breitenzunahme erst mit der Öffnung des Ostiums beginnt und daß vor Verschuß des Ostiums keine Abnahme erfolgt.

Ein wieder etwas unregelmäßigeres Bild bietet der Systoleteil. Zuerst, vom Moment des Ostiumverschlusses (Bild 64) ab, findet eine allmähliche und geringfügige Breitenabnahme statt. Vom Bild 72 ab, also erst 48 σ nach Ostiumverschuß, kommt es zu einer kräftigeren Breitenverminderung, die jedoch nur von kurzer Dauer ist. Ab Bild 75 ist ein ziemlich

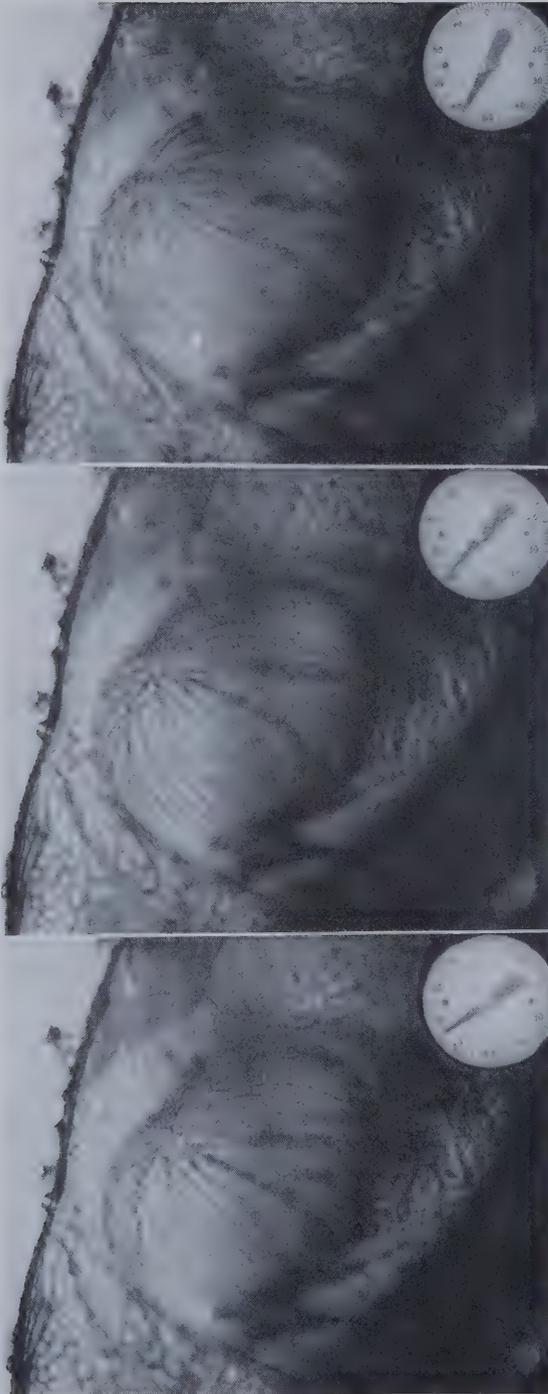
stationärer Zustand erreicht, es kommt dann nur mehr zu einer geringfügigen Verkürzung, die bald noch innerhalb der Systoleperiode wieder aufgegeben wird. Diese charakteristische Form der Breitenverkürzung der Herzkuppe in der Systole läßt folgende Erklärung zu. Wir müssen uns vor Augen halten, daß in diesem Herzteile zwei Muskelsysteme im Spiele stehen, die Wandkonstriktoren und die sagittale Innenmuskulatur, und beide zur Breitenverkürzung beitragen; die Wandkonstriktoren insofern als sie (vgl. Abb. 1 und 2) die Seitenkonturen des Herzdreiecks bei ihrer Kontraktion herabdrücken und so eine Breitenabnahme bewirken. Auf ihre Wirkung ist wohl die anfängliche, allmählich fortschreitende und geringfügige Breitenabnahme der Herzkuppe (bis Bild 72) zurückzuführen. Die dann einsetzende, kurze, aber kräftige Breitenverkürzung ist wohl auf Rechnung der erst später erfolgenden Kontraktion der sagittalen Innenmuskulatur zu setzen, auf die die früher erwähnte konkave Durchbiegung der Seitenkonturen des Herzens zurückgeht. Daß der Breitendurchmesser der Herzkuppe im Endstadium der Diastole sich geringfügig vergrößert, kann wohl auch hier wieder mit der zu dieser Zeit noch erfolgenden Höhenverkürzung des hinteren Herzzipfels erklärt werden. Sie wäre wieder, wie die Höhnenzunahme der Herzmitte, als passive Dehnung durch die in dieser Region bewirkte Drucksteigerung aufzufassen.

Wieder ein anderes Bild zeigt die Kurve 3 (Abb. 6), die die Veränderungen der Höhe des hinteren Herzzipfels wiedergibt. Im allgemeinen ist sie von ziemlicher Regelmäßigkeit und zeigt eine ziemlich stetige Zunahme der Höhe in der Diastole und eine stetige Abnahme in der Systole an. Bemerkenswert ist erstens, daß die Höhnzunahme etwas in die Systoleperiode hinüberreicht. Die Erklärung dieser Erscheinung ist sehr einfach, wenn wir hier wieder annehmen, daß die plötzlich mit Verschuß des Ostiums einsetzende kräftige Verkürzung der mittleren Wandkonstriktoren und die damit einhergehende Binnendrucksteigerung den hinteren Herzzipfel passiv zur Dehnung bringt. Erst etwas später, ab Bild 65, beginnt die Kontraktion der hier gelegenen Wandkonstriktoren. Auffällig ist hier zweitens, daß gegenüber den beiden zuerst besprochenen Kurven, wo stets nur in einem kurzen Zeitabschnitte der Systole eine stärkere Verkürzung zu verzeichnen war, hier die Verkürzung sich so ziemlich über die ganze Systoleperiode erstreckt und sich dabei in ungefähr gleichbleibender Stärke vollzieht. Die Erklärung dafür kann in folgendem gesehen werden: Vor allem müssen wir bedenken, daß dieser hintere Zipfel eine Art Blindsack darstellt und hier deshalb, da die ausgiebigste Kapazitätsverminderung bei der Konstriktorenverkürzung in den mittleren Herzpartien stattfindet, eine Blutstauung erfolgt und so ein beträchtlicher Überdruck herrscht. Es mag sein, daß darum hier die Muskelverkürzung, da sie gegen diesen Überdruck aufkommen muß, ver-

langsam vor sich geht. Dann ist zu berücksichtigen, worauf schon früher hingewiesen wurde, daß das Herz in der Systole eine Verlagerung nach vorn zu erfährt. Da die Höhenausmessungen nur entlang einer durch Fixpunkte des Körpers gelegten Maßlinie vorgenommen werden können, ist es selbstverständlich, daß die bei dieser Ausmessung festgestellten Höhendurchmesser nicht stets an gleicher, sondern an einer im Verlaufe der Systole immer weiter zurückliegenden Stelle durchgeführt und so stets schmalere Stellen gemessen wurden. Die in der Kurve aufscheinenden Höhenverkürzungen entsprechen demnach nicht ausschließlich einer durch Muskelkontraktion hervorgerufenen Höhenabnahme, sondern es spielt dabei auch diese Verschiebung des Herzzipfels nach vorn mit eine Rolle. Da aber, wie aus Kurve 1 und 2 zu ersehen ist, die wesentlichen Muskelverkürzungen im mittleren Herzabschnitte in der ersten Halbzeit der Systole erfolgen, während hier die Höhenabnahme bis gegen Schluß der Systole anhält, ist daraus der Schluß zu ziehen, daß die kräftigsten Muskelverkürzungen im Herzzipfel erst in der zweiten Hälfte der Systole (insbesondere ab Bild 81—84) erfolgen. Ich glaube, aus all den geschilderten Verhältnissen schließen zu können, daß die Kontraktion der Wandkonstriktoren nicht gleichzeitig, sondern metachron erfolgt, von der Herzmitte ausgehend, wo sie mit den Ostienschließmuskeln beginnt und allmählich auf die dahinterliegenden übergreift, so daß sie erst zum Schlusse auch die Konstriktoren des hinteren Herzzipfels erfaßt. In der Positivprojektion macht sich gerade diese Schlußkontraktion besonders bemerkbar, da zu dieser Zeit, wie auch die Kurvenbilder zeigen, in den vorderen Herzteilen keine wesentlichen Veränderungen mehr vor sich gehen. Ob auch die vom Ostium nach vorn gelegenen Wandkonstriktoren nicht gleichzeitig, sondern nach vorn fortschreitend in die Kontraktion eintreten, dafür lassen sich aus den Filmaufnahmen keine Belege herauslesen, doch halte ich auch dies für wahrscheinlich.

Durch die Kurvenbilder findet demnach die weiter oben gegebene Darstellung der Herzmechanik eine weitere Bestätigung und genauere Ausführung.

Daß die hier gegebene Interpretation der Mechanik des Herzens nicht nur für *Holopedium* zutrifft, sondern allgemeinere Geltung für die Cladoceren besitzt, geht aus der schon früher erwähnten Mikrozeitlupenaufnahme des Herzens von *Daphnia pulex* hervor. Auch hier finden sich die ganz gleichen Erscheinungen. Diese sind: Erstens plötzliches Öffnen der Ostien unter Erhöhung des mittleren Herzdurchmessers, so daß die Ostienöffnung auch hier mit einem Erschlaffen der wohl auch hier ausgebildeten Schließmuskeln in Zusammenhang gebracht werden kann. Zweitens folgt auch hier auf ein anfängliches maximales Klaffen im Verlaufe der Diastole im Zusammenhang mit der Dehnung der Wandung eine Verengung der Ostienöffnung bis auf einen in dieser Periode nie-



mals überschrittenen Minimalbetrag. Dann erst folgt drittens plötzlich im Übergange von der Diastole zur Systole Ostiumverschluß, wobei auch hier wieder aus den Filmbildern deutlich hervorgeht, daß dieser durch rasche Kontraktion der Ostienschießmuskeln erfolgt. Gerade dieser Vorgang kommt in der *Daphnia*-Aufnahme deutlich zum Ausdruck. Das Herz ist hier schräg seitlich-dorsal aufgenommen, so daß man auf den dorsalen „Nabel“ Aufblick besitzt, von dem aus alle Konstriktoren, welche hier nur in Form der zu Reifen geschlossenen Wandmuskeln vorhanden sind, und natürlich auch die Ostienschießmuskeln ihren Ausgang nehmen. Im letzten Bilde der Dia-

Abb. 7. *a-c* Herz von *Daphnia pulex*. 3 aufeinanderfolgende, vergrößerte Bilder aus einer Mikrozeilupenaufnahme. — Frequenz 135 Bilder in der Sekunde, Zeitintervall zwischen 2 Bildern $7,4 \sigma$. — In *a* Ende der Diastole, Ostium nur mehr als schmaler Spalt offen, in *b* und *c* geschlossen. Herzkontur oberhalb des Ostiums (und des Nabels) in *a* eine gerade Linie, in *b* und *c* eingedellt und Nabel einwärts verschoben, was auf Kontraktion des oberen Ostiumschließmuskels hinweist.

stole (Abb. 7 a) stellt die am Nabel vorbeilaufende Herzkontur eine gerade Linie dar, im nächsten und folgenden Bilde dagegen (Abb. 7 b und c) ist die gleiche Herzkontur eingedellt und die Nabelstelle hat sich einwärts verschoben, dem oberen Ostiumwinkel stark genähert. Das ist nur nach der oben gegebenen Erklärung verständlich. Der oder, genauer ausgedrückt, die beidseitigen Ostienschließmuskeln haben sich plötzlich kontrahiert, die oberen Winkel der beiden Ostien haben sich dadurch einander genähert und die dorsale Herzwölbung ist so flacher geworden. Dies kommt in den Filmbildern darin zum Ausdruck, daß infolge der vorliegenden Schrägansicht der Nabel einwärts verschoben erscheint. Daß es insbesondere die Ostiumschließmuskeln sind, die sich zuerst kontrahieren, und die eigentlichen Konstriktoren mit der Zusammenziehung erst nachfolgen, geht daraus hervor, daß vor allem nur die Verbindungslinie zwischen den beiden oberen Ostiumwinkeln eine

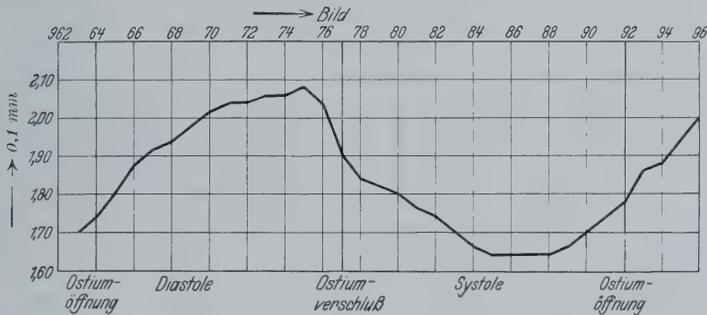


Abb. 8. Herz von *Daphnia pulex*. Veränderungen der durch das Ostium gelegten Herzhöhe während einer ganzen Pulsation. In Bild 964 und 992 Ostiumöffnung (Beginn der Diastole), in Bild 977 Ostiumverschluß (Beginn der Systole).

Verkürzung erfährt. Dadurch kommt die in den Bildern so deutliche Eindellung der am Nabel vorbeiziehenden Herzkontur zustande. Gerade das Entgegengesetzte spielt sich im Moment der Ostienöffnung ab.

Um auch diese bei *Daphnia* obwaltenden Verhältnisse besser zu veranschaulichen, bringe ich in Abb. 8 eine Kurve, die die Höhenveränderungen des Daphnienherzens im Niveau des Ostiums darstellt. Die Ausmessungen wurden hier in gleicher Weise wie bei *Holopedium* unter dem Vergrößerungsapparat bei insgesamt 500facher Vergrößerung vorgenommen. Der Kurvenverlauf ist dem von *Holopedium* (Abb. 6, 1) sehr ähnlich. Auch hier wieder in der Diastole erst starker, dann sich verringernder Anstieg der Kurve. Dann zwei Bilder vor dem Ostiumverschluß steiler Abfall, der insbesondere auf Rechnung einer energischen Verkürzung der Ostiumschließmuskeln zu setzen ist. So kommt es in Bild 977 zum Ostiumverschluß. Die Höhenverkürzung geht im ersten Teile der Systole weiter und erreicht ungefähr in der Halbzeit der Systole das Maximum. Nach kurzem Stillstande setzt auch hier wieder geraume

Zeit vor der Ostiumöffnung eine Erhöhung ein, die wohl auch anfänglich einer Steigerung des Binnendruckes, also einer passiven Dehnung zuzuschreiben ist. Denn die Positivprojektion der Filmaufnahmen zeigt, daß gegen Ende der Systole die Konstriktoren der Herzhinterwand eine kräftige Kontraktion ausführen, die fast den Eindruck einer Eindellung dieser Wand hervorruft. Dann kommt es zu einer aktiven Verlängerung der Ostiumschließmuskeln, durch die — in Bild 92 — das Aufspringen des Ostiums herbeigeführt wird. Auch hier findet sich also eine deutliche Abnahme der Herzhöhe im Niveau des Ostiums vor dessen Verschuß und eine deutliche Zunahme vor der Ostiumöffnung. Auch hier stellen demnach, wie bei *Holopedium*, die Ostiumschließmuskeln denjenigen Mechanismus dar, der die Bewegungsvorgänge der Ostiumlippen verursacht.

Leider sind in der von *Daphnia* angefertigten Filmaufnahme, da auf eine Scharfeinstellung vor allem der Oberfläche des Herzens Wert gelegt wurde, und infolge darüberliegender Organe Vorder- und Hinterkontur des Herzens nicht so scharf abgebildet, daß auch andere Dimensionen in ihren Veränderungen während einer Pulsation ausgemessen werden konnten, und so muß ich mich bei dieser Aufnahme mit den gegebenen Konstatierungen, die immerhin einen wichtigen Punkt betreffen, begnügen.

Wenn wir die mit der Methode der Mikrozeitlupenaufnahme über den Mechanismus des Cladocerenherzens erreichten Feststellungen nun zu einem Gesamtbilde zusammenfassen, so ist folgendes auszusagen: Das Cladocerenherz stellt ein nur aus wenigen verschiedenen Bauelementen gefügtes Gebilde dar, die jedoch auf das genaueste in ihren technischen Eigenschaften aufeinander abgestimmt sind. Wir haben erstens zwei elastische Elemente, die Intima zusammen mit den Wandkonstriktoren, die die eigentliche Umwandlung des Herzens bilden und die, in der Systole zusammengezogen, in der Diastole vermöge ihrer Elastizitätskräfte sich wieder ausdehnen. Das zweite elastische Element sind die Ostiumlippen; sie können am besten in ihren mechanischen Eigenschaften gebogenen Stahlbändern verglichen werden, die, an ihren Enden miteinander verlötet, durch Zug zum Zusammenlegen gebracht werden, bei Aufhören der Zugkraft in ihre Ruhelage auseinanderspringen und damit das Ostium zur Öffnung bringen. Die Elastizität der Herzwandung und die Federkraft der Ostiumlippen sind genau aufeinander abgestimmt, derart, daß bei der elastischen Erweiterung der Herzwandung die Federkraft der Ostiumlippen nur teilweise überwunden wird und es so nur zu einer Verengung, niemals aber zu einem Verschuß der Ostiumöffnung kommt. Dieser Verschuß wird immer erst durch die aktive Kontraktion der Ostiumschließmuskeln, die als erste Muskelkontraktion bei der Systole einsetzt, bewerkstelligt. Damit wird erreicht, daß während der ganzen Dauer der

Diastole das Ostium offenbleibt, beim ersten Beginn der Systole es sich aber sofort schließt und die Energie der nun in der Systole weiter sich abspielenden Kontraktionsvorgänge der Konstriktoren ganz zur Austreibung des Herzinhaltes durch die Aortenöffnung in den Tierkörper Verwendung finden kann. Die Konstriktoren scheinen nicht gleichzeitig in Kontraktion zu treten, sondern allmählich, nach einem bestimmten Zeitgesetz, was uns ja sehr zweckmäßig erscheinen muß, als damit nicht zu Beginn der Systole ein übermäßig starkes Druckgefälle erzeugt wird, das allmählich abnimmt, sondern durch den Zeitraum der ganzen Systole ein mehr weniger gleichmäßiges Druckgefälle hergestellt wird, das genügt, um die Blutbewegung während ihrer Dauer in gleichmäßiger Weise aufrecht zu erhalten. Unter den Konstriktoren sind die Ostiumschließmuskeln dadurch ausgezeichnet, daß sie die ersten sind, die in die Kontraktion eintreten, und damit den für einen Erfolg der Systolekontraktion notwendigen Zustand des Herzens, nämlich den Ostiumverschluß, herstellen. Es ist einzusehen, daß, wenn die genaue Abstimmung der technischen Eigenschaften der in Betracht kommenden Gewebe und die genau geregelte Zeitgesetzlichkeit der aktiven Vorgänge irgendwie gestört ist, eine erfolgreiche Herztätigkeit nicht zustande kommen könnte.

Zum Schlusse möchte ich noch kurz auf einige quantitative Verhältnisse eingehen: Die Ausmessungen des *Holopedium*-Herzens haben ergeben, daß sowohl die Verkürzung der Höhe als auch die des Breiten-durchmessers der Mitte der Herzkuppe etwa 20% beträgt. Nur beim hinteren Herzzipfel beträgt die Verkürzung wesentlich mehr, nämlich 40%. Diese scheinbar hohe Verkürzung ist jedoch zum Teil auf die Verschiebung dieses Herzteiles nach vorne zurückzuführen, wodurch, wie früher erwähnt, verschiedene Querschnitte desselben zur Ausmessung gelangten, da die Maßlinie ja durch fixe Körperpunkte gelegt war. Auch die Verkürzung des Höhendurchmessers des Daphnienherzens beträgt ungefähr 20%.

Unter Zugrundelegung dieser Daten ist es möglich, wenigstens annäherungsweise den Voluminhalt der beiden untersuchten Herzen sowohl in maximaler Diastole als auch in maximaler Systole zu errechnen und so eine beiläufige Schätzung ihres Schlagvolumens zu erhalten. Die Volumenberechnung des *Holopedium*-Herzens habe ich auf folgender approximativer Basis durchgeführt: Da, wie schon S. 713 beschrieben, dieses Herz ungefähr ein dreiseitiges Prisma darstellt, wurde die Grundfläche desselben — diejenige Herzfläche, die sich in Seitenansicht des Tieres darbietet — einerseits durch Ausmessung, andererseits durch Berechnung aus Grundlinie (der dem Darne parallellaufenden Kontur) und Höhe berechnet. Aus Ausmessungen von Schnittpräparaten wurde überdies die durchschnittliche Herzdicke = die Höhe des Prismas in

ihrem Verhältnis zur Herzlänge und -breite festgestellt. Es ergab sich, daß sich Länge : Höhe : Dicke ungefähr wie 3 : 2 : 1 verhalten. Die Länge des aufgenommenen Herzens beträgt 0,28 mm, die Höhe 0,196 mm, die Dicke errechnet sich zu etwa 0,095 mm. Diese Maße gelten für die maximale Diastole, das daraus errechnete Herzvolumen beträgt 0,0026 cmm. Die zum Teile direkt gemessenen (Länge und Höhe), zum Teile errechneten (Dicke) entsprechenden Maße für die maximale Systole, die durchschnittlich 20% niedriger sind, ergeben ein kleinstes Herzvolumen von 0,0013 cmm. Das Schlagvolumen des aufgenommenen *Holopedium*-Herzens beträgt demnach 0,00128 cmm oder ungefähr 50% seines größten Volumens. Bei jeder Kontraktion wird also ungefähr die Hälfte des Blutinhaltes ausgepreßt. Trotz der nicht übermäßig großen (nur 20% der Durchmesser betragenden) Zusammenziehung des Herzens ist dennoch, wie man sieht, die Ergiebigkeit dieser Herzpumpe eine ziemlich beträchtliche. Da von diesem Herzen 270 Schläge in der Minute geleistet werden, beträgt das Minutenvolumen 0,346 cmm.

Zu dem gleichen Resultate gelangt man bei Errechnung der entsprechenden Volumina des *Daphnien*-Herzens, trotzdem seine Gestalt wesentlich von der des *Holopedium*-Herzens abweicht. Das *Daphnien*-Herz stellt im Längsschnitt eine Ellipse dar, deren große Achse nur um geringfügiges länger ist als die kleine. Da jedoch die vorderste Partie, die in die Aortenöffnung ausläuft, bei der Kontraktion in der Systole nicht beteiligt ist, ist es wohl gerechtfertigt, der Berechnung eine Kugelform, deren Durchmesser der kleinen Achse entspricht, zugrunde zu legen. Unter dieser Annahme kommt man zu folgenden Größen: Der Höhendurchmesser (die kleine Achse) hat bei dem aufgenommenen Herzen eine Länge von 0,208 mm. Der Radius des zu berechnenden Kugelvolumens beträgt demnach 0,104 mm. Das Volumen ist dann gleich 0,00484 cmm, es ist dies der Fassungsinhalt bei maximaler Diastole. Die bei extremer Systole gemessene Höhe ist 0,164 mm, also um 21% kürzer als in der Diastole. Das daraus errechnete Herzvolumen ist gleich 0,00231 cmm. Das Schlagvolumen beträgt demnach 0,00253 cmm, was wieder ungefähr gleich 50% des Diastolevolumens ist. Das Minutenvolumen des gefilmten Herzens beträgt, da die Schlagfrequenz in der Minute 285 ist, 0,722 cmm.

Leider läßt sich bei beiden Tieren sehr schwer auch nur annäherungsweise der Fassungsinhalt ihres Körpers für Blutflüssigkeit abschätzen, da bei ihrer komplizierten Körperkonfiguration und dem unregelmäßigen, den ganzen Körper durchsetzenden Lakunensystem keine halbwegs gesicherten Anhaltspunkte für eine Abschätzung gefunden werden. Und so kann auch keine Aussage über die Zeit gemacht werden, innerhalb derer die Blutflüssigkeit einmal durch den ganzen Körper getrieben wird.

Zusammenfassung.

Das Herz von *Holopedium gibberum* besitzt außer den sonst den Cladoceren allein zukommenden, reifenförmig ausgebildeten Wandmuskeln noch das Lumen seines dorsalen Abschnittes sagittal durchsetzende Binnenmuskeln.

Das mit der Mikrozeittlupe aufgenommene Herz von *Holopedium* zeigt eine Pulsationsfrequenz von 270 Schlägen in der Minute, das von *Daphnia pulex* eine solche von 285 Schlägen. Die Systole dauert bei beiden Tieren ungefähr $1\frac{1}{2}$ mal solange als die Diastole.

Die Ausdehnung des Herzens in der Diastole wird allein durch die Elastizität der Wandung durchgeführt, die Zusammenziehung in der Systole durch die Konstriktorenmuskeln. Das Konstriktorenmuskel-system vollführt nicht gleichzeitig die Kontraktion, sondern nacheinander nach einem bestimmten Zeitgesetz.

Die Ostienlippen sind nicht, wie bisher angenommen wurde, Muskelbänder, sondern nicht verkürzbare, federnde Elemente, deren Ruheform durchgebogen ist. Im ungespannten Zustande klappt das Ostium deshalb mit linsenförmiger Öffnung, die die Ostienlippen in der Ruhe umgreifen. Im Verlaufe der Diastole verengert sich die Ostiumöffnung dadurch, daß die Lippen durch die sich ausdehnende Herzwand allmählich gespannt werden und sich so strecken, ohne jedoch dabei vollständig gestreckt zu werden und so zu einem Ostienverschluß zu führen. Im dorsalen und ventralen Winkel des Ostiums setzen besonders differenzierte, der Wandmuskulatur zugehörige Muskeln an, der obere und der untere Ostiumschließmuskel. Diese sind es, die bei Beginn der Systole zuerst zur Kontraktion gelangen, die Ostienlippen zur Geraden spannen und dadurch den dichten Verschluß des Ostiums herbeiführen. Dieser Verschluß hält durch die ganze Dauer der Systole an. Sie sind es auch, die als erste bei beginnender Diastole erschlaffen, wodurch die Federkraft der Ostienlippen freigegeben wird. Die Lippen springen in die durchgebogene Ruheform zurück, mit großer Schnelligkeit, in einer Zeitspanne, die weniger als 6σ dauert. Dadurch wird bewirkt, daß das Ostium vom ersten Beginne der Diastole an offen steht. Bei *Daphnia pulex* läßt sich der gleiche Öffnungs- und Schließmechanismus des Ostiums an Hand der Mikrozeittlupenaufnahme nachweisen.

Die weitere Kontraktionsfolge in der Systole bei *Holopedium gibberum* ist die, daß sofort auf die Kontraktion der Ostienschließmuskeln diejenige der in ihrer Nachbarschaft gelegenen Wandmuskeln erfolgt; durch sie erfahren als erste die mittleren Partien des Herzens eine Höhenverkürzung. Darauf folgt Kontraktion der sagittalen Binnenmuskeln, wodurch der Breitendurchmesser der Herzkuppe verringert wird. Erst gegen Ende der Systole kontrahieren sich die Wandmuskeln des hinteren Herzspitzels.

Approximative Berechnungen haben ergeben, daß sowohl bei *Holopedium gibberum* als auch bei *Daphnia pulex* bei einer Herzkontraktion ungefähr die Hälfte des Blutinhaltes ausgetrieben wird.

Literatur.

v. **Brücke, E. Th.:** Die Bewegung der Körpersäfte. In: WINTERSTEINS Handbuch der vergleichenden Physiologie der Tiere 1, 1. Hälfte (1925). — **Claus, C.:** Zur Kenntnis der Organisation und des feineren Baues der Daphniden und verwandter Cladoceren. Z. Zool. 27 (1876). — **Gerschler, W.:** Über ein Extremitätenorgan zur Regelung der Blutzirkulation bei *Leptodora kindtii* (Focke). Zool. Anz. 36 (1910). — **Knoll, Ph.:** Über die Herztätigkeit bei einigen Evertebraten und deren Beeinflussung durch die Temperatur. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. 102, Abt. 3 (1893). — **Leydig, F.:** Naturgeschichte der Daphniden. Tübingen 1860. — **Sars, G. O.:** Norges Ferskvandskrebsdyr. 1. Afsnit: Branchiopoda. I. *Cladocera Ctenopoda*. Christiania 1865. — **Storch, O.:** Über eine Einrichtung für mikroskopische Zeitdehneraufnahmen und über die wissenschaftliche Auswertung von Filmaufnahmen. Z. Mikrosk. 46 (1929). — **Weismann, Aug.:** Über Bau und Lebenserscheinungen von *Leptodora hyalina*. Z. Zool. 24 (1874). — **Zaddach, E. G.:** *Holopedium gibberum*, ein neues Crustaceum aus der Familie der Branchiopoden. Arch. Naturgesch. 21 (1855).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Arbeiten aus dem Zoologischen Institut zu Graz](#)

Jahr/Year: 1930

Band/Volume: [14](#)

Autor(en)/Author(s): Storch Otto

Artikel/Article: [Über die Mechanik des Herzschlages bei Cladoceren, eine Analyse mit Hilfe der Mikrozeitlupe 709-736](#)