(Aus dem physiologischen Laboratorium der Universität Leiden.)

Über die angebliche positive Stromschwankung in der Schildkrötenvorkammer bei Vagusreizung nebst Bemerkungen über den Zusammenhang zwischen Kontraktion und Aktionsstrom.

Von

W. Einthoven und **A. C. A. Rademaker.**

(Mit 9 Textfiguren und Tafel I.)

Inhaltsübersicht.

	Seite
1. Einleitung	109
2. Literarische Notizen	111
3. Über einige technische Schwierigkeiten bei der Ausführung der Experimente	113
4. Die Kontraktion der Lungen	116
5. Über Vorhoftonus	123
6. Die positive Stromschwankung	125
7. Die Formveränderung eines Muskels beeinflusst die Stärke des abgeleiteten Muskelstroms	135
8. Schlussbetrachtungen	139
Erklärung der Tafel	143

1. Einleitung.

Im Jahre 1887 beschrieb Gaskell¹⁾ einen merkwürdigen Versuch: Der linke Vorhof einer Schildkröte wird weg-, und der rechte durchgeschnitten, so dass er von dem Sinus abgetrennt wird. Dabei soll jedoch die Verbindung des N. vagus am Halse mit dem rechten Vorhof unverletzt bleiben. In vielen Fällen steht unter diesen Umständen der rechte Vorhof einige Zeit still. Während er in Ruhe

1) W. H. Gaskell, Über die elektrischen Veränderungen, welche in dem ruhenden Herzmuskel die Reizung des Nervus vagus begleiten. Beitr. z. Physiol. 1887 S. 114. Carl Ludwig gewidmet. F. C. W. Vogel, Leipzig.

verweilt, lädiert man seine Spitze und bringt diese mit einer unpolarisierbaren Elektrode in Kontakt. Eine andere Elektrode setzt man auf seine unverletzte Oberfläche, und beide Elektroden verbindet man mit einem Galvanometer.

Während man den Demarkationsstrom am Galvanometer abliest, reizt man den N. vagus am Halse, und die Folge ist, dass der Ausschlag des Galvanometers sich vergrößert.

An diese Erscheinung, die wir kurz den Gaskell-Effekt nennen dürfen, kann man weitreichende Betrachtungen knüpfen. Leitet man von einem Skelettmuskel einen Demarkationsstrom ab und reizt man den zum Muskel gehörigen Nerv, so beobachtet man die allgemein bekannte Erscheinung der negativen Schwankung: der Demarkationsstrom nimmt ab. Beim Schildkröten-Vorhof ist jedoch die Schwankung positiv. Die hemmende Wirkung des Vagus und die reizende Wirkung eines motorischen Nerven haben also eine entgegengesetzte elektrische Reaktion. Erzeugt die Erregung einen dissimilatorischen Prozess im Muskel, so würde nach Gaskell die Vagusreizung einen assimilatorischen Prozess erzeugen. Und dieser letztere würde die Ursache der positiven Stromschwankung sein.

Zu diesen von Gaskell entwickelten Gedanken möchten wir noch einige Betrachtungen, die sich auf den allgemeinen Zusammenhang zwischen Muskelkontraktion und Aktionsstrom beziehen, hinzufügen.

Viele Forscher nehmen an, dass beide letztgenannten Erscheinungen in gewisser Hinsicht unabhängig voneinander sind und vollständig voneinander getrennt werden können. Nicht der Kontraktionsvorgang, sondern die Erregung soll mit der Entwicklung eines Aktionsstroms verbunden sein. Der Gaskell-Effekt scheint wohl einen schlagenden Beweis für ihre Meinung zu liefern. Denn wenn die elektrische Schwankung in einer anderen Richtung stattfindet, je nachdem der zum Muskel gehörige Nerv eine erregende oder eine hemmende Wirkung ausübt, während im letzteren Fall kein mechanischer Vorgang im Muskel merkbar ist, liegt es auf der Hand, anzunehmen, dass der elektrische und der mechanische Vorgang nicht fest miteinander verbunden, mit anderen Worten, dass die Muskelkontraktion und der Aktionsstrom zwei voneinander trennbare und in gewisser Hinsicht unabhängige Prozesse sind.

Ausser dem Interesse, das die oben beschriebene Frage für die Elektrophysiologie überhaupt besitzt, hat sie noch ein spezielles

Interesse für die Physiologie des Herzens. Man kann sie unmittelbar auf unsere Vorstellungen über die Entstehung des E.K.G. anwenden.

Das E.K.G. ist jetzt eine in der medizinischen Praxis vielfach registrierte Kurve. Fast allgemein glaubt man diese nicht als den Ausdruck einer Kontraktionswelle, sondern einer über den Herzmuskel fortlaufende Erregungswelle betrachten zu müssen. Beim Menschen oder beim Tier mit unregelmässiger Herztätigkeit glaubt man oft konstatieren zu können, dass grosse, gleichförmige Erregungswellen über den Herzmuskel ablaufen, denen bald eine kräftige, bald eine schwache und bisweilen auch gar keine Systole folgen würde.

Wir haben bei einer früheren Gelegenheit¹⁾ ziemlich ausführlich unsere von der oben beschriebenen abweichende Meinung über diese Frage auseinandergesetzt. Ohne dass wir behaupten, in diesem Moment unzweideutig dartun zu können, dass es einen untrennbaren Zusammenhang zwischen Aktionsstrom und Kontraktion gibt, weisen wir doch nachdrücklich darauf hin, dass es allen bis jetzt angeführten Beweisen des Gegenteils an genügender Beweiskraft mangelt.

In diesem Aufsätze möchten wir hauptsächlich nur einen dieser vermeintlichen Beweise, nämlich den Gaskell-Effekt, näher analysieren.

2. Literarische Notizen.

Studiert man die über den Gaskell-Effekt veröffentlichte Literatur, so muss man die merkwürdige Tatsache konstatieren, dass eine Erscheinung, deren grosse Bedeutung für unsere Kenntnis der Herznerven allgemein anerkannt wird, nur von wenig Forschern zum Objekt einer Untersuchung gemacht worden ist. Ausserdem ersehen wir, dass die Ergebnisse der Forscher voneinander verschieden sind, während man vielleicht bei oberflächlicher Betrachtung meinen könnte, dass die hier erörterte Frage ganz einfach und leicht lösbar wäre.

Boruttan²⁾ beschränkt sich auf die Mitteilung: „Ausschliesslich bei letztgenanntem Objekt“ (beim Schildkröten-Herzen) „gelang auch die Registrierung des klassischen Gaskell'schen Versuchs — positive Schwankung des Demarkationsstroms — am stillgestellten

1) Über die Deutung des Elektrokardiogramms. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 149 S. 65. 1913.

2) Boruttan, Über die elektrischen Erscheinungen am Herzen bei der Vagusreizung. Zentralbl. f. Physiol. Bd. 19 S. 301. 1905.

Vorhof während der Vagusreizung.“ Dabei gibt er aber weder eine Beschreibung des Versuchs noch Zahlen oder Kurven, so dass man leider nicht in den Stand gesetzt wird, sich über den Wert der Mitteilung ein eigenes Urteil zu bilden.

Die einzigen Forscher, die ihre Experimente beschreiben und dabei soviel wie möglich versuchen, die von Gaskell angewandte Methode zu befolgen, sind Meek und Eyster¹⁾. Sie verwenden bei ihrer Untersuchung das Saitengalvanometer und registrieren die erzielten Stromschwankungen auf die übliche Weise photographisch. Das bedeutet einen technischen Fortschritt in Beziehung zur Arbeit von Gaskell, der 25 Jahre früher genötigt war, bei jedem Versuch eine Anzahl einzelner Wahrnehmungen zu verrichten und mittels der auf diese Weise erhaltenen Ergebnisse seine Kurven zu konstruieren.

In gewisser Hinsicht sind die Kurven von Meek und Eyster komplizierter als diejenigen von Gaskell. Sie schneiden den linken Vorhof nicht weg, sondern binden ihn zusammen mit dem Sinus ab. Der linke Vorhof fährt während ihrer Versuche zu klopfen fort, und da diese Bewegungen den Stand der Saite beeinflussen, beobachtet man in ihren Kurven ausser dem zu studierenden Effekt noch rhythmische Erhebungen, deren Grösse und Frequenz ebenfalls durch Vagusreizung verändert werden.

Sofern uns bekannt ist, haben alle anderen Forscher die ursprüngliche Gaskell'sche Methode etwas abgeändert, indem sie rhythmisch klopfende, anstatt stillgestellte Kammern oder Vorhöfe untersuchten.

Gotch²⁾ nahm den klopfenden Schildkrötenvorhof und die durch rhythmisch angebrachte künstliche Reizung im Klopfen versetzte Froschkammer. Bei seinen letztgenannten Versuchen wandte er die Rheotom-Methode an.

Ein empfindliches, langsam ausschlagendes Galvanometer verband er mittels unpolarisierbarer Elektroden mit zwei Stellen der Kammer, während er den auf diese Weise gebildeten Kreis jedesmal nur in der Phase der Diastole kurze Zeit schloss. Der Galvanometerausschlag wurde sowohl bei ruhendem als bei gereiztem Nervus Vagus beobachtet.

1) W. J. Meek and J. A. E. Eyster, Electrical changes in the heart during vagus stimulation. *Americ. Journ. of Physiol.* vol. 30 p. 271. 1912,

2) Gotch, Inhibition of tortoise heart. *Proc. of the Physiol. Soc.* July 2, 1887. *The Journ. of Physiol.* vol. 8 p. XXVI.

Burdon-Sanderson¹⁾, dessen Methode derjenigen von Gotch sehr ähnlich ist, führte den Versuch bei einer verletzten und also einen Demarkationsstrom zeigenden Froschkammer aus. Taljanzeff²⁾ nahm die unverletzte, klopfende Froschkammer, und Samojloff³⁾, der bei seiner Arbeit das Saitengalvanometer verwendete, verglich insbesondere die Effekte, die er bei verletzten, mit denjenigen, die er bei unverletzten, klopfenden Kammern erzielte.

Zum Schluss erwähnen wir Schürholz⁴⁾ und Fano und Fayod⁵⁾. Die beiden letzten Forscher berücksichtigen bei ihrer Arbeit hauptsächlich die rhythmischen Tonusschwankungen des Schildkrötenvorhofes.

Wie wir schon bemerkten, laufen die von den verschiedenen Forschern gewonnenen Ergebnisse auseinander. Bevor wir deren Ursachen erklären, mag zuerst eine ausführliche Analyse der Gaskell'schen Experimente selbst folgen.

3. Über einige technische Schwierigkeiten bei der Ausführung der Experimente.

Als wir angingen, den Gaskell-Effekt bei ein paar Schildkrötenarten, *Emys europea* und *Testudo graeca*, zu untersuchen, gelang es uns zwar wiederholt, bei Vagusreizung eine positive Stromschwankung des verletzten rechten Vorhofes zu bekommen, aber trotzdem konnten die Ergebnisse unserer Versuche uns nicht befriedigen.

In Vergleichung mit den Aktionsströmen der Kammer oder Vorhofsmuskeln waren die zu messenden positiven Potentialschwankungen klein. Dies ergab im Hinblick auf ein empfindlich gestelltes Saitengalvanometer keine Schwierigkeit und war nach den Mitteilungen,

1) Burdon-Sanderson, Proc. of the Physiol. Soc. July 2, 1887. The Journ. of Physiol. vol. 8 p. XXVII.

2) A. Taljanzeff, Beitrag zur Lehre von der Natur der hemmenden Wirkung des Vagus auf das Herz. Arch. f. Physiol. Bd. 10 Suppl. S. 31. 1886.

3) A. Samojloff, Die Änderung der Stärke des Demarkationsstromes des Froschherzventrikels durch Vagusreizung. Zentralbl. f. Physiol. Bd. 27 Nr. 11 S. 575. 1913.

4) N. Schürholz, Das elektrische Verhalten des Herzmuskels während des Vagusstillstandes. Arch. f. Physiol. 1914 S. 380.

5) Fano et Fayod, De quelques rapports entre les propriétés contractiles et les propriétés électriques des oreillettes du cœur. Arch. ital. de Biol. t. 9 p. 143. 1888.

die Gotch und Burdon-Sanderson über den Gegenstand veröffentlicht haben, auch schon zu erwarten. Wenn nur die Ergebnisse einigermaßen konstant gewesen wären, dürfte der geringe Wert an und für sich zu keinem Zweifel Anlass geben.

Aber bald erreichte die positive Schwankung ein paar Zehntel eines Millivolts, bald einen mehr als zehnfach geringeren Wert, und ausnahmsweise konnten wir auch wohl eine negative Schwankung anstatt der positiven konstatieren. Solche Unterschiede dürften nicht ohne eine vorhergehende gründliche Untersuchung durch individuelle Verschiedenheiten der von uns verwendeten Schildkröten erklärt werden, um so weniger, da es sich hier um eine wichtige physiologische Erscheinung handelt, von welcher wir erwarten müssen, dass sie sich bei allen Wirbeltieren analog zeigt.

Es lag also auf der Hand anzunehmen, dass wir die Versuchstechnik nicht genügend beherrschten. Könnte es vielleicht kleine, scheinbar unbedeutende Unterschiede in der technischen Ausführung des Versuchs geben, die einen ungeahnt grossen Einfluss auf das Resultat ausübten?

Dies zu entscheiden, versuchten wir viele Abänderungen sowohl in der Methode, nach welcher das Herz präpariert und der Strom abgeleitet wurde, als in der Methode der Reizung; auch die Versuchstiere selbst untersuchten wir sorgfältig, während wir zum Beispiel auch ihre Körpertemperatur erhöhten und erniedrigten.

Bevor uns jedoch die wahre Ursache der Stromschwankung deutlich geworden war, blieben all diese Bemühungen vergebens.

Gaskell selbst hat schon auf vorzügliche Weise gezeigt, dass bei seinen Versuchen die Stromschwankung nicht die Folge einer mangelhaften Isolierung war. Es waren keine Stromverzweigungen vorhanden, welche sich eventuell von den Reizungselektroden nach dem Galvanometer hin ausbreiten könnten. Denn den Vagus kann man bei der Schildkröte über eine grosse Länge isolieren, während man die Reizelektroden an den peripheren Stumpf des durchschnittenen, langen, dünnen Nerven anlegen kann. Die Bedingungen sind also besonders günstig, um Verzweigungen des Reizungsstromes nach dem Galvanometer zu vermeiden.

Wurde die Kontinuität des Vagus unterbrochen oder der N. accelerans anstatt des Vagus gereizt, so blieb die positive Stromschwankung aus; ebenso wenn Atropin auf den Vorhof geträufelt wurde.

Diese Beweise sind entscheidend.

Es darf hier jedoch daran erinnert werden, dass bei Vagusreizung noch andere Organe als das Herz im Tierkörper reagieren. Die Lungen, der Ösophagus, der Magen, der Darm kontrahieren sich und wenn man die unpolarisierbaren Elektroden auf zweckmässige Weise mit einem dieser Organe verbindet, kann man ohne Mühe bei Vagusreizung die Entwicklung ziemlich starker Aktionsströme von einigen Millivolts Spannung konstatieren.

Es wäre im allgemeinen nicht undenkbar, dass von den genannten Organen Stromverzweigungen nach dem Vorhofe stattfinden. Man könnte tatsächlich den Vorhof wohl auf solche Weise im Schildkrötenkörper hinlegen, dass die Stromverzweigung im Galvanometer merkbar wird; aber bei den von Gaskell ausgeführten Versuchen ist diese Sachlage doch praktisch ausgeschlossen. Der rechte Vorhof ist vom Sinus getrennt und seine Spitze mittels eines Fadens aufgezogen, wodurch er zu einer dünnen Röhre gedehnt wird. Diese dünne Röhre ist mit ihrer unteren Seite nur durch eine schmale Brücke mit dem Versuchstier verbunden und befindet sich übrigens frei in der Luft. Unter diesen Umständen hat man keine merkbare Abzweigung von den Aktionsströmen der inneren Organe nach dem rechten Vorhofe zu befürchten.

Ebensowenig können wir es bei unseren Experimenten mit Stromverzweigungen zu tun gehabt haben, die vom N. vagus selbst oder vom N. coronarius ausgingen.

Es blieb uns lange rätselhaft, wie die zwar kleinen und nicht immer konstanten, sondern doch in der Regel wohl von uns beobachteten positiven Ergebnisse — womit Gaskell's Versuche bestätigt zu werden schienen — erklärt werden mussten. Die fortgesetzte Untersuchung brachte jedoch schliesslich die Lösung.

Als wir sorgfältig untersuchten, ob das Präparat während der Vagusreizung wohl vollkommen in Ruhe blieb, zeigte sich bald, dass das nicht der Fall war: Ein nach Gaskell präpariertes Schildkrötenherz liegt noch teilweise auf dem aufgeschnittenen Perikardium. Dieses ist mit den die Körperhöhle von der Bauchseite bedeckenden Häuten verwachsen. Bei Vagusreizung kann man ein langsames Einsinken dieser Häute beobachten, während nach dem Aufhören der Reizung eine noch langsamere Rückkehr nach dem ursprünglichen Niveau stattfindet.

Durch das Wegsinken des Perikardiums wird der mittels eines

Fadens fixierte rechte Vorhof ein wenig gedehnt. Kommt das Perikardium wieder auf sein ursprüngliches Niveau zurück, so nimmt auch der rechte Vorhof wieder die Form und die Spannung an, die er vor der Vagusreizung hatte.

Die hier beschriebene Dehnung des rechten Vorhofes ist die Ursache der positiven Schwankung des Vorhofstromes.

Die Bewegung, die man an den genannten Häuten beobachtet, hat eine Amplitude von ein paar Millimeter oder bisweilen sogar mehr und ist sehr langsam. Sie beansprucht eine Zeit, die man mit Minuten misst, wodurch sie sehr wenig auffallend ist.

Sobald wir die Ursache des Gaskell-Effekts erkannt hatten, verschwanden alle technischen Schwierigkeiten bei der Ausführung des Versuchs.

4. Die Kontraktion der Lungen.

Die im vorigen Kapitel beschriebene Bewegung der das Herz tragenden Unterlage wird durch die Kontraktion der Lungen des Versuchstiers verursacht.

Man töte eine Schildkröte, lege das Tier auf seinen Rückenschild, entferne den Brustschild und präpariere die Häute einigermaßen weg, welche die Lungen bedecken. Diese letzteren werden dann teilweise sichtbar und zeigen sich als mit Luft gefüllte blasenförmige Organe.

Reizt man den linken Vagus, so beobachtet man, dass die Lunge derselben Seite sich verkleinert, um nach der Reizung ungefähr ihr ursprüngliches Volumen wieder einzunehmen. Reizt man den rechten Vagus, so beobachtet man die gleichartigen Bewegungen an der rechten Lunge.

Die Lungenbewegungen sind ausgiebig und leicht wahrnehmbar, aber sehr langsam; die Rückkehr zum ursprünglichen Volumen findet langsamer statt als die Verkleinerung, und der ganze Vorgang dauert ungefähr 3 oder 4 Minuten. Die genauen zeitlichen Verhältnisse können wir leicht mit Hilfe von Kurven angeben. Bevor wir einige von diesen abbilden, möchten wir aber die Umstände erörtern, die den Verlauf des Versuchs beeinflussen.

Die Weise, auf welche man das Tier tötet und fixiert, kann vielleicht dazu beitragen, dass die Lungen mehr oder weniger lufthaltend bleiben. Wir töteten unsere Versuchstiere gewöhnlich durch einen Stich in das verlängerte Mark und Zerstörung des Gehirns,

legten sie danach mit dem Rückenschild auf einen mit einer passenden Höhlung versehenen Holzblock, entfernten den Brustschild und streckten die Füsse nach vier Seiten. Die medianwärts aussteckenden, das Operationsfeld beeinträchtigenden Knochen der Vorderfüsse können weggenommen werden.

Ist durch Anhäufung von Schleim oder andere zufällige Umstände das Kopfe der Luftröhre abgeschlossen, so stehen die Lungen nicht mit der Aussenluft, sondern wohl miteinander in Verbindung. Dies hat zur Folge, dass, wenn eine Lunge sich kontrahiert, diese die Luft nach der anderen treibt. Verkleinert die linke Lunge sich, so vergrössert sich die rechte, und umgekehrt.

Man braucht sich selbstverständlich nicht von zufälligen Umständen abhängig zu machen und kann im getöteten Tier die Luftröhre entweder öffnen oder zubinden. Um im letzteren Fall die Bedingungen für das Gelingen des Versuchs möglichst günstig zu machen, kann man die Lungen zuvor mit mehr oder weniger Luft aufblasen. Auf diese Weise ausgeführt, bleibt der Versuch doch noch einfach, während er zugleich anschaulich ist, so dass er sich besonders gut zu einer Demonstration eignet.

Wir änderten ihn auch noch auf andere Weise ab. Man kann die Trachea luftdicht mit einer grossen leeren Flasche verbinden — zum Beispiel mit einer Schwefelsäureflasche von 60 oder 100 Litern Inhalt — und den Druck in der Flasche so regeln, dass die Lungen sich zweckmässig ausdehnen. Reizung des einen Vagus ruft unter diesen Umständen wieder eine Verkleinerung der Lunge derselben Seite hervor, aber — wie auch zu erwarten ist — ist dabei die Vergrösserung der anderen Lunge viel geringer als bei zugebundener Trachea.

Hat man die mit der Flasche verbundenen Lungen genügend aufgeblasen, und reizt man beide Vagi gleichzeitig, so kontrahieren sich beide Lungen so stark, dass das Herz mehr als 1 cm sinkt.

Die Zusammenziehung der kontraktilen Elemente in der Schildkrötenlunge ist der Bronchialmuskel-Kontraktion bei den Säugetieren analog. Letztere Erscheinung haben mehrere Forscher ausführlich untersucht¹⁾. Wir dürfen nicht annehmen, dass sie denjenigen Physiologen, welche die Schildkröte zum Untersuchungsobjekt wählten, unbekannt war, können aber nicht umhin, auf den merkwürdigen

1) Vgl. Über die Wirkung der Bronchialmuskeln, nach einer neuen Methode untersucht, und über Asthma nervosum. Pflüger's Arch. Bd. 51 S. 367. 1892.

Umstand hinzuweisen, dass in den Arbeiten, die über die positive Stromschwankung des Vorhofs handeln, die durch Lungenkontraktion verursachten Bewegungen mit keinem Worte erwähnt werden.

Von den zahlreichen zu unserer Verfügung stehenden Kurven wählen wir drei aus, die alle bei Exemplaren von *Testudo graeca* und bei geöffneter Trachea registriert worden sind. Es verdient jedoch Erwähnung, dass die Versuche mit *Emys europea* vollkommen ähnliche Versuche ergeben.

Fig. 1. *Testudo graeca*. Trachea geöffnet. *S* Signal; *T* Zeitlinie, in welcher die Distanz zwischen je zwei vertikalen Strichen den Wert von 1 Sekunde hat; *A* rechter Vorhof; *V* Kammer; *P* Lunge. Die Erhebungen von *A*, *V* und *P* entsprechen den Kontraktionen resp. des Vorhofs, der Kammer und der Lunge. Zwischen *R* und *R*₁ wird der peripherische Stumpf des durchschnittenen rechten Vagus gereizt.

In Fig. 1 bedeutet *S* das Signal und *T* die durch einen Jaquet'schen Apparat geschriebene Zeitlinie, in welcher die Distanz zwischen je zwei vertikalen Strichen gleich 1 Sekunde ist¹⁾.

Die äusserste Spitze des rechten Vorhofs ist mit einem feinen Faden unterbunden. An dem freien Ende des Fadens ist ein Hebel befestigt, der auf zweckmässige Distanz über das Versuchstier aufgestellt ist. Mit Hilfe dieses Hebels registriert man die Kurve *A*,

¹⁾ Die Figuren 1, 2 und 3 sind bei der Reproduktion auf $\frac{3}{4}$ der ursprünglichen Grösse reduziert worden.

und zwar auf solche Weise, dass jede Vorhofkontraktion eine Hebung hervorruft.

Ein Punkt der Kammer schreibt auf ähnliche Weise die Kurve *V*. Jede Hebung der Kurve entspricht hier wieder einer Kontraktion des Organs.

Endlich hat man noch ein kleines Stückchen der kranialen, lateralen Spitze der rechten Lunge mit einem Faden unterbunden. Der an diesem Faden befestigte Hebel schreibt die Kurve *P*, und auch hier entspricht jede Erhebung der Kurve einer Kontraktion des Organs.

Zwischen *R* und *R*₁ wird der peripherische Stumpf des über eine grosse Länge isolierten, hoch am Halse durchschnittenen rechten Vagus gereizt. Schon bald nach dem Anfang der Reizung hören der Vorhof und die Kammer zu klopfen auf, und kurze Zeit später beginnt die Kontraktion der Lunge. Die Dauer der verschiedenen latenten Stadia muss man mittels Ausmessung der Nullpunkte berechnen, und auch dann noch kann man sie nicht leicht mit grosser Genauigkeit ausfindig machen.

Die letzte Vorhoferhebung vor dem Stillstande ist niedriger als die vorherigen Erhebungen, woraus man schliessen muss, dass während dieser letzten Kontraktion die Vagusreizung ihren Einfluss schon auszuüben angefangen hat. Dies findet 2 Sekunden nach dem Beginn der Vagusreizung statt. Die Steigerung des Lungenhebels fängt noch ungefähr 1,5 Sekunde später an. Sie erreicht ihr Maximum nach etwas mehr als einer halben Minute, während die Lunge ihr ursprüngliches Volum erst wieder nach 3 bis 4 Minuten zurückerlangt.

Der Vorhof und die Kammer führen — abgesehen von dem Stillstande ihrer rhythmischen Klopfungen — Bewegungen aus, die im allgemeinen mit der Lungenbewegung übereinstimmen. Während die Lunge sich kontrahiert und einsinkt, sinkt das ganze Herz mit, da es auf den die Lungen bedeckenden Häuten ruht. Eine abwärts gerichtete Bewegung der Organe erzielt eine Erhebung der durch sie registrierten Kurven, und so ersehen wir, dass Vorhof- und Kammerkurve beide eine langsame Steigung zeigen, die ebenso wie die Erhebung der Lungenkurve nach ungefähr 3 bis 4 Minuten zu Ende ist.

Die Übereinstimmung in den Kurven des Herzens und der Lunge ist jedoch nicht vollkommen: insbesondere fangen die Herzkurven merklich später sich zu erheben an, während auch das Maximum der Steigung erst geraume Zeit nach dem zugehörigen Maximum der Lungenkurve erreicht wird.

Dies braucht uns jedoch nicht zu verwundern, da das Herz auf beiden Lungen ruht, während nur eine von beiden sich kontrahiert. Hierdurch entwickeln sich mechanische Verhältnisse, welche die gegenseitige Inkongruenz der Kurven erklärlich machen. Es gibt ausserdem noch andere Umstände, welche die Form der Kurven beeinflussen. Einer von diesen mag hier kurz erwähnt werden: das Aufhören der rhythmischen Vorhof- und Kammerklopfungen.

Sowohl der Vorhof als die Kammer klopfen mit einer derartigen Frequenz und Zelerität, dass die Hebel keine Gelegenheit erlangen, während der Diastole des Herzens eine horizontale Linie zu schreiben: bevor sie als Folge der Diastole in Ruhe gekommen sind, werden sie durch eine neue Kontraktion wieder aufwärtsgetrieben. Namentlich die Kammerkurve zeigt scharfe, abwärts gerichtete Spitzen.

Erst wenn das Herz stillgestellt wird, kann die Lage der Hebel die vollständige Diastole des Herzens anzeigen. Die Hebel können dann frei sinken, und zwar so lange, bis die Lungenkontraktion sie wieder nötigt, eine aufsteigende Kurve zu schreiben.

Beide Einflüsse — Sinken wegen der Diastole und Aufsteigen wegen der Lungenkontraktion — wirken einander anfänglich entgegen, was viel dazu beiträgt, Unterschiede in der allgemeinen Form der Herz- und Lungenkurven hervorzurufen. Das nach Vagusreizung anfänglich auftretende Sinken der Vorhof- und Kammerkurven ist in der Figur deutlich ersichtlich.

Jetzt mögen noch einige Bemerkungen anderer Natnr folgen.

Nach dem Stillstande stellen sich die Kontraktionen des Vorhofs und der Kammer auf verschiedene Weise wieder her. Der Vorhof beginnt mit einer schwachen Kontraktion, der allmählich stärkere folgen. Die Kraft der Zusammenziehungen nimmt langsam zu, und erst nach geraumer Zeit, ungefähr 3 bis 4 Minuten, erreicht der Hebelausschlag wieder die Höhe als vor der Reizung.

Die Kammer zeigt dagegen schon bei ihrer ersten Kontraktion nach dem Stillstande ihre volle Kraft. Könnte man die Grösse des Hebelausschlags als ein genaues Maass für die Kraft der Kontraktion ansehen — was jedoch aus guten Gründen bezweifelt werden darf¹⁾ —, so sollten die ersten Kammerystolen nach dem Stillstande sogar noch stärker als die vorhergehenden sein.

1) Man vergleiche die auf S. 132 bei der Beschreibung der Fig. 3 der Tafel gemachten Bemerkungen.

Dass bei der Schildkröte der Vagus einen bedeutenden Einfluss auf die Kraft der Vorhofkontraktion ausübt, ist in vollkommener Übereinstimmung mit den Erfahrungen, die man bei Säugetierherzen gemacht hat¹⁾.

Die Form der durch die Lunge geschriebenen Kurve ist — abgesehen von der Gesamtdauer — einem gewöhnlichen Myogramm ähnlich: nach dem latenten Stadium zuerst ein steilerer anakrotischer Teil, dem sodann ein weniger steiler katakrotischer Teil folgt.

Die Dauer der Reizung wird wohl einigen Einfluss auf die Form der Kurve ausüben. Mehrere Versuche haben uns gezeigt, dass man eine lang anhaltende, schwache Reizung mit grösserem Erfolg anwenden kann als eine kurze und starke. Ein einziger kräftiger Induktionsschlag ist im allgemeinen nicht zweckmässig, was wohl der sehr langsamen Bewegung der kontraktile Elemente der Schildkröten entspricht.

Wir reizten gewöhnlich mit Wechselströmen von 50 Perioden per Sekunde und hielten den Reiz von mehreren Sekunden bis auf eine halbe Minute an. In Fig. 1 dauerte der Reiz 15 Sekunden und war dabei so schwach, dass er gerade noch hinreichte, einen Herzstillstand hervorzurufen. Auch schwächere Reizung, wobei der Effekt auf die Kammer ausbleibt und die Vorhöfe nur eine geringe Kraftverminderung zeigen, ist noch imstande, eine deutliche Lungenkontraktion zu erzielen.

Träufelt man eine genügende Menge Atropinlösung auf das Herz, so dass das Atropin auch in die Lungen durchdringen kann, so hört die Vaguswirkung nach einigen Minuten auf. Vermeidet man dagegen den Gebrauch von Atropin und ähnlichen Stoffen, so bleibt die Fähigkeit der Lungen, auf Vagusreizung zu reagieren, während längerer Zeit — vermutlich sogar während einiger Tage nach dem Tode des Versuchstieres — erhalten. Wir konnten jedenfalls bei einem Präparate, das schon 24 Stunden alt und nicht besonders versorgt worden war, noch ein, sei es auch schwaches, positives Resultat erzielen. Dass der Lungenvagus seine Fähigkeit so lange behält, ist um so merkwürdiger, da die hemmende Wirkung des Vagus auf das Herz verhältnismässig schon bald aufgehoben ist.

1) Man vergleiche: Le Télécardiogramme. Arch. intern. de Physiol. t. 4 p. 132. 1906, und Weiteres über das Elektrokardiogramm. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 122 S. 517. 1908.

In Fig. 2 reproduzieren wir die Bewegungen eines Schildkrötenherzens, das offenbar schon viel gelitten hat. Die Bedeutung der Kurven entspricht derjenigen der Fig. 1. Die Vorhöfe *A* klopfen langsam und unregelmässig. Die Unregelmässigkeit hat einen eigentümlichen Typus und zeigt sich durch die Bildung von Gruppen dicht nebeneinanderstehender Vorhofzacken. In der Fig. beobachtet man eine Gruppe von drei und einige von zwei Zacken.

Die Kammer *V* zeigt eine noch niedrigere Frequenz als der Vorhof.

Fig. 2. Ein anderes Exemplar von *Testudo graeca*. Zwischen *R* und *R*₁ werden die peripherischen Stümpfe der beiden durchschnittenen Vagi gleichzeitig gereizt. Die Bedeutung der Buchstaben ist übrigens dieselbe wie in Fig. 1.

Zwischen *R* und *R*₁ werden die peripherischen Stümpfe der beiden durchschnittenen Vagi während ungefähr 25 Sekunden gereizt. Der reine Effekt wird jetzt weniger beeinträchtigt, als es in der Fig. 1 durch die frequenten Klopfungen des Herzens der Fall ist, und man beobachtet, dass die Erhebungen der drei Kurven ungefähr gleichzeitig ihr Maximum erreichen. Das latente Stadium der Erhebung dauert für jede der Kurven rund 5 Sekunden.

Zum Schluss reproduzieren wir in Fig. 3 die Bewegungen, die wir von einem Präparat erhielten, das nach der Methode von Gaskell stillgestellt worden war. Die Bedeutung der Linien ist wieder vollkommen derjenigen der Fig. 1 und 2 gleich, so dass eine nähere

Beschreibung überflüssig ist. Zwischen R und R_1 sind beide Vagi während ungefähr 20 Sekunden gereizt worden. Der Höhepunkt der Lungenkontraktion fällt hier nicht in dieselbe Zeit wie der Höhepunkt der Vorhof- und Kammererhebungen, was wir den speziellen mechanischen Verhältnissen zuschreiben müssen, die bei dem Versuch vorhanden waren und welche die Erscheinung zwar in der Form, nicht aber in ihrem Wesen beeinflussen.

Fast beim Ende der Figur zeigt die Kammer noch eine Systole, welche auch der Vorhofkurve eine kleine Erhebung erteilt.

Fig. 3. Gaskell-Präparat von *Testudo graeca*. Zwischen R und R_1 Reizung der beiden Vagi. Die Bedeutung der Buchstaben ist wie in Fig. 1.

5. Über Vorhoftonus.

Wir können nicht umhin, anlässlich der im vorangehenden Kapitel abgebildeten Kurven mit ein paar Worten die Frage des Vorhoftonus und dessen Schwankungen zu erörtern.

Im Jahre 1887 beschrieb Fano¹⁾ einige mit überlebenden Schildkrötenherzen angestellten Versuche, aus welchen er den Schluss zog, dass die Vorhöfe ausser ihren gewöhnlichen rhythmischen Kontraktionen noch einen gewissen Tonus zeigen sollten. Nach Fano ist die Vorhofdiastole nicht eine vollständige Erschlaffung der Wand dieses

1) G. Fano, Über Tonusschwankungen der Atrien des Herzens von *Emys europaea*. Beitr. z. Physiol. 1887 S. 287. Carl Ludwig gewidmet. F. C. W. Vogel, Leipzig.

Organs, sondern die Muskelmasse bleibt unter dem Einflusse eines Tonus, der selbst rhythmischen Schwankungen unterlegen sei. Die Tonusschwankungen, die nur unter bestimmten Umständen, zum Beispiel durch eine leichte Unterbindung der Atrioventrikulärgrenze oder durch einen Druck auf diesen Teil hervorgerufen würden, hätten eine bedeutend geringere Frequenz als die gewöhnlichen Kontraktionen. Sie seien auch nicht so regelmässig.

Die Vorstellung, dass eine Muskelfaser zwei Arten von Kontraktion ausführen könne — die gewöhnliche, schnelle oder mässig schnelle Kontraktion und die langsame tonische —, welche beide Kontraktionsarten eine gewisse Unabhängigkeit voneinander besässen, ist in Übereinstimmung mit den namentlich in den letzten Jahren von vielen Forschern vertretenen Anschauungen. Wir lassen diese Frage in ihrer Allgemeinheit aber besser unbesprochen und beschränken uns hier auf die Vorhöfe.

Seit man ¹⁾ dargetan hat, dass sich dicht unter dem Endokardium der Vorhöfe eine Lage glatter Muskeln befindet, die als eine Fortsetzung der Tunica media der in die Vorhöfe mündenden grossen Venen betrachtet werden muss, kann die Vorstellung über die Tonusschwankungen des Schildkrötenvorhofes nicht länger aufrechterhalten werden. Es liegt auf der Hand anzunehmen, dass die gewöhnlichen Vorhofkontraktionen durch die quergestreiften Fasern ausgeführt, während die dem Tonus und den Tonusschwankungen zugeschriebenen Erscheinungen durch die Kontraktionen der genannten Lage glatter Muskeln hervorgerufen werden.

Über den Einfluss des Vagus auf den sogenannten Tonus sind die Meinungen geteilt. Um diesen Einfluss zu untersuchen, benutzt man ein ziemlich grosses Präparat, in welchem sich der Kopf, der Hals und das Herz des Versuchstieres noch im Zusammenhang miteinander befinden, oder man lässt das Herz in situ liegen. Namentlich im letzteren Fall ist es deutlich, dass die Lungenkontraktion die Lage der die Vorhofspannungen registrierenden Hebel beeinflussen muss. Aller Wahrscheinlichkeit nach war die sogenannte positiv-tonotrope Vagustätigkeit bei vielen der beschriebenen Versuche nichts anderes als eine durch Vagusreizung hervorgerufene Kontraktion der Muskelfasern in der Lunge.

1) Man vergleiche unter anderem: E. Th. v. Brücke, Beiträge zur Physiologie der autonom innervierten Muskulatur. III. Soroku Oinuma, Pflüger's Arch. Bd. 133 S. 500. 1910.

6. Die positive Stromschwankung.

In untenstehender Fig. 4 findet man ein Beispiel der positiven Schwankung des Vorhofstroms. Die Schildkröte und ihr Herz wurden nach der in den vorigen Kapiteln schon beschriebenen und den Vorschriften Gaskell's entsprechenden Methode präpariert, und die Spitze des stillgestellten rechten Vorhofes wurde durch Zerquetschung mittels einer Flachzange getötet. Man hat eine Elektrode an diese Spitze, die andere an eine unverletzte Stelle des Vorhofs angelegt, den Demarkationsstrom zum Betrage von 3,6 Millivolt kompensiert und die Galvanometerverbindungen auf solche Weise angebracht, dass eine positive Stromschwankung — also eine Verstärkung des Demarkationsstroms — das Saitenbild aufwärtsbewegt.

Fig. 4. Gaskell-Präparat. *P* Kurve des Perikardiums; *E* Elektroatriogramm; *S* Signal. Zwischen *R* und *R*₁ Vagusreizung. Bei *C* eine Kammerkontraktion. Abszisse: 1 Skalenteil = 1 Sekunde; Ordinate: 1 Skalenteil = 0,016 Millivolt.

Die Kurve *E* gibt den Vorhofstrom an. *P* ist die Schattenlinie, die ein Hebel schreibt, welcher mittels eines schwach gespannten Fadens an einem Punkte des Perikardiums befestigt ist. Wenn das Herz sinkt, spannt sich der Faden stärker und verschiebt sich die schreibende Hebelspitze aufwärts. Man hat das Herz ein wenig nach rechts gelegt, und der mit dem Schreibhebel verbundene Punkt des Perikardiums liegt rechts und kaudal vom Herzen. Die Trachea ist von der Aussenluft abgeschlossen.

Zwischen *R* und *R*₁ reizt man während 15 Sekunden den peripherischen Stumpf des rechten Vagus. Man beobachtet, dass die Kurven *E* und *P* ungefähr 4 oder 5 Sekunden nach dem Anfang der Reizung aufsteigen. Die Sinkung des Perikardialpunktes tritt noch ungefähr 1 Sekunde später auf als die positive Schwankung des Vorhofstromes, was ähnlichen Umständen zugeschrieben werden muss, wie wir schon im Kapitel 4 erörterten. Die Übereinstimmung zwischen

den latenten Stadia der verschiedenen Bewegungen wird durch die mechanischen Verhältnisse der Versuchsbedingungen oft unvollkommen. Übrigens gibt die Form der Kurven, nachdem wir die Form der Lungenkontraktion schon beschrieben haben, zu keinen weiteren Bemerkungen Anlass.

Wir gestatten uns, aus den zu unserer Verfügung stehenden Kurven noch ein zweites Beispiel zu reproduzieren, siehe Fig. 1 der Tafel. Letzteres Photogramm wurde unter ungefähr gleichen Umständen von einem anderen Exemplar derselben Schildkrötenart genommen.

Man hat die Vagusreizung 28 Sekunden, das heisst fast doppelt so lange als in der Textfig. 4 angehalten, was wahrscheinlich dazu beigetragen hat, auch die Lungenkontraktion zu verlängern.

Die Form und zeitlichen Verhältnisse der positiven Stromschwankung stimmen wieder ungefähr mit denjenigen der Lungenkontraktion überein. Die Kurve der letzteren erhebt sich weniger hoch als diejenige der Stromschwankung, während der Unterschied zwischen beiden Erhebungen in Textfig. 4 gerade umgekehrt ist. Indem man die Empfindlichkeiten der schreibenden Teile regelt, kann man diese Sachlage beliebig verändern, und es würde, wie man leicht einsieht, keine grosse Mühe kosten, die beiden Kurven vollkommen parallel laufen zu lassen.

Der mit einem Punkte des Perikardiums verbundene Hebel vergrösserte die Bewegung dieses Organteiles ungefähr viermal, während die Empfindlichkeit der Saite so reguliert worden war, dass 1 Skalenteil einer Ordinate einer Potentialdifferenz von 0,01 Millivolt entsprach. Der Widerstand des Präparates samt den Elektroden ist 10 000; derjenige des Galvanometers selbst 6000 Ohm, so dass man den Wert eines Skalenteils der Ordinaten auch als eine Grösse von $6,25 \times 10^{-10}$ Ampere angeben kann.

Man beobachtet in den Kurven ausser der grossen Welle, die rund 1 Minute nach dem Beginn der Reizung bei *M* ihren Gipfel erreicht, noch zahlreiche kleinere ungleichmässige Wellen. Diese treten namentlich in der Stromkurve deutlich hervor; man kann sie jedoch bei näherer Betrachtung auch wohl in der Lungenkurve finden, und zwar in denselben Zeiten, wo sie in der Stromkurve vorkommen. Sie werden durch allerlei von den mechanischen Verhältnissen des Versuchs unabhängige Nebenumstände verursacht, während man insbesondere beachten muss, dass Vagusreizung Magen- und Darm-

kontraktionen im Versuchstier hervorruft, wodurch kleine Bewegungen des Herzens und der Lungen erzeugt werden können.

Ausserdem nimmt man einen eigentümlichen, ziemlich regelmässigen rhythmischen Einfluss in der Stromkurve wahr. Diese zeigt ungefähr alle 10 Sekunden kleine Zacken, von denen wir einige mit einem $\times$ angegeben haben. Vermutlich werden sie durch die, dem Vorhof kleine Stösse erteilenden, rhythmischen Kontraktionen des Sinus venosus erzeugt.

In Textfig. 4 beobachtet man in der übrigens gleichmässig verlaufenden Kurve ein paar Zacken. Diese werden durch eine Kammerkontraktion hervorgerufen, und zwar teilweise, indem der durch die Kammer entwickelte elektrische Strom sich ausbreitet und zum Vorhof überläuft, teilweise aber, indem der Vorhof ein wenig verschoben und seine mechanische Spannung verändert wird.

In Textfig. 3 beobachtet man ebenfalls eine Unterbrechung der Herzuhe durch eine Kammerystole. Der Stillstand, der in der Herztätigkeit auftritt, nachdem das Präparat nach den Vorschriften Gaskell's angefertigt ist, dauert ungleich lang. Es kommt oft vor, dass er so kurze Zeit dauert, dass man kaum imstande ist, eine Kurve zu schreiben, und ein ruhiges Experimentieren also sehr erschwert wird. „Zuweilen“, sagt Gaskell¹⁾, „dauert aber die Herzuhe viel längere Zeit, von einer Viertel- bis zu einer halben Stunde.“ Man wäre also genötigt, bei den Versuchen auf günstige Umstände oder auch auf die zufällige Wahl eines günstigen Exemplars des Versuchstieres zu warten. Nachdem man jedoch die Ursache der positiven Stromschwankung kennengelernt hat, kann man diese Schwierigkeit leicht beseitigen. Man breitet den Schnitt, der den rechten Vorhof vom Sinus trennen muss, ein wenig weiter aus, ohne dabei den N. coronarius peinlich zu schonen, und kann sogar zugleich mit dem Wegschneiden des linken Vorhofs einen Teil des Sinus entfernen. Der Stillstand der Herztätigkeit ist unter diesen Umständen während viel längerer Zeit garantiert; der Stillstand des Vorhofs noch länger als derjenige der Kammer.

Man braucht sich nicht eines Messers oder einer Schere zu bedienen, um das Herz stillzustellen, da man, wie bekannt, mit einigen Tropfen Muskarinlösung denselben Zweck erreicht.

1) A. a. O. S. 117.

In untenstehender Fig. 5 bilden wir die Kurven eines Schildkrötenherzens ab, das man mittels Aufträufelns von 1%iger Muskarinlösung stillgestellt hat. Der Stillstand fing eine Minute nach dem Aufträufeln an und dauerte ungefähr drei Viertelstunden.

Die Bewegungsgeschwindigkeit der empfindlichen Platte ist in dieser Figur kleiner als in der vorigen, während man die Empfindlichkeit der Saite vergrößert hat. Übrigens sind die Verhältnisse beim Registrieren denjenigen der beiden vorigen Figuren gleich, so dass eine nähere Beschreibung überflüssig ist. Die positive Schwankung erreicht in den Textfig. 4 und 5 und in Fig. 1 der Tafel resp. die Werte von 0,032, 0,11 und 0,16 Millivolt. Die unregelmässigen kleineren Wellen treten besonders in Textfig. 5 deutlich hervor.

Fig. 5. Ein durch Muskarin stillgestelltes Herz. Abszisse: 1 Skalenteil = 2 Sekunden; Ordinate: 1 Skalenteil = $7,7 \cdot 10^{-6}$ Volt. Übrigens wie Textfigur 4.

Träufelt man Atropin auf das Präparat, so bleibt nach einiger Zeit der Effekt der Vagusreizung aus. Dies wird nicht durch den Umstand bedingt, dass die Vagusendigungen im Herzen durch Atropin gelähmt werden, sondern dadurch, dass nach Anwendung des Giftes die Lungen sich nicht mehr auf Vagusreizung kontrahieren, so dass die Verschiebung und die Spannungsveränderung des Vorhofes ausbleiben. Tatsächlich hat die positive Schwankung des Demarkationsstroms mit einer etwaigen geheimnisvollen Wirkung des Vagus auf das Herz nichts zu tun. Es ist die mechanische Dehnung des Vorhofs, welche die Variation in dem Demarkationsstrom erzeugt.

Man kann das Herz ganz vom Körper lospräparieren und frei auf die sich unter dem Brustschilde befindlichen Häute legen. Vagusreizung ruft in diesem Präparate noch eine kräftige Lungenkontraktion hervor, und die dadurch erzeugte Dehnung des rechten Vorhofs hat

dann auch wieder — genau so wie es im klassischen Gaskell-Präparat der Fall ist — die positive Schwankung des Demarkationsstroms zur Folge.

Dies wird graphisch in untenstehender Fig. 6 verdeutlicht, die ausser dem Umstande, dass man das Herz gänzlich von den übrigen Körperteilen losgeschnitten und danach auf die Brustfaszien des Versuchstieres niedergelegt hat, vollkommen mit den vorigen Figuren vergleichbar ist.

Der Vorhof war nach Gaskell präpariert und, um das Herz stillzustellen, mit Muskarin behandelt; aber in der Zeit, wo wir die Kurven schrieben, hatte die Kammer schon wieder zu klopfen angefangen. Dadurch werden die rhythmischen Schwankungen, welche die Figur im Demarkationsstrom des Vorhofs zeigt, hervorgerufen.

Fig. 6. Herz vollkommen ausgeschnitten und frei auf den unter dem Brustschild befindlichen Häuten des Versuchstieres liegend. Abszisse: 1 Skalenteil = 2 Sekunden; Ordinate: 1 Skalenteil = 10^{-5} Volt. Übrigens wie Textfig. 4.

Der Hebel, der mit einem Punkte des Perikardiums verbunden ist und die Kurve *P* schreibt, war offenbar nicht genügend beweglich, das freiliegende Herz zusammen mit den Faszien viel sinken zu lassen. Daher ist die Erhebung von *P* so niedrig und zeigt sie scheinbar ein zu langes latentes Stadium. Prinzipiell stimmt das Resultat jedoch vollkommen mit demjenigen der vorangehenden Figuren überein.

Dehnt man den Vorhof auf andere Weise, so nimmt man dieselbe Stromschwankung wahr. Man präpariere eine Schildkröte nach Gaskell und lege sie auf einen Holzblock, der mittels einer Schraube höher oder niedriger gestellt werden kann. Dabei sollen aber die Elektroden und das Stativ, an welchem der Vorhofpunkt mittels eines Fadens befestigt ist, unbeweglich auf dem Tisch stehen bleiben.

Bei der abwärts gerichteten Verschiebung des Blocks wird der Vorhof gespannt, bei einer Hebung des Blocks erschlafft.

Misst man unter diesen Umständen den Demarkationsstrom des Vorhofs, so wird man bei einer günstigen Stellung der Elektroden und innerhalb gewisser Grenzen der mechanischen Dehnung beobachten können, dass der Demarkationsstrom bei der Anspannung des Vorhofs regelmässig zunimmt, bei der Entspannung abnimmt. Bisweilen können dabei hohe Werte der Stromschwankung, sogar bis zu 2 und 2,5 Millivolt, auftreten.

Günstige Bedingungen für das Zustandekommen einer grossen positiven Schwankung sind ein zweckmässig angebrachter Schnitt zwischen dem Sinus und dem Vorhof, so dass letzterer leicht an seiner Spitze aufgezogen werden kann und sich dann zu einem dünnen Faden oder einer engen Röhre umbildet. Man muss die Elektrode, die den Strom vom unverletzten Teil des Vorhofs ableiten soll, nicht zu weit von der Grenzlinie der getöteten Spitze anbringen und den Vorhof nur so wenig anspannen, dass er nicht ganz gerade gezogen wird.

Gaskell tötete die Vorhofspitze, indem er sie erhitzte. Ob diese Methode vielleicht auch noch einen günstigen Einfluss auf die Grösse der Stromschwankung ausübt, haben wir nicht näher untersucht.

Anstatt die ganze Schildkröte zu verschieben, kann man die Lungen künstlich aufblasen oder aussaugen, wodurch man denselben Zweck — Veränderung der mechanischen Spannung des Vorhofs — erreicht. In Fig 2. der Tafel sieht man eine Kurve, welche die Ergebnisse eines solchen Versuchs bei einem Gaskell-Präparat graphisch darstellt. *P* gibt das Volumen der Lungen und dadurch zugleich die mechanische Spannung des rechten Vorhofs an. Dies findet in dem Sinne statt, dass der Schreibhebel aufsteigt, wenn das Lungenvolumen verkleinert wird, und die Vorhofspannung zunimmt, sinkt, wenn die Vorhofspannung abnimmt.

E hat dieselbe Bedeutung wie in den vorigen Figuren und gibt also wieder den Demarkationsstrom des Vorhofs an. Man beobachtet, dass mit jeder Anspannung des Vorhofs eine Verstärkung des Demarkationsstroms, mit jeder Erschlaffung eine Abnahme des Stroms zusammengeht.

Das Aufblasen und Aussaugen der Lungen haben wir absichtlich unregelmässig ausgeführt, und es ist merkwürdig, zu sehen, wie die

Stromschwankungen fast parallel den Volum- oder Spannungsschwankungen laufen.

Im Koordinatensystem der Figur hat 1 Skalenteil einer Abszisse den Wert von 1 Sekunde, während 1 Skalenteil einer Ordinate = 0,08 Millivolt ist. Letzteres ist am Ende der Figur bei *C* kontrollierbar, wo mittels eines Kurbelrheostaten nacheinander einige Zehntel eines Millivolts in den Kreis ein- und ausgeschaltet wurden. Jeder neue Kontakt der Kurbel entspricht 0,1 Millivolt.

Die höchste Welle in der Figur findet man bei *M*, wo der Ausschlag 21,5 mm, das heisst 1,7 Millivolt erreicht. Der Demarkationsstrom war mit 7,6 Millivolt kompensiert.

Die fünf bis jetzt in diesem Kapitel besprochenen Figuren beziehen sich alle auf die im stillgestellten Vorhof erzeugte Stromschwankung: Wenn die Kammer sich kontrahiert, zeigt — wie man in den Textfig. 4 und 6 beobachten kann — das Galvanometer schon einen Ausschlag. Wenn der Vorhof selbst sich kontrahierte, würde der Ausschlag aber viel grösser sein; wodurch die Messung der zu untersuchenden Schwankung praktisch sehr erschwert werden würde.

Dies können wir mit Hilfe der Fig. 3 und 4 der Tafel leicht demonstrieren: Die Kurven *A*, *V* und *P* bedeuten ebenso wie in den vorigen Figuren resp. die Kontraktionen des rechten Vorhofs, der Kammer und der Lunge. *P* hat man erhalten, indem man den Schreibhebel wieder nicht unmittelbar mit der Lunge, sondern mit einem Punkte des aufgeschnittenen Perikardiums verbunden hat.

E ist das die elektrischen Stromschwankungen des rechten Vorhofs wiedergebende Saitenbild. Die peripherischen Stümpfe beider Vagi liegen auf den Reizungselektroden und werden zwischen *R* und *R*₁ gereizt. Im Koordinatensystem ist 1 Skalenteil der Abszissen = 0,5 Sekunde; 1 Skalenteil der Ordinaten = 0,05 Millivolt: Die Saite ist hier also ziemlich stark gespannt und fünfmal weniger empfindlich als in Fig. 1 der Tafel. Trotzdem sind die Ausschläge, welche die Kontraktion des rechten Vorhofs der Saite erteilt, so gross, dass sie nicht ganz auf der photographischen Platte abgebildet werden können. Ihre Höhe muss auf rund 100 mm angeschlagen werden.

Den Strom haben wir auf solche Weise von der verletzten Spitze und einer unverletzten Stelle des rechten Vorhofs abgeleitet, dass ein Negativwerden der unverletzten Stelle das Saitenbild aufwärts

treibt. Dadurch entstehen bei jeder Vorhofkontraktion die gewöhnlichen, aufwärts gerichteten Zacken des E.G. Unter diesen Umständen hat natürlich eine im Sinne von Gaskell positive Stromschwankung eine abwärts gerichtete Bewegung des Saitenbildes zur Folge.

Wir müssen namentlich darum nachdrücklich hierauf hinweisen, da in den vorigen Figuren die Verbindung des Vorhofs mit der Saite immer auf andere Weise stattgefunden hat: eine im Sinne von Gaskell positive Stromschwankung trieb das Saitenbild immer aufwärts. Wir haben jedoch in den Kurven des klopfenden Herzens Stromableitungen gewählt, die in der Elektrokardiographie allgemein üblich sind, und glauben auf diese Weise möglichst wenig zu Irrtümern Anlass zu geben.

In Fig. 3 der Tafel steht bei Vagusreizung zuerst der Vorhof und geraume Zeit später die Kammer still, wie die Kurven *A* und *V* angeben. Weiter gelten für die Form der Kurven *A*, *V* und *P* ähnliche Bemerkungen, wie wir schon bei den Textfiguren auf b russtem Papier gemacht haben.

Nach der Vagusreizung fängt der Vorhof mit schwachen, allmählich stärker werdenden Kontraktionen an, während die Kammer sofort mit einer kräftigen Systole einsetzt. Die ersten Kammererhebungen nach der Reizung sind sogar höher als die anderen: man soll jedoch daraus nicht unmittelbar den Schluss ziehen, dass auch die ersten Kammersystolen nach der Reizung kräftiger sind. Denn scheinbar geringfügige Details beeinflussen die Grösse der Hebelausschläge merklich. Insbesondere veranlassen die länger dauernden Diastolen wegen der dadurch bedingten besseren Trennung der einzelnen Bewegungsphasen grössere Ausschläge, so dass man die Höhe der frequenten, stark ineinanderfliessenden Kammerwellen am Ende der Figur nicht ohne weiteres mit der Höhe derjenigen Wellen vergleichen darf, die kurz nach der Vagusreizung registriert worden und weniger frequent, also auch weniger ineinanderfliessend sind.

Wir weisen in diesem Zusammenhang auch auf die folgende Figur der Tafel hin, wobei nach der Vagusreizung die Frequenz und damit auch die Grösse der Kammerhebelausschläge so gut wie konstant bleiben.

Zieht man in Fig. 3 der Tafel eine Linie, welche die Bases der Vorhoferhebungen *A* miteinander verbindet, so zeigt diese eine langsame Welle geringer Amplitude mit einem Gipfel, der ungefähr bei *M*, das heisst $1\frac{1}{4}$ Minute nach dem Beginn der Reizung liegt. Dasselbe

trifft für die Linie zu, welche die Bases der Kammererhebungen mit einander verknüpft, und gleichfalls für die Lungenkurve *P*.

Die Gipfel der Wellen aus Fig. 4 der Tafel, welche den oben- genannten entsprechen, liegen etwas näher beim Anfangspunkt der Reizung, und zwar auf einer Distanz von kaum einer Minute.

Dieser Unterschied steht wahrscheinlich im Zusammenhang mit der Dauer der elektrischen Reizung, die in Figur 3 der Tafel 39 Sekunden, in der folgenden Figur 30 Sekunden beträgt.

Nach dem im Kapitel 4 Gesagten bedürfen diese Kurven hier keiner weiteren Bemerkungen. Dagegen soll die Form des E. G. noch näher erklärt werden. Man beobachtet, dass die Linie, die durch die Bases der Zacken gezogen werden kann, in Fig. 3 der Tafel eine abwärts gerichtete Welle, in der folgenden Figur eine aufwärts gerichtete Welle beschreibt, von denen jede den Gipfel ungefähr bei *M* hat.

Wenn man dieser Wellenbewegung einigen Wert beilegen könnte, würden wir es in erstgenannter Figur mit einem positiven, in letztgenannter mit einem negativen Gaskell-Effekt zu tun haben.

In dieser Beziehung muss jedoch den Elektrogrammen aller Wert abgesprochen werden, da man sie durch Stromableitung von einem klopfenden Vorhof erhalten hat. Denn die Zusammenziehungen des Vorhofs erzeugen wegen der Weise, worauf das Organ befestigt ist, bedeutende Veränderungen seiner Spannung und Dehnung, wodurch wieder die Grösse des zu registrierenden Potentialunterschiedes beeinflusst wird. An den Stellen, wo in Fig. 3 der Tafel der Vorhof stillsteht und die Kammer zeitweilig zu klopfen fortfährt, sind die durch die Kammer dem Vorhof erteilten Bewegungen schon genügend, noch ziemlich grosse Potentialschwankungen hervorzurufen.

Die Fig. 3 und 4 der Tafel sind vom selben Versuchstier aufgenommen worden; aber erst nachdem Fig. 3 registriert worden war, wurde der rechte Vorhof vom linken und von dem Sinus getrennt. Dadurch kam zwar kein Herzstillstand, sondern doch eine Verringerung der Herzfrequenz zustande.

Dieser Umstand genügt schon, solche Veränderungen in die mechanischen und elektrischen Verhältnisse des Präparates hervorzurufen, dass die Wellenlinie, die das Elektrogramm bei Vagusreizung schreibt, anders gerichtet wird. Insbesondere weisen wir auf den Einfluss einer grossen Frequenz im Zusammenhang mit der Celerität der Herztätigkeit hin; hier treffen für die Potentialschwankungen

ähnliche Betrachtungen zu, wie wir oben schon bezüglich des Mechano-gramms angestellt haben.

In Fig. 3 der Tafel beobachtet man, dass die durch die Herz-systolen hervorgerufenen Potentialerhebungen wegen ihrer Frequenz und verhältnismässig langer Dauer ineinanderfliessen. Bevor die Gruppe der Saitenbewegungen, die einem Zackenkomplex entspricht, aufgehört hat, beginnt schon eine neue. Eine deutliche Pause zwischen den Erhebungen gibt es nicht, und da die Ausschläge des Saitenbildes hauptsächlich aufwärts gerichtet sind, muss ein Stillstand des Herzens notwendigerweise ein Sinken der Kurve zur Folge haben. Damit ist wohl die wichtigste Ursache der Sinkung des E.G. in Fig. 3 der Tafel angegeben. Eine selbe Ursache ist in der folgenden Figur wegen der dort vorkommenden geringeren Herzfrequenz nicht vorhanden.

Zum Schluss weisen wir noch auf die komplizierte Form hin, die das Vorhof-E.G. in den beiden Fig. 3 und 4 der Tafel annimmt. Diese muss — wie aus obenstehenden Zeilen wohl genügend erhellt — durch den Umstand erklärt werden, dass es ausser den Aktionsströmen des sich kontrahierenden Organs noch andere Ursachen für das Entstehen von Stromschwankungen gibt. Alle Veränderungen in der Dehnung des Vorhofs rufen Schwankungen in der Stärke des Demarkationsstroms hervor, und diese machen das E.G. als Ausdruck der Form des Aktionsstroms unrein.

Das Bild gestaltet sich ganz anders, wenn man den Strom nicht unmittelbar vom Herzen selbst, sondern von zwei mehr oder weniger vom Herzen entfernten Körperstellen ableitet, und also einigermassen so vorgeht, wie man das bei der Registrierung des menschlichen E.K.G. gewohnt ist.

Wir gestatten uns in untenstehenden Fig. 7 und 8 ein paar Abbildungen zu reproduzieren von bei indirekter Ableitung registrierten, normalen Schildkröten-E.K.G. Sie unterscheiden sich voneinander namentlich durch ihre Frequenz.

Das Versuchstier liegt auf dem Rücken, und der Brustschild ist entfernt, während das Herz sich noch unverletzt im Perikardium befindet. Eine Elektrode hat man kranial, die andere kaudal vom Herzen angelegt. Keine von beiden ist unmittelbar mit dem Herzen in Berührung. Man ersieht aus beiden Figuren, dass unter diesen Umständen das Schildkröten-E.K.G. eine grosse Ähnlichkeit mit dem E.K.G. des Menschen zeigt. Der Wert der Ordinaten in den Figuren

ist gleich demjenigen, den man gewohnt ist, dem menschlichen E.K.G. zu geben: 1 mm entspricht 10^{-4} Volt; den Wert der Abszissen haben wir jedoch anders gewählt: 1 mm = 0,1 Sekunde.

Beachtet man letzteres, so überzeugt man sich leicht davon, dass die Entwicklung der wichtigsten Zacken *P*, *R* und *T* bei der Schildkröte träger ist als beim Menschen, was man im Zusammenhang mit der Trägheit aller Muskelzuckungen bei jener Tierart auch schon erwarten müsste. Es darf wohl merkwürdig heissen, dass die allgemeinen Formen der Zacken bei so verschiedenartigen Herzen verhältnismässig so geringe Unterschiede aufweisen.

Fig. 7. Normales E.K.G. einer Schildkröte bei indirekter Stromableitung. Abszisse: 1 Skalenteil = 0,1 Sekunde; Ordinate: 1 Skalenteil = 10^{-4} Volt.

Fig. 8. Ein anderes Exemplar mit geringerer Herzfrequenz. Übrigens wie Fig. 7.

7. Die Formveränderung eines Muskels beeinflusst die Stärke des abgeleiteten Muskelstroms¹⁾.

Im vorangehenden Kapitel zeigten wir, dass ein nach Gaskell präparierter rechter Vorhof durch Dehnung oder mechanische Spannungsvermehrung seinen Demarkationsstrom verstärkt. Wir fragen uns jetzt, wie man sich diese Erscheinung zu erklären hat. Haben wir es vielleicht mit einer allgemeinen Eigenschaft des Muskelgewebes zu tun? Die Antwort kann man mittels einiger einfachen Versuche mit isolierten Froschmuskeln finden.

¹⁾ Die in diesem Kapitel erwähnten Messungen sind gemeinschaftlich mit den Herren Assistenten W. Dooren und P. Meerburg ausgeführt worden.

Man spanne den *M. sartorius* eines Frosches vertikal zwischen die beiden Klemmen *A* und *B* des Stativs *S* aus, siehe Fig. 9. Die Klemme *A* ist mittels Schraube und Mutter *F* in vertikaler Richtung verschiebbar. Beide Klemmen sind — solange der Muskel sie nicht miteinander verbindet — elektrisch voneinander isoliert, was man durch Zwischenschaltung des gläsernen Stabes bei *G* erzielt hat.

Fig. 9.

Durch Quetschung mittels einer Pinzette tötet man den oberen Teil des Muskels ab. Ein feiner Faden wird um diesen Teil bei 1, ein anderer Faden um den unverletzten Teil des Muskels bei 2 auf solche Weise herumgebunden, dass der Muskel an diesen Stellen nur kleine, kaum merkbare Einschnürungen zeigt, während doch bei den Spannungsveränderungen des Muskels eine Verschiebung der Fäden verhindert wird.

Man leitet den Demarkationsstrom durch beide Fäden mittels unpolarisierbarer Elektroden zum Galvanometer ab und misst den Potentialunterschied mit einer Kompensationsvorrichtung auf die übliche Weise.

Zuerst entfernt man die Klemmen so weit voneinander, dass man den Muskel, ohne ihn absichtlich zu

spannen, eben noch gerade zieht. Danach spannt man den Muskel abwechselnd an und ebensoviel wieder ab, indem man die Schraubenmutter *F* wiederholt hin- und zurückdreht, während man jedesmal aufs neue den Potentialunterschied des Demarkationsstroms misst. Wir geben untenstehend die Ergebnisse einiger Messungen in der Form von Tabellen wieder, wobei wir in jede Tabelle die Resultate einer Reihe von zehn unmittelbar nacheinanderfolgenden Messungen eingetragen haben.

In Tabelle I wird der Muskel jedesmal um 4 mm gedehnt, wodurch der Potentialunterschied des Demarkationsstroms im Mittel

mit 0,2 Millivolt zunimmt. In Tabelle II beträgt die Dehnung 8 mm und die Zunahme des Potentialunterschiedes im Mittel 0,4 Millivolt.

Tabelle I.
M. sartorius.

Nummer der Messung	Demarkationsstrom in Millivolt	
	bei er- schlafitem Muskel	nachdem der Muskel um 4 mm gedehnt worden ist
1	36,3	—
2	—	36,5
3	36,2	—
4	—	36,4
5	36,1	—
6	—	36,2
7	36,0	—
8	—	36,3
9	36,0	—
10	—	36,2

Tabelle II.
M. sartorius.

Nummer der Messung	Demarkationsstrom in Millivolt	
	bei er- schlafitem Muskel	nachdem der Muskel um 8 mm gedehnt worden ist
1	34,7	—
2	—	35,1
3	34,7	—
4	—	35,2
5	34,7	—
6	—	35,1
7	34,7	—
8	—	35,1
9	34,7	—
10	—	35,1

Die Versuchsreihe der Tabelle I nahmen wir, kurz nachdem die Demarkation in dem Muskel angebracht worden war, mit der Folge, dass der Demarkationsstrom während der Beobachtungen eine Abnahme aufweist. Zieht man aber in Betracht, dass die Messungen keine grössere Genauigkeit als von 0,1 Millivolt beanspruchen, so darf die Regelmässigkeit der Ergebnisse doch befriedigend heissen.

Alle sonstigen, mit dem *M. sartorius* ausgeführten Versuche ergaben uns ähnliche Resultate. Dagegen wird der Demarkationsstrom des *M. gastrocnemius* durch eine Dehnung des Muskels abgeschwächt. Die Potentialveränderung ist bei gleich grosser Muskeldehnung im *M. gastrocnemius* bedeutend grösser als im *sartorius*, wie man aus den beiden folgenden Tabellen III und IV ersieht. Sie sind auf ähnliche Weise wie die Tabellen I und II zusammengesetzt und bedürfen keiner näheren Erklärung.

Die Dehnung des *M. sartorius* in Tabelle I ist eben so gross wie die des *M. gastrocnemius* in Tabelle IV, nämlich 4 mm, während die Veränderung des Demarkationsstroms in erstgenannter Tabelle + 0,2, in letztgenannter — 3,4 Millivolt beträgt. Die Untersuchung mehrerer Exemplare des *M. gastrocnemius* ergab ohne Ausnahme ähnliche Resultate.

Tabelle III.

M. gastrocnemius.

Nummer der Messung	Demarkationsstrom in Millivolt	
	bei er- schlafftem Muskel	nachdem der Muskel um 2 mm gedehnt worden ist
1	40,4	—
2	—	38,8
3	40,4	—
4	—	38,8
5	40,4	—
6	—	38,8
7	40,4	—
8	—	38,8

Tabelle IV.

M. gastrocnemius.

Nummer der Messung	Demarkationsstrom in Millivolt	
	bei er- schlafftem Muskel	nachdem der Muskel um 4 mm gedehnt worden ist
1	40,4	—
2	—	37,0
3	40,2	—
4	—	36,8
5	40,0	—
6	—	36,8
7	40,0	—
8	—	36,6
9	40,0	—
10	—	36,6

Um die beschriebenen Erscheinungen zu erklären, muss man dem allgemeinen Bau des Muskels Rechnung tragen. Dieser enthält neben den Elementen, welche die Ursache des Demarkationsstroms sind, noch andere, welche den Strom ableiten. Als solche erwähnen wir das Sarkolemm und die Kerne der Muskelfasern, das zwischen den Muskelfasern befindliche Bindegewebe und den Gewebesafft. Das Verhältnis zwischen dem Querschnitt des stromliefernden Teils und dem Querschnitt des stromableitenden Teils ist ein Faktor, der dazu beiträgt, die Stärke des messbaren Demarkationsstroms zu bestimmen.

Wird der Muskel gedehnt, so wird sein Querschnitt kleiner; sowohl die stromliefernden als die stromableitenden Elemente werden dünner, und wenn die Verdünnung letztgenannter Elemente verhältnismässig stärker ist als erstgenannter, so muss der messbare Demarkationsstrom zunehmen, im entgegengesetzten Fall muss er abnehmen.

Offenbar verdünnen sich durch die Dehnung des *M. sartorius* seine stromableitenden Elemente stärker als die stromgebenden, während beim *M. gastrocnemius* das Umgekehrte stattfindet. Dieser hat stark entwickelte, zwischen den Muskelfasern befindliche Sehnen, die weniger dehnbar sind als die Muskelfasern selbst, so dass beim Anspannen des Muskels das Verhältnis der Querschnitte beider Bestandteile zuungunsten der stromliefernden Elemente verändert wird.

Der rechte Vorhof der Schildkröte verhält sich in dieser Hinsicht wie der *M. sartorius*, nicht wie der *M. gastrocnemius* des Frosches.

Obenstehende Versuche geben zu einigen allgemeinen, sich auf viele elektrophysiologische Arbeiten beziehenden Bemerkungen Anlass.

Wenn man kleine Potentialunterschiede in einem Organ zu messen wünscht, muss man überhaupt eventuellen, während der elektrischen Messung darin auftretenden mechanischen Veränderungen Rechnung tragen, weil diese störend auf das Messungsergebnis einwirken können. Ein Nerv bewegt sich bei seiner Aktion nicht. Der Aktionsstrom des Nerven kann daher ganz frei von diesem störenden Einfluss untersucht werden.

Aber mit dem Muskel steht es anders. Der Mechanismus der Kontraktion macht sich auf das Resultat der elektrischen Messung geltend. Der störende Einfluss bei einer isometrischen Kontraktion kann anderer Natur und anderer Grösse sein als bei einer isotonischen; wir dürfen aber mit gutem Grund bezweifeln, ob er wohl so klein ist, dass man ihn bei der Beurteilung der durch direkte Messung erhaltenen Resultate stets ohne Bedenken vernachlässigen dürfte.

Es mag diese kurze Bemerkung hier genügen. Bei einer späteren Gelegenheit hoffen wir ausführlicher auf die Frage zurückzukommen.

8. Schlussbetrachtungen.

Die von Gaskell beschriebene Erscheinung haben wir unter ähnlichen Verhältnissen, unter welchen er selbst arbeitete, vollständig reproduziert; die mit dem Saitengalvanometer von uns erhaltenen Kurven bestätigen seine unmittelbaren Ergebnisse in jeder Beziehung. Ihre Ursache ist jedoch eine andere, als Gaskell glaubte, da die ganze Erscheinung durch ein von ihm übersehenes technisches Detail — die langsame Dehnung des Vorhofs durch die Lungenkontraktion — bedingt ist. Dies haben wir in den vorigen Kapiteln zur Genüge ausgeführt. Man hat es nicht mit einem physiologischen Vorgang im Vorhofe, sondern mit einer mechanischen Dehnung dieses Organs und den notwendig damit verknüpften physischen Folgen zu tun. Und damit geht die Bedeutung der Erscheinung als Effekt einer hemmenden Nerventätigkeit vollkommen verloren.

Wir möchten an dieser Stelle betonen, dass wir, obgleich Gaskell's Schlussfolgerungen bestreitend, seine Arbeit doch gern an-

erkennen. Es sei daran erinnert, dass sie vor fast 30 Jahren ausgeführt wurde, in einer Zeit, wo die elektrotechnischen Hilfsmittel weniger vollkommen waren als heutzutage. Seine genauen Untersuchungen über den Bau und die Innervation des Schildkrötenherzens verdienen unsere Bewunderung, und es ist ihm zu verdanken, dass die vorzüglichen Eigenschaften dieses Organs, die es besonders zum Gegenstand physiologischer Untersuchung eignen, allgemein bekannt geworden sind.

Die positiven Ergebnisse derjenigen Forscher, die nach der Gaskell'schen Methode mit einem stillgestellten Vorhofe arbeiteten, müssen auf ähnliche Weise wie diejenigen von Gaskell selbst erklärt werden, während die Untersuchungen derjenigen, die mit klopfenden Vorhöfen arbeiteten, durch die in Kapitel 6 gegebenen Auseinandersetzungen schon genügend gewürdigt worden sind. Es ist unmöglich, die schwache Potentialschwankung eines eventuellen Gaskell-Effektes auch nur einigermaßen genau zu messen, wenn man es mit einem ziemlich frequent klopfenden Organ zu tun hat. Die Vorhöfe und die Kammer entwickeln bei jeder Kontraktion viele Male stärkere Potentialschwankungen als diejenigen eines Gaskell-Effektes, während sie durch den durch Vagusreizung hervorgerufenen Stillstand sowohl ihre gegenseitige Stellung als ihre Lage hinsichtlich der umgebenden Teile verändern. Dadurch treten Spannungsveränderungen und Verschiebungen im Präparate auf, die an und für sich schon genügen, Stromschwankungen von der Grössenordnung des Gaskell-Effektes zu erzeugen. Für die uns beschäftigende Frage können derartige Versuche keine Entscheidung bringen.

Man erblickte in den positiven Stromschwankungen des Schildkrötenvorhofs bis jetzt einen der Beweise, dass Aktionsstrom und Kontraktion im Muskel zwei voneinander trennbare Vorgänge sind. Der Aktionsstrom wäre unlösbar mit der Erregung verknüpft, und nachdem eine Erregung stattgefunden hatte, könnte je nach den speziellen Umständen die Kontraktion entweder folgen oder ausbleiben.

Man bringt für die Richtigkeit dieser Vorstellung noch eine Anzahl anderer Beweise bei. Wir erinnern hier nur an die elektromotorischen Erscheinungen der Scherenmuskeln des Krebses, die von Biedermann¹⁾ beschrieben worden sind, und an ein paar Erscheinungen aus der Physiologie des Herzens.

1) W. Biedermann, Elektrophysiologie. Gustav Fischer, Jena 1895.

Beim Registrieren des menschlichen E.K.G. nimmt man — namentlich unter pathologischen Verhältnissen — oft wahr, dass zwischen einer Reihe von regelmässig aufeinander folgenden E.K.G., wovon jedes einer Herzsystole und einem arteriellen Puls entspricht, plötzlich eine Unregelmässigkeit vorkommt. Das E.K.G. ist vorhanden, bisweilen mit besonders grossen Ausschlägen und von stark veränderter Form; der Puls bleibt dabei jedoch aus.

Einige Forscher sind geneigt, diese Unregelmässigkeit auf derartige Weise zu erklären, dass dabei die Erregung im Herzen vorhanden ist, die Kontraktion aber ausbleibt. Man verknüpft die Erregung mit dem Aktionsstrom und die Kontraktion mit dem Puls und glaubt also zu beweisen, dass Aktionsstrom und Kontraktion voneinander getrennt vorkommen.

Eine zweite der Physiologie des Herzens entlehnte Erscheinung wurde zuerst von Noyons beschrieben und später von anderen Forschern bestätigt.

Unter dem Einflusse einiger Gifte, namentlich von Digitalis, wird das isolierte Froschherz stillgestellt. Es kann dabei fortfahren, rhythmische E.K.G. zu registrieren, während jede Spur der Systole schon verschwunden ist. Elektrische und mechanische Erscheinungen seien also auch hier wieder vollkommen voneinander getrennt¹⁾.

All diese Ausführungen haben jedoch ihre schwache Seite, wie wir in einer bald folgenden Mitteilung näher darzutun hoffen. Der vermeintliche Gaskell-Effekt war aber die Erscheinung, die wohl das meiste Vertrauen zu verdienen schien, und der man die grösste Beweiskraft beizulegen geneigt war. Vagusreizung schwächt den Vorhof in seiner Tätigkeit während der Kontraktion. Sollte dieselbe Nervenreizung plötzlich ganz wirkungslos geworden sein, sobald der Vorhof stillsteht? Dies erachtet Gaskell unmöglich. Wenn der Vorhof stillsteht, müssen wohl die mehr oder weniger entfernten, mechanischen Folgen der Vagusreizung ausbleiben, die unmittelbaren Folgen müssen jedoch fort dauern. Und als eine unmittelbare Folge der Nerventätigkeit betrachtete er die elektrische Reaktion; diese sollte für den Hemmungsnerv aus einer positiven Schwankung des Demarkationsstroms bestehen.

Da jedoch aus dem Ergebnis der oben beschriebenen Versuche

1) Die gleichen Erfolge erzielte Mines durch Calciumentziehung. S. The Journ. of Physiol. vol. 46 p. 188. 1913.

Pflüger's Archiv für Physiologie. Bd. 166.

ersichtlich ist, dass die positive Stromschwankung auf ganz andere Weise aufgefasst werden muss, als Gaskell glaubte, dürfen wir an die daran geknüpften und jetzt noch von den meisten Physiologen vertretenen Vorstellungen gerechten Zweifel hegen.

Das Gaskell-Präparat stellt einen überaus günstigen Gegenstand für die Untersuchung der elektrischen Erscheinungen der Hemmung dar. Die hemmende Wirkung des N. vagus auf das Herz ist so ausführlich, häufig und gründlich untersucht worden wie keine andere in der Physiologie bekannte ähnliche Nerventätigkeit. Keine andere wird auf einfachere, leichtere und demonstrativere Weise geprüft. Wenn wir nun annehmen, dass die Erregung eine negative Schwankung des Demarkationsstroms verursacht, liegt es auf der Hand, zu erwarten, dass die Hemmung eine positive Stromschwankung hervorruft. Bleibt im letzteren Fall die positive Stromschwankung aus, so ist es wohl wahrscheinlich, dass auch im ersten Fall die negative Schwankung nicht die direkte Folge des Nerveneinflusses ist.

Man könnte vielleicht versuchen, die Theorie des Erregungsaktionsstroms durch die Annahme zu retten, dass die positive Stromschwankung von den verschiedenen Forschern zwar nicht erwiesen wurde, dass sie aber doch vorhanden ist. Sie könnte zum Beispiel so klein sein, dass sie sogar mit den modernen Messinstrumenten nicht leicht wahrnehmbar zu machen wäre.

Mit einer derartigen Betrachtung können wir jedoch nicht einverstanden sein. Die Empfindlichkeit unserer Messinstrumente ist gross genug, einen Strom zu messen, der hunderttausendmal schwächer ist als der Aktionsstrom eines Schildkrötenvorhofs, und dies genügt, um auch über das Wesen der Sache entscheiden zu können.

Das Ausbleiben des vermeintlichen Gaskell-Effekts muss also als ein wertvoller Beweis zugunsten der Vorstellung angesehen werden, dass der Zusammenhang zwischen Aktionsstrom und Erregung nur indirekt ist. Die Hypothese, dass der Zusammenhang zwischen Aktionsstrom und Kontraktion unverbrüchlich ist, wird auf festeren Boden gestellt. Und damit wird ein Rückhalt all denjenigen elektrophysiologischen Untersuchungen gegeben, welche die elektrischen Erscheinungen der Organe nur als Hilfsmittel anwenden, um der Kenntnis ihrer Verrichtungen als dem eigentlichen Zweck nachzustreben.

Erklärung der Tafel I.

Für alle Figuren gemeinschaftliche Bezeichnungen:

P = Lunge oder Perikardium,	A = Atriomechanogramm,
V = Ventrikelmechanogramm,	E = Atrioelektrogramm,
S = Signal,	$R R_1$ = Vagusreizung.

Fig. 1. Gaskell-Präparat. Abszisse: 1 Skalenteil = 1 Sekunde; Ordinate: 1 Skalenteil = 10^{-5} Volt. Bei $\times \times$ vermutliche Kontraktionen des Sinus venosus.

Fig. 2. Die Lungen einer Schildkröte werden auf unregelmässige Weise aufgeblasen und ausgesaugt. Abszisse: 1 Skalenteil = 1 Sekunde; Ordinate: 1 Skalenteil = $8 \cdot 10^{-5}$ Volt. Bei C schaltet man Potentialunterschiede von je 10^{-4} Volt in den Kreis.

Fig. 3. Klopfendes Schildkrötenherz. Abszisse: 1 Skalenteil = 0,5 Sekunde; Ordinate: 1 Skalenteil = $5 \cdot 10^{-5}$ Volt.

Fig. 4. Dasselbe Herz wie in der vorigen Figur, aber nach dem Anbringen eines Schnittes zwischen den beiden Vorhöfen. Abszisse und Ordinate wie in Fig. 3.