Overdruk uit Vakblad voor Biologen
Vier en twintigste jaargang. No. 4 — April 1943

EEN OUDE STRIJDVRAAG: SCHEIDING OF MENGING VAN ZUURSTOFRIJK EN ZUURSTOFARM BLOED IN HET KIKKERHART

door

E. H. HAZELHOFF

(Groningen)

A. Inleiding.

Wanneer men naleest, wat in verschillende recente en zeer recente hand- en leerboeken vermeld staat over bouw en functie van het hart der Anuren, dan wordt men getroffen door het weinig overtuigende karakter dezer beschrijvingen, speciaal voor zoover zij betrekking hebben op de functie. Men krijgt den indruk, dat de meeste beweringen kritiekloos zijn overgenomen uit de oorspronkelijke litteratuur, of in vele gevallen ook uit oppervlakkige en ten deele foutieve referaten daarvan. Gedetailleerd-quantitatieve beschouwingen omtrent de menging van O_2-rijk en O_2-arm bloed moeten bij den critischen lezer wel den indruk wekken, dat we met een kaartenhuis van hypothesen te doen hebben; het kernvraagstuk zelf, het uit vergelijkend-physiologisch oogpunt toch stellig belangwekkende probleem, in hoeverre in ventrikel en bulbus bloedmenging optreedt, is hierdoor min of meer in discrediet geraakt. Het behoeft ons dan ook niet te verbazen, wanneer b.v. van Gelderen (1928, p. 379) verklaart, geen geloof te hechten aan „de anatomo-functioneele fantasieën, die een scheiding van arteriëel en veneus bloed bij amphibiën en longvisschen trachten aannemelijk te maken". Toch is dit extreem-afwijzend standpunt m.i. niet gerechtvaardigd; men krijgt n.l., zooals ik in dit artikeltje hoop aan te toonen, een geheel anderen kijk op de zaak, wanneer men in de eerste plaats de oorspronkelijke, oudste litteratuur hieromtrent bestudeert (Brücke 1852, Sabatier 1873), en in de tweede plaats kennis neemt van enkele physiologisch getinte onderzoekingen van vrij recenten datum (Ozorio de Almeida 1923, Noble 1925, Acolat 1931). — Toen mij ten overvloede nog bleek, dat ten aanzien van een bepaald, voor het kernvraagstuk essentieel anatomisch détail steeds weer dezelfde foutieve opvatting herhaald wordt, besloot ik het geheele vraagstuk aan een hernieuwd onderzoek te onderwerpen.

B. Litteratuur.

Brücke (1852) geeft een goede en uitvoerige beschrijving van bouw en werking van het kikkerhart. Het linker atrium, dat O_2-rijk bloed uit de longen ontvangt, en het rechter atrium, dat O_2-arm bloed uit het lichaam ontvangt (vermengd met een kleine hoeveelheid O_2-rijk bloed uit de huid), monden beide uit in den ongescheiden ventrikel, die in zijn caudale deel voorzien is van een aantal zeer onvolledige, sagittaal geplaatste septa. Het bloed verlaat den ventrikel langs den aan de rechterzijde ontspringenden bulbus arteriosus, die door een onvolledig, spiraalvormig getordeerd septum bulbi (later meestal spiraalplooi of spiraalklep

genoemd) in twee eveneens spiraalvormig getordeerde ruimten verdeeld wordt. Het bloed, dat langs het vooral van rechts goed zichtbare cavum aorticum uit den ventrikel wegstroomt, komt in de carotis en de aortabogen terecht; het langs het meer links gelegen cavum pulmo-cutaneum stroomende bloed gaat naar de longen en de huid.

Bij een „ademende" (en, naar men moet aannemen, ongenarcotiseerde) kikvorsch nam BRÜCKE waar, dat de linkerhelft van den ventrikel lichtrood, de rechterhelft donkerrood ziet. Het cavum aorticum ziet tijdens de eerste phase van de ventrikelsystole donkerrood, tijdens de tweede lichtrood; het cavum pulmo-cutaneum ziet steeds donkerrood. BRÜCKE concludeert, dat stellig geen volledige bloedmenging optreedt; het naar het lichaam stroomende bloed is vrij lichtrood (hoewel iets minder licht dan dat in het linker atrium); het naar longen en huid stroomende bloed is donkerrood. Er is gedeeltelijke, maar zeker geen volledige menging.

Vervolgens behandelt BRÜCKE de vraag, hoe het mogelijk is, dat geen volledige menging tot stand komt. Dat het cavum aorticum eerst donker- en daarna lichtrood bloed ontvangt, is volgens BRÜCKE een gevolg van het feit, dat de bulbus ontspringt uit de rechterhelft van den ventrikel, en dus aanvankelijk alleen met donkerrood bloed in aanraking is; dat het cavum pulmo-cutaneum van het in de tweede phase van de ventrikel-systole uitgedreven, lichtroode bloed niets ontvangt, is volgens BRÜCKE toe te schrijven aan de omstandigheid, dat de toegang tot dit cavum in deze tweede phase versperd is. Deze versperring is echter niet direct waargenomen, en de door BRÜCKE gegeven verklaring van de wijze, waarop deze veronderstelde versperring tot stand komt, is tamelijk gekunsteld.

Zeer in het kort kan men BRÜCKE's opvatting als volgt weergeven: de ventrikel heeft van nature een open communicatie zoowel met het cavum aorticum als ook met het cavum pulmo-cutaneum, maar laatstgenoemde communicatie wordt in de tweede phase van de ventrikel-systole door bepaalde oorzaken tijdelijk verbroken, en het dan uitgedreven O_2-rijke bloed komt dus alleen in het cavum aorticum terecht. Het in het rechter atrium binnenstroomende, O_2-arme bloed gaat dus ten deele naar longen en huid, ten deele naar het lichaam; het in het linker atrium binnenstroomende, O_2-rijke bloed gaat alleen naar het lichaam. Er voegt zich m.a.w. een deel van het O_2-arme bloed bij het O_2-rijke bloed, maar de rest van het O_2-arme bloed blijft onvermengd.

Het heele vraagstuk wordt opnieuw behandeld door SABATIER (1873). Deze auteur sluit zich in hoofdzaak bij BRÜCKE aan, maar vormt zich een andere opvatting t.a.v. de détails van het mechanisme, dat de overgang van O_2-rijk bloed naar het cavum pulmo-cutaneum (tijdens de tweede phase van de ventrikelsystole) belemmert. Volgens SABATIER heeft het cavum pulmo-cutaneum feitelijk geen eigen communicatie met den ventrikel, het „eindigt" (caudaalwaarts!) n.l. blind; echter zal desondanks in de eerste phase van de ventrikelsystole wèl bloed in dit cavum binnenstroomen, omdat de bulbus dan zoo wijd is, dat het cavum pulmo-cutaneum bloed ontvangt uit het cavum aorticum, om den vrijen rand van de spiraalplooi heen. In de tweede phase van de ventrikelsystole is dit volgens SABATIER niet meer mogelijk, daar de bulbus zich nu gecontraheerd heeft en tegen den vrijen rand van de spiraalplooi drukt.

De opvatting van SABATIER is door GAUPP in zijn „Anatomie des Frosches" (Bd. II, 1899; Bd. III, 1904) overgenomen en waarschijnlijk van daaruit in allerlei hand- en leerboeken terechtgekomen.

Ik laat enkele minder belangrijke artikelen van GOMPERTZ (1884), OLIVER (1909), VON BRÜCKE (1925), BREMER (1928) en ZÜLLICH (1931) thans buiten beschouwing, om meteen over te gaan tot een korte behandeling van een viertal recente publicaties van physiologischen aard. OZORIO DE ALMEIDA (1923) zag bij een groote Zuid-Amerikaansche kikvorsch, *Leptodactylus ocellatus,* een zoo duidelijke grens tusschen de donkerroode rechterhelft en de lichtroode linkerhelft van den ventrikel, dat het van buitenaf leek, of er een septum ventriculorum aanwezig was. In werkelijkheid is dit volstrekt niet het geval: de bouw is als bij *Rana.* In den ventrikel van het op normale wijze werkende kikkerhart treedt volgens hem in het geheel geen menging op. Hij verwerpt de gedachte, dat men bij de ventrikelsystole twee phasen moet onderscheiden; van een eerste phase, waarin O_2-arm bloed, en een tweede, waarin O_2-rijk bloed wordt uitgedreven, is bij zijn object niets waar te nemen. De toegang tot het cavum pulmo-cutaneum is (evenals die tot het cavum aorticum) tijdens de *geheele* ventrikel-systole geopend.

NOBLE (1925) injiceerde met een speciaal micro-injectieapparaat voorzichtig een zeer kleine hoeveelheid O.-I. inkt in de vena pulmonalis van verschillende Amphibiën (o.a. bij de Anura *Rana clamitans* en *Hyla).* Deze inkt bleek niet in het cavum pulmo-cutaneum, doch uitsluitend in het cavum aorticum terecht te komen; verder ging er, naar het scheen, meer inkt naar de carotis dan naar de aortabogen. Uitdrukkelijk zegt NOBLE, dat men de inkt langzaam en geleidelijk moet toedienen, daar anders afwijkingen van de normale bloedverdeeling kunnen optreden. Normaal is volgens NOBLE een volkomen scheiding van O_2-arm en O_2-rijk bloed.

ACOLAT (1931 a en b) sluit zich aan bij de opvatting van SABATIER: geen directe

communicatie tusschen ventrikel en cavum pulmo-cutaneum. Bij proeven, waarbij in het linker atrium van een nog kloppend Rana-hart een roode en in het rechter atrium een blauwe vloeistof wordt binnengeleid, neemt ACOLAT waar, dat in den ventrikel een scherpe scheiding van rood en blauw te zien is. Het rechter atrium is ongeveer driemaal zoo wijd als het linker; de in dit atrium binnentredende vloeistof zal slechts ten deele via het cavum pulmo-cutaneum kunnen wegstroomen, de rest zal, samen met de vloeistof uit het linker atrium, via het cavum aorticum moeten stroomen. Uit quantitatieve proeven (in het linker atrium Ringer, in het rechter atrium Ringer plus ferrocyaankali) leidt ACOLAT af, dat het bloed in de aorta voor ongeveer gelijke deelen uit het linker en het rechter atrium afkomstig is. Hij concludeert, dat in de ventrikel van Rana wèl bloed van rechts overgaat naar links, doch niet omgekeerd. Dat ook BRÜCKE en SABATIER reeds deze opvatting huldigden, is ACOLAT ontgaan.

In tegenstelling tot de drie laatstgenoemde auteurs komt VANDERVAEL (1933) tot de conclusie, dat bij *Rana* volledige menging optreedt. Hij leidt dit af uit proeven, die in principe overeenkomen met die van NOBLE (1925); na injectie van O.-I. inkt in de vena pulmonalis ziet hij niet alleen de aorta en de carotis, maar ook de arteria pulmo-cutanea zwart worden. Van het feit, dat dit resultaat in strijd is met dat van NOBLE, is VANDERVAEL zich niet bewust, daar hij de publicatie van NOBLE niet kent. Daar VANDERVAEL met geen woord spreekt over het voorzichtig en met mate toedienen van de O.-I. inkt, is het m.i. zeer waarschijnlijk, dat hij de inkt te abrupt heeft toegediend en daardoor de normale bloedverdeeling heeft verstoord. Het is mijn stellige overtuiging, dat aan de positieve resultaten van OZORIO DE ALMEIRA, NOBLE en ACOLAT veel, aan de negatieve resultaten van VANDERVAEL daarentegen weinig of geen waarde gehecht moet worden.

De vier hier besproken, recente publicaties komen in de nieuwe hand- en leerboeken niet voldoende tot hun recht. BENNINGHOFF (1933) noemt alleen ACOLAT en NOBLE; VON BUDDENBROCK (1939) en VORSTMAN (1940) citeeren alleen VANDERVAEL, en HERTER (1941) noemt geen van allen.

De huidige situatie van het vraagstuk kan m.i. als volgt worden gekarakteriseerd: in den ventrikel van het kikkerhart gaat geen O_2-rijk bloed over van links naar „rechts" (en verder naar het cavum pulmo-cutaneum); wel echter gaat er O_2-arm bloed over van rechts naar „links" (en verder naar het cavum aorticum). De vraag, door welk mechanisme deze bloedverdeeling bewerkstelligd wordt, is noch door BRÜCKE, noch door SABATIER bevredigend beantwoord.

C. EIGEN ONDERZOEK.

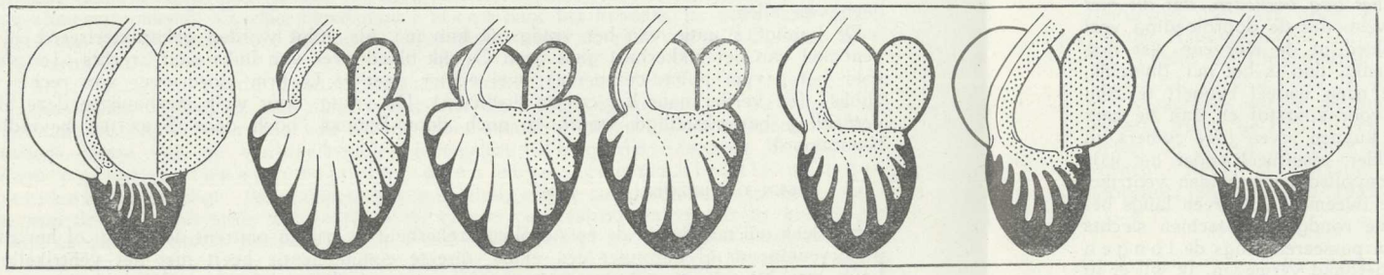
Het leek mij noodig, in de eerste plaats zekerheid te krijgen omtrent de vraag, of het cavum pulmo-cutaneum al dan niet een eigen, directe communicatie heeft met het ventrikellumen. Leidt men bij een in aethylurethaannarcose geopende kikvorsch eerst wat kikkerringer, vervolgens een 0.7 % oplossing van KCl en tenslotte fixeervloeistof volgens BOUIN door het hart (b.v. van de vena abdominalis uit), dan wordt het hart in diastole gefixeerd. Door voorzichtig wegprepareeren van den ventrikel blijkt, dat het cavum pulmo-cutaneum zonder eenigen twijfel een directe communicatie heeft met den ventrikel. De opvatting van SABATIER is dus onjuist; de opvatting van BRÜCKE (volgens welke de ingang naar het cavum pulmo-cutaneum in de tweede phase van de ventrikelsystole dichtgedrukt zou worden) is echter ook weinig aanlokkelijk, want de spiraalplooi maakt in het geheel niet den indruk, dat zij zich gemakkelijk opzij laat drukken, zooals BRÜCKE wil. We staan dus voor het dilemma, dat het O_2-rijke bloed uit het linker atrium uitsluitend in het cavum aorticum terecht komt, hoewel ook de toegang tot het cavum pulmo-cutaneum naar alle waarschijnlijkheid gedurende de geheele ventrikelsystole geopend is. Hoe zijn deze twee gegevens met elkaar te rijmen?

M.i. moeten wij meer dan tot dusver geschied is, rekening houden met het feit, dat het cavum aorticum links van de spiraalplooi begint. BRÜCKE heeft dit cavum het rechter cavum genoemd, omdat men de zich hierin afspiegelende kleurveranderingen te zien krijgt, als men den bulbus van de rechterzijde beziet. Dit laatste is stellig juist; desondanks verdient de aanduiding „rechter cavum" echter geen aanbeveling, omdat men maar al te gemakkelijk de spiraaldraaiing vergeet en daardoor uit het oog verliest, dat de toegang tot het cavum aorticum links en die tot het cavum pulmo-cutaneum rechts van de spiraalplooi ligt. Inderdaad hebben èn BRÜCKE, èn SABATIER dit uit het oog verloren; zij waren daardoor gedwongen, hun toevlucht te nemen tot ingewikkelde en ook hydrodynamisch weinig aantrekkelijke hulphypothesen. Zooals uit hetgeen volgt zal blijken, is er een veel eenvoudiger verklaring der bloedverdeeling mogelijk, wanneer men slechts rekening houdt met het feit, dat het cavum aorticum links en niet rechts van de spiraalplooi ontspringt.

Uit diverse in de litteratuur voorkomende, in het bovenstaande slechts ten deele vermelde uitspraken blijkt, dat het O_2-rijke bloed in den in diastole verkeerenden ventrikel geheel links

ligt; rechts daarnaast, van het O_2-rijke bloed vrij scherp gescheiden, ligt het O_2-arme bloed. Wat zal er gebeuren, als de ventrikelsystole begint? In het eerste oogenblik is de rechts gelegen bulbusingang natuurlijk alleen met O_2-arm bloed in aanraking; èn in het cavum aorticum, èn in het cavum pulmo-cutaneum stroomt in de eerste phase van de ventrikelsystole dus O_2-arm bloed naar binnen. Wanneer we bedenken, hoe fraai „gestroomlijnd" volgens Roux (1878, 1879 en 1881), Oppel (1910, p. 75—81, p. 155) en Elze (1934, p. 619) het lumen der bloedvaten, speciaal ook bij vertakkingsplaatsen, gevormd is, dan ligt de veronderstelling voor de hand, dat ook in het kikkerhart weinig of geen wervelvorming zal optreden. We moeten m.i. aannemen, dat na afloop van de ventrikeldiastole nauwkeurig vaststaat, waar de grens loopt tusschen het bloed, dat bij de nu volgende ventrikelsystole langs het cavum aorticum zal worden uitgedreven, en het bloed, dat langs het cavum pulmo-cutaneum zal worden uitgedreven. Dit scheidingsvlak moet natuurlijk aansluiten bij het begin van de spiraalplooi; rechts ervan ligt een betrekkelijk gering quantum O_2-arm bloed (bestemd om langs het rechts beginnende cavum pulmo-cutaneum naar longen en huid te stroomen), links ervan een grootere hoeveelheid bloed, dat ten deele O_2-arm, ten deele O_2-rijk is (en dat bestemd is om langs het links beginnende cavum aorticum naar lichaam en kop te stroomen). Fig. 3 geeft hiervan een (wat de détails betreft natuurlijk ietwat willekeurige) voorstelling. Terwille van de overzichtelijkheid is de torsie van het septum bulbi in deze figuur niet aangeduid; het geheele cavum pulmo-cutaneum ligt hier dus rechts (in de figuur, die immers het hart van de ventrale zijde voorstelt, natuurlijk links!), hoewel in werkelijkheid alleen de oorsprong van dit cavum rechts ligt.

Fig. 1—7 geven nadere bijzonderheden omtrent het verloop van de ventrikelsystole, zooals ik mij die op grond van litteratuurstudie en eigen onderzoek voorstel. In overeenstemming met verschillende vroegere auteurs neem ik aan, dat al het O_2-rijke bloed langs het cavum aorticum wordt uitgedreven.



De stippellijnen in fig. 3, 4, 5 en 6 geven aan, hoe men zich de ligging van het hierboven besproken scheidingsvlak (dat natuurlijk geen plat vlak behoeft te zijn!) ongeveer zal moeten denken. Het spreekt vanzelf, dat er altijd eenige bloedmenging zal optreden, maar op grond van de aanwezigheid van talrijke sagittale septa in den ventrikel en van het waarschijnlijk geheel of nagenoeg geheel ontbreken van wervelvorming meen ik te mogen aannemen, dat deze menging zeer onbeduidend is. Zooals uit fig. 3 blijkt, valt het scheidingsvlak niet samen met de bij den aanvang der ventrikelsystole aanwezige grens tusschen O_2-arm en O_2-rijk bloed; dit hangt samen met de topographische verhoudingen (de bulbus ontspringt geheel rechts!), en ook met het feit, dat eenerzijds de rechterhelft van den ventrikel veel meer bloed ontvangt dan de linkerhelft, doch dat anderzijds langs het „rechter cavum" (waarmede ik, in tegenstelling met Brücke en Sabatier, het rechts ontspringende cavum, dus het cavum pulmo-cutaneum bedoel!) veel minder bloed vertrekt dan langs het „linker cavum" (het cavum aorticum).

Op grond van deze gegevens moeten we aannemen, dat het scheidingsvlak tusschen O_2-rijk en O_2-arm bloed zich in den loop van elke ventrikelsystole verplaatst op de wijze, die in fig. 2, 3, 4, 5 en 6 is aangegeven; hieruit volgt dan weer, dat het cavum aorticum eerst alleen O_2-arm bloed ontvangt (fig. 3 en 4), daarna echter tegelijkertijd O_2-arm en O_2-rijk bloed (fig. 5, 6 en 7). — Het heeft weinig zin, van een eerste en een tweede phase der ventrikelsystole te spreken; de overgang tusschen begin- en eindtoestand is geleidelijk.

Het is niet mijn bedoeling, te suggereeren, dat de juistheid van deze voorstelling onomstootelijk vaststaat; wèl echter meen ik te mogen zeggen, dat zij eenvoudig en plausibel is. Zij vindt bovendien steun in een interessante passage uit Sabatier (l.c. p. 11), die mij eerst onlangs onder oogen kwam, en die als volgt luidt: „La partie droite du ventricule qui

se colore en bleu est plus étendue que la partie gauche, réservée au sang rouge. La pointe du coeur appartient à la partie bleue ou droite, et la ligne de séparation sur la face antérieure (= ventrale) du ventricule n'a pas son point de départ à l'embouchure du bulbe, mais dans le plan de la cloison inter-auriculaire; de telle sorte qu'au début de la systole ventriculaire l'embouchure bulbaire se trouve uniquement en rapport avec du sang bleu, et ce n'est que quand une partie du sang s'est écoulée que le sang rouge arrive à son tour en présence de l'orifice du bulbe". Het zijn vooral de laatste woorden, die mij versterkt hebben in de overtuiging, dat de gang van zaken inderdaad ongeveer is als in fig. 1—7 weergegeven.

Onze conclusie moet m.i. luiden, dat de anatomische verhoudingen in het kikkerhart zoodanig zijn, dat het uit de longen terugkeerende, O_2-rijke bloed uitsluitend naar het cavum aorticum gedirigeerd wordt, ondanks het feit, dat ook de toegang tot het cavum pulmo-cutaneum gedurende de geheele ventrikelsystole vrij is. De theorieën van Brücke en Sabatier, volgens welke in het kikkerhart speciale mechanismen aanwezig zouden zijn om een versperring van den toegang tot het cavum pulmo-cutaneum tijdens de tweede phase van de ventrikelsystole te bewerkstelligen, zijn m.i. onjuist; O_2-arm en O_2-rijk bloed stroomen, zooals reeds Ozorio de Almeida wilde, naast elkaar, het eerste in het rechts ontspringende cavum pulmo-cutaneum en aanvankelijk ook in het links ontspringende cavum aorticum, het tweede alleen in het cavum aorticum. De fig. 1—7 maken de oude waarneming van Brücke en anderen begrijpelijk, dat door het cavum aorticum eerst donkerrood en terstond daarna vrij lichtrood bloed stroomt.

Tot slot nog een enkel woord over een drietal vragen, waaraan ik, hoewel ze eigenlijk een veel uitvoeriger behandeling vergen, toch niet geheel stilzwijgend voorbij wil gaan.

Reeds Brücke (1852) meende waar te nemen, dat de kop van *Rana* O_2-rijker bloed ontvangt

Fig. 1—7. Het kikkerhart, gezien van ventraal. O_2-rijk bloed gestippeld, O_2-arm bloed wit. De omranding laat zien, dat de ventrikelpunt niet van plaats verandert; de ventrikelbasis verandert sterk van plaats, de voorrand der atria vrij sterk. — De torsie van het septum bulbi is niet aangeduid; ook de groote venen en hun uitmonding in de atria zijn niet geteekend. Het cavum aorticum is duidelijk wijder dan het cavum pulmo-cutaneum. Vorm en aantal der sagittale septa zijn ontleend aan fig. 1 van Gompertz. — De atrio-ventriculaire kleppen moesten zeer sterk worden geschematiseerd; in werkelijkheid bevinden de twee groote kleppen zich niet links en rechts van het ostium atrio-ventriculare, maar dorsaal resp. ventraal hiervan. — Ook t.a.v. andere détails zijn de fig. 1—7 meer of minder sterk geschematiseerd; zoo is b.v. noch de ligging van de grens tusschen O_2-arm en O_2-rijk bloed, noch ook die van het scheidingsvlak tusschen bloed, dat naar het lichaam resp. naar longen en huid zal gaan, nauwkeurig bekend.

Fig. 1. Eind van de bulbussystole; de systole der atria is nog niet begonnen. De ventrikel is nog leeg. In het cavum aorticum bevindt zich nog O_2-rijk bloed van de juist voltooide ventrikelsystole.
Fig. 2. De systole der atria is bijna voltooid; de atrioventriculaire kleppen zijn dus nog geopend.
Fig. 3. De systole der atria is voltooid; de ventrikelsystole is juist begonnen; de bulbus is al iets wijder geworden. Èn in het cavum aorticum, èn in het cavum pulmo-cutaneum treedt O_2-arm bloed binnen.
Fig. 4. Vervolg ventrikelsystole; bulbus wijd; de diastole der atria is reeds begonnen. Cavum aorticum en cavum pulmo-cutaneum ontvangen beide O_2-arm bloed.
Fig. 5. Vervolg ventrikelsystole; bulbus wijd; de diastole der atria gaat voort. In het cavum aorticum treedt O_2-rijk bloed binnen, in het cavum pulmo-cutaneum O_2-arm bloed.
Fig. 6. Vervolg ventrikelsystole; bulbus wijd; de diastole der atria gaat voort. Ook nu ontvangt het cavum pulmo-cutaneum alleen O_2-arm bloed.
Fig. 7. Ventrikelsystole voltooid; de bulbussystole is juist begonnen; de diastole der atria is voltooid.

dan de rest van het lichaam. Of dit juist is, is m.i. nog onzeker; ik vermeld hier alleen, dat bepaalde proefresultaten van Noble (1925) (injectie van O.-I. inkt in de vena pulmonalis) deze opvatting steunen.

Omtrent de vraag, hoe de bloedverdeeling in het hart van verschillende Reptielen verloopt,

wil ik hier alleen dit zeggen, dat volgens mijn overtuiging ook hier overal inrichtingen aanwezig zijn, waardoor wordt voorkomen, dat het uit de longen terugkeerende bloed terstond daarna opnieuw naar de longen wordt gedirigeerd.

In de vergelijkend-anatomische hand- en leerboeken gaat men dikwijls uit van de gedachte, dat een der groote moeilijkheden van de phylogenie der landvertebraten is: het moeizaam zich ontworstelen aan de noodlottige gevolgen der bloedmenging in den ongescheiden ventrikel. BOAS (1882, p. 565) spreekt van een lange strijd, die gevoerd moest worden, om tenslotte hetzelfde resultaat te bereiken als bij de visschen, n.l. dat de lichaamsarteriën zuiver arteriëel en de longarteriën zuiver veneus bloed ontvangen. Deze grondinstelling is m.i. onjuist. Vele auteurs schijnen overtuigd te zijn, dat de Amphibiën en Reptielen, indien zij slechts een volledig septum ventriculorum bezaten, een veel intensievere stofwisseling zouden kunnen hebben en daardoor tot veel grootere prestaties in staat zouden zijn. Men pleegt dan te vergeten, dat met het bezit van dit septum niets gewonnen is, wanneer niet tevens (om slechts enkele dingen te noemen!) het longoppervlak vergroot wordt, de dichtheid van het haarvatennet in longen en lichaam toeneemt, de werking der excretieorganen versterkt wordt, mechanismen voor warmteregulatie optreden, enz. Er is geen reden om aan te nemen, dat van al deze (en andere) factoren alleen het optreden van een volledig hartseptum belangrijke moeilijkheden oplevert. Het is een feit, dat de lichaamsarteriën van *Rana* „gemengd" bloed naar de weefsels voeren, maar dit sluit nog volstrekt niet in, dat deze weefsels relatief weinig zuurstof ontvangen. Uit nog ongepubliceerde onderzoekingen van Dr. BULT is ons gebleken, dat het haemoglobinegehalte van kikkerbloed in den nazomer 10 à 30% hooger is dan van menschelijk bloed; de transportcapaciteit van kikkerbloed voor zuurstof is dus veel grooter dan men zou verwachten. Dit bespaart natuurlijk hartarbeid, en het is zeer wel denkbaar, dat wat het zuurstoftransport betreft de hartarbeid onder bepaalde omstandigheden nog geringer zou kunnen zijn, doch dat andere belangen (b.v. het transport van ureum, of de bloeddruk) zich hiertegen verzetten. Wij zijn zóó gewend, zuurstoftransport als de belangrijkste functie van den bloedsomloop te beschouwen, dat wij gemakkelijk uit het oog verliezen, dat dit niet altijd behoeft te gelden. Van de zoogdiernier b.v. staat reeds vast, dat de doorbloeding veel sterker is, dan voor de zuurstofvoorziening noodig is: het bloed in de niervene ziet nog lichtrood! (REIN 1941, p. 228). — Wanneer men dit alles bedenkt, dan is het m.i. duidelijk, dat het ontbreken van een ventrikelseptum bij *Rana* volstrekt geen nadeel behoeft te zijn; denkt men aan de groote transportcapaciteit van kikkerbloed voor zuurstof en aan de zeer uiteenloopende omstandigheden, waaronder een kikvorsch moet kunnen leven (des zomers, in lucht; onderduikend bij gevaar; tijdens den winter in den modder, eventueel onder het ijs), dan lijkt het ons zeer wel mogelijk, dat aan het bezit van een onvolledig gescheiden ventrikel groote voordeelen verbonden zijn. Dat eenzelfde bloedlichaampje tweemaal achtereen langs het lichaam gezonden wordt, is geen bezwaar, als het op de eerste rondgang misschien slechts 10 of 20% van zijn zuurstof heeft afgestaan; tweemaal achtereen passeeren langs de longen zou natuurlijk volkomen zinloos zijn, maar dit wordt dan ook inderdaad vermeden. Ik wil er in dit verband aan herinneren, dat bij sommige visschen bij lagere temperatuur adempauzes voorkomen, waarbij wel de ventilatie van de kieuwen stilstaat, maar niet de bloedsomloop; verder zijn van enkele visschen en Brachyura eenzijdige ventilatiebewegingen beschreven, waarbij de kieuwen van de eene lichaamshelft wel, die van de andere lichaamshelft echter niet geventileerd worden. Ook in deze gevallen is het blijkbaar voldoende, als het bloed op twee (of meer?) passages langs het lichaam slechts één keer zuurstof opneemt. Men bedenke in verband hiermede ook, dat de transportcapaciteit voor zuurstof van het bloed der poikilothermen toereikend moet zijn voor perioden van krachtige activiteit bij hooge temperatuur, en dus zonder eenigen twijfel een zeer ruim surplus zal hebben in tijden van geringe activiteit bij lage temperatuur.

D. SAMENVATTING.

Op de oude strijdvraag: menging of scheiding van O_2-rijk en O_2-arm bloed in het kikkerhart, kan thans het volgende antwoord gegeven worden: er is menging, in zooverre als het lichaam (en wellicht ook de kop) „gemengd" bloed krijgen; er is scheiding, in zooverre als de longen (en de huid) alléén zuurstofarm bloed krijgen. Een bloedlichaampje, dat juist uit de longen terugkeert, gaat dus niet terstond daarna opnieuw door de longen; het gaat eerst een of twee keer (of wellicht soms ook vaker) langs het lichaam. — Dat het O_2-rijke bloed niet in het cavum pulmo-cutaneum terechtkomt, hangt samen met het feit, dat dit cavum, dat tot dusver ten onrechte het linker cavum genoemd werd, in werkelijkheid rechts van het cavum aorticum ontspringt.

Litteratuur:

ACOLAT, M., Recherches anatomiques relatives à la séparation du sang veineux et du sang artériel dans le coeur de la grenouille. C. R. Ac. Sc. Paris, T. 192, 1931 I, p. 767. — ACOLAT, M., Recherches physiologiques relatives à la séparation etc., C. R. Ac. Sc. Paris,

T. 192, 1931 I, p. 849. — BENNINGHOFF, A., Herz. In Handb. d. vergl. Anat. d. Wirbeltiere, herausgegeben von BOLK, GÖPPERT, KALLIUS und LUBOSCH, Bd. VI, p. 467. Berlin und Wien, 1933. — BOAS, J. E. V., Über den Conus arteriosus und die Arterienbogen der Amphibien. GEGENBAURS Morphol. Jahrb. Bd. 7, 1882, p. 514. — BREMER, J. L., The left aorta of reptiles. The Amer. Jl. of Anat., Vol. 42, 1928, p. 307. — BRÜCKE, E., Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Physiologie des Gefäss-systemes. Denkschr. d. Kais. Akad. der Wiss., Math.-Naturw. Classe Bd. III, p. 335. Wien, 1852. — BRÜCKE, E. TH. VON, Die Bewegung der Körpersäfte, in WINTERSTEIN's Handb. d. vergl. Physiol., Bd. I. 1, p. 827, Jena, 1925. — BUDDENBROCK, W. VON, Grundrisz der vergleichenden Physiologie, Bd. II, Berlin, 1939. — ELZE, C., in BRAUS' Anatomie des Menschen Bd. II, Berlin, 1934. — GAUPP, E., Anatomie des Frosches, Bd. II, Braunschweig 1899; Bd. III, 1904. — GELDEREN, CHR. VAN, De foetale bloedsomloop en de veranderingen daarin in aansluiting aan de geboorte. Geneesk. Bladen 26, 1928, p. 351. — GOMPERTZ, C., Über Herz und Blutkreislauf bei nackten Amphibien. Arch. f. Anat. u. Physiol. (Physiol. Abth.) 1884, p. 242. — HERTER, K., Die Physiologie der Amphibien, in KÜKENTHAL's Handb. d. Zoologie Bd. 6, 2. Hälfte (Anhang, 3. und 4. Lfg.), p. *1—*252, Berlin, 1941. — NOBLE, G. K., The integumental, pulmonary and cardiac modifications correlated with increased cutaneous respiration in the Amphibia: a solution of the "hairy frog" problem. Jl. of Morphol. and physiol. Vol. 40, 1925, p. 341. — OLIVER, K. K., The structure of the truncus arteriosus in species of the genus *Hyla, Limnodynastes, Chiroleptis, Heleioporus, Pseudophryne* and *Notaden*. Proc. of the Royal Society of Victoria, Vol. 22 (New Series) Part II, 1909, p. 198. — OPPEL, A. Ueber die gestaltliche Anpassung der Blutgefässe, mit einer Originalbeigabe von Prof. W. ROUX. Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik der Organismen, Heft X (ROUX' Vorträge). Leipzig, 1910. — OZORIO DE ALMEIDA, M., Sur la séparation des ondes artérielle et veineuse dans l'appareil circulatoire de la grenouille. C. R. Soc. Biol. Paris, T. 89, 1923 II, p. 1019. — REIN, H. Physiologie des Menschen. Berlin, 1941. — ROUX, W., Über die Verzweigung der Blutgefässe. Jen. Z. f. Naturwiss. Bd. XII, 1878, p. 205. — ROUX, W., Über die Ablenkung des Arterienstammes bei der Astabgabe. Jen. Z. f. Naturwiss. Bd. XIII, 1879, p. 321. — ROUX, W., Der Kampf der Theile im Organismus. Leipzig, 1881. — SABATIER, A., Etudes sur le coeur et la circulation centrale dans la série des Vertébrés. Montpellier et Paris, 1873. — VANDERVAEL, F., Recherches sur le mécanisme de la circulation du sang dans le coeur des Amphibiens anoures. Arch. de Biol. T. 44, 1933, p. 577. — VORSTMAN, A. G., Het bloed- en lymphevatenstelsel, in IHLE's Leerboek der vergel. ontleedkunde van de Vertebraten, II, p. 235—239. Utrecht, 1940. — ZÜLLICH, R., Über das Herz von *Salamandra maculosa*. Gegenbaurs Morphol. Jahrb. Bd. 65, 1931, p. 178.