(Aus dem physiologischen Institut Freiburg i. Br.)

Zur Theorie allorhythmischer Herztätigkeiten.

Von

J. von Kries.

Seit lange ist bekannt, dass man durch mancherlei Eingriffe, am bequemsten und sichersten durch örtlich ungleiche Temperierung, Zustände des Herzens herbeiführen kann, bei denen die Schlagfrequenz eines Teiles einen Bruchteil von der eines anderen darstellt, z. B. die Kammer nur einen Schlag auf je zwei Vorhofschläge ausführt. Vor einer Reihe von Jahren habe ich mitgeteilt¹⁾, dass, wenn man solche Allorhythmien am Froschherzen durch örtliche Abkühlung erzeugt, dieselben einer eigenartigen Beschränkung unterworfen sind. Es gelingt nicht, die geringere Frequenz auf beliebige Bruchteile der höheren einzustellen, sondern man sieht den langsamer schlagenden Teil nur in Halb-, Viertel-, Achtel-Rhythmus des schnelleren schlagen; das Verhältnis der beiden Frequenzen ist nicht einer beliebigen ganzen Zahl, sondern stets nur einer Potenz von 2 gleich zu machen.

Für diese Tatsache habe ich damals eine theoretische Erklärung gegeben, zugleich auch darauf hingewiesen, dass sie für unsere Vorstellungen von der Erregungsleitung nicht ohne Bedeutung ist. Wie mir scheint, knüpft sich an diese Verhältnisse ein erhöhtes Interesse, seitdem es namentlich auf Grund der Experimentaluntersuchungen von Ganter und Zahn²⁾ für mindestens sehr wahrscheinlich gelten darf, dass diese Regel für das Säugerherz nicht streng zutrifft. Freilich ist dieser Nachweis nicht ganz so einfach, als es auf den ersten Blick scheinen könnte. Denn es versteht sich, dass die mannigfaltigsten Erscheinungen möglich sind, wenn im Herzen überhaupt

1) v. Kries, Über eine Art polyrhythmischer Herztätigkeit. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1902 S. 477.

2) Dies Arch. Bd. 145 S. 389. 1912.

und namentlich wenn in einzelnen Teilen desselben langsame Änderungen stattfinden, die gar nicht periodischer Natur sind: eine Stelle allmählich abstirbt, eine verletzte sich erholt, die Temperatur zu- oder abnimmt usw. Von einer Ungültigkeit der erwähnten Regel werden wir daher nicht schon dann reden können, wenn wir ein einzelnes Intervall zweier Kammerschläge antreffen, das den drei- oder fünffachen Wert von dem der Vorhofschläge hat, sondern nur wenn eine Anzahl solcher Intervalle aufeinanderfolgen, also mit einiger Regelmässigkeit und für eine gewisse Dauer die Kammerfrequenz auf ein Drittel usw. der Vorhofsfrequenz eingestellt ist¹⁾. Dieser Forderung zu genügen stösst nun aber beim Säugerherzen auf Schwierigkeiten, schon weil die Bedingungen der Kühlung sich nicht mit voller Genauigkeit konstant halten lassen, wozu dann noch mancherlei Wechsel in bezug auf Durchblutung und anderes kommen werden. Im Gegensatz zu den eleganten, völlig regelmässigen Formen, in denen sich die Allorhythmien am Froschherzen leicht erhalten lassen, sieht man, dass beim Säugerherzen die Erscheinungen sich meistens sozusagen fortwährend ändern. Immerhin aber finden sich in den Kurven der genannten Autoren Fälle, in denen drei-, vier- selbst fünfmal hintereinander die Kammerschläge ein Intervall zeigen, das das Dreifache der gleichzeitigen Vorhofschläge ist.

Kann hiernach, wie mir scheint, doch kaum daran gezweifelt werden, dass hier andere Verhältnisse als beim Froschherzen bestehen, so wird es nicht überflüssig sein, auf die damals angestellten theoretischen Erwägungen etwas eingehender zurückzukommen, um so mehr, als ich damals nicht Anlass hatte, ein anderes als das von mir am Froschherzen beobachtete Verhalten in Betracht zu ziehen, die obengenannten Autoren aber in vorsichtiger Beschränkung auf die Tatsachen solchen Erörterungen nicht Raum gegeben haben. Die damalige Betrachtung knüpfte an die geläufige Theorie der Allorhythmien an, die ihrerseits wieder von wohlbekannten fundamentalen Eigenschaften des Herzmuskels ausgeht. Wir wissen, dass ein Element des Herzmuskels, wenn es von einem Reize getroffen und in Tätigkeit versetzt worden ist, für eine gewisse, als Refraktärstadium bezeichnete Zeit für einen neuen Reiz nicht empfänglich ist.

1) Ganz ausser Betracht bleiben selbstverständlich hier diejenigen Fälle, in denen die Vorhofs- und Kammertätigkeit im engeren Sinne dissoziiert ist, d. h. zwischen der einen und anderen Frequenz überhaupt kein rationales, durch eine ganze Zahl auszudrückendes Verhältnis besteht.

Hieraus ergibt sich, dass das Element, wenn es von rhythmisch wiederholten Anstößen beliebiger Frequenz getroffen wird, doch nicht mehr als eine bestimmte Zahl von Zusammenziehungen in der Zeiteinheit auszuführen vermag. Erhält es die Anstöße in einem Intervall, das kleiner als die Refraktärperiode ist, so wird es auf alle diejenigen nicht reagieren, die in die refraktäre Phase fallen; einen Erfolg wird vielmehr der erste Reiz auslösen, der nach Ablauf derselben eintrifft und das Element wieder reizbar findet. Je nach dem Verhältnis, das zwischen dem Intervall der Reizanstöße und der Dauer der refraktären Phase besteht, kann das Element auf jeden zweiten, jeden dritten, vierten, fünften usw. Reizanstoss reagieren. Die Frequenz wird daher einen beliebigen Bruchteil derjenigen betragen, mit dem die Reizstöße sich folgern, sofern das Intervall der Reize und das Refraktärstadium ganz unabhängig gegeneinander veränderlich sind, wie dies z. B. bei künstlicher (elektrischer) Reizung im Experiment der Fall ist. — Die Dauer der Refraktärphase wird nun durch Abkühlung jedenfalls verlängert. Wenn daher die Temperatur in der Richtung der normalen Reizleitung abnimmt, so kann es auch bei der spontanen Tätigkeit kommen, dass ein Element nicht mit derjenigen Frequenz zu schlagen vermag, mit der ihm von den höher temperierten Nachbarteilen die Anstöße zugehen. — Von den früher schon geläufigen Vorstellungen wich diese Betrachtung zunächst nur insofern ab, als eine solche Reduktion der Frequenz nicht nur für die Grenze zweier verschiedener Herzteile, wie zwischen Venensinus und Vorhof oder Vorhof und Kammer, sondern auch innerhalb desselben Herzteiles, also in der Kontinuität gleichartiger Gebilde, angenommen wurde. Auch lehrten die damals mitgeteilten Versuche gerade, dass diese Sprünge der Schlagfrequenz keineswegs an die Atrioventrikulargrenze gebunden sind, sondern ganz ebenso gut auch durch Abkühlung in der Kontinuität der Kamtermuskulatur hervorgerufen werden können, wobei dann ein Teil der Kammer in einer, ein anderer Teil in anderer Frequenz schlägt. Dazu kam dann als Hauptpunkt der folgende. Die Verteilung der Temperatur wird, auch wenn wir die Angriffspunkte der Abkühlung oder Erwärmung möglichst klein machen, doch immer eine stetige sein. Wenn daher ein Element mit der Frequenz n schlägt und demjenigen, das ihm in der Richtung der Reizleitung folgt, n Impulse zugehen lässt, so kann es kommen, dass dies letztere, da es kälter ist, nicht mehr n Kontraktionen auszuführen vermag. Allein da der

funktionelle Unterschied der benachbarten Teile nur sehr gering ist, so wird für das kältere, wenn es zwar n Schläge nicht mehr auszuführen vermag, doch die Grenze seiner Leistungsfähigkeit nur sehr wenig unter n und sicher noch über $\frac{n}{2}$ liegen; es wird sich somit

auf $\frac{n}{2}$ Kontraktionen, nicht aber auf $\frac{n}{3}$ oder einen noch kleineren

Bruchteil einstellen müssen. Mit anderen Worten: Da aneinander stossende Teile in der Temperatur nur sehr wenig verschieden sind, so werden die Schlagfrequenzen des kälteren wohl die Hälfte, nicht aber einen kleineren Bruchteil von der des wärmeren ausmachen können; die durch ungleiche Temperierung zu erhaltenden Frequenzsprünge werden stets Halbierungen sein müssen. — Dass wir nun einen Abschnitt mit der halben, Viertel-, Achtel-Frequenz eines anderen schlagen sehen, ist hiernach leicht verständlich. Es wird anzunehmen sein, dass die z. B. in den Frequenzen n und $\frac{n}{8}$ schlagenden Teile nicht unmittelbar aneinanderstossen, sondern dass zwischen ihnen Stücke liegen, die auf die Frequenzen $\frac{n}{2}$ und $\frac{n}{4}$ eingestellt sind. Die Achtel-Teilung wird so als eine Anzahl hintereinandergeschaltete Halbierungen aufzufassen sein. Da unter diesen Umständen eine ganze Anzahl verschiedener Schlagfrequenzen gleichzeitig in verschiedenen Teilen des Herzens bestehen würden, habe ich diese Art der Tätigkeit eine *polyrhythmische* genannt. Um für die hier beobachtete Beschränkung der Frequenzverhältnisse auf solche Zahlen, die Potenzen von 2 sind, eine kurze Bezeichnung zu haben, will ich im folgenden den Ausdruck des Halbierungsgesetzes benutzen.

Es könnte nun nach dieser Überlegung scheinen, als ob wir das Halbierungsgesetz unter allen Umständen zu erwarten Anlass hätten, und eine Abweichung davon, die Einstellung eines Drittel- oder Fünftel-Rhythmus, ganz unverständlich wäre. Indessen habe ich bereits in meiner damaligen Mitteilung hervorgehoben, dass Verhältnisse recht wohl denkbar sind, die das Halbierungsgesetz nicht ergeben würden, und dass demgemäss seine tatsächliche Geltung gerade insofern von Interesse ist, als sie das Bestehen solcher Verhältnisse mehr oder minder unwahrscheinlich macht. Daraus geht schon hervor, dass umgekehrt, wenn wir jene Regel nicht oder nicht

streng gültig finden, sich auch daraus gewisse Folgerungen über die allgemeine Einrichtung des Herzens mit Wahrscheinlichkeit ergeben werden. In der Tat ist es nicht schwierig, die Voraussetzungen zu bezeichnen, von denen bei der obigen Ableitung des Halbierungsgesetzes ausgegangen wird. Die Abweichung von jenem Gesetz wird, ganz allgemein gesprochen, das Nichtzutreffen irgendeiner dieser Voraussetzungen dokumentieren. — Etwas leichter oder mindestens anschaulicher als durch eine ganz allgemeine Erwägung gelangen wir durch die Betrachtung einiger Fälle zum Ziel, in denen offenbar das Halbierungsgesetz nicht erwartet werden könnte. Ein erster Fall dieser Art wäre gegeben, wenn die Erregungsleitung nicht in den kontraktile Elementen, sondern in Nervenfasern stattfände. Es könnte dann sehr wohl der Fall sein und würde nichts Auffälliges haben, wenn die nervösen Elemente überall, trotz der herabgesetzten Temperatur, befähigt wären, die an der Ausgangsstelle entstehende hohe Zahl von Erregungsvorgängen zu leiten oder in der entsprechenden Frequenz Ruhe und Tätigkeit wechseln zu lassen. Unter diesen Umständen würden die Muskelemente überall eben diese Zahl von Anstößen erhalten, und sie könnten, je nach ihrer eigenen Temperatur und der Dauer ihres Refraktärstadiums, auf jeden zweiten, dritten, vierten, fünften usw. dieser Anstöße reagieren.

Ein zweiter Fall wäre der, dass bei der normalen Fortleitung der Erregung Gewebe von spezifisch ungleicher Beschaffenheit direkt aneinanderstießen und in diesem Sinne die Verhältnisse eine Unstetigkeit enthielten. Offenbar könnte hierdurch wohl jene Diskontinuität bewirkt sein, wie sie als Erfolg lediglich der Temperaturverteilung nicht wohl denkbar erscheint. Denken wir uns an ein Faserstück ein anderes stossend, dass von jenem spezifisch verschieden ist, so könnte das erstere zu n , das letztere aber, trotz nahezu gleicher Temperierung, zu höchstens $\frac{n}{3}$ Kontraktionen befähigt sein. — Als einen dritten Fall können wir schliesslich den erwähnen, dass in demselben Gebilde die Vorgänge der Erregungsleitung und der Kontraktion nicht in so enger Verbindung stünden, wie wir uns dies vorzustellen gewohnt sind. Könnten in demselben Gebilde, das nur $\frac{n}{2}$ Kontraktionen ausführt, n Erregungsvorgänge entstehen und n Anstöße pro Zeiteinheit geleitet werden, so könnte auch ein benachbartes, nur wenig tiefer temperiertes zu $\frac{n}{3}$ Kontraktionen

befähigt sein, und wird diese, da es n Impulse erhält, auch ausführen.

Es ist, wie gesagt, nicht schwierig, das Gemeinsame dieser verschiedenen Fälle anzugeben. Immer wird es darauf ankommen, dass ein Herzteil, der nach Maassgabe seiner refraktären Phase in maximo x Zusammenziehungen ausführen kann, eine von x stark verschiedene, und zwar auch über den Wert von $2x$ noch hinausgehende Anzahl von Reizanstössen erhält. Wenn in jedem Herzteil die Zahl der Reizanstösse, die er passieren lassen kann, mit der Zahl der Kontraktionen, die er auszuführen vermag, übereinstimmt, so wird jene Möglichkeit nur dann gegeben sein, wenn Muskelemente spezifisch verschiedener Art hintereinandergeschaltet sind. Ohne eine solche anatomische Diskontinuität werden dagegen Abweichungen vom Halbierungsgesetz denkbar sein, wenn jene beiden Maximalfrequenzen nicht übereinstimmen. Und dies kann wiederum der Fall sein, wenn jene beiden Leistungen verschiedenen anatomisch getrennten Elementen übertragen sind oder an verschiedene Vorgänge innerhalb desselben Elementes geknüpft sind. Die Nichtgeltung des Halbierungsgesetzes weist also, wie man zusammenfassend sagen kann, entweder auf eine anatomische Diskontinuität oder auf eine Duplizität innerhalb des einzelnen Herzteiles hin, welche letztere wieder eine histologisch begründete (Nerv und Muskel) oder auch eine rein funktionelle sein kann. Andererseits wird die Geltung des Halbierungsgesetzes dann und gerade dann verständlich erscheinen, wenn keine jener Verhaltensweisen verwirklicht ist.

Ich darf schliesslich nicht unterlassen, hier noch ausdrücklich zu betonen, dass die einfache und summarische Betrachtung, mit der wohl diese Erscheinungen überwiegend aufgefasst werden, mir nicht angängig erscheint. Diese geht ja dahin, dass man in der Abkühlung (ähnlich wie in der Einengung der Bahn) eine „Verminderung der Leitungsfähigkeit“ zu erblicken geneigt ist. Kann ein Element normalerweise 60 Reize übermitteln, so wird es nach einer Beschränkung der Leitungsfähigkeit etwa nur 30, bei noch stärkerer Herabsetzung nur 20, 15, 12 usw. durchgehen lassen. Wie ich kürzlich schon an anderer Stelle betonte¹⁾, bedarf es einer gewissen Vorsicht, um uns nicht durch den vieldeutigen Ausdruck der Leitungsfähigkeit irreführen zu lassen. Die Anzahl von Erregungen, die irgend-

1) Skandinav. Arch. f. Physiol. Bd. 29 S. 88. 1913

ein Teil passieren lässt, ist nichts anderes als die Anzahl von Malen, die er in einen bestimmten Zustand versetzt werden kann. Immer also wird es darauf ankommen, mit welcher Geschwindigkeit sich an jeder einzelnen Stelle ein Zyklus von Vorgängen abspielt, was sich durch den an eben dieser Stelle bestehenden physiologischen Zustand bestimmen muss. Sobald wir hiervon ausgehen, gelangen wir ohne weiteres zu den obigen Erwägungen, denen zufolge die Abweichungen vom Halbierungsgesetz auf einen der vorhin angeführten Fälle hinweisen.

Welche jener Möglichkeiten die verwirklichte ist, darüber lässt sich wohl zurzeit kaum eine begründete Vermutung bilden. Die Annahme, dass die Diskontinuität auf der Hintereinanderschaltung verschiedener Gewebe beruht, wird auf den ersten Blick vielleicht am ansprechendsten erscheinen; denn da die betreffenden Erscheinungen gerade am Übergangsbündel beobachtet worden sind, dessen Muskelfasern sich tatsächlich schon histologisch von den übrigen Teilen des Herzens unterscheiden, so ist es nicht fernliegend, eben hierin die theoretisch erwartete Aneinanderschliessung spezifisch verschiedener Elemente zu erblicken. Auch ist man ja geneigt, den Übergangsbildeten eine langsamere Herstellung der Erregbarkeit, d. h. also ein längeres Refraktärstadium, zuzuschreiben¹⁾. Ob die histologisch verschiedenen Elemente direkt aneinanderstossen, so dass hierin die Grundlage einer funktionellen Diskontinuität gefunden werden kann, oder ob der Übergang sich mehr allmählich vollzieht, lässt sich wohl durch die anatomische Untersuchung nicht mit Sicherheit entscheiden. Wer aus anderen Gründen geneigt ist, die Leitung im Herzen als eine Funktion nervöser Elemente zu betrachten, wird in dieser Auffassung die nächstliegende Erklärung für ein Nichtzutreffen des Halbierungsgesetzes erblicken.

Aber auch die dritte der vorhin erwähnten Möglichkeiten darf nicht ohne weiteres von der Hand gewiesen werden, da ja eine Anzahl von Erscheinungen bekannt geworden sind, die auf eine gewisse Unabhängigkeit der in den elektrischen Phänomenen sich kundgebenden Erregung von dem mechanischen Kontraktionsvorgange hinzudeuten scheinen und in diesem Sinne auch vielfach aufgefasst worden sind.

1) Freilich kann diese Annahme, wie die unlängst mitgeteilten Beobachtungen Eckstein's (dies Arch. Bd. 157 S. 541. 1914) lehren, wohl nur in recht bedingter Weise als zutreffend anerkannt werden.

Eine Erörterung der verschiedenen Möglichkeiten wäre meines Erachtens verfrüht und liegt ausser der Absicht dieser Bemerkungen. Diese war vielmehr nur, darauf hinzuweisen, dass die Abweichungen vom Halbierungsgesetz (Einstellungen auf Drittel- oder Fünftel-Frequenzen) keineswegs ein ohne weiteres durchsichtiges und verständliches Verhalten bedeuten, sondern auf eine Reihe schwieriger und zurzeit wohl nicht mit Sicherheit beantwortbarer Fragen führen, während gerade die Gültigkeit des Halbierungsgesetzes auf Grund einfacher und geläufiger Annahmen erwartet werden kann. Das Halbierungsgesetz nebst den sich daran knüpfenden Erwägungen verliert also, wie mir scheint, nicht an Interesse und Bedeutung, wenn es sich als nicht überall gültig herausstellt. Vielmehr wird es von einiger Wichtigkeit sein, die Gebiete seines Zutreffens und Nichtzutreffens in grösserer Vollständigkeit zu übersehen. So wäre es von grossem Interesse, zu erfahren, ob jene Abweichungen im Säugerherzen auch dann vorkommen, wenn die Abkühlungen in der Kontinuität der Kammermuskulatur angebracht werden, eine Frage, deren Lösung leider wohl grossen technischen Schwierigkeiten begegnen wird.