Elektrographische Untersuchung des Erregungsverlaufes im Vogelherzen.

Von

Ernst Mangold.

Nach gemeinsam mit Fr. Elsbeth Haas ausgeführten Versuchen.

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Freiburg i. Br.)

(Mit 1 Textabbildung und Tafel III und IV.)

(Eingegangen am 17. Februar 1919.)

1. Fragestellung und Methodik.

Wenn das Herz der Vögel bis in die letzten Jahre von seiten der Physiologen nur gelegentlich dasjenige Interesse gefunden hat, das ihm angesichts seiner einzigartigen funktionellen Leistungen wie auch der Besonderheiten seines anatomischen Baues zukommt, so ist dies wohl einmal darauf zurückzuführen, dass die Vögel sich als Versuchstiere noch immer nicht der allgemeinen Beliebtheit erfreuen, wie die üblichen Frosch, Kaninchen und Hund; zum anderen hat offenbar zunächst auch noch die Methodik Schwierigkeiten geboten, an das tief unter den blutreichen Brustmuskeln verborgene Organ heranzukommen und seine Tätigkeit trotz der physiologischen Tachykardie, die seine Bewegungen verschleiert, zu beobachten.

In vorangegangenen Arbeiten aus dem Freiburger Institut wurden im Rahmen einer Reihe von Studien über die Erregungsleitung im Wirbeltierherzen der Ursprung und Verlauf der Erregungsleitung im Vogelherzen bereits eingehenden Untersuchungen unterzogen, über deren Ergebnisse seinerzeit im Zusammenhange berichtet wurde ¹⁾. Als Ursprungsort der automatischen Reizbildung konnte bei Huhn, Gans und Ente, durch Versuche mit lokaler Abkühlung bei gleichzeitiger mechanischer Registrierung mit Doppelsuspension, eine unserer damaligen Auffassung nach dem Sinusknoten, offenbar aber tatsächlich dem Atriumknoten ²⁾ des Säugerherzens entsprechende, der Einmündung

---

1) Mangold, Erregungsursprung und -leitung im Herzen der Vögel und niederen Wirbeltiere. Freiburger Med. Ges. Deutsche Med. Wochenschrift 1914 Nr. 20. — Die Erregungsleitung im Wirbeltierherzen. Jena, G. Fischer 1914. — Die Erregungsleitung im Vogelherzen. Deutsche Physiol. Ges. Berlin 1914. Zentralbl. für Physiol. 28. 1914 Nr. 12.

2) Siehe Kapitel VI der vorliegenden Arbeit.

der grossen Venen benachbarte Stelle der rechten Vorhofswand aufgefunden werden ¹⁾).

Bemerkenswerterweise hatte die mehrfache histologische Untersuchung durch verschiedene Forscher bei Taube und Sperling hier kein nodales Gewebe ausfindig machen können, wie es sonst als Träger der Reizbildung in den intrakardialen motorischen Zentren vorgefunden wird, und erst erneute Untersuchungen von Mackenzie haben wenigstens bei anderen Vögeln an dieser Stelle Knotengewebe ergeben.

Die Versuche wurden sodann auf die atrioventrikuläre Erregungsleitung ausgedehnt ²⁾, die beim Vogelherzen nach seinem anatomischen Bau ein durchaus verschiedenes Verhalten im Gegensatz zum Säugerherzen erwarten liess, denn es fehlen dem rechten Ventrikel des Vogelherzens die Papillarmuskeln, die hier vielmehr zu einer breiten muskulösen Klappe verschmolzen sind, so dass auch die Wege der Erregungsleitung vermutlich anders verlaufen mussten. Es gelang denn auch, am freigelegten, in situ schlagenden Hühnerherzen, mit Hilfe elektrographischer Registrierung der Wirkung von intrakardialen Durchschneidungen in verschiedener Höhe und von Umstechungen in der A. V.-Grenze, den Beginn des Verlaufes der Erregungsbahnen im rechten und linken Ventrikel zu ermitteln ²⁾).

Das aus diesen Versuchen kombinierte Ergebnis (s. Abb. 1) zeigte, dass sich dieselben, von der dem Atriumknoten entsprechenden Stelle des Vogelherzens kommend, in der Höhe der A. V.-Grenze zu einem Bündel sammeln, dessen Hauptschenkel im rechten Ventrikel am Septum hinabzieht, während ein zweiter (s. p_1 und p_2 in Abb. 1) nach links perforiert und sogleich auf die innere Wand des linken Ventrikels übergeht, um hier nach weiterem spitzenwärts gerichteten Verlauf Beziehungen zu den sehr gut ausgebildeten Papillarmuskeln zu gewinnen. Die Trennung in den rechten und linken Schenkel erfolgt erst in oder unmittelbar oberhalb der A. V.-Grenze, so dass hier eine perforierende Verletzung noch beide Schenkel zu durchtrennen vermochte.

Im rechten Ventrikel ergab es sich, dass die a.-v. Verbindungsfasern in dem mit dem Ansatz der Muskelklappe gebildeten Winkel beginnen, wobei sie sich von oben teilweise um die Ansatzlinie dieser Muskelklappe herumziehen, und dass sie dann als starker rechter Schenkel des A. V.-Bündels am Septum hinablaufen (s. Abb. 1). Der Übergang der Bündelfasern vom Septum auf die übrige Wand

---

1) Mangold und T. Kato, Über den Erregungsursprung im Vogelherzen. Dies Archiv Bd. 157 S. 1. 1914.

2) Mangold und T. Kato, Zur vergl. Physiologie des His'schen Bündels. III. Mitteilung. Die atrioventrikuläre Erregungsleitung im Vogelherzen. Dies Archiv Bd. 160 S. 91. 1914.

des rechten Ventrikels erfolgt offenbar erst ziemlich tief, jedenfalls nach unseren Durchschneidungsversuchen, die bis zur Hälfte des Septums hinabreichten, frühestens von dessen herzspitzenwärts gelegener zweiten Hälfte aus. Wahrscheinlich gehen vom Anfangsteil des Bündels auch auf die Muskelklappe selbst direkte Fasern über (in Abb. 1 punktiert gezeichnet). Für den Verlauf der Erregungswelle im r. V. ergab sich aus diesen Versuchen, dass „die vom Vorhof kommende Erregung zuerst der Muskelklappe und dann dem Spitzenteil der rechten Kammermuskulatur, hiernach dem Basisteile zugeleitet wird“¹⁾.

Dieser physiologisch erhobene Befund am rechten Ventrikel, mit dem gewisse mehr vermutungsweise Angaben anderer Autoren nicht wohl vereinbar schienen, erhielt eine sehr schöne Bestätigung durch die uns erst nach Abschluss jener Versuche bekannt gewordenen anatomischen Untersuchungen von Mackenzie²⁾, dessen Abbildung vom Gänseherzen

Rechter Ventrikel.

Linker Ventrikel.

Abb. 1. Verlauf des Atrioventrikularbündels im rechten und linken Ventrikel des Hühnerherzens, nach dem Ergebnis der früheren Durchschneidungs- und Umstechungsversuche. *AVG* Atrioventrikulargrenze. *MK* Muskelklappe des rechten Ventrikels. *S* Septum ventriculorum. *AK* Aortenklappe. *p₁* und *p₂* der nach dem linken Ventrikel perforierende Schenkel des Hischen Bündels. Die schraffierte Stelle im rechten Vorhof entspricht dem Atriumknoten.

eine so vollkommene Übereinstimmung hinsichtlich des Bündelverlaufes im r. V zeigt, dass man sie nicht besser wünschen könnte.

Der bemerkenswerte Gegensatz hinsichtlich des Erregungsverlaufes in den beiden Ventrikeln des Vogelherzens, wonach sich dieser, unseren Durchschneidungs- und Umstechungsversuchen zufolge, im linken Ventrikel in der Richtung von der Basis zur Spitze, im rechten dagegen von der Spitze zur Basis vollzieht, legte es nahe, eine weitere experimentelle Bestätigung dieses Ergebnisses auf anderem Wege zu versuchen. Eine solche schien durch die

1) l. c. S. 127.

2) Mackenzie, The excitatory and connecting muscular system of the heart. 17. Internat. med. Kongress 1913.

gleiche elektrographische Untersuchungsmethode möglich, die in den vorhergehenden Versuchen lediglich als Registrierungsmethode der Vorhofs- und Kammertätigkeit verwendet wurde, um zu erkennen, ob zwischen beiden Herzteilen nach den ausgeführten Eingriffen noch Koordination bestand, oder ob dieselben vollkommene oder unvollkommene Dissoziation oder andere Störungen hervorgerufen hatten. Es war hierbei meistens vom rechten Vorhof und der linken Ventrikelspitze abgeleitet worden. Dabei war es nicht tunlich erschienen, in den gleichen Versuchen, die nach der Freilegung des Herzens auch für die weiteren operativen Eingriffe an demselben, ferner für die Bedienung des Saitengalvanometers und das nach jedem Eingriff erneut erforderliche Anlegen der Elektroden an Vorhof und Spitze, endlich für die künstliche Atmung des Tieres, die volle Aufmerksamkeit der Beteiligten erforderte, auch zugleich die Abhängigkeit der verschiedenen Formen des Elektrogrammes des Vogelherzens von der Art der verschiedenen Ableitungen zu untersuchen. In dieser Absicht wurden vielmehr erst die hier mitzuteilenden Versuche ausgeführt, bei denen wiederum operative Eingriffe wie Durchschneidungen und Umstechungen vermieden wurden.

Wir gingen dabei von dem Gedanken aus, dass es möglich sein müsse, durch Vergleichung der bei verschiedener Anordnung der Ableitung von je zwei Stellen des Herzens gewonnenen Elektrogramme Aufschlüsse insbesondere über die Richtung der Erregungswelle im Herzen zu erhalten. Wenn man mit den früheren Autoren und gemäss mehrfachen neueren Betonungen ^{1) 2) 3)} die Aktionsstromkurve des Herzens in Anlehnung an die von v. Kries ⁴⁾ gegebene Erklärung der Kapillarelektrometerkurve des Froschherzens als eine Summationskurve auffasst, die sich aus den elektrischen Vorgängen an den abgeleiteten Punkten ergibt, so dass die entsprechenden Erregungen der einzelnen Stellen darin beteiligt sind, so lassen sich aus der Form des Elektrogramms in ihrer Abhängigkeit von der zeitlichen Reihenfolge, in der die einzelnen Punkte erregt werden, sowie von der Dauer ihrer Erregungen auch wieder Anhaltspunkte gewinnen, um aus dem Eg bei verschiedener Ableitung den Verlauf der Negativitätswelle und damit des Erregungsvorgangs bis zu einem gewissen Grade zu bestimmen.

1) Samojloff, Elektrokardiogramme. Jena 1909, G. Fischer, und dies Archiv Bd. 155 S. 477. 1914.

2) Boruttau, Groninger Physiologenkongress 1913, und Die Erklärung der Grundform des Elektrokardiogramms. Deutsche Med. Wochenschrift 1917 S. 873.

3) Eiger, Das Elektrokardiogramm als Ausdruck der algebraischen Summe der Aktionsströme des einkammerigen und zweikammerigen Herzens. Dies Archiv Bd. 162 S. 433. 1916.

4) v. Kries, Über einige Beobachtungen mit dem Kapillarelektrometer. Arch. f. Physiol. 1895 S. 130.

Insbesondere der auf- oder abwärts gerichtete Beginn der Aktionsstromkurve hängt ja davon ab, an welcher der beiden Ableitungsstellen die Erregung zuerst einsetzt, und so kann aus dem mit direkter Ableitung etwa von Basis und Spitze des freigelegten Herzens gewonnenen Elektrogramm ersehen werden, ob die Erregung vom einen oder anderen Teile ausgeht. Wird die Ableitung in der bei der physiologischen Arbeit üblichen Weise angeordnet und die obere Elektrode mit der Basis, die untere mit der Spitze verbunden, so entspricht ein Ausschlag nach oben der überwiegenden Negativität an der Basis, ein Ausschlag nach unten der Negativität der Spitze. Durch das frühere Einsetzen der Negativität an der Basis und durch das spätere Aufhören derselben an der Basis ergibt sich dann das bekannte Bild der Kurve mit aufwärts gerichteter *R*- und *T*-Zacke. Je nachdem aber die Vorschwankung bei gleichartiger Ableitung ihr Vorzeichen ändert und die *R*-Zacke abwärts gerichtet erscheint, lässt sich auf einen Richtungswechsel des Erregungsverlaufes mit Beginn an der Herzspitze schliessen; wenn anderseits die *T*-Zacke abwärts zeigt, so weist dies auf die längere Dauer bzw. das spätere Aufhören der Erregung im Spitzenteile hin.

Im Gegensatz zur Methodik der vorigen Arbeit, wie sie hinsichtlich der Vorbereitung des Tieres und der Operation dort bereits eingehend beschrieben wurde ¹⁾ und im übrigen auch in den vorliegenden Versuchen Verwendung fand, wurde in diesen nun stets genau auf die Art der Ableitung geachtet und die Anordnung so getroffen, dass uns jederzeit bewusst war, ob die obere — für gewöhnlich Basiselektrode — oder die untere — für gewöhnlich Spitzenelektrode — auf dem einen oder anderen abgeleiteten Herzteile lag. So musste es möglich sein, das frühere oder spätere Auftreten der Erregung in den verschiedenen Herzteilen festzustellen und, sobald sich genügend konstante Kurven und charakteristische Unterschiede ergaben, aus den gewonnenen Kurven und insbesondere aus der Richtung der Vorschwankung des Ventrikelteiles des Eg jeweils zu ersehen, ob die Erregung früher in dem der oberen oder dem der unteren Elektrode anliegenden Teile des Herzens auftrat. Im ganzen liess sich so durch eine mannigfache Kombination der Ableitungsstellen und der Vergleichung der entsprechenden Elektrogramme ein Bild über die Richtung der Erregungswelle im linken und rechten Herzen gewinnen.

Zugleich ergab sich die Möglichkeit, aus den erhaltenen Elektrogrammen Anhaltspunkte für die Deutung des vom unverletzten Tiere abgeleiteten Elektrokardiogrammes der Vögel zu erhalten, das bereits von Buchanan ²⁾ beschrieben und seit dem schon

1) Dies Archiv Bd. 160 S. 94. 1914.

2) Siehe unten S. 341.

Ende Juli 1914 erfolgten Abschluss unserer hier vorliegenden Versuche mittlerweile von R. H. Kahn ¹⁾ eingehender behandelt wurde, ohne dass diese Autoren die Erklärung für die zunächst auffallende Erscheinung fanden, die das Vogel-Elektrokardiogramm im Gegensatz zu dem der Säuger in der abwärts gerichteten Vorschwankung der Ventrikelkurve (*R-Zacke*) bietet.

Über die Methodik ist hier zu dem früheren nur noch hinzuzufügen, dass in jedem einzelnen Versuche nacheinander mit tunlichst vielen Ableitungen von je zwei verschiedenen Stellen der Herzoberfläche registriert wurde, und zwar so, dass dabei zur Kontrolle und Vergleich der erhaltenen Kurven die gleichen Ableitungen jedesmal möglichst mehrfach wiederholt wurden. Auch wurde selbstverständlich nach jeder einzelnen elektrophysikalischen Aufnahme kontrolliert, ob die aufgelegten Fadenelektroden sich von den beabsichtigten Stellen nicht verschoben hatten; besondere Vorsichtsmassregeln erwiesen sich dabei im allgemeinen nicht als erforderlich, da die mit Kochsalzlösung befeuchteten Fadenelektroden genügend fest liegen blieben und durch die ausweichenden Krümmungen und Streckungen der Fäden die Verschiebungen ihrer ableitenden Enden durch die Bewegungen des Herzens vermieden. Um störende Verschiebungen der Elektroden zu verhindern, wurde auch öfters die Herzspitze mittelst eines durch das äussere Ende ihres visceralen Perikards geführten Häkchens ganz leicht an einem Stativ fixiert. Trotzdem eine Anzahl von Aufnahmen infolge unbeständiger Ergebnisse aus der Verwertung ausgeschaltet werden müssen, lassen sich doch aus der grossen Mehrzahl der Kurven des gesamten, an 18 Hühnern mit 335 Einzelaufnahmen bei direkter Stromableitung gewonnenen Versuchsmaterials Elektrogramme gewinnen, die je nach dem verschiedenen Orte der Ableitungsstellen auf der Herzoberfläche einen bestimmten Typus mit konstantem Unterschiede der für uns in Betracht kommenden Schwankungen, insbesondere der *R-Zacke*, aufweisen.

Tabelle I.

Übersicht der angewendeten Ableitungen und ihres Ergebnisses.

Abkürzungen: r. rechts; l. links; A. Atrium; V. Ventrikel; bas. Basis; sp. Spitze; V. c. i. Vena cava inferior.

Ableitung	Obere Elektrode (I) liegt an	Untere Elektrode (II) liegt an	Negativität früher bei I oder II (je nach auf- oder abwärts gerichteter <i>R-Zacke</i>)	Ergebnis
1	V. c. i.	r. A.	I	r. A. rechts vor r. A. links.
2	r. A.	l. A.	I	} r. A. vor l. A.
3	l. A.	r. A.	II	

1) Kahn, Das Vogel-Ekg. Dies Archiv Bd. 162 S. 74. 1915.

Tabelle I (Fortsetzung).

Ableitung	Obere Elektrode (I) liegt an	Untere Elektrode (II) liegt an	Negativität früher bei I oder II (je nach auf- oder abwärts gerichteter R-Zacke)	Ergebnis
4	l. A.	l. V. sp.	I	l. V. bas. vor l. V. sp. Erregung geht im l. V. von Basis zur Spitze.
5	l. V. bas.	l. V. sp.	I	
6	V. c. i.	l. V. (Mitte bis Spitze)	I	
7	r. A.	r. V. sp.	II	r. V. sp. vor r. V. bas. Erregung geht im r. V. von Spitze zur Basis.
8	r. V. bas.	r. V. sp.	II	
9	V. c. i.	r. V. (Mitte bis Spitze)	II	
10	r. V. sp.	l. V. sp.	I	r. V. sp. vor l. V. sp.
11	l. A.	r. V. (Mitte bis Spitze)	II	r. V. sp. vor l. V. bas.
12	r. V. bas.	l. V. bas.	II	l. V. bas vor r. V. bas.
13	r. A.	l. V. sp.	I	r. V. bas. vor l. V. sp.
14	r. V. bas.	l. V. sp.	I	

II. Die Ergebnisse hinsichtlich der Richtung des Erregungsverlaufes

sind zunächst aus der Tabelle I mit Angabe der verschiedenen Arten der in unseren Versuchen zur Anwendung gekommenen Ableitungen ersichtlich. Als obere Elektrode ist diejenige bezeichnet, die bei der gewöhnlichen Anordnung die Ableitungsstelle für die Basis des Herzens darstellt, so dass der Negativität derselben eine aufwärts gerichtete Zacke des Elektrogrammes entspricht. Es ist zugleich angegeben, ob die als R-Zacke bezeichnete Vorschwankung des Ventrikelteiles der Aktionsstromkurve aufwärts oder abwärts gerichtet war, so dass hieraus ersehen werden kann, ob die Negativität zuerst in überwiegender Masse an der oberen oder aber an der unteren Elektrode auftrat. Im ersteren Falle musste dann jeweils angenommen werden, dass auch die Erregungswelle zuerst an dem durch die obere Elektrode abgeleiteten Herzteile einsetzte und ihre Richtung zu dem durch die untere abgeleiteten nahm. Im zweiten Falle, bei abwärts gerichteter Vorschwankung, musste die Negativität und demnach auch die Erregung vor dem durch die obere Elektrode abgeleiteten Herzteil in dem durch die untere abgeleiteten zuerst aufgetreten sein. Das entsprechende Ergebnis ist in der letzten Kolumne zur Übersicht angegeben.

Man könnte die Anfangsschwankung des Ventrikel-Elektrogrammes in der nach Einthoven's Nomenklatur üblichen Weise, je nach ihrer Aufwärts- oder Abwärtsrichtung, als R-Zacke oder aber als S-Zacke

bezeichnen, wie es Kahn¹⁾ bei seiner Beschreibung des mit äusserer Ableitung aufgenommenen Elektrokardiogrammes der Vögel getan hat. Wir wollen hier aber doch den Ausdruck der aufwärts und der abwärts gerichteten *R*-Zacke wählen, da es sich in unserem Falle bei der Umkehr derselben offenbar um den Ausdruck des gleichen und nur in entgegengesetzter Richtung verlaufenden Vorganges handelt, in ähnlicher Weise, wie sich zum Beispiel bei der Vagusreizung am Froschherzen durch die Änderung der Erregungsdauer der abgeleiteten Punkte die *T*-Zacke umkehrt²⁾.

Aus den verschiedenen Ableitungen, wie sie in der Tabelle verzeichnet sind, liessen sich nach den Elektrogrammen unter Berücksichtigung der Richtung der *R*-Zacke (Vor- oder Anfangsschwankung) der Ventrikelkurve nun folgende Anhaltspunkte gewinnen.

1. Ableitung Vena cava inferior-rechtes Atrium.

Da das dem Vorhofsknoten entsprechende Reizbildungszentrum beim Hühnerherzen³⁾ schon der eigentlichen Vorhofswand angehört, so wurde die obere Elektrode einer dicht benachbarten Stelle der Vena cava inf. angelegt, um gegebenenfalls eine besondere Zacke des Vorhofs- oder auch eines besonderen Sinusknotens zu erhalten. Das Eg erwies sich nach Art und Zahl der unterscheidbaren Zacken als nicht wesentlich verschieden von demjenigen des Ventrikels oder Atriums. Die *R*-Zacke ist doppelphasisch, beginnt aber mit einer Schwankung aufwärts (Abb. 1 a Taf. III). Die Erregung tritt also auch hiernach zuerst an jener Stelle der Reizbildung auf. Das Ergebnis dieser Ableitung macht es nicht sehr wahrscheinlich, dass eine besondere, der *A*-Zacke vorangehende, nach abwärts gerichtete Zacke des Ekg, wie sie Kahn⁴⁾ beobachtet hat, als besonderer Ausdruck der Sinusfunktion aufzufassen wäre. Auch für die andere Möglichkeit der Deutung dieser Zacke, die Kahn in Betracht zieht, und die auf die von uns beobachteten selbständigen Pulsationen der grossen Venenmündungen zurückgeht, lässt sich aus unseren Kurven kein näherer Anhaltspunkt gewinnen, da das in Rede stehende Eg mit doppelphasischer Anfangsschwankung und folgender *T*-Zacke auch erhalten wurde, wenn die eine Elektrode dem Vorhofsknoten selbst anlag (s. Abb. 1 b)⁵⁾ und sich auch von dem folgenden Eg bei Ableitung 2 und 3 nicht grundsätzlich unterschied.

1) R. H. Kahn, Das Vogel-Ekg Dies Archiv Bd. 162 S. 74. 1915.

2) Siehe Samojloff l. c. dies Archiv Bd. 155 S. 490. 1914.

3) Mangold und Kato, Über den Erregungsursprung im Vogelherzen. Dies Archiv Bd. 157 S. 1. 1914.

4) l. c.

5) Bei Aufnahme dieser Abbildung lag die obere Elektrode einer weiter

Nach dem Ergebnis der Ableitung 1 geht die Erregung im rechten Atrium von rechts nach links hinüber.

2. und 3. Ableitung vom rechten und linken Atrium.

Ist r. A. oben, so zeigt die *R*-Zacke aufwärts (s. Abb. 2). Liegt die obere Elektrode dagegen dem l. A. an, so zeigt sie abwärts (s. Abb. 3). Die Negativität ist hiernach früher im r. A., die Erregung geht von diesem zum linken.

4. Ableitung vom linken Atrium und Spitze des linken Ventrikels.

Hierbei kann l. A. zugleich als Ableitungsstelle für die Basis des l. V. gelten, und die nach der im Eg zuerst auftretenden *A*-Zacke erscheinende Anfangsschwankung ist nach ihrer Richtung für uns massgebend. *R*-Zacke aufwärts. Negativität im l. V. demnach zuerst an der Basis (s. Abb. 4, 5, 18 b. Die in Abb. 4 und 5 kaum sichtbar hervortretende *A*-Zacke ist in 4 durch Striche markiert).

5. Ableitung von Basis und Spitze des linken Ventrikels.

Bei direkter Ableitung auch von der Basis ergibt sich das gleiche Ergebnis wie bei indirekter Ableitung durch das l. A. Die *R*-Zacke ist aufwärts gerichtet. Negativität im linken Ventrikel demnach zuerst im Basisteil (Abb. 6 und 7).

6. Ableitung Vena cava inferior und linker Ventrikel (Mitte bis Spitze).

Wenn hierbei die untere Elektrode dem Spitzenteil des Ventrikels anliegt, so kommt bei dieser Ableitung auch der Gegensatz zwischen diesem und der Basis, für die die obere Elektrode die indirekte Ableitung bildet, in dem Eg zum Ausdruck. Wäre die Ventrikelspitze zuerst negativ, so müsste sicher die *R*-Zacke abwärts zeigen. *R*-Zacke aufwärts. Negativität demnach zuerst an der Ventrikelbasis (s. Abb. 8).

Die Ableitungen 4, 5, 6 ergeben, dass der Erregungsvorgang im linken Ventrikel an der Basis zuerst auftritt und von hier zur Spitze fortschreitet.

---

links liegenden Stelle des r. A. und die untere der dem Vorhofsknoten entsprechenden Stelle der Vorhofswand an. Die Ableitung war hier also ausnahmsweise gegen die übliche Regel vorgenommen. Auffallend ist daher die aufwärts gerichtete erste Phase der Vorschwankung, die in Übereinstimmung mit den Ergebnissen, wie in Abb. 1a, abwärts gerichtet sein musste. Vielleicht lag dies an der vorangegangenen Chloräthylkühlung der Reizursprungsstelle.

7. Ableitung vom rechten Atrium und Spitze des rechten Ventrikels.

Hierbei ist r. A. zugleich Ableitungsstelle für die Basis des r. V. Die der A-Zacke folgende Anfangsschwankung, R-Zacke, ist stets abwärts gerichtet. Die Negativität tritt im r. V. zuerst in der Spitze auf (s. Abb. 9, 10, 11).

8. Ableitung von Basis und Spitze des rechten Ventrikels.

Die direkte Ableitung von der rechten Basis liefert die Bestätigung des vorigen Ergebnisses. R-Zacke abwärts. Negativität zuerst an der Spitze (Abb. 12a, 13b).

9. Ableitung Vena cava inferior und rechter Ventrikel (Mitte bis Spitze).

Hierbei gilt die obere Elektrode zugleich als Ableitungsstelle für die Basis des r. V. Die nach der A-Zacke auftretende R-Zacke ist abwärts gerichtet. Negativität zuerst an dem Spitzenteil des r. V. (s. Abb. 14. Dieselbe wurde unmittelbar vor Abb. 5 aufgenommen).

Die Ableitungen 7, 8, 9 ergeben, dass der Erregungsvorgang im rechten Ventrikel zuerst an der Spitze auftritt und von hier zur Basis fortschreitet.

10. Ableitung von Spitze des rechten und Spitze des linken Ventrikels.

R-Zacke aufwärts. Negativität zuerst in der rechten Spitze (Abb. 15, 16).

11. Ableitung vom linken Atrium und Mitte bis Spitze des rechten Ventrikels.

Hierbei gilt l. A. zugleich als Ableitungsstelle für die Basis des l. V. R-Zacke abwärts. Negativität im Spitzenteil des r. V. früher als im Basisteil des l. V. (Abb. 17, 18a).

12. Ableitung von Basis des rechten und Basis des linken Ventrikels.

Hier waren die Ergebnisse nicht ganz konstant, und es lässt sich aus dem Kurvenmaterial nicht mehr ersehen, warum in der Mehrzahl der Fälle die R-Zacke zwar abwärts, in einigen aber aufwärts gerichtet war. Mit Wahrscheinlichkeit ergibt sich aus diesen Aufnahmen, dass die Negativität zuerst in der Basis des l. V. und dann erst in der des r. V. auftritt (s. Abb. 19 und 20). Auch wenn statt von der rechten Basis zur oberen Elektrode vom r. A. abgeleitet wurde, waren die

Kurven nicht ganz übereinstimmend, doch liegen auch hierfür nicht genug Einzelkurven vor.

13. Ableitung vom rechten Atrium und Spitze des linken Ventrikels.

Hierbei gilt die obere Elektrode zugleich als Ableitungsstelle des Basisteils des r. V. *R-Zacke* aufwärts. Negativität früher im Basisteil des r. V. als in der Spitze des l. V. (Abb. 21, 22; die Abb. 22 wurde unmittelbar nach Abb. 10 aufgenommen).

14. Ableitung von Basis des rechten und Spitze des linken Ventrikels.

R-Zacke aufwärts. Negativität früher in der Basis des r. als in der Spitze des l. V. (Abb. 23, 12b, 13a).

Aus den vorstehenden Versuchen ergibt sich die zeitliche Aufeinanderfolge des Auftretens der den Erregungsvorgang begleitenden Negativität in den verschiedenen Teilen des Hühnerherzens, und man gewinnt durch die Kombination der Einzelergebnisse die Reihenfolge: Rechter Teil des rechten Atriums, linker Teil des rechten Atriums, linkes Atrium, rechter Ventrikel Spitze, linker Ventrikel Basis, rechter Ventrikel Basis, linker Ventrikel Spitze (s. auch Tab. III).

Als Hauptergebnis betrachten wir die Tatsache, dass der Erregungsverlauf nach diesen Versuchen im rechten und linken Ventrikel des Vogelherzens ein gegensätzliches Verhalten zeigt. Während sich die Erregung im linken Ventrikel zuerst in dem Basisteil ausbreitet und danach erst im Spitzenteil auftritt, äussert sie sich im rechten Ventrikel zuerst im Spitzenteil, um danach in der Basis aufzutreten.

Zur Übersicht über die diesem Ergebnis zugrundeliegenden Versuche sei besonders auf die Gegenüberstellung der Beispiele in Abb. 11 und 4, 12a und 6, 13b und 7 sowie auch auf 12a und 12b, 13b und 13a, endlich 18a und 18b hingewiesen, die jeweils von dem gleichen Herzen aufgenommen wurden. Hierdurch findet unsere früher auf Grund der Durchschneidungs- und Ligaturversuche am Übergangsbündel des Hühnerherzens aufgestellte Annahme ihre volle Bestätigung, dass die vom Vorhof kommende Erregungswelle im rechten Ventrikel zuerst dem Spitzenteil der rechten Kammermuskulatur, hiernach erst dem Basisteile zugeleitet wird ¹⁾. Für die gleichzeitige Annahme, dass noch vor dem Spitzenteil des

1) Mangold und Kato, Dies Archiv Bd. 160 S. 127. 1914.

r. V. die Muskelklappe, die nach unseren früheren Versuchen direkte Fasern von dem sich um die Ansatzlinie der Muskelklappe herumziehenden Übergangsbündel erhält (s. Abb. 1), in Erregung versetzt wird, liessen sich aus den elektrographischen Untersuchungen naturgemäss keine neuen Anhaltspunkte gewinnen, da sich deren Funktion, wie die der Papillarmuskeln des l. V. und ebenso auch die des in der Septumwand des r. V. abwärts verlaufenden Schenkels des His'schen Bündels, offenbar nicht von der Herzoberfläche ableitbar äusserte. Die von uns damals gegebene Abbildung des Bündelverlaufes (Abb. 1) bleibt also vollkommen zurecht bestehen, nur könnten die für den l. V. punktiert angedeuteten Fortsetzungen ausgezogen und die für den rechten angegebenen Bündelfasern noch weiter spitzwärts verlängert werden.

Als derjenige Teil der Ventrikel, in dem die Erregung zuerst auftritt, erweist sich der Spitzenteil des rechten Ventrikels, gegen den, wie aus den beschriebenen Ableitungsergebnissen hervorging, nicht nur die Basis desselben, sondern auch die des l. V. verspätet erscheint. Dies deutet darauf hin, dass sich die Erregungsleitung vom Vorhofsknoten her im rechten Herzen mit besonderer Leichtigkeit vollzieht, während sie nach und im linken Herzen beträchtliche Verzögerung erleidet. Diese kann zunächst beim Übergang vom r. A. zum l. A. gesucht werden, das sich ja, wie wir sahen, in Übereinstimmung mit den Verhältnissen am Säugerherzen gegen das r. A. verspätet; dann auch beim Übergang auf den l. V., in dem auch wohl die Erregung zuerst die Papillarmuskeln betrifft, um dann erst die Ventrikelwandung in Funktion zu setzen. Im rechten Herzen scheint dagegen der gerade Abwärtsverlauf des Bündelschenkels in der Septumwand ¹⁾ den Verlauf der Erregungsleitung zu begünstigen.

Wenn Kahn ²⁾ die a.-v. Überleitungszeit nach seinen Messungen am Vogel-Ekg angesichts der fehlenden spezifischen Gewebe des Vogelherzens auffallend gross findet, so liegt letzteres also vielleicht daran, dass in der Zeit zwischen P- und R-Zacke des Vogel-Ekg die Erregungsleitung den ganzen Weg vom Vorhofsknoten nicht nur bis zur Basis, sondern bis zum Spitzenteile des r. V. zurücklegen muss und dass sie im l. V. eine Verzögerung erleidet.

III. Ergebnisse hinsichtlich der Dauer der Erregung in den einzelnen Herzteilen.

Nach der oben angedeuteten Auffassung der Aktionsstromkurve des Herzens zeigt bei der üblichen Anordnung eine aufwärts gerichtete

1) Siehe Abbildung dies Archiv Bd. 160 S. 126. 1914.

2) l. c. S. 81.

T-Zacke die längere Dauer bzw. das spätere Aufhören der Negativität im Basisteile, eine abwärts gerichtete die längere Dauer im Spitzenteile an. Wird die Negativität als Ausdruck der Erregung genommen, so lässt sich entsprechend die längere Dauer bzw. das letzte Bestehen derselben im einen oder anderen Herzteile bestimmen. In dieser Hinsicht ergibt unser Kurvenmaterial, dass die *T*-Zacke bei den Ableitungen 4—9 und 11—14 (s. Tab. I S. 332) stets aufwärts gerichtet (Abb. 10 zeigte hiervon eine Ausnahme) und nur bei der Ableitung 10 (Abb. 15 und 16) von rechter und linker Ventrikelspitze, abwärts gerichtet war. Hiernach lässt sich die unterschiedliche Zeit des Aufhörens der Erregung in folgender Weise zusammenstellen (s. Tab. II).

Tabelle II.

Übersicht über die Reihenfolge des Aufhörens der Negativität in den verschiedenen Herzteilen.

Die Art der Ableitung s. Tab. I bei entsprechender Nummer.

Ableitung	Aufhören der Negativität
7—9	in r. V. bas. später als r. V. sp.
12	„ r. V. bas. „ „ l. V. bas.
13, 14	„ r. V. bas. „ „ l. V. sp.
10	„ l. V. sp. „ „ r. V. sp.
11	„ l. V. bas. „ „ r. V. sp.
4—6	„ l. V. bas. „ „ l. V. sp.

Hieraus ergibt sich wieder die Reihenfolge des Aufhörens der Negativität in den verschiedenen Herzteilen, die wir in der Tab. III der Reihenfolge des Auftretens derselben gegenüberstellen, wobei wir von der Vorhofstätigkeit absehen.

Tabelle III.

Auftreten der Negativität	Aufhören der Negativität
zuerst in r. V. sp.	zuerst in r. V. sp.
danach l. V. bas.	danach l. V. sp.
„ r. V. bas.	„ l. V. bas.
zuletzt l. V. sp.	zuletzt r. V. bas.

Im r. V. verschwindet die Negativität demnach zuerst in der Spitze, wo sie auch zuerst auftritt. Im l. V. dagegen, in dem die Erregungswelle zunächst von der Basis zur Spitze verläuft, verschwindet die Negativität ebenfalls zuerst in der Spitze. Dies deutet offenbar darauf hin, dass die Negativität im l. V. entweder während der Ausbreitung

auf den Spitzenteil auch in dem Basisteil noch weiter bestehen bleibt oder dass sie von der Spitze her nochmals in die Basis zurückkehrt.

Nach dieser Darstellung unserer Versuchsergebnisse sei hier noch eine

Bemerkung zur elektrophysikalischen Methodik

hinzugefügt. Wenn vom Verlaufe der Erregungswelle im einen oder anderen Ventrikel und von Spitze zur Basis oder von Basis zur Spitze gesprochen wird, so gilt für die hierüber aus dem zeitlichen Verlaufe der Negativität erschlossenen Folgerungen stets und ganz im allgemeinen der Vorbehalt, der sich an die Unzulänglichkeit dieser anscheinend so exakten und doch eben auch in ihrer Leistungsfähigkeit begrenzten Methode knüpft. Diese Unzulänglichkeit bezieht sich auf die nur sehr beschränkte Möglichkeit, bei Ableitung von der Herzoberfläche zu beurteilen, wie weit die tiefliegenden Schichten und Teile der Herzmuskulatur durch die mit ihrer Funktion verbundenen Potentialschwankungen an der oberflächlich abgeleiteten Aktionsstromkurve beteiligt sind. Wenn im r. V. des Vogelherzens die Negativität zuerst an der Spitze auftritt, so kann dies auf den tatsächlichen Beginn der Erregung in dem Spitzenteil der gesamten Wandmuskulatur des r. V. bezogen werden, da es sich um ein dünnwandiges Organ handelt. Es muss daraus auch geschlossen werden, dass der Vorgang der Überleitung durch den Basisteil hindurch, in dem in der Septumwand des r. V. spitzwärts verlaufenden Schenkel des His'schen Bündels, im oberflächlich abgeleiteten Eg nicht zum Ausdruck kommt. Auch werden die Verhältnisse hier dadurch noch vereinfacht, dass der r. V. keine eigentlichen Papillarmuskeln besitzt und dass auch die aus ihrer Verschmelzung entstandene Muskelklappe an der A.-V.-Grenze offenbar ihre Funktion nicht elektrophysikalisch ableitbar äussert.

Viel schwieriger liegen aber die Verhältnisse bei einem dickwandigen und mit Papillarmuskeln versehenen Organe wie dem l. V., bei dem es wohl möglich erscheint, dass die von der Oberfläche abgeleitete Aktionsstromkurve nur die Potentialschwankungen der äusseren Schichten darstellt, während die der inneren Teile dadurch in unkontrollierbarer Masse verdeckt werden und nicht oder doch nur durch Entstellung der Kurve der äusseren Teile im Eg zum Ausdruck gelangen. Hier bleibt uns also nur der Ausweg, den Erregungsverlauf mit der oberflächlich abgeleiteten Negativitätswelle unter dem Vorbehalte zu identifizieren, der die Möglichkeit schwächerer Ströme von anderer Richtung in den tieferen Teilen offen lässt.

In weit höherem Masse sind ja diese Schwierigkeiten bekanntlich für die Beurteilung von Elektrogrammen vorhanden, die von der Oberfläche des Säugerherzens abgeleitet werden, und es bedeuten

hier die Versuche von Garten und seinen Schülern, mittels der Methode der Differentialelektroden die zeitlichen Verhältnisse der Aktionsströme der äusseren und inneren Herzteile miteinander und mit denjenigen des Haupt-Ekg in Beziehung zu setzen, erst den Anfang, diese Schwierigkeiten zu überwinden.

IV. Das Elektrokardiogramm des Vogelherzens.

Die äussere Ableitung am unverletzten Tiere hat bei Vögeln zuerst Buchanan ¹⁾ zum Zwecke der Bestimmung der Herzfrequenz mit dem Capillarelektrometer unternommen. Die Ableitung erfolgte dabei vom Schnabel und einem Bein. In einer späteren Arbeit mit dem Saitengalvanometer ²⁾ konnte Buchanan die Tatsache beobachten, dass die *R*-Zacke des Ekg bei den Vögeln in der entgegengesetzten Richtung zeigt, wie bei Säugern und Reptilien. Die *T*-Zacke fand sie bei Taube und Wildente mit derjenigen des Säuger-Ekg gleichgerichtet, während Huhn und zahme Ente nach ihren Angaben merkwürdigerweise keine *T*-Zacke aufweisen sollten.

Auch in einigen Kurven der Arbeit von Wertheim-Salomonsen ³⁾, der die ontogenetische Entwicklung des Ekg bei Hühnerembryonen verfolgte und mit der fortschreitenden Differenzierung des Herzens in Beziehung brachte, erscheint die *R*-Zacke bei normaler Ableitung, wie sie der Verfasser anwandte, abwärts gerichtet, ohne dass der Verfasser näher auf diese Besonderheit des Vogel-Ekg eingeht.

Weitere Beobachtungen über das Vogel-Ekg wurden seit dem Abschluss des experimentellen Teiles unserer vorliegenden Arbeit von Kahn ⁴⁾ mitgeteilt. Dieser Autor untersuchte bei Taube, Huhn und Gans die Einzelheiten des meist vom Nacken und Bauch abgeleiteten Ekg, seine zeitlichen und quantitativen Verhältnisse, sowie seine Veränderungen durch Kuraresierung und den Einfluss des Vagus. Kahn weist darauf hin, dass auch bei den grossen Haussäugetieren die Vorschwankung des Ekg abwärts gerichtet sei, zum Zeichen, dass sich bei diesen Tieren die Kammer zu Beginn ihrer Tätigkeit an der Spitze zinkartig gegen die Basis verhält. Zugleich wird aber angegeben, dass dieser abwärts gerichteten Zacke meist eine kleine aufwärts ge-

1) Buchanan, The frequency of the heart-beat and the form of the electrocardiogram in birds. Journal of physiol. vol. 38 p. LXII. 1909, und The significance of the pulse rate in vertebrate animals. Science Progress 1910 p. 60.

2) Buchanan, Comparison of the wild duck with the tame duck in regard to O₂ — metabolism, heart size and pulse rate. Journ. of physiol. vol. 47 p. IV. 1903.

3) Wertheim-Salomonsen, Das Elektrokardiogramm von Hühnerembryonen. Dies Arch. Bd. 153 S. 553. 1913.

4) l. c.

richtete Zacke vorangeht, so dass wir hieraus also doch wieder schliessen müssten, dass die Negativität in der Basis beginnt. Kahn sieht jedoch hier bereits eine Übereinstimmung, die ihn veranlasst, auf eine besondere Erklärung der abwärts gerichteten Anfangsschwankung beim Vogel-Ekg zu verzichten, um so mehr, als er sich auf den resignierten Standpunkt stellt, dass es doch vorläufig unmöglich sei, die anatomischen Verhältnisse in sichere Beziehungen zu feineren Details des Ekg zu bringen (S. 75).

Unsere eigenen Aufnahmen des Ekg verschiedener Vogelarten, und insbesondere der Vergleich mit den oben beschriebenen Elektrogrammen bei direkter Ableitung vom freigelegten Herzen, veranlassen uns aber doch, aus dieser Reserve herauszugehen und den Versuch zu machen, die beiderlei Ergebnisse in Beziehung zu bringen. Auch scheint uns ein wesentlicher Unterschied zwischen dem Vogel-Ekg und dem der erwähnten Säuger darin zu bestehen, dass bei ersterem jene von Kahn erwähnte, kleine aufwärts gerichtete Zacke, die der abwärts gerichteten Anfangsschwankung vorausgeht, so gut wie ausnahmslos fehlt, so dass also gesagt werden kann, dass das Vogel-Ekg durch die rein abwärts gerichtete Anfangsschwankung eine besondere Stellung einnimmt. Wir wollen auf die gelegentliche Beobachtung einer abwärts gerichteten *R*-Zacke durch frühere Autoren noch eingehend zurückkommen. Bereits oben wurde begründet, warum wir für die Vorschwankung die Bezeichnung *R*-Zacke beibehalten. Auch Kahn weist schon darauf hin, dass eine genaue Identifizierung nur beim Vorhandensein aller drei Phasen der Vorschwankung, also der *Q*-, *R*- und *S*-Zacke, möglich ist. Nach Analogie der umgekehrten *T*-Zacke halten wir es, wie beim Eg, so auch beim Ekg des Vogelherzens, für zweckmässig, von der Umkehrung der *R*-Zacke zu sprechen. Nach allem Vorhergesagten glauben wir, jedenfalls nicht missverstanden zu werden.

Unsere Versuche mit äusserer Ableitung vom unverletzten Tiere beziehen sich auf Hühner, Tauben, Enten und Sperber. Die Ableitung erfolgte in den meisten Fällen von den beiden natürlichen Körperöffnungen am oralen und aboralen Pole des Tieres, also von Schnabel und Kloake, mit dicken Fadenelektroden. Die Ableitungen vom Schnabel und rechtem oder linkem Bein ergaben hiermit übereinstimmende Elektrokardiogramme. Das Bein wurde hierbei entweder mit feuchter Gaze umwickelt oder in ein ableitendes Kochsalzbad versenkt. Auch die gerupfte Brusthaut wurde als obere Ableitungsstelle verwendet. Als weitere Ableitungsmöglichkeiten für das Ekg ergaben sich beim Huhn noch Kamm-Kloake und Kamm-rechtes (oder linkes) Bein, endlich die von der Brust zu einem Bein. Diejenige von Brust zur Kloake wurde von uns nicht versucht. Die Unterschiede

im Erfolge dieser verschiedenen Ableitungen liegen im wesentlichen nur in dem verschieden deutlichen Hervortreten der Vorhofszacke sowie der *T*-Zacke. Die *T*-Zacke war aber bei unseren Versuchstieren stets vorhanden und aufwärts gerichtet, auch beim Huhn und der zahmen Ente (s. Abb. 24), so dass wir die erwähnte Angabe von Buchanan, dass sie bei diesen fehle, als irrtümlich bezeichnen können und die von Kahn daran geknüpften Vermutungen (S. 78) hinfällig werden.

Den von Kahn beschriebenen allgemeinen Typus des Vogel-Ekg können wir durchaus bestätigen. Wir beschränken uns daher auf die Wiedergabe einiger Aufnahmen, die in Abb. 24 das Ekg der Ente, in Abb. 25 und 26 das der Taube, in Abb. 27 das des Sperbers ¹⁾, in Abb. 28 das des Haushuhns, sämtlich bei Ableitung vom Schnabel und der Kloake, ferner in Abb. 29 und 30 das des Huhnes bei Ableitung vom Schnabel und rechten bzw. linken Beine zeigen. Überall ist die rein abwärts gerichtete *R*-Zacke und die *T*-Zacke ausgebildet, während die Vorhofszacke zwar in den meisten Fällen als getrennte Erhebung deutlicher (Abb. 25, 26) oder weniger deutlich (Abb. 24 und 28) erkennbar ist, in anderen aber, infolge der grossen Herzfrequenz kaum (Abb. 30) oder gar nicht (Abb. 27 und 29) aus der *T*-Zacke, mit deren absteigendem Schenkel sie zusammenfällt, herauszuerkennen ist. Wie bereits für das Eg, so sei hier in Hinblick auf die Mitteilungen von Kahn auch für das Ekg des Vogelherzens hervorgehoben, dass wir keine besondere Zacke beobachten konnten, für die wir Anlass gehabt hätten, sie als Ausdruck der Sinustätigkeit anzusprechen.

Der charakteristische Unterschied des Vogel-Ekg. mit dem vom Säugerherzen her bekannten, der in der abwärts gerichteten Anfangsschwankung des Ventrikels besteht, weist darauf hin, dass die Negativität zuerst im Spitzenteil des Vogelherzens auftritt. Unsere vorhergehenden Untersuchungen gestatten nun, zum Vergleiche die direkt abgeleiteten Eg heranzuziehen. Dabei erscheint als zwanglose Bestätigung und Erklärung des Ekg die oben hervorgehobene Tatsache von besonderer Bedeutung, dass die Negativität im r. V. zuerst im Spitzenteil auftritt, wie es ja auch dem früher von uns gefundenen Verlauf der Erregungsbahnen entspricht. Auch erinnern wir uns aus dem Ergebnis der Ableitung II (s. Tab. I S. 332) sowie der Zusammenstellung der Tab. III (S. 339), dass die Spitze des r. V. von allen Kammerteilen des Vogelherzens derjenige ist, dessen Tätigkeit nächst der Vorhofsschwankung in allen direkt abgeleiteten Aktionsstromkurven als erste zum Ausdruck kommt.

1) In anderen Aufnahmen war auch beim Sperber die Vorhofszacke ausgeprägt.

Die bei allen verschiedenen Ableitungen abwärts gerichtete Vorschwankung (*R*-Zacke) des Vogel-Ekg findet demnach ihre Erklärung in der durch die direkten Elektrogramme gefundene Tatsache, dass die Erregung im Vogelherzen zuerst in der Spitze, und zwar in der rechten Spitze, auftritt.

Die gesamte Aktionsstromkurve des Herzens im Ekg. weist daher hinsichtlich der Richtung der *R*-Zacke auch keine Übereinstimmung mit den Elektrogrammen bei Ableitung 4 oder 5 (s. Tab. I) und Abb. 4, 5, 6, 7, 18b), die sich nur auf den l. V. bezogen, ebensowenig mit denjenigen bei Ableitung 13 und 14 (vgl. Abb. 21, 22, 23, 12b, 13a) auf, bei denen die rechte Spitze nicht in Betracht kam. Dagegen zeigen die bei äusseren Ableitungen vom unverletzten Tiere gewonnenen Ekg mit denjenigen direkt von der Herzoberfläche abgeleiteten Eg, bei denen die Ableitungen 7, 8, 9 oder 11 (s. Tab. I S. 332) angewendet wurden, in denen also der Beginn der Negativität im Spitzenteil des r. V. zum Ausdruck kam (vgl. Abb. 9, 10, 11, 12a, 13b, 14, 17, 18a), wie der Vergleich derselben mit den betreffenden Kurven ergibt, eine so vollkommene Übereinstimmung, dass es auch dem Geübten unmöglich sein würde, ohne Kenntnis davon, wie die Aufnahmen entstanden, zu entscheiden, ob ein Eg oder Ekg vorliegt.

V. Die Umkehr der *R*-Zacke im Eg und Ekg bei Vögeln und Säugern.

Das übereinstimmende Ergebnis unserer früheren Untersuchung, in der der anatomische Verlauf der beiden Schenkel des atrioventrikulären Überleitungsbündels im r. und l. V. auf operativem Wege nach den entstehenden oder ausbleibenden Überleitungsstörungen verfolgt wurde, und der vorliegenden Arbeit, in der der Erregungsverlauf im r. und l. V. auf elektrographischem Wege bei direkter Ableitung von der Herzoberfläche nach der an verschiedenen Stellen früher oder später einsetzenden Negativität bestimmt wurde, liegt in der Tatsache, dass die Erregung im Vogelherzen im l. V. von der Basis zur Spitze, im r. V. dagegen von der Spitze zur Basis verläuft. Die weitere, hiermit im Einklange stehende Tatsache, dass die Erregung von allen Teilen der beiden Ventrikel zuerst in der rechten Spitze auftritt, liefert die Erklärung dafür, dass sich das Vogel-Ekg bei allen möglichen Ableitungsarten durch eine abwärts gerichtete *R*-Zacke auszeichnet, in einer Weise, die weitere Erörterungen vielleicht unnötig erscheinen lässt. Doch ist es angesichts der auch bei anderen Tieren gelegentlich beschriebenen Fälle von Abwärtsrichtung der *R*-Zacke bei aufwärts bleibender *T*-Zacke unumgänglich, hier noch auf die in diesen Fällen gegebenen Erklärungen einzugehen, um zu prüfen, ob ähnliche Be-

dingungen wie dort etwa doch auch für die gleiche Erscheinung am Vogelherzen mit verantwortlich gemacht werden können.

Hierbei muss naturgemäss das Vorkommen von abwärts gerichteter *R*-Zacke im Ekg ausser acht gelassen werden, wenn eine solche bei umgekehrter Ableitung, wie üblich, beobachtet wurde. In dieser Hinsicht dürfte der Vorschlag von Eiger¹⁾, entgegen der sonst gewöhnlichen Art der Ableitung aus theoretischen Gründen die umgekehrte einzuführen, so dass Ausschlag nach oben in der Kurve nicht Negativität der Basis, sondern der Spitze anzeigt, teils aus historischem, teils schon allein aus dem praktischen Grunde kaum allgemeine Aufnahme finden, dass hierdurch der Vergleich der neuen Kurven mit der Fülle der bisher bereits veröffentlichten sehr wesentlich erschwert werden würde. Für unsere Betrachtung haben vielmehr zunächst diejenigen Fälle von abwärts gerichteter *R*-Zacke des Eg oder Ekg Bedeutung, die zu einer Richtungsänderung des Erregungsverlaufes in Beziehung stehen. Ein derartiges Vorkommen wird bekanntlich beim Froschherzen beobachtet, in dessen Aktionsstromkurve sich die *R*-Zacke abwärts richtet, sobald die Erregung infolge Reizung an der Spitze von hier ausgeht, während die *T*-Zacke dadurch nicht beeinflusst wird. Diese Umkehr der *R*-Zacke wurde unter anderem von Samojloff²⁾, Seemann³⁾, Schönleber⁴⁾, de Boer⁵⁾ beschrieben, und gibt dem Eg oder Ekg ein charakteristisches Gepräge als Typus für die Spitzenreizung^{6) 7)}, während der Basistypus die aufwärts gerichtete *R*-Zacke zeigt. Auch für das Säugerherz wurde ein derartiges gegensätzliches Verhalten des Ekg bei ventrikulären Extrasystolen des l. und r. V. beim Hunde, wobei die letztere die abwärts gerichtete *R*-Zacke zeigte⁸⁾, auf den Ausgang der Erregung von Basis bzw. Spitze bezogen. Kahn⁹⁾ erhielt jedoch für die Extrasystolen des Hunde-

1) Eiger, Die physiologischen Grundlagen der Elektrokardiographie. Dies Archiv Bd. 151 S. 1. 1913.

2) Samojloff. Dies Archiv Bd. 135 S. 417. 1910.

3) Seemann, Über das Elektrokardiogramm des isolierten Froschherzens. Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Physiol. München 1911.

4) Schönleber, Über die Wirkungsweise elektrischer Reize auf das Froschherz. Diss. Freiburg 1914.

5) de Boer, Die Folgen der Extraktreizung für das Elektrogramm des Froschherzens. Zeitschr. f. Biol. Bd. 65 S. 428. 1915.

6) Samojloff, Die Vagus- und Muskarinwirkung auf die Stromkurve des Froschherzens. Dies Archiv Bd. 155 S. 477. 1914.

7) Eiger, Das Ekg als Ausdruck der algebraischen Summe der Aktionsströme des einkammerigen und zweikammerigen Herzens. Dies Archiv Bd. 162 S. 433. 1916.

8) S. Kraus und Nicolai, Über das Elektrokardiogramm. Berliner klin. Wochenschr. 1907.

9) Kahn, Über das Elektrokardiogramm künstlich ausgelöster Herzkammerschläge. Zentralbl. f. Physiol. Bd. 23 S. 444. 1909.

herzens bei Reizung der Basis und Spitze des r. V. der Form nach identische *Eg* und führte demnach den Unterschied der atypischen *Ekg* bei künstlich ausgelösten Ventrikelsystolen auf den Gegensatz von rechts und links, nicht auf den von Spitze und Basis, zurück. Auch hob Kahn die Bedeutung der Art der äusseren Ableitung des *Ekg* hervor, wie sie sich dann für die Extrasystolen des Hundeherzens auch aus den Versuchen von Rothberger und Winterberg¹⁾ ergab, die bei Reizung der linken Ventrikelsbasis je nach Ableitung von beiden Vorderpfoten oder vom Ösophagus zum Anus ein *Ekg* mit abwärts oder aufwärts gerichteter *R*-Zacke erhielten, in letzterem Falle zugleich mit umgekehrter *T*-Zacke. Auch Selenin²⁾, der mit Hoffmann³⁾ das atypische *Ekg* des agonalen Hundeherzens mit seiner abwärts gerichteten ersten Schwankung als Ausdruck einer wahrscheinlich auf den l. V. beschränkten Hemisystolie bezieht, berichtet über die wechselnde Richtung der *R*- und auch der *T*-Zacke beim Hunde in ihrer Abhängigkeit von der äusseren Ableitungsart. Während bei der Einthoven'schen Ableitung I und II *R* aufwärts gerichtet erschien, zeigte es bei Ableitung III vom linken Vorder- und Hinterfuss die umgekehrte Richtung; hierbei war auch die *T*-Zacke abwärts gerichtet, nur bei Digitoxinvergiftung beschränkte sich die Umkehr auf die *R*-Zacke.

Auch für das Pferde-*Ekg* ist, wie oben bereits erwähnt wurde, eine abwärts gerichtete *R*-Zacke beschrieben worden. Doch auch hier erwies sich die Art der Ableitung von grösster Bedeutung. Nörr⁴⁾ erhielt beim Pferde die abwärts gerichtete *R*-Zacke sowohl bei Ableitung von der rechten Vorderbrust zur linken Unterbrust, bei der die Aussicht besteht, möglichst nahe an Basis und Spitze des Herzens heranzukommen, wie auch bei Ableitung vom Ösophagus zum Anus. Bei anderen Ableitungsarten zeigte *R* dagegen aufwärts, wie es übrigens auch bei der erstgenannten Ableitung einen kleinen aufwärts gerichteten Vorschlag aufwies. Kahn⁵⁾ dagegen erhielt bei Ableitung in der Längsachse des Herzens vom Hals zur Unterbrust ein aufwärts gerichtetes *R*, ebenso auch bei einer weiteren Ableitungsart, während

1) Rothberger und Winterberg, Über das Elektrogramm künstlich ausgelöster ventrikulärer Extrasystolen. Zentralbl. f. Herz- und Gefässkrankheiten Bd. 4 S. 185. 1912.

2) Selenin, Zur physikalischen Analyse des Elektrokardiogramms. Dies Archiv Bd. 146 S. 319. 1912.

3) A. Hoffmann und Selenin, Zeitmessende Versuche über die elektrische Registrierung verschiedener Phasen der Herztätigkeit. Dies Archiv Bd. 146 S. 305. 1912.

4) Nörr, Das Elektrokardiogramm des Pferdes, seine Aufnahme und Form. Zeitschr. f. Biol. Bd. 61 S. 197. 1913.

5) Kahn, Das Pferde-*Ekg*. Dies Archiv Bd. 154 S. 1. 1913.

das Ekg nur bei queren Ableitungen von der rechten und linken Brust oder so, dass die Verbindungslinie der Ableitungspunkte die beiden Vorhöfe schneidet, die abwärts gerichtete *R*-Zacke aufwies. Auch bei Einthoven¹⁾ und Waller²⁾ finden sich Ekg vom Pferde mit abwärts gerichteter *R*-Zacke. Nach Kahn³⁾ soll, wie erwähnt, auch bei anderen grossen Haussäugetieren *R* abwärts gerichtet sein, jedoch meist mit einer kleinen aufwärts zeigenden Vorzacke. Beim Hunde ist im normalen Ekg, wie aus Einthoven's⁴⁾ Untersuchungen hervorgeht, *R* sowohl bei Ableitung I (r. und l. Vorderpfote) und II (r. Vorder- und l. Hinterpfote) wie auch bei III (l. Vorder- und l. Hinterpfote) aufwärts gerichtet.

Einthoven geht in dieser inhaltsreichen Arbeit auch des näheren auf das Vorkommen der abwärts gerichteten *R*-Zacke im Ekg des Menschen ein, wie es bei Herzfehlern beobachtet wird und von ihm auch bereits vorher beschrieben war⁵⁾. Einthoven fand aber auch hier eine vollkommene Abhängigkeit dieser Erscheinung von der Art der Ableitung. Während Ableitung I und II bei seinen Patienten übereinstimmend eine aufwärts gerichtete *R*-Zacke lieferten, ergab nur die Ableitung III die Abwärtsrichtung derselben. Die mit diesem Ergebnis untersuchten Patienten wiesen sämtlich eine Hypertrophie des linken Herzens auf, so dass Einthoven zu dem Schlusse kam, dass beim Menschen aus der (Negativität oder, wie wir zur Vorbeugung von Missverständnissen sagen wollen) Abwärtsrichtung der *R*-Zacke bei Ableitung III auf das Vorhandensein einer Hypertrophie des linken Herzens geschlossen werden dürfe.

Im Einklang mit dieser Deutung führt auch Samojloff⁶⁾ die Extrasystolen bei einer Patientin, deren Ekg eine abwärts gerichtete *R*-Zacke aufwies, auf ihre Entstehung im l. V. zurück. Auch Lewis⁷⁾ bezeichnet bereits bei seinen zahlreichen Gegenüberstellungen experimentell beeinflusster und pathologischer Elektrokardiogramme die durch die Abwärtsrichtung der *R*-Zacke im typischen Ekg, bzw. der ersten Ventrikelschwankung im zweiphasischen atypischen Ekg, veränderte Kurve als den „Spitzen- und linken Ventrikeltypus“.

1) Siehe Nörr l. c.

2) Waller, Elektrokardiogramm of horse. Journal of Physiol. vol. 47 p. XXXII—XXXIV. 1914.

3) Kahn, Das Vogel-Ekg siehe oben.

4) W. Einthoven, Weiteres über das Elektrokardiogramm. Dies Archiv Bd. 122 S. 517. 1908.

5) W. Einthoven, Le télécardiogramme. Arch. Internat. de Physiol. t. 4 p. 132. 1906.

6) Samojloff, Vorzüge der mehrfachen Ableitung der Herzströme bei Ekg-Aufnahmen. Dies Archiv Bd. 153 S. 210. 1913.

7) Lewis, The mechanism of the heart beat. London 1911.

Die Umkehrung der *R*-Zacke gehört nach seinen Erfahrungen zu den gleichartigen Abweichungen von der Norm des Ekg, die bei der experimentellen Beeinflussung des Hundeherzens, insbesondere dem Vorhofflimmern, sowie bei der Irregularität des menschlichen Herzschlages auftreten können. Sie liess sich am Hunde bei den durch direkte elektrische Reizung der Ventrikelspitze ¹⁾, in einem Falle auch bei elektrischer Reizung der unverletzten Brust in der Basisgegend ²⁾ hervorgerufenen Extrasystolen beobachten, während von anderen Stellen ausgelöste Extrasystolen keine Umkehr der *R*-Zacke aufwiesen; ebenso trat sie im Ekg menschlicher Patienten mit Herzfehlern auf, teils auch wieder nur bei einzelnen Ventrikel-Extrasystolen oder bei vollkommener atrioventrikulärer Dissoziation ³⁾, teils auch in Fällen von Mitralstenose mit völligem Irregularis ⁴⁾. Auch bei diesen letzteren wieder zeigte sich deutlich die Abhängigkeit von der Art der Ableitung, indem *R* bei drei verschiedenen Ableitungen aufwärts und bei drei anderen, besonders bei derjenigen von der Herzspitzengegend zum Bauche, abwärts gerichtet war.

Kraus und Nicolai ⁵⁾ beobachteten beim Menschen die reine Umkehr der *R*-Zacke nur bei schwer Herzkranken, vorübergehend bei Training herzschwacher Sportleute, ferner in einem Falle von Persistenz des Ductus Botalli ⁶⁾. In der gleichen Weise wie Lewis beim Hunde, gelang es Lohmann ⁷⁾ beim Menschen, und zwar bei einem Patienten, dessen Herz infolge ausgiebiger Rippenresektion unmittelbar unter der Haut lag, durch leichte Schläge mit dem Perkussionshammer auf die Brusthaut über dem linken Ventrikel Extrasystolen auszulösen, die im Ekg die Umkehr der *R*-Zacke nach abwärts bei aufwärts bleibender *T*-Zacke, demnach also den Spitzen- und linken Ventrikeltypus, aufwiesen. Lohmann und Müller ⁸⁾ haben auch im Anschluss an die Beobachtung der Umkehr der *R*-Zacke bei einer Reihe von Fällen mit angeborenen Herzfehlern und einem

1) l. c. S. 26, 153, 157, und Plate 4, Abb. 223.

2) l. c. S. 149. Abb. 116.

3) l. c. S. 71, 115, 119.

4) l. c. S. 214.

5) Kraus und Nicolai, Über das Elektrokardiogramm unter normalen und pathologischen Verhältnissen. Klin. Wochenschr. Berlin 1907 Nr. 25, 26.

6) Kraus und Nicolai, Das Elektrokardiogramm des gesunden und kranken Menschen. Leipzig 1910 S. 278.

7) Lohmann, Das Elektrokardiogramm des Menschen bei direkter künstlicher Reizung des linken Ventrikels. Sitzungsber. d. Ges. z. Beförd. d. ges. Naturwissenschaft. Marburg 1912.

8) Lohmann und Müller, Das Elektrokardiogramm bei angeborenen Herzfehlern. Sitzungsber. d. Ges. z. Beförd. d. ges. Naturwissenschaft. Marburg 1913.

solchen von Mitralstenose, wobei freilich über die Art der Ableitung keine Mitteilung gemacht wurde, einen bedeutsamen Weg zur experimentellen Hervorrufung dieser Umkehr am Versuchstiere gefunden. Die Autoren gingen dabei von einer Vermutung Grödel's aus, wonach für diese Erscheinung die Veränderung der Herzlage infolge des Herzfehlers, und damit zugleich die der Lagebeziehungen der Herzkammern zu den Ableitungsstellen, eine Rolle spielen könnte, eine Annahme, die durch die tatsächlich autoptisch zu beobachtende Drehbewegung des Herzens bei Mitralstenose infolge des nach links Hinüberdrängens des dilatierten rechten Ventrikels an Wahrscheinlichkeit gewann. Sie verursachten daher beim Kaninchen Drehbewegungen des freigelegten Herzens um seine Längsachse mittels eingebundener Seidenfäden. Hierbei ergab die Ableitung des Ekg von beiden Vorderpfoten tatsächlich, dass die Rotation des Herzens die Umkehr der vorher aufwärts gerichteten *R*-Zacke hervorrief. Diese Versuche erhielten neuerdings eine exakte Erweiterung und Bestätigung durch diejenigen von Boden und Neukirch¹⁾, in denen die Aktionsstromkurve des künstlich durchströmten Herzens mittels der sogenannten fluiden Ableitung, d. h. durch Eintauchen der Elektroden in die das Herz umgebende Lösung, aufgenommen wurde. Bei dieser Anordnung zeigte nun die Stromkurve des Hundeherzens bei möglichst physiologischer Ausgangsstellung ein normales Ekg, während die Drehung des Herzens, so dass der r. V. um 60° weiter nach vorn (ventral) gerichtet war, jeweils die Umkehr der *R*-Zacke nach abwärts hervorrief. Boden und Neukirch erhielten übrigens das gleiche Ergebnis auch am Kaninchenherzen nach Abtragung der Papillarmuskeln im r. V., wobei anscheinend der l. V. allein schlug.

Wenn wir uns mit diesen Angaben begnügen, so ergibt sich für die Umkehr der *R*-Zacke im Eg und Ekg in die Abwärtsrichtung eine ganze Reihe von Entstehungsmöglichkeiten:

1. Beim Frosch als Folge von Reizung des Ventrikels an der Spitze, so dass die Erregung bei diesen Extrasystolen von dort ausgeht. Spitzentypus.

2. Beim Hunde infolge Reizung der Spitze des l. V., so dass bei diesen Extrasystolen ein atypisches Ventrikel-Ekg als Spitzen- und linker Ventrikeltypus mit abwärts gerichteter ersten Phase entsteht. Nach Kahn wird bei Reizung der Spitze des r. V. die gleiche Kurve wie bei Reizung der Basis erhalten, so dass es vor allem auf den Unterschied von r. und l. V. ankommt. Lewis erhielt jenes Ekg auch bei Auslösung der Extrasystolen am unverletzten Tiere. Nach Selenin

1) Boden und Neukirch, Elektrokardiographische Studien am isolierten Säugetier- und Menschenherzen bei direkter und indirekter Ableitung. Dies Archiv Bd. 171 S. 146. 1918.

spielt beim Hunde für die Auf- oder Abwärtsrichtung von *R* die Art der Ableitung eine grosse Rolle und ist besonders bei Abl. III die Umkehr zu erhalten.

3. Beim Pferde nur bei bestimmten Arten der Ableitung.

4. Bei Menschen mit Herzfehlern bei bestimmten Arten der Ableitung, besonders Abl. III. Hier wird veränderte Erregungsleitung oder Lageveränderung des Herzens infolge Herzfehlers als Ursache angegeben.

5. Beim Menschen im atypischen Ekg ventrikulärer Extrasystolen.

6. Beim Kaninchenherz in situ bei Lageveränderung des Herzens im Sinne der Linksdrehung um die Längsachse.

7. Beim isolierten Hundeherz bei sogenannter fluider Ableitung als Folge einer Lageveränderung des Herzens im Sinne der Linksdrehung um die Längsachse.

8. Beim isolierten Kaninchenherzen als Folge der Abtragung der Papillarmuskeln im r. V.

9. Bei den Vögeln im normalen Ekg, unabhängig von der Ableitung, als Folge der in der r. V.-Spitze zuerst auftretenden Erregung.

10. Beim Hühnerherz in situ bei Ableitung des Eg vom r. V. als Folge des Erregungsverlaufs im r. V. von der Spitze zur Basis.

Für unser in 9 und 10 aufgeführtes Versuchsobjekt scheint sich nun aus allen vorhergehend herangezogenen Beispielen keine Veranlassung zu ergeben, die in den ersten Abschnitten dieser Arbeit begründete Erklärung zu modifizieren. Nr. 8 entspricht in anatomischen Sinne den im r. V. des Vogelherzens gegebenen Verhältnissen, da hier ja auch die Papillarmuskeln fehlen bzw. zu jener breiten Muskelklappe verschmolzen sind. Während hier jedoch die Erregung infolgedessen auf die Ventrikelmuskulatur zuerst vom unteren Ende des Bündelschenkels im Spitzenteil übergeht, ist der r. V. des Kaninchenherzens nach Entfernung der Papillarmuskeln nicht mehr schlagfähig, und es schlägt der l. V. dann offenbar allein, so dass im Ekg der l. V.-Typus des Säugerherzens auftritt, wie er dem beim Hunde (Nr. 2) entspricht. Hierbei spielt aber im Gegensatz zu unserem Objekte die Art der Ableitung eine wichtige, nach den bisherigen Untersuchungen offenbar noch nicht erschöpfend untersuchte Rolle. Daher ist auch noch nicht ganz klar ersichtlich, wieweit beim Säugerherz der Gegensatz von r. und l. V. oder der von Spitze und Basis dabei die grössere Bedeutung hat. Hier liegt auch wohl der Punkt, wo diese Untersuchungen mit den von Garten¹⁾ und seinen Schülern mittels der Methode der Differentialelektroden gewonnenen Ergebnissen in Einklang zu bringen sind, nach denen die Erregung in allen Teilen der Herzoberfläche fast gleichzeitig, aber

1) Garten, Über die Verwendung der Differentialelektroden am Säugetierherzen. Skandinav. Arch. f. Physiol. Bd. 29 S. 114. 1913.

doch sowohl im r. wie im l. V. des Säugerherzens mit einem merklichen Vorsprung in der Spitze einsetzt.

Auf eine sich aus der vorigen Zusammenstellung ergebende Schlussfolgerung glauben wir noch hinweisen zu müssen, dass es hiernach offenbar nicht angängig ist, die Veränderung einer Zacke des typischen Ekg in verschiedenen Fällen ohne weiteres auf gleiche Ursachen zurückführen zu wollen. Vielmehr lässt sich die Erklärung einer Veränderung einer Zacke des Ekg nur dann von einem auf den anderen Fall übertragen, wenn in beiden sowohl die anatomischen normalen oder pathologischen Verhältnisse wie auch die Versuchsbedingungen hinsichtlich der Lage des Herzens und der Art der Ableitung vollkommen die gleichen sind.

VI. Versuche mit Ausschaltung des Vorhofsknotens.

Bei den oben bereits erwähnten Untersuchungen ¹⁾ über den Erregungsursprung im Vogelherzen war es gelungen, das nach unserer damaligen Auffassung dem Sinusknoten des Säugerherzens entsprechende kardiomotorische Zentrum aufzufinden; eine bestimmte umschriebene, der Einmündung der grossen Venen unmittelbar benachbarte Stelle der rechten Vorhofswand s. Fig. 1, erwies sich bei Huhn, Gans und Ente als die einzige des Herzens, von der aus die Gesamtfrequenz sowie die Schlagfolge von A und V wirksam durch lokale Temperaturveränderung zu beeinflussen war. Die Kühlung dieser Stelle mittels einer Eiswasserthermode rief Verlangsamung des ganzen Herzschlages hervor. In einigen Versuchen trat ausserdem eine Koordinationsstörung zwischen A und V in die Erscheinung, die sich durch Ventrikelautomatie mit umgekehrter Schlagfolge des V und A äusserte. Ein sogenannter nodaler, gleichzeitiger A-V-Rhythmus, der auf die Übernahme der Führung durch einen A und V gemeinsam beherrschenden Knoten an Stelle des durch die Kühlung reizlos ausgeschalteten hingewiesen hätte, liess sich dagegen nicht beobachten.

In Anbetracht dieses unterschiedlichen Verhaltens zum Säugerherzen war damals auf die Nachprüfung mit dem Saitengalvanometer hingewiesen worden (S. 9), so dass hier jetzt noch kurz über das Ergebnis unserer einschlägigen Versuche berichtet sei. Die Kühlung der bezeichneten Stelle der rechten Vorhofswand wurde teils wieder mit der Kaltwasserthermode, meist aber mit dem Chloräthylspray herbeigeführt.

Auch in diesen Versuchen liess sich eine Reihe von Überleitungsstörungen neben der gesamten Verlangsamung der Herztätigkeit beobachten, die die früheren Ergebnisse vollauf bestätigten. Im Vordergrund stand auch jetzt wieder die Verlangsamung des Vorhofsschlages und demgegenüber die Tendenz des Ventrikels, einen schnelleren

1) l. c. Dies Arch. Bd. 157 S. 1. 1914.

Pflüger's Archiv für Physiologie. Bd. 175.

Rhythmus beizubehalten. Dies führte zu ganz entsprechenden Kurven, wie sie seinerzeit nach den Mechanogrammen mitgeteilt werden konnten. So zeigt die Abb. 31 in besonders typischer Weise, ganz wie Abb. 8 und 9 der früheren Arbeit, das plötzliche Einsetzen der Ventrikelautomatie, zwei Ventrikelsystolen, denen keine Vorhofstätigkeit vorangeht, während die *P*-Zacke vielmehr infolge der grossen Vorhofsverspätung sich erst hinter die Vorschwankung einschaltet bzw. im zweiten Falle in gleicher Höhe der Kurve erscheint. Während sich in diesem Beispiele die Störung sofort wieder ausgleicht, um nachher allerdings noch mehrmals wiederzukehren, zeigt Abb. 32 in ähnlicher Weise das allmähliche Zurückbleiben des Vorhofs, das sich, infolge der Chloräthylkühlung plötzlich einsetzend, in dem immer weiteren Heranrücken der *P*-Zacke an die *R*-Zacke erkennen lässt; dadurch überholen die Kontraktionen des Ventrikels, der wieder seine vorherige Frequenz ziemlich vollkommen beibehält, diejenigen des Vorhofs und erscheinen in ihrem Ursprung selbständig und vorzeitig gegen diesen. Dabei kommt es dann nach der einen auf den Gipfel einer *T*-Zacke superponierten Zacke (bei dem dritten Kreuzchen der Abb. 32) gleich wieder zu einer Ventrikelaktion, die vielleicht durch die vorhergehende Vorhofsaktion ausgelöst war, wenn man hierfür den Abstand zwischen *P*- und *R*-Zacke im Vergleich zum vorherigen normalen (im Anfang der Abb. 32) nicht für zu gross halten will. Im übrigen aber handelte es sich, wie der weitere Verlauf der Aufnahme noch zeigte, um einen länger dauernden Zustand vollkommener Dissoziation zwischen Vorhofs- und Kammer Schlag, der jedoch nach Aufhören der Kühlung, wie die ferneren Aufnahmen bewiesen, vollkommen wieder zurückging und der normalen, nur durch gelegentliche einzelne Unregelmässigkeiten unterbrochenen Schlagfolge wich.

Ein gleichzeitiger *A-V*-Rhythmus kam auch in dieser neuen Versuchsreihe am Hühnerherzen nicht zur Beobachtung. Nur ganz vorübergehend liess sich von einem solchen sprechen, so zum Beispiel in dem in Abb. 33 wiedergegebenen Falle, in dem auch wieder die *P*-Zacke stetig später auftritt, während der Ventrikel seinen früheren Rhythmus beizubehalten sucht, so dass es nach der ersten (durch das Kreuzchen bezeichneten) automatischen Kammeraktion zu einigen so gut wie gleichzeitigen Vorhofs- und Ventrikelschlägen kommt, ebenso wie nachher noch ein zweites Mal in unserer Abbildung. Auch in diesem Falle ging die Koordinationsstörung zurück. Bei den durch die reizlose Ausschaltung des von uns angegebenen kardiomotorischen Zentrums am Vorhof des Vogelherzens auftretenden Beeinflussungen der *A-V*-Schlagfolge scheint uns die Ventrikelautomatie im Vordergrund des Interesses zu stehen. Während *A* infolge der Kühlung den Schlag verlangsamt, tritt bei *V* immer wieder die Tendenz hervor, einen

schnelleren Rhythmus beizubehalten oder wiederzugewinnen, so dass es häufig zu der V-A-Folge kommt und die Überleitungszeit $As-Vs$ negativ wird. In den Zahn'schen¹⁾ Versuchen am Säugerherz dagegen trat dies bei Kühlung des Sinusknotens nur selten ein, wohl aber bei Erwärmung des Ventrikelteils des A-V-Knotens, wobei dieser unterste Teil des Aschoff-Tawara'schen A-V-Knotens sich von dem oberen, dem Atriumteile desselben, durch die eigene Funktionssteigerung selbständig macht.

Obwohl sich beim Säugerherzen, wie sich auch aus den Versuchen von Brandenburg und Hoffmann²⁾ ergibt, die Folgen der Sinusausschaltung nicht stets in der gleichen Weise äussern und auch hier nach eben gelegentlich die $As-Vs$ -Zeit negativ wird, so legt doch besonders der Vergleich mit den Zahn'schen Ergebnissen über die funktionelle Differenzierung der kardiomotorischen Zentren des Säugerherzens die Wahrscheinlichkeit nahe, dass es sich bei der von uns durch die Abkühlung ausgeschalteten Stelle in der Wand des rechten Vorhofs des Vogelherzens nicht um das Analogon zum Sinusknoten, vielmehr zum oberen Teile des A-V-Knotens, also dem Atriumknoten des Säugerherzens handelt. Hierdurch bestätigt sich die Auffassung von Aschoff³⁾, der im Anschlusse an die Ausführungen des einen von uns sogleich geneigt war, jene Stelle mehr für den Atriumknoten als den Sinusknoten zu halten. Es entsteht hierdurch allerdings die neue Frage, wo der Sinusknoten beim Vogelherzen lokalisiert ist und ob ein solches kardiomotorisches Zentrum hier überhaupt besteht und eine funktionelle Bedeutung hat, die sich hier neben der des Atriumknotens zu erübrigen scheint. Über diese Verhältnisse werden erst neue eingehende physiologische, besonders zunächst aber auch anatomische Untersuchungen, die hier dringend erforderlich erscheinen, Klärung bringen können.

VII. Zusammenfassung.

1. Durch direkte elektrographische Ableitung von der Oberfläche des freigelegten, in situ schlagenden Hühnerherzens mit verschiedenen Kombinationen je zweier Ableitungsstellen wurde aus der Richtung der R-Zacke und T-Zacke der Ort des ersten Auftretens und des letzten Aufhörens der Negativitätswelle im Hühnerherzen bestimmt.

1) Zahn, Experimentelle Untersuchungen über Reizbildung und Reizleitung im Atrioventrikularknoten. Dies Archiv Bd. 151 S. 247. 1913.

2) Brandenburg und P. Hoffmann, Wo entstehen die normalen Bewegungsreize im Warmblüterherzen und welche Folgen für die Schlagfolge hat ihre reizlose Ausschaltung? Medizin. Klinik. 1912 S. 1.

3) Aschoff, Diskussionsbemerkung zu Mangold. Erregungsursprung und -leitung im Herzen der Vögel und niederen Wirbeltiere. Deutsche med. Wochenschr. 1914 Nr. 20.

2. Je nach den Orten der Ableitung ergaben sich hinsichtlich *R*- und *T*-Zacke typische Elektrogramme.

3. Für das Auftreten der Negativität in den einzelnen Teilen des Herzens wurde folgende zeitliche Aufeinanderfolge gefunden: rechter Teil des rechten Atriums (Vorhofsknoten), linker Teil des rechten Atriums, linkes Atrium, rechter Ventrikel Spitzenteil, linker Ventrikel Basisteil, rechter Ventrikel Basisteil, linker Ventrikel Spitzenteil.

4. Für das Aufhören der Negativität ergab sich die Reihenfolge: rechter Ventrikel Spitze, linker Ventrikel Spitze, linker Ventrikel Basis, rechter Ventrikel Basis.

5. Zwischen den vom rechten und linken Herzen aufgenommenen Elektrogrammen besteht ein typischer Gegensatz in der Richtung der *R*-Zacke, die in den Eg des rechten Herzens abwärts, in denjenigen des linken Herzens aufwärts zeigt.

6. Hieraus ergibt sich, dass die Erregung im rechten Ventrikel vom Spitzen- zum Basisteil, im linken Ventrikel vom Basis- zum Spitzenteil verläuft.

7. Dadurch bestätigt sich die auf Grund von Durchschneidungs- und Ligaturversuchen in einer vorangegangenen Arbeit gewonnene Anschauung über den Erregungsverlauf im rechten und linken Ventrikel des Hühnerherzens.

8. Das Ekg der Vögel — untersucht wurden Huhn, Taube, Ente, Sperber — weist *P*-, *R*- und *T*-Zacke auf. Die *T*-Zacke ist, im Gegensatz zu Angaben von anderer Seite, auch bei Huhn und zahmer Ente ausgebildet und stets aufwärts gerichtet.

9. Die *R*-Zacke des Vogel-Ekg ist bei allen verschiedenen Arten der Ableitung vom unverletzten Tiere abwärts gerichtet. Hierin liegt ein charakteristischer Gegensatz zum Ekg der Säugetiere und des Menschen, bei denen reine Umkehr der *R*-Zacke stets nur bei bestimmten Ableitungsarten, bei Herzfehlern oder bei Lageveränderungen des Herzens beobachtet wird.

10. Die Abwärtsrichtung der *R*-Zacke im Vogel-Ekg findet ihre Erklärung in der durch die direkte Elektrographie von der Herzoberfläche gefundenen Tatsache, dass die Erregung im Vogelherzen zuerst in der Spitze, und zwar im Spitzenteil des rechten Ventrikels, auftritt.

11. Weder im Eg noch im Ekg des Hühnerherzens liess sich eine Sinuszacke beobachten.

12. Erneute Versuche mit reizloser Ausschaltung des an der Einmündungsstelle der Vena cava inferior in der Wand des rechten Vorhofs nachgewiesenen kardiomotorischen Zentrums deuten darauf hin, dass dieses nicht dem Sinus-, sondern dem Atriumknoten entspricht.

Abb. 32. Eg des Hühnerherzens.
Ventrikelautomatie bei Kühlung des Atriumknotens. Vorhofszacke markiert.

Abb. 33. Eg des Hühnerherzens.
Ventrikelautomatie bei Kühlung des Atriumknotens. Vorhofszacke durch schrägen, Ventrikelaufgangszacke durch senkrechten Strich markiert.

Abb. 24. Ekg der Ente.
Vorhofsacke markiert.

Abb. 25. Ekg der Taube.
Vorhofsacke markiert.

Abb. 26. Ekg der Taube.
Vorhofsacke markiert.

Abb. 27. Ekg des
Sperbers.

Abb. 28. Ekg des
Huhns.
Vorhofsacke markiert.
Ableitung: Schnabel — Kloake.

Abb. 29. Ekg des
Huhns.
Ableitung: Schnabel — r. Bein.

Abb. 30. Ekg des
Huhns.
Ableitung: Schnabel — l. Bein.

Abb. 31. Eg des Hühnerherzens.
Ventrikelaufonomie bei Kühlung des Atriumknotens. Vorhofsacke markiert.

Abb. 9. Huhn 9.
Ableitung: r. Atrium —
r. Ventrikelspitze.

Abb. 10. Huhn 14.
Ableitung: r. Atrium —
r. Ventrikelspitze.

Abb. 11. Huhn 15.
Ableitung: r. Atrium —
r. Ventrikelspitze.

Abb. 12a Huhn 14.
Ableitung: r. Ventrikelspitze —
r. Ventrikelspitze.

Abb. 12b. Huhn 14.
Ableitung: r. Ventrikelspitze —
l. Ventrikelspitze.

Abb. 13a. Huhn 17.
Ableitung: r. Ventrikelspitze —
l. Ventrikelspitze.

Abb. 13b. Huhn 17.
Ableitung: r. Ventrikelspitze —
r. Ventrikelspitze.

Abb. 14. Huhn 13.
Ableitung: Vena cava inf. — r. Ventrikel-Spitzenteil.

Abb. 15. Huhn 16.
Ableitung: r. Ventrikelspitze —
l. Ventrikelspitze.