

ÜBER DIE STRUKTUR UND DIE INNERVATION DES REIZLEITUNGSSYSTEMS IM HERZEN DER SÄUGETIERE

Von

A. ABRAHAM und L. ERDELYI

Aus dem Institut für Allgemeine Zoologie und Biologie der Universität Szeged
(Eingegangen am 18. Oktober 1957)

Die Forschungen auf dem Gebiet des Reizleitungssystems sind auf eine lange Vorgeschichte zurückführbar. Die ersten Beobachtungen wurden noch 1845 von PURKINJE (43) angestellt, der aus dem Herzen des Schafs auffallend grosse, polygonale Zellen beschrieb. Diese Zellen wurden nach ihm *Purkinje'sche* Zellen genannt. Ihre Wertung betreffend konnte sich aber damals noch keine rechte Meinung bilden, und es ist auch natürlich, dass von der vollen Kenntnis ihrer Bedeutung noch keine Rede sein konnte. Man hielt sie für embryonale Herzmuskelzellen, die sich graduell in die funktionierenden Herzmuskelfasern umbilden (KÖLLIKER, AEBY, RANVIER). Zur Kenntnis des Reizleitungssystems gab GASKELL (17) 1883 neue Angaben, der von der atrioventrikulären Grenze des Schildkrötenherzens ein, aus reizleitenden Fasern bestehendes Bündel auswies. Das Bündel wurde aber nur von W. HIS (23) dem Leipziger Embryologen untersucht und zwar an Säugetieren (Mensch, Schaf, Hund und Maus) so, dass die Untersuchungen auch unter seinem Namen allgemein bekannt wurden. Diese Untersuchungen fanden damals einen ziemlich gleichgültigen Anklang von Seiten der Zeitgenossen, obgleich es sich schon damals Einige fanden, die das His'sche Bündel mit der Automatie des Herzens in Zusammenhang zu bringen versuchten. His selbst erwähnte, dass das von ihm beschriebene Bündel möglicherweise im Dienste der Reizleitung stünde. Die Untersuchungen setzten sich trotz des Mangels an Interesse fort und 1904 breiteten RETZER und BRÄUNIG die Untersuchungen auf die niederen Wirbeltiere aus und unterstützten sie durch mikroskopische Untersuchungen ohne aber das Interesse zum Thema besonders geweckt zu haben. — Eine entscheidende Änderung brachte auf diesem Gebiet die 1906 erschienene Monographie: »Das Reizleitungssystem des Säugetierherzens« von TAWARA (51), die das Interesse auf einmal auf die Forschung des Reizleitungssystems lenkte. TAWARA beschrieb in seiner Monographie einen Knoten eigenartigen Aufbaus von dem Unterteil des rechten Vorhofs der Säugetierherzen, den in engem Zusammenhang mit dem His'schen Bündel befand. Er verfolgte das His'sche Bündel und entdeckte dessen zwei Zweige, die in die rechte, bzw. linke Kammer traten. An den Enden dieser Zweige entdeckte er die *Purkinje'schen* Fasern als Endzweige des Reizleitungssystems. Mittels histologischer Untersuchungen wies er aus, dass der nach ihm benannte *Aschoff-Tawara-Knoten* von einer Bindegewebshülle umgeben ist, dass er aus sarkoplasmenreichen und myofibrillenarmen Fasern besteht, und reichlich innerviert ist. Er fasste die bis dahin erkannten einzelnen Elemente zu einem vollständigen System zusammen, von dem er voraussetzte, dass es die zur Funktion des Herzens notwendigen Reize hervorbringt und sie leitet. Diese Feststellung sahen ASCHOFF und FAHR in der, sich durch

die pathologische Veränderung des His'schen Bündels einstellenden inkoordinierten Herzfunktion gerechtfertigt. Die in Aufschwung begebene Forschung erbrachte noch 1906 neue Ergebnisse, WENCKEBACH (52) nämlich beschrieb am Sinus und am Rande des embryonalen Vorhofgebiets einen zusammenhängenden Muskelstrang, und er befand ihn mit dem des Atrioventrikulärsystems analog. Bei physiologischen Experimenten befand er ebenfalls dieses Gebiet als das empfindlichste gegen die angewandten Reize. Es ist interessant, dass die überlebende Funktion der rechten Auricula schon dem HYPOKRATES auffiel, deshalb nannte er sie: »ultimum moriens«. Die Hypothese WENCKEBACH's siegte vollständig 1907 durch die Untersuchungen zweier Engländer: der Anatom im London Hospital A. KEITH und M. W. FLACK (25), die im Laufe der die Wenckebach'schen Feststellungen kontrollierenden Untersuchungen aus dem Herzen der Maus und der Ratte einen, dem Aschoff-Tawara'schem ähnlichen, von ihnen benannten Sinusknoten auswiesen.

Diesen klassischen Untersuchungen ist es zu verdanken, dass wir im Besitz unserer gegenwärtigen Kenntnisse, zwei, von einander im anatomischen Sinne unabhängige Systeme unterscheiden. Die Existenz dieser beiden Systeme wurde nach den verstrichenen Jahrzehnten durch ausgebreitete morphologische, physiologische, pathophysiologische und experimental-morphologische Untersuchungen gleichfalls gerechtfertigt, obgleich die Lösung der Einzelprobleme noch bei weitem nicht erschöpft ist. Dies bezieht sich insbesondere auf die Innervation des Systems, um nur eines dieser Probleme zu erwähnen, die trotz vieler literarischer Angaben bis heute ungelöst blieben.

Das Reizleitungssystem des menschlichen Herzens ist nach den vergleichenden Untersuchungen von W. HIS (1893), KEITH-FLACK (1907) und MACKENZIE (31) auf Grundlage der Werke von ENGEL (13), HAAS (21), MORISON (38), MÖNCKEBERG (35, 36, 37), KOCH (28), BENNINGHOFF (6), GÉRAUDEL (18), SETO (49), ABRAHAM (4), DUCKWORTH (39), usw. von den Widersprüchen abgesehen grössenteils erforscht. Die die Haustiere betreffenden Untersuchungen aber sind bei weitem nicht zufriedenstellend. Zumeist ergreifen sie nur ein Teilproblem, und dies auch nur bei einzelnen Tieren (Schaf, Ratte, Rind, Katze) in bezug auf andere Tiere hingegen sind literarische Angaben kaum aufzufinden (Schwein, Hase, Pferd, Ziege, Hund).

Bereits TAWARA (1906), später WILSON (53) und ENGEL (13), erweisen — indem sie das Atrioventrikulärsystem der Haustiere neben dem des Menschen untersuchten — dass die Reizleitungsfasern eine sehr reiche Innervation haben. Die Autoren berichten sogar über vegetative Ganglien aus dem Atrioventrikulärsystem.

Auf die Nervenfülle des Sinus weisen zuerst KEITH und FLACK (1907) hin. Weitgreifendere Untersuchungen wurden aber von MORISON (38), MEIKLEJOHN (39), WOOLLARD (55) unternommen, die vom 18. pränatalen Tag an Nervenfasern im Sinusknoten auszuweisen vermochten, und die die Aufmerksamkeit auf die reiche Nervenversorgung des Sinus lenkten. MEIKLEJOHN (39) wies beim Menschen zählige Ganglien rund um den Sinus aus. Bei Tieren beschrieben OPPENHEIMER (41) und EVERSBUCH (14) Ganglien und verstreute Nervenzellen aus der Gegend des Sinusknotens.

Mit der mikroskopisch-anatomischen Untersuchung des Reizleitungssystems beschäftigte sich MÖNCKEBERG (35) ausführlich. Nach den Untersuchungen von HOLL, LANGE, PETERSEN und SCHANDER, arbeitet ZIMMERMANN (56) die Anatomie und Histologie des Reizleitungssystems des Pferdes, des Rindes und Schweines, des Hundes und der Katze auf.

SPALTEHOLZ (7) und GÉRAUDEL (18), beschreiben die Blutversorgung des Reizleitungssystems. An den Reizleitungsfasern weist zuerst BOEKE (8) aus dem Reizleitungssystem der Schildkröte Endigungen in der Form von Endringen aus. WOLHYNSKI (54) untersuchte eingehend die Nervenfasern des Reizleitungssystems makroskopisch mit Metylenblaumethode an Kalbsherzen.

LAWRENTJEW veröffentlichte die Ergebnisse seiner, mit GURWITSCH-LASOWSKAJA (30) an Säugetierherzen vollführten Untersuchungen. Sie gliedern das reiche Nervengeflecht des Atrioventrikulärsystems in ein oberflächlicheres und ein tieferes Geflechtensystem. Aus dem tieferen Geflechtensystem teilen sie auch Endigungen mit, in der Form der, mit den Boeke'schen Mitteilungen übereinstimmenden Endringen. Sie untersuchten ebenfalls die Nervenzellen der Ganglien und reichten sie

in den Dogiel I. Typ ein. Ausserdem machten sie Mitteilung von Sensibelendigungen aus der Bindegewebssubstanz des Atrioventrikularsystems, an denen sie grosse Ähnlichkeit mit den sensorischen Endigungen des Endokards entdeckten.

PLECSKOVA (42) bekräftigt die Behauptung LAWRENTJEW's und macht die Mitteilung von mehreren sensorischen Endigungen aus dem Reizleitungssystem der Katze.

Auf der Grundlage der Arbeiten H. SETOS (49), AKKERINGAS (2), und neulich MEYLINGS (33) erschien in der Literatur des Herznervensystems ebenfalls die retikuläre Auffassung, die auf dem Gebiet des Myokards die Gegenwart jeder freien Endigung verneinend nur eine Endformation anerkennt, das Reiser—Stöhr'sche Terminalretikulum.

NONIDEX (40) gelang es sensible Endigungen auch aus den muskulären Elementen des Reizleitungssystems auszuweisen. SCHAEFER (48) setzte fest indem er den Aktionsstrom des Herzens beobachtete, dass in der Muskulatur des Vorhofs und der Kammer Baro- und Chemorezeptoren gegenwärtig sein müssen.

HABAROWA (22) weist an der Hand von am Schafsherzen vollbrachten experimental-morphologischen Experimenten aus, dass in dem *Crus commune* des Atrioventrikularbündels der grössere Teil des oberflächlichen Geflechts aus parasymphathischen Fasern besteht. Sie erklärt die hier vorkommenden Ganglien auf Grunde der Degeneration der perizellulären Apparate für parasymphatisch und weist den Platz der sensiblen Endigungen im System des *Vagus* aus. KUNTZ (29) beschreibt eingekapselte sensorische Endkörperchen aus dem Atrioventrikularbündel des Menschen.

Nach YAMANDA (1934) und HALPERN (1955) arbeitet MUIR (39) den Sinusknoten der Ratte auf. Auf Grunde seiner Untersuchungen setzt er fest, dass der Sinusknoten im Herzen der Ratte schon vom 15. Tag seines pränatalen Lebens erkennbar ist in der Form eines modifizierten Myokards. Er erreicht sein grösstes Ausmass bis zum 1—3. Tag seiner Geburt. An den Embryonen und neugeborenen Ratten kompaktes Syntitium während des postnatalen Lebens dringt Bindegewebe hinein und die Muskelemente werden der gewöhnlichen Herzmuskulatur ähnlich. Die Innervation betreffend meint der Autor, dass die Gegenwart von speziellen Endigungen nicht wahrscheinlich ist, nach seiner Meinung weicht sogar die Innervation in keinem grossen Masse von der die umgebenden Herzmuskel-Innervation ab. Dennoch hält er die Untersuchungen betreffs der Innervation für empfehlungswert.

Material und Methoden

Wir haben unsere Untersuchungen am Reizleitungssystem der Herzen von etwa 15 Schweinen, 6 Rindern, 5 Pferden und 2 Kälbern angestellt, die von dem *Szege*der Schlachthaus eingesammelt wurden. Diese Herzen stammten mit Ausnahme des Kalbsherzens von gesunden, verschiedenaltigen Tieren beiden Geschlechts, die in verschiedenem Kräftezustand waren. Das Material zwecks histologischer Untersuchungen wurde in dem Heidenhainschen »Susa« fixiert, zu den neurohistologischen Untersuchungen gebrauchten wir neutrales und wenig alkalisches (pH. 7,5—8) Formol. Bei den histologischen Untersuchungen wandten wir Haematein-Eosin, *Van Gieson'sche*, *Mallory'sche* und *Heidenhain'sche* Eisen-Haematoxilin-färbung an. Ausserdem vollführten wir zwecks Ausweis des Glykogen-Gehalts die *Best'sche* Spezialfärbung. Bei den neurohistologischen Untersuchungen wandten wir das *Bielschowsky-Abraham'sche* Verfahren mit Erfolg an, das sich mit geringfügigeren Veränderungen auch zum Hervorbringen feinsten Nervenformationen ausgezeichnet bewährte.

Die Anatomie des Reizleitungssystems

Der Sinusknoten (*nodulus sinoauricularis Keith—Flack*) befindet sich im Herzen des Schweines, des Pferdes und des Rindes bei der Einmündung der *Vena cava superior*, in dem Treffwinkel der *Vena cava superior* und der *Au-*

ricula dextra, auf der höchsten Stelle des rechten Vorhofs. Nach Abtrennen des Epikards ist er durch seine grauere Farbe von der ihn umgebenden Muskulatur auch makroskopisch gut unterscheidbar. Beim Schwein und Pferd hat es die Form eines unregelmässigen Halbmondes, bei dem Rind erinnert es am besten an ein »V« mit unregelmässigen Stielen. Die Mitte des Sinusknotens durchzieht ein, auch makroskopisch entdeckbares, stärkeres Äderchen, die Arterie des Sinusknotens. Die Ader ist ein Zweig der rechten *Coronaria*, deren Verlauf besonders auf dem Herzen des Rindes gut verfolgbar war, ganz bis zum Eintritt in den Sinusknoten. Diese Untersuchungen stimmen mit den, den Menschen betreffenden Angaben KOCHS (27) überein, der diesen Zweig ebenfalls als einen, aus der rechten *Coronaria* entspringenden ersah. Laut SPALTEHOLZ hingegen (7), kommt es bei Tieren oft vor, dass dieser Zweig aus der linken *Coronaria* entspringt. Mit den Venen des Sinusknotens beschäftigte sich GÉRAUDEL (18) eingehend, und fand, dass die Venen mit mehreren feinen Löcherchen in die *Auricula dextra* münden. Wir schliessen uns vollständig der Géraudel'schen Meinung an, denn bei den untersuchten Tieren fanden wir jedesmal zwei-drei feine Löcherchen zwischen dem Rande des Sinusknotens und der *Auricula dextra*, die wir für die Einmündungsstellen der Venen halten.

Aus dem Sinusknoten treten reizleitende Fasern enthaltende Zweige und dringen in die Muskulatur des rechten Vorhofs ein. MÖNCKEBERG (36) beschrieb beim Menschen fünf Zweige dieser Art. Diese Zweige fanden wir ebenfalls bei drei, zu unseren Untersuchungen ausgewählten Haustieren auf. Der bedeutendste Zweig, so der langgestreckte Schwanz des Sinusknotens, verläuft sich in den von WENCKEBACH beschriebenen *Sulcus terminalis* und entspricht dem, von SCHOENEBERG ebenfalls beschriebenen WENCKEBACH'schen Bündel. Der Zweig tritt auf dem, dem Sinusknoten zugewandten Teil der *Crista terminalis* hervor, die besonders beim Schwein augenscheinlich ist, später sinkt sie unter das Endokard und umschlingt die *Vena cava superior*. Im Herzen des Pferdes und des Rindes ist die Erhöhung nur in seltenen Fällen entdeckbar. Aus dem Bündel treten auch in seinem Verlauf mehrere kleinere Zweige in die Muskulatur des Vorhofes. Es gelang uns ebenfalls das von MÖNCKEBERG beschriebene Thorel'sche Bündel im Herzen des Schweines aufzufinden, wir konnten es aber bloss bis zur *Vena cava inferior* verfolgen. Histologisch sahen wir aber auch um den Aschoff—Tawara-Knoten Fasernbündel solcher Art, als welche dem *Sinus* entspringen, und es ist möglich, dass sie der Fortsetzung des Thorel-Zweiges entsprechen. Ebensowenig, wie ZIMMERMANN, fanden wir diesen Zweig beim Pferd und beim Rind in derselben Form, in welcher er beim Schwein sichtbar war. Die übrigen Zweige sind viel kleiner und tragen aus dem Sinusknoten reizleitende Fasern in die parietale Muskulatur, in der Richtung der *Auricula*, der *Vena cava superior* und des *Septum atriorum*. Beim Rind werden ausserdem die Stiele des »V«-förmigen Sinusknotens von feinen reizleitenden Fasernbündeln verbunden.

Der Aschoff—Tawara-Knoten (*nodulus atrioventricularis Aschoff—Tawara*) ist am unteren Teil des rechten Vorhofs, vor der Einmündung des *Sinus coronarius cordis*, unterhalb der *Fossa ovalis*, oberhalb der *Cuspis medialis* der *Valvula tricuspidalis* anzutreffen. Seine Form ist die eines langgestreckten Ovals, dessen Breite beim Schwein mit der des His'schen Bündels

übereinstimmt, beim Pferd und dem Rind aber diese Breite übertrifft. Er wird vom Endokard durch eine dünne Muskelschicht getrennt, die selbst in die mediale Klappe hineinstrahlt. Er schmiegt sich ebenfalls eng an den *Annulus fibrosus*, in dessen Vorderwinkel (*trigonum fibrosum dextrum*) beim Pferd und beim Schwein ein oberflächlich als Dreieck bezeichnbarer Knorpel, die *Cartilago cordis*, beim Rind aber auf der entsprechenden Stelle ein ähnlich geformter Knochen, das *Os cordis* auffindbar sind. Er ist auch mit der Aorta-Wurzel benachbart.

Nach HOLL stammt das, den *Aschoff—Tawara—Knoten* begrenzende Bindegewebe auch daher, als *processus tendineus aortae*. SEHNDE und OHMORI (7) tun von, mit dem *Aschoff—Tawara—Knoten* eng zusammenhängenden Nebensystemen Erwähnung auf Grundlage von Untersuchungen an Ratten, Meerschweinchen und Hunden. Wir fanden keine solchartigen Systeme an den untersuchten Tieren.

Aus dem *Aschoff—Tawara—Knoten* geht in die Richtung des Kammerseptum ein Bündel aus, das *His'* sche Bündel (*fasciculus atrioventricularis His*), dessen *Crus commune*-Teil in dem, dem Vorhof zugewandten Teil des *Septum membranaceum cordis* vorschreitet, und dies versieht es mit einer Bindegewebshülle. Über die Scheidewand der Kammern (*septum ventriculorum*) gelangt, teilt sich das *His'* sche Bündel durch einen scharfen Winkel in zwei Zweige, in die zwei *Tawara*'schen Stiele (*crus dextra et sinistra*).

Der rechte Stiel (*crus dextra*) befindet sich zuerst in subendokardialer Lage, um nachher ins Myokard zu kehren und intramuskulär im *Septum ventriculorum* vorzuschreiten. Zur septalen Papillarmuskel gelangt, gibt er in die Papillarmuskel einen schwachen Zweig ab, während der Rest der Fasermenge sich in den *Musculus transversus* verläuft. Dieses konstante Muskelbündel, das die rechte Höhle der Kammer überbrückt, war schon dem LEONARDO DA VINCI bekannt, deshalb wird dieses Bündel von HOLL als das *Leonardo da Vinci'sche Bündel* benannt. TANDLER (50) erwähnt, ihn als *Trabecula septo-marginialis*, neuerdings lautet sein Name nach KING (1937) auch »Moderatorband«. Die im Muskelbündel fortschreitenden Reizleitungsmuskeln gelangen, nachdem sie die rechte Kammerhöhle überbrückten zur parietalen Papillarmuskel. BENNINGHOFF beschrieb beim Menschen Verzweigungen und zugleich auch sich nach rückwärts begebende Zweige. Wir konnten bei den von uns untersuchten Tieren Verhältnisse dieser Art nicht festsetzen. Beim Fundus der parietalen Papillarmuskel lockert sich das Bündel auf und verläuft sich strahlenförmig samt dem *Purkinje'schen* Fasernsystem in die Muskulatur der Kammer. Der linke Zweig schlägt seinen Weg nach der Verzweigung nach unten ein, eng neben dem Herzknochen (beim Rind am medialen Rand des ihm entsprechenden Herzknochens) und schreitet an der Kante der Kammer-scheidewand. Die rückwärtige rechte Klappe der Aorta (*spatium intervalvulare Henlei*) durchbrechend, verläuft er sich auf die linke Scheidewand. Der Aorta zu wird der rechte Stiel vom *Musculus subaorticus Jerisch* umgrenzt, der bei dem Schwein sehr schwach, beim Pferd und Rind aber ansehnlich entwickelt ist. Der linke Zweig ist flacher und breiter, verläuft sich unmittelbar unterhalb des Endokards, tritt bei dem Rind aus dem Endokard gräulich hervor, stimmt aber beim Pferd und Schwein mit der Farbe der Herzmuskulatur überein und ist deshalb nicht auffallend. Nach UNGAR (1924) ist

er aber auf — mit Jod bepinseltem Material schön verfolgbar. Gegen Mitte des Kammerseptums breitet sich der Zweig aus und teilt sich in zwei kleinere Zweige. Ein schwächerer Zweig unter ihnen führt im *Septum ventriculorum* fort. Zwei stärkere Zweige (*fasciculus anterior et posterior*) treten unter dem Endokard hervor, in die linke Kammerhöhle, nachher sich wiedervereinigende, sehnige Zweige bilden, indem sie der linken Kammerspitze zuschreiten. Die sehnigen Zweige werden von BENNINGHOFF Pseudosehnen genannt. Das System der mit einander in Verbindung tretenden sehnigen Zweige ist beim Rind am reichsten, beim Pferd erstrecken sich zwei kräftige Zweige, — die der *Trabecula septomarginalis* ähnlich sind — in die linke Kammerhöhle. Beim Schwein schmiegen sich die Zweige eng an das Endokard und verlaufen so bis zur linken Kammerspitze. Schliesslich gehen sie in die Purkinje'sche Fasern über und verschwinden vollständig in der Muskulatur der Kammer. KOCH (28) beschrieb beim Menschen auch von der Verteilung des rechten Zweiges ab nach rückwärts verlaufende Zweige, die er mit der *Trabecula septomarginalis* vergleicht. Wir bemerkten an den untersuchten Tieren in keinem einzigen Fall solche nach rückwärts verlaufenden Zweige.

Die Arterie des Atrioventrikularsystems beim Menschen entspringt nach den Untersuchungen von HAAS (21) aus der rechten *Arteria coronaria* und dringt aus der hinteren Coronarienfurche in das Vorhofseptum, als *Ramus septi fibrosi*. Beim Eintritt in den Knoten verzweigt sie reichlich. Beim Pferd und beim Schwein erfuhren wir ebenfalls die überwiegende Teilnahme der rechten *Coronaria* an der Blutversorgung des Aschoff—Tawara—Knotens und des *Crus commune*-Teiles von His'schen Bündel, so wie der rechten Zweige. Bei dem Rind scheinen aber die linke und rechte *Coronaria* eine ebenbürtige Rolle in der Blutversorgung ebengenannter Stellen zu spielen. Der, sich neben dem linken Zweig hinziehende Zweig ist hingegen bei allen drei Tieren einheitlich ein Zweig der linken *Coronaria*. Wir müssen aber in vollem Einklang mit SPALTEHOLZ (1924) bemerken, dass die Variabilität in der Gefässversorgung im allgemeinen gross ist. Die Venen des Atrioventrikularsystems betreffend haben wir nichts zu erwähnen, denn die Festsetzung GÉRAUDELS (18) laut der die Venen des Atrioventrikularsystems durch das *Foramen Thebesii* in den rechten Vorhof münden, ist vollkommen richtig. Wir befanden bei den untersuchten Tieren die Einmündung der Venen in der Nähe des unteren Randes der *Vena cava inferior*. JOHNSTONE, WAKEFIELD und CUBREY (1922) nahmen betreffs der feineren Blutgefässversorgung Untersuchungen im Atrioventrikularsystem des Kalbes vor, und setzten fest, dass hier die feinere Blutgefässversorgung viel schwächer sei, als in der gewöhnlichen Herzmuskulatur. Dieser Feststellung schliessen sich auch WEARN und ZSCHIESCHE (1928) an, die sie halb so schwach befanden. In Bezug auf die feinsten Gefässe stimmt unsere Meinung der genannten Autoren überein, denn es stimmt tatsächlich zu, dass die Blutgefässe keine solchen feinen Zweige zu bilden pflegen, als welche in der gewöhnlichen Herzmuskulatur sichtbar sind, aber die allgemeine Blutversorgung beachtend, insbesondere, wenn wir die Präkapillaren betrachten, müssen wir unsere Entscheidung zu Gunsten der reicheren Blutversorgung treffen, die wir mit den hier auffindbaren reichen Gefässanastomosen deuten können.

Der histologische Aufbau des Reizleitungssystems

Der Sinusknoten des Schweines, des Pferdes und des Rindes ist strukturell von sehr ähnlichem Aufbau, von der Form abgesehen gibt es nur in seiner feineren Struktur Unterschiede. Für den Sinusknoten der drei Tiere ist es einheitlich charakteristisch, dass er aus dem Syntitium von sich in den drei Dimensionen kreuzenden, sich eng aneinanderfügenden Reizleitungsfasern aufgebaut ist. Beim Schwein ist diese Struktur so dicht, dass sie den Eindruck eines einheitlichen Syntitium macht (*Tafel I. Abb. 1.*). Bei dem Pferd und dem Rind ist der Sinusknoten, von dem des Schweines abweichend, etwas lockerer, so dass hier die Reizleitungsfasern auf einer längeren Strecke verfolgbar sind und selbständiger zu sein scheinen, am häufigsten ist aber unter den Fasern die enge syntitiale Verbindung ebenfalls gut erkennbar. Der Zwischenraum der Fasern wird mit Bindegewebe ausgefüllt, das sich stellenweise eine grössere Stellung erobert und unter den Reizleitungsfaser-Syntitien Bindegewebster bilden lässt. Von aussen wird der Knoten vom Bindegewebe des Epikards umgeben, in dem stellenweise Glattmuskelbündel verlaufen. Dieses Gewebe ist beim Schwein lockerfaserig, beim Pferd und Rind dichtfaserig, worin — abgesehen vom Schwein — stets auch elastische Fasern kleinerer-grösserer Anzahl auffindbar sind. Doch niemals in solcher Menge, von deren Vorkommen BENNINGHOFF beim Menschen Erwähnung tut. Desgleichen fanden wir im sino-atrialen System nur vereinzelt Fettzellen. Der Sinusknoten ist durch Haematin-Eosin und, nach Van Gieson'schem Verfahren gefärbten Präparaten auch noch dadurch gut unterscheidbar, dass er sich mit einer bleicheren Farbe, als die gewöhnliche Herzmuskulatur färben lässt. Nach BEST gefärbt aber tritt der Sinusknoten, wie auch das aus ihm tretende, Reizleitungsfasern enthaltende Bündel, wegen des grösseren Glykogen-Gehalts, von der sie umgebenden Muskulatur mit lebhaft weinroter Farbe hervor. An den gefärbten Präparaten ist der Verlauf des »Nodus arteria«, der das ganze sinoatriale System mit Kapillaren versieht, gut ausnehmbar. Die Kapillarenversorgung im Sinusknoten ist etwas reichlicher als die Blutversorgung der ihn umgebenden gewöhnlichen Herzmuskulatur und die der Zweige stimmt mit denselben ungefähr überein.

Wegen ihrer dichten Struktur ist es schwer genug die Dicken- und Längenverhältnisse festzustellen, stellenweise kann man sich nur bei dem Pferd und dem Rind besser zurechtfinden, wo der Sinusknoten von etwas lockererer Struktur ist. Hier sind mit Beachtung der Dickenmasse zwei Faserntypen zu unterscheiden, ein dickerer und ein dünnerer. Der dünne Typ erreicht nicht einmal die Hälfte des üblichen Masses der Herzmuskelfaser, und kommt im Sinusknoten des Pferdes häufig, in dem des Rindes auch genug häufig vor, er scheint aber auch beim Schwein zuweilen nicht zu fehlen. Die dickere Fasernform kann das Mass der Herzmuskelfaser über das 1—1,5-malige übertreffen. Der Sinusknoten wird grösstenteils von dieser Faserart gebildet die sich in eine etwas aufgeschwollene Form selbst in den, den Sinusknoten verlassenden Zweigen fortsetzt. Die Länge der Reizleitungsfasern ist im Knoten zwischen 50—150 μ , in den Zweigen können auch längere Fasern vorkommen. Die Kerne der Reizleitungsfasern sind blasenartig geschwollen, verschieden-

förmig, stets grösser, als die der gewöhnlichen Herzmuskelfasern, beim Schwein oft doppelt. Die *Sarkoplasma* umgrenzt sie oft mit einem helleren Ring, der dadurch entsteht, dass der grosse, blasenartige Kern den Verlauf der Myofibrillen ablenkt und so nur die Sarkoplasma sichtbar wird. In den Kernen kommen 1 oder 2 Kerne vor, beim Schwein kann man sogar 5 sehen. Ausser der Grösse der Kerne ist auch ihr Zahlenverhältnis höher, als in der Vorhofsmuskel. Die *Ebner'schen* Linien sind auf den Reizleitungsfasern nirgends sichtbar, die gerade Linie der Fasern wird nur hier und da von schwacher Einschnürung unterbrochen. In der Nähe der Einschnürung sind die Fasernsäume etwas zerknittert. In den Fasern sind wenig Myofibrillen, sie sind in loser Anordnung nur unter der *Sarkolemma* sichtbar, in der Mitte der Fasern ist nur selten eine vereinzelt Myofibrille sichtbar. Die Myofibrillen sind gewellten Verlaufs und kreuzen sich in drei Dimensionen, was auf den, mit *Heidenhain'schem* Eisenhaematoxin gefärbten Präparaten schön ersichtlich ist (*Tafel I., Abb. 2.*) Auf ihnen ist die Querstreifung loser und schwächer als auf den Herzmuskelfasern. An imprägnierten Präparaten des Pferdes tritt die Querstreifung bei dünneren Fasern lebhafter hervor, als bei den dickeren. Dennoch ist grell absteckende Querstreifung ziemlich selten. In der Literatur erwähnt BRUNI (9) die Gegenwart bedeutender Querstreifungen aus Rinderembryonen. Den Glykogengehalt der Reizleitungsfasern des Sinusknotens betreffend verrichtete NAGAYO (1901) ausführliche Untersuchungen an Huftieren und seiner Ansicht nach übertrifft der Glykogengehalt der Sinusfasern bedeutend den der Vorhofsmuskulatur. Nach der *Best'schen* Färbung halten wir NAGAYOs Angaben in Bezug auf die untersuchten Tiere ebenfalls richtig. Desgleichen muss es als Tatsache angenommen werden, dass die Reizleitungsfasern die gewöhnliche Herzmuskulatur an Glykogengehalt übertreffen, umso mehr, da es sich in der Literatur auch eine derartige Angabe, wie die des LA FRANCA (16) finden lässt, der in einer, durch Koffein hervorgerufenen Tachycardia auch den Glykogenabbau beobachtete.

Aus dem *Sinus* gehen, in parallele Reihen geordnete, auch auf längerer Strecke kreuzungslos weiterverlaufende, aus Reizleitungsfasern bestehende Bündel aus, die in die Richtung der *Vena cava superior*, in die *Auricula*, in die Vorhofswand und in das *Septum atriorum* Reizleitungsfasern tragen. Die im Stamm sich verlaufenden Reizleitungsfasern sind im allgemeinen breiter und blasiger, als die Fasern des Sinusknotens. Mit ihrem geraden Verlauf und durch das Schärferwerden der Querstreifung sehen sie bereits den gewöhnlichen Herzmuskelfasern ähnlich doch sind sie zugleich Träger der bezeichnenden Merkmale. So ist der Kern gross, blasig, das Plasma färbt sich hell, die Myofibrillen losen Verlaufs, auch sind die *Ebner'schen* Linien nicht sichtbar. Diese Unterschiede sind nur bei den, im Stamm verlaufenden Fasern ausgeprägt. Bei den einzelnen, in die gemeinsamen Muskulatur tretenden Fasern, verwischen sich auch diese Unterschiede allmählich und das Verfolgen des Systems wird unmöglich.

Der *Aschoff-Tawara'sche* Knoten ist strukturell dem Aufbau des Sinusknotens sehr ähnlich, denn auch jener baut sich aus dem Syntitium, der sich in den drei Dimensionen des Raumes kreuzenden, im Vergleich zum *Sinus* etwas lockereren Fasern auf. Die Fasernabstände werden durch Bindegewebe aus-

gefüllt, welches unter den locker geordneten Reizleitungsfasern an einigen Stellen Bindegewebsnester formt, wie es im Sinusknoten ähnlicherweise vorkommt. Der *Aschoff-Tawara'sche* Knoten des Schweines hat den dichtesten Aufbau unter den, der drei Tiere (*Tafel I., Abb. 3*). Der des Rindes ist schon etwas lockerer, der des Pferdes besteht schon aus ganz locker geordneten, sich in verschiedene Richtungen verlaufenden Reizleitungsfasern. Bei dem Rind ist es ausserdem bezeichnend, dass der *Aschoff-Tawara'sche* Knoten durch eine breitere Bindegewebscheidewand in zwei Teile gegliedert wird, in den grösseren Vorhofsknoten und in den bedeutend kleineren Kammerknoten. Das Bindegewebe ist im *Aschoff-Tawara'schen* Knoten des Rindes und des Schweines lockerfaserig, bei dem Rind mit reichhaltiger Kollagenfasersubstanz, wohingegen das des Pferdes gegen das *His'sche* Bündel graduell in ein plattig geordnetes, dichtfaseriges Bindegewebe übergeht. In dem Bindegewebe kommen elastische Fasern auffallend selten vor, in Gegensatz zu den Angaben *RENONS* und *GÉRAUDEL'S* (45), die sie aus dem *Aschoff-Tawara'schen* Knoten beim Menschen in auffallend grosser Anzahl ausweisen konnten. Ebenfalls müssen wir uns betreffs der Gegenwart der Fettzellen verneinend äussern, im Gegensatz zu den, sich auf den Menschen beziehenden Angaben *BULLARD'S* (10), denn wir sehen selbst in dem *Aschoff-Tawara'schen* Knoten fettleibiger Tiere in keinem einzigen Fall Fettzellen.

Im Atrioventrikularsystem sind, dem Synatrialsystem ähnlich, zweierlei Fasernarten auffindbar, die sich auch wegen der übrigens allzu grossen Umfangsverschiedenheiten nicht vollständig mit einander vergleichen lassen. Dies bezieht sich besonders auf die dickeren Fasern, die auch das Dreifache der gewöhnlichen Herzmuskelfasern übertreffen, bis die dünneren Fasern nur dessen 1—1,5 fache erreichen und sich auch mit dem, in *Sinus* auffindbaren Fasern viel besser vergleichen lassen. Von einer derartigen Gliederung der Reizleitungsfasern des Atrioventrikularsystems — die auch unsere Untersuchungen unterstützen, tut schon *BENNINGHOFF* (7) Erwähnung beim Menschen. Wo er aber findet, dass der *Aschoff-Tawara'sche* Knoten, das *His'sche* Bündel, sowie das Ausgangsgebiet des linken und rechten Zweiges aus schmalen Fasern bestünden, im Gegensatz zu den Endzweigen des Bündels, die seiner Meinung nach aus breiten Fasern bestehen sollten, erkennen wir, dass das Atrioventrikularbündel schon bereits von Ausgang des *His'schen* Bündels an, aus den breiteren *Purkinje'schen* Fasern aufgebaut ist. Wir müssen es aber zugeben, dass die Fasern dem Ende des Systems zu breiter werden, und wenn man das verschiedene Untersuchungsmaterial in Betracht nimmt, ist die von uns entdeckte Differenz unwesentlich. Die Reizleitungsfasern färben sich auf Präparaten hier, wie im Sinoatrialsystem mit Haematein-Eosin und nach *VAN GLESON* gefärbt bleicher, nach *BEST* gefärbt aber mit lebhafterer, weinroter Farbe, als das sie umgebende gewöhnliche Muskelgewebe (*Tafel I., Abb. 4*). *KOCH* (1922) sondert beim Rind, nach *Best* gefärbt den *Aschoff-Tawara'schen* Knoten, zu dem des Vorhofs und der Kammer a₅, was wir an unseren Präparaten ebenfalls bekräftigt finden. Der Ansicht aber, dass der Aufbau des Kammerknotens den des Vorhofknotens an netzartiger Struktur übertreffen würde und sich wegen seines grösseren Glykogengehalts besser färben liesse, können wir nicht beipflichten, denn wir fanden beide gleich netzartig, der Kammerknoten

enthält nur etwas dickere Fasern, als der Vorhofknoten, ihre Färbung ist trotzdem einheitlich. Sehr erbaulich sind die, mit *Heidenhain'schem* Haematoxin gefärbten Präparate, auf denen die lockere Anordnung gut ersichtlich ist, sowie auch die Kreuzung der aus den drei Dimensionen kommenden Myofibrillen, wie sie durch ihren gewellten Verlauf bei den Treffpunkten der sich in syntitialer Verbindung befindenden Fasern Wirbel und reichliche Kreuzungen bilden. Die Myofibrillen sind ungefähr gleich dick, nur im *Aschoff—Tawara'schen* Knoten des Schweines waren auffallend dünne, stellenweise aber auffallend dicke Myofibrillen ersichtlich. Die Querstreifung ist auf den Myofibrillen beinahe ganz verschwommen, so dass man sie nur vermuten kann, doch kann sie bei imprägnierten Präparaten manchmal ganz scharf hervortreten, wie wir es im *Aschoff—Tawara'schen* Knoten des Pferdes und des Rindes sehen. Die Zellkerne sind gross, zumeist oval, oder ganz blasig, oft doppelt, beim Schwein können aber auch fünf beisammen sein. Ein Teil der Kerne wird von einem hellen Plasmenhof umgeben, solche Fasern nennt *BENNIGHOFF* Hohlfasern. Die *Sarkoplasma* färbt sich immer hell, bei bedeutender mikroskopischer Vergrösserung sind manchmal feine Körnchen in ihr sichtbar, die wahrscheinlich Glykogenkörnchen sind, andermal kommt sie aber vollständig homogen vor. Die Zellgrenzen und die *Ebnerschen* Linien sind an den Reizleitungsfasern nirgends sichtbar. *SCHAEFFER* nach werden die Zellsyntitien von einem Kolloidklebstoff zusammengehalten, dessen Strahlenbrechung mit der der Plasma übereinstimmen dürfte und so unsichtbar ist.

Die Elemente des sino-atrialen und atrioventrikularen Systems weisen bei den untersuchten Säugetieren einen ähnlichen histologischen Aufbau auf. Wenn es im Aufbau der beiden Systeme Abweichungen gibt, so sind sie nahezu belanglos. Umso grösser sind die histologischen Unterschiede zwischen dem Atrioventrikularbündel und den primären Reizzentren. Übrigens gibt es unter den Atrioventrikularbündeln der untersuchten Tiere ebenfalls bedeutende histologische Unterschiede. Die Reizleitungsfasern des Atrioventrikularbündels breiten sich von den Anfängen des *His'schen* Bündels, beim medialen Rand des *Aschoff—Tawara'schen* Knoten aus, und nehmen in dem Falle von den drei, von uns untersuchten Tieren eine charakteristische, von einander abweichende Form auf, die in den Unterschieden von Gestalt, Mass und Aufbau der *Purkinje'schen* Zellen zum Ausdruck kommt. Die Fasern verlieren ihre, in den Knoten so auffallende Form und ordnen sich in parallele Reihen. Im Vergleich zu den Knoten, verkürzen sich die, im Atrioventrikularbündel auffindbaren Zellen, und werden breiter, behalten aber ihre syntitialen Verbindungen, stellenweise gehen die sich nebeneinander verlaufenden Fasern in einander über, trotzdem sind sie selbständiger, als die Knotenfasern. Am auffallendsten ist die Selbständigkeit der Fasern beim Schwein; bei dem Pferd ist die Verbindung unter den Fasernbündeln etwas enger, beim Rind ist sie schon so eng, dass man nicht einmal über unabhängige Reihen sprechen kann (*Tafel II., Abb. 1*).

Das Dickenmass der Fasern übertrifft das Dreimalige der gewöhnlichen Herzmuskelfasern. Am schmalsten sind die *Purkinje'schen* Zellen des Schweines (18—25 μ) etwas dicker sind sie beim Pferd (25—30 μ) und am beträchtlichsten beim Rind, wo der Zelldurchmesser von 5 μ auch häufig ist. Im Ver-

gleich mit den, im *Crus commune*-Teil des His'schen Bündels auffindbaren Massen, gegen das Ende des Systems, aber auch dort besonders im linken Zweig, werden die Fasern noch breiter, so dass sie beim Pferd und beim Rind sogar 80—100 μ erreichen können.

Beim Schwein baut sich das Atrioventrikularbündel bis zum Ende des Systems aus dem *Syntitium* von Zellen nahezu gleichen Masses, — die etwas zerknitterte Ränder haben und zylinderförmig sind — auf. An den Zellrändern, andersmal in der Mitte der Zellen lässt sich der vereinzelt oder zu zweit stehende, blasige Zellkern beobachten, den oft ein heller Plasmahof umrandet. In den Zellen sind die Myofibrillen in einer ganz lockeren Anordnung sichtbar. Sie verlaufen sich unter der *Sarkolemma*, längs des Zellkörpers, auf ihnen lässt sich, ziemlich dicht verschwommen die Querstreifung erkennen. Die Zellen gehen ohne jede sichtbare Grenze ineinander über und bilden sich der Länge nach verlaufende Fasern. Der Abstand der Faserbündel ist im *Crus commune*-Teil grösser, zwischen ihnen findet man lockerfasriges Bindegewebe, und das ganze His'sche Bündel wird durch das *Septum membranaceum cordis* von einer Bindegewebshülle umgeben. In den Stielen schmiegen sich die Reizleitungsfasern eng zueinander, was besonders beim linken Zweig augenscheinlich ist, wo sie sich in der Breite des ganzen Bündels ordnen. Gegen Ende des Systems verstreuen sich die Fasern und strahlen in die Kammermuskulatur hinein.

Die Purkinje'schen Zellen sind im His'schen Bündel des Pferdes rechteckig, unter ihnen wird die Zellgrenze durch eine dunkle Linie und die schwache Einschnürung angedeutet. Die Zellen sind denen des Schweines ähnlich, aber etwas dicker und blasiger. Unter den Fasern ist lockeres Bindegewebe, das His'sche Bündel wird von dichtfasrigem Bindegewebe umgrenzt. Die nebeneinander verlaufenden Bündel ordnen sich dichter als beim Schwein und anastomosieren reichlich mit einander (*Tafel II., Abb. 2*). Beim Rind, zu dem wir noch später zu sprechen kommen werden, ordnen sich die Reizleitungsfasern in dem Bündel auf eine ganz verschiedene Weise. Sie weisen nämlich besonders im linken Zweig eine dichte Struktur auf (*Tafel II., Abb. 3*). In den Zellen ist je ein grosser, blasenartiger Kern sichtbar, der sich in sich charakteristisch ändernder Form zeigt und auf die Gegenwart von speziellen Kernvorgängen folgern lässt. Der Verlauf dieses Kernprozesses ist uns nicht klar, was wir morphologisch unzweifelhaft finden ist, dass der Chromatinbestand der Kerne veränderlich ist. Man kann nämlich chromatinarme Kerne finden in denen nur das Kernchen sichtbar ist, und die sich hell färbende Nukleoplasma, doch kann man ebenfalls chromatinreiche Kerne, die sich ganz dunkel färben und auch sehr viele Übergangsformationen zwischen den zwei Verhältnissen aufweisen — beobachten. Um die an Chromatin sich anreichender Kernsubstanz kann man in der *Sarkoplasma* ebenfalls Chromatinschollen kleinerer, grösserer Menge finden. Es ist sehr wahrscheinlich, dass im *Crus commune*-Teil des Atrioventrikularbündels des Pferdes eine amitotische Teilung vor sich geht, denn stellenweise kann man Doppelkerne sehen, die manchmal sogar in Verbindung miteinander stehen. STÖHR tut ebenfalls davon Erwähnung, es ist wahr, dass wir in Bezug auf die Gegenwart der mitotischen Teilung nicht einverstanden sein können — die amitotische Teilung hal-

ten wir aber insbesondere auf Grunde dessen, was wir im Atrioventrikularbündel des Rindes wahrgenommen haben für unzweifelhaft. Beim Pferd ist es besonders überraschend, dass im Falle des Doppelkernes, der eine ein heller chromatinarmer, der andere aber ein chromatinreicher, zerfallender Kern ist, was durch die ihn umgebende Chromatingranulation bewiesen wurde. Wenn es so ist, kann man mit Recht voraussetzen, dass aus der amitotischen Teilung ein chromatinarmer und ein chromatinreicher Kern hervortritt, der chromatinreiche zerstäubt graduell in der *Sarkoplasma* und wird wahrscheinlich in den biochemischen Prozessen der Reizleitungsfasern verwertet, bis der chromatinarme Kern sich in der Chromatinsubstanz zu verdichten anfängt. Nach einer gewissen Zeit teilt er sich, und der Prozess nimmt wieder seinen Anfang. Die Dauer der Periode ist unabsehbar, soviel ist sicher, dass er im ganzen Bündel nicht einheitlich ist, weil er sich nahezu in jeder Zelle selbständig abspielt. Dies beweisen die vielen Übergangsformen die vors Auge des Mikroskopikers geraten. Warum dieser Prozess nur beim Pferd auf die Weise beobachtbar ist, bei den zwei anderen Tieren aber nicht, oder nur anders, und auch hier weshalb nur in dem *Crus commune*-Teil des Atrioventrikularbündels, ist eine Frage, auf die wir augenblicklich keine Antwort geben können. In den *Purkinje*'schen Zellen laufen locker geordnete Myofibrillen, die sich stellenweise wellenförmig verlaufen. Sie treten auch in die Nachbarszellen über, einige kreuzen sich an der Zellengrenze, andere hingegen kreuzen sich in der Plasma der Nachbarzelle (*Tafel II., Abb. 4*). In der Mitte der Zelle sind, neben der oberflächlichen Myofibrillensubstanz quer- und diagonal verlaufende, viel dünnere, als die obenerwähnten Myofibrillen ebenfalls sichtbar, die von der Zellmembran ausgehen, doch können sie auch von dem oberflächlichen Myofibrillensystem gebildet sein, dadurch, dass es verzweigt. Auf den Myofibrillen fallen die Querstreifen ziemlich weit voneinander und sind besonders auf den imprägnierten Präparaten scharf sichtbar. Auf den quergegerichteten Fibrillen sind an der Stelle der Querstreifen oft kleine Knötchen sichtbar, die diesmal schnurförmig sind. Ausserdem sind in der Plasma mancher Zellen viele winzige, sich hell färbende Körnchen sichtbar, — wahrscheinlich Glykogenkörnchen, denn auf den, nach *BEST* gefärbten Präparaten sind sie im Vergleich zur Plasma etwas roter.

In dem *His*'schen Bündel des Rindes sind die riesigen, 50—100 μ grossen *Purkinje*'schen Zellen nicht selten die eine unregelmässigen Fünf- oder Sechseckform haben und an denen man in dem *Crus commune*-Teil des *His*'schen Bündels eine gewisse Verschmelzungstendenz entdecken kann. Insofern die Zellen eng nebeneinander geraten reduziert sich das Bindegewebe aufs Minimum, nur der *Crus commune*-Teil Atrioventrikularbündels wird von einer reichen Bindegewebesubstanz umgeben. Die Zellkerne sind im Vergleich zum Zellkörper klein, sehr oft doppelt. Sie treten im rechten Zweig, auf dem, nach der Verzweigung unmittelbar folgenden Strecke in vielfältiger Anordnung und Zahl in Augenschein, was mit dem intensiveren amitotischen Kernteilungsprozess dieses Gebietes deutbar ist. Oft finden sich hier nämlich neben doppelten Kernen vierfache, sogar sechsfache Kerne (*Abb. 1.*). Sogar die fünf- und siebenfache Kernzahl ist nicht selten, die entweder neben- oder nacheinander sich in eine Linie ordnen. Die unpaare Kernzahl dürfte auf die:

Weise entstanden sein, dass von den, im Laufe der amitotischen Teilung zustande gekommenen Kernen sich nur einer wiederholt teilt, die übrigen mit der Teilung aufhören, oder, im Falle paariger Kernzahl sich die übrigen auch teilen dürften. Warum einer Zelle zwei, oder vier Kerne genügen, warum die andere fünf- oder sechs benötigt, und ob dies zur normalen Funktion des Atrioventrikularbündels unerlässlich ist, ist eine Frage, bei der es sehr schwer ist eine zufriedenstellende Antwort zu finden. In den Zellen, den *Purkinje*'schen Zellen des Pferdes ähnlich, sind die Myofibrillen locker geordnet, verzweigen oft und durchsetzen die Zellen kreuz und quer (*Tafel III., Abb. 1*).

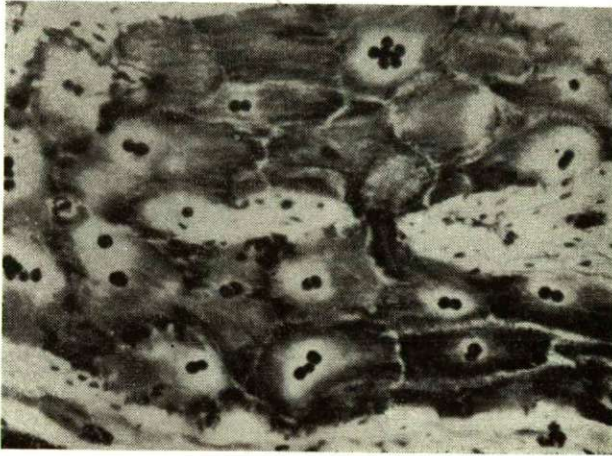


Abb. 1.: *Bos taurus*: Der rechte Zweig des His'schen Bündels. Vielkernige reizleitende Fasern. *Bielschowsky-Abraham'sches* Verfahren. Mikrophotographie. Vergr.: 150 x.

Unterhalb der *Sarkolemma* ordnen sie sich etwas dichter, in der Zellenmitte sind sie locker. Wenn wir ein Präparat betrachten, auf welchem das Messer des Mikrotoms die Zellen genau halbierte, bezeichnen die, sich unter der *Sarkolemma* aneinanderschliessenden Myofibrillen klar die Zellgrenzen und dem Mikroskopiker bietet sich ein, an die Wachsscheibe der Bienen erinnerndes Bild dar. In der Mitte der Zellen sind die Myofibrillen dünner, verzweigend, stellenweise fein granuliert. Auf den dickeren Myofibrillen ist die lockergeordnete, scharfe Querstreifung gut ersichtlich. Die *Purkinje*'schen Zellen des Kalbes wurden von JOHNSTONE (24) auch im polarisierten Licht untersucht und er fand, dass sie izotrope und anizotrope Bündel bilden.

Die Innervation des Reizleitungssystems

Die Klarstellung der Nervenzusammenhänge des Reizleitungssystems ist ein vielseitiges und schweres Problem. Bei ihrer Untersuchung finden wir uns in vielen Fällen einer ganzen Reihe unbekämpfbarer Hindernissen gegenübergestellt, deren Ursprung neben den technischen Schwierigkeiten hauptsächlich auf die ausserordentliche Kompliziertheit des vegetativen Nervensystems zurückzuführen ist.

Das Grundproblem muss unbedingt auf dem Gebiet des strukturellen Gebildes vom terminalen Teil des vegetativen Nervensystems erfasst werden, das mit seinen abwechslungsreichen Erscheinungsformen, trügerischen Nervenbildern auch bis zum heutigen Tage die Quelle von vielen Widersprüchen war. Leider gesellen sich zu diesem an sich ernstem Problem auf dem Gebiet des Herzsystems auch noch neue Probleme, die mit den obengenannten wetteifern, d. h. die Frage der Entstehung, Entwicklung und Funktion des Reizleitungsgewebes, die die klare Übersicht in der Frage der Innervation noch weiter erschweren. Deshalb können wir von dem Gesichtspunkt der vergleichenden Untersuchungen aus eine kurzgefasste Ausführung der den Ursprung des Reizleitungssystems betreffenden Vorstellungen nicht unbeachtet lassen, und aus dem Gesichtspunkt der Wertung der Innervation die Berührung der die Funktion betreffenden Theorien desgleichen.

Über den Ursprung des Sinoatrialsystems äusserten sich zuerst KEITH und FLACK, die es mit dem sinoatrialen Verbindungsgewebe der kaltblütigen Wirbeltiere in genetische Verbindung brachten. Andere hingegen halten es mit dem *Sinus venosus* analog. Unter den neueren Forschern führt BENNINGHOFF, der sich viel um die Aufdeckung des Problems bemühte, den Ursprung des Sinussystems auf den sinoatrialen Ring der Reptilien zurück. Seiner Ansicht nach bleibt bei den Säugetieren der craniale, bei den Vögeln der caudale Teil des Ringes als reizleitendes Gewebe erhalten. Um der Vollständigkeit Genüge zu leisten müssen wir noch die Vorstellung DAVIES' und FRANCIS' (11) erwähnen, die das Sinoatrialsystem für eine neue, neomorfe Bildung halten. In der Frage des Ursprungs des Aschoff-Tawara'schen Knotens sind die Meinungen ähnlicherweise verschieden. RETZER und TANDLER halten ihn ebenfalls für eine Neuerwerbung, BENNINGHOFF hingegen hält ihn für den Rückstand des Atrioventrikularrings. Die Funktion des Systems betreffend erbrachten DAVIES, FRANCIS (11, 12) und KISTIN (26) ziemlich schlagende Beweise für die Myogentheorie in Bezug auf die Purkinje'schen Fasern. Dieselben werden von der Beobachtung GOSS' (39) unterstützt, laut der auf dem Rattenherzen der Sinusknoten schon vor dem Einwachsen der Nerven zu funktionieren scheint. AGDUHR (1), GLOMSET und GLOMSET (20), GLOMSET und BIRGE (19) hingegen halten das Prinzip der neurogenen Funktion aufrecht. In dieser Frage aber scheint trotzdem kein derartiger Gegensatz zu herrschen, wie in den anderen Fragen, denn neuerdings nähern sich die zwei Anschauungen durch die *neuromuskuläre Theorie*. Nach MACKENZIE (31) zieht auf Grunde experimentalmorphologischer Untersuchungen HABAROWA (22) solche Folgerungen. Beweiskräftig in dieser Frage ist die embryologische Beobachtung MALLS (32), der an 20 mm grossen Embryonen entdeckte, dass die Nervenfasern bereits in eine enge Verbindung mit dem Reizleitungsgewebe treten, was auf die weitere Differenzierung des Systems von entscheidender Einwirkung ist.

Der Sinusknoten, aber auch die *Crista terminalis* und der *Sulcus terminalis* sind ein sehr reich innerviertes Gebiet, was schon KEITH und FLACK auffiel. Die, auf sie folgenden Autoren bestärkten diese Auffassung betreffs eines grösseren Gebiets in jeder Hinsicht. Wenn wir das Endo- und Epikard des Sinusknoten betrachten, finden wir in der Nähe des Reizleitungsgewebes auffallend viele, sehr grosse, gemischte Fasern enthaltende Nervenstämme, um die man auch stets kleinere und grössere Gangliengruppen reichlich finden kann. Bei den Huftieren beschrieb OPPENHEIMER (41) kleinere Ganglien, bei der Katze erwähnt EVERSBUCH (14) zerstreute Nervenzellen aus diesem

Gebiet. In den von uns gefundenen Ganglii kommen im allgemeinen multipolare Neurone vor, unter denen die, in Vergleich zu den, auf anderem Gebiet des Reizleitungssystems auffindbaren Neurone, die auffallend kleine Zellform häufig vorkommt. Beim Schwein und beim Rind lassen sich unter den Neuronen in grosser Anzahl solche finden, deren Fortsatz sich nicht vollständig imprägnieren lässt, nur der abgerundete Zellkörper und der chromatinarme Kern sind gut sichtbar. Von der Gegenwart solcher Zellen tut auch LAWRENTJEW Erwähnung aus den Herzganglii des Schafs, der diesen Zellen Mikrozellen nennt, und sie auch ausser den Herzganglii in anderen vegetativen Ganglii auffand. Diese Zellen, die sich in der Nähe des Sinusknotens befinden, werden beim Rind von feinen varikosen Fasern umwoben mit reichen Perizellularapparaten versehen. Auf einigen Zellen dieser Art bilden in kleineren oder grösseren Kugeln endigenden, vermutlich aus dem *Vagus* stammenden Fasern Synapsen.

Die Nervenstämme dringen bei allen drei Tieren nach mehreren Verzweigungen in die Bindegewebssubstanz des Sinusknotens ein und bilden, sich auf den Reizleitungsfasern graduell verzweigend ein lockeres, oberflächliches Flechtensystem. Die grösseren Stämme sind auch auf den gefärbten Präparaten gut ausnehmbar. Die ersten Angaben in der Mitteilung KOCHS (28) erschienen nach solche Präparaten in der Literatur. Was die Frage der feineren Innervation anbelangt, löst sich das bei den drei Tieren erfahrene einheitliche Nervenbild auf, denn wir können sehr grosse Unterschiede sowohl bei diesen Endigungsformen, welche efferente, als auch bei denen, die afferente Innervationen zuwege bringen wahrnehmen, und desgleichen im Aufbau der mit dem Reizleitungssystem eng zusammenhängenden Ganglii. Im allgemeinen können wir das Sinoatrialsystem des Schweines als das am reichsten innervierte betrachten, hier fanden wir die interessantesten, hellsten und so am besten bewertbaren Verhältnisse.

Beim Schwein treten aus dem, gemischte Fasern enthaltenden Stamm stellenweise dickere Fasern, die wahrscheinlich aus dem *Vagus* stammen und die von dünneren Fasern sympathischen Ursprungs begleitet sind. Diese Fasern verzweigen mehrmals in die, neben den Nervenstämmen auffindbare reizleitende Fasernsubstanz, schliessen sich eng der *Sarkolemma* an, und versehen sie mit einem sehr reichem Geflecht. Der *Vagus*-Ursprung wird auch durch ihr strukturelles Verhalten gerechtfertigt, sie sind nämlich leicht varikös und wo die Imprägnation feiner ist, ist auch ihr neurofibrillärer Aufbau gut sichtbar. Längs ihres Verlaufs divergieren sie öfter nacheinander in zwei Zweige, formen an der Stelle der Teilung eine dreieckige Verdickung, und die Zweige verdünnen sich allmählich. Nach einer gewissen Verzweigung gehen sie in terminale Zweige über, an welchen der präterminale Teil mit winzigen Knoten dicht varikös ist. Von der Faser lösen sich diesmal schon nahe Fasernabzweigungen ab, an deren Enden etwas dickere Endkugeln als die der Varixen ersichtlich sind. Wenn man das Ende der Hauptfaser beobachten kann, findet man dort ebenfalls, dass die Endigung entweder eine Endkugel, oder ein, aus Zurückbiegung entstandener Endring ist, die sich zumeist unter der *Sarkolemma* hypolemmal ordnen. Die dünneren, aus dem Stamm getretenen Fasern verfolgen auf einer gewissen Strecke die dickeren Fasern,

dann bilden sie verzweigt, stellenweise neben den dickeren Fasern auch Endigungen. Andersmal trennen sie sich von denselben und verlaufen abgesondert, oder schliessen sich dem Geflecht eines anderen Fasersystems an, und enden daselbst. Die Endigungen sind Endkugeln und Endringe, die neben den dickeren Fasern epilemmal, andersmal in der Plasma hypolemmal in Augenschein treten.

Die Innervation der aus dem Sinusknoten tretenden Zweige stimmt mit dem des Sinusknotens beinahe vollkommen überein, der Unterschied zeigt sich nur darin, dass hier die Nervenzweige die Reizleitungsfasern auf einer längeren Strecke verfolgen. Endigungen sind seltener sichtbar (Abb. 2).¹

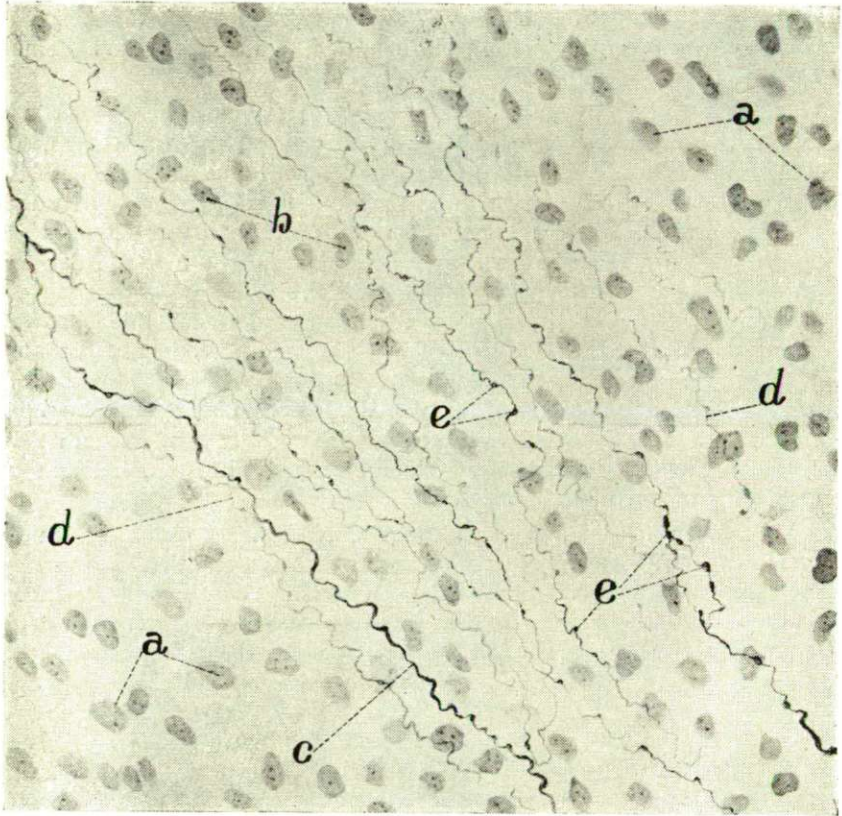


Abb. 2.: *Sus scrofa domestica*: Die Innervation des Sinusknotens. **a** Kerne der reizleitenden Fasern; **b** Nucleolus; **c** dicke Faser; **d** dünne Faser; **e** Varix. Biel-schowsky-Abrahám'sches Verfahren, Vergr.: 600 x. Photographisch auf 1/2 verkleinert.

Mit der Untersuchung der Innervation der Reizleitungsfasern beschäftigte sich bei Huftieren OPPENHEIMER (41) sehr viel, der mit Methylenblaumethode

¹ Die Zeichnungen wurden von E. Dános Zeichnerin des Institutes hergestellt.

ein, auf den Reizleitungsfasern reich verzweigendes, sie ganz durchsetzendes Netz beschrieb. Mit dieser Feststellung können wir auf Grunde unserer Untersuchungen keineswegs einverstanden sein. Soweit können wir OPPENHEIMER beipflichten, dass die Reizleitungsfasern von den Nervenzweigen reichlich innerviert, an vielen Stellen sogar ganz umstrickt sind, aber von einem Netz lässt sich keineswegs sprechen, denn die Fasern behalten stets ihre Selbstständigkeit. Es stimmt zu, dass sie stark varikös sind, und dies bei feinen Nervenzweigen ein trügerisches Bild geben kann, aber wir vermochten sie stets auseinanderzuhalten und fanden auch in vielen Fällen die Fasernendigungen. Was die Endigungen anbelangt, sind wir unbedingt der Meinung, dass in der Innervation der Reizleitungsfasern auch der präterminale Teil teilnehmen kann und so der Endteil der Nervenfasern die Übertragung der Nervenimpulse auf einer grossen transmissionalen Übertragungsoberfläche abwickeln kann. Nach KIRSCHKE müssen wir dies bei den perizellularen Apparaten für ganz offenbar halten, überdies können aber hier bei den neuromuskularen Synapsen ebenfalls Verbindungen solcher Art vorkommen. Die grosse territoriale Ausdehnung des ganzen Systems im Vergleich zu den feinen, winzigen Endigungen macht dies ebenfalls voraussetzbar.

Im Sinoatrialsystem des Schweines war neben der reichlichen efferenten Innervation eine reiche afferente Innervation ausweisbar in der Form von zwei Endigungstypen. Unter ihnen fanden wir die Endigung des einen Typs an der Grenze des Myokards, im Reizleitungssystem, was nicht nur hinsichtlich des Schweineherzens, sondern im allgemeinem betrifft der Innervation des Herzens neu ist und als ein Interorezeptor spezifischen Aufbaus zu betrachten ist. Hier dringt ein grösserer, meistens dicke Fasern enthaltender Stamm in den Sinusknoten ein, aus welchem auf beide Seiten acht-zehn dicke Fasern hervortreten. Die hervortretenden Fasern verzweigen unmittelbar neben dem Stamm. Einige der Zweige kehren in den Stamm zurück, andere hingegen gehen nach mehrmaliger Verzweigung in eine kleinere, oder ohne Verzweigung in eine grössere neurofibrilläre Endplatte über. Die Form und der Aufbau der ausserordentlich grossen Plate variiert stark (Abb. 3). Unserer Meinung nach, können wir dadurch, dass wir dieses spezifisch aufgebaute Nervenendigungsorgan entdeckten, auf zwei sehr wichtige Fragen klare Antwort geben. Die eine ist morphologischer Natur, die andere gehört ins Gebiet der experimentalen Physiologie. Die eine bezieht sich auf die Debatte, Stelle und das Endigungsgebiet der, dem *Vagus* entstammenden depressorischen Fasern. Diesbezüglich wurde in den vergangenen Jahrzehnten sehr viel darüber diskutiert, ob die, im *Vagus* verlaufenden depressorischen Fasern in die Herzwand treten, oder ob sie insgesamt auf dem Aortenbogen enden. Die Mehrheit der Autoren vertrat diese Meinung, dass sämtliche Aorticusfasern, in der Wand des Aortabogens enden, es mangelte aber auch an solcher Meinung nicht, laut der ein Teil der Fasern sich bis ins Herz verbreitet. Dieses Endsystem sensorischen Typs liefert einen Beweis für die Richtigkeit letzterer Auffassung sofern, die breiten plattigen Fasernendigungen entschieden den Charakter eines Depressoren haben.

Von Seiten der experimentalen Physiologie sprach zum erstenmal SCHAEFFER (48) die Vermutung aus, dass es in der Herzwand Barorezeptoren

geben sollte. Unsere Befunde bestärken entschieden die *Schaefer'schen* experimentalen Resultate, indem sie unstreitbar machen, dass es auch in der Herzwand Pressorezeptoren, d. h. Propriozeptoren gibt, die in dem Herzen eine interorezeptionäre Funktion verrichten.

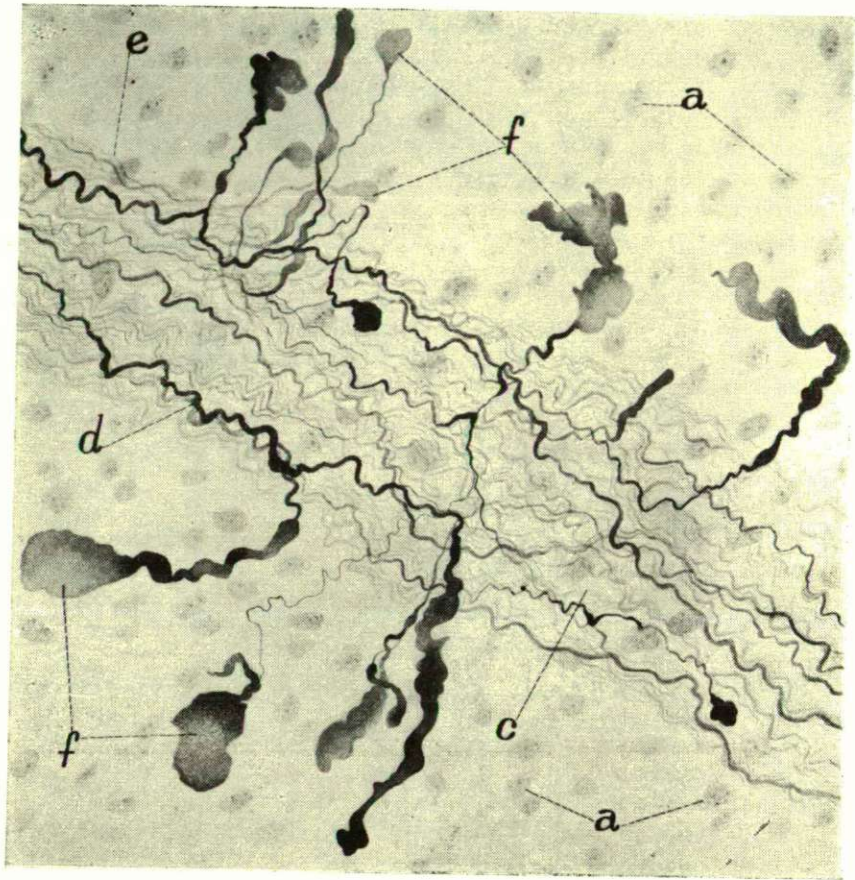


Abb. 3.: *Sus scrofa domestica*: Sinusknoten, sensible Nervenendlamellen. a Bindegewebskern; b Kernkörperchen; c Nervenstamm; d dicke Faser; e dünne Faser; f Nervenendlamelle; *Bielschowsky-Abrahám'sches* Verfahren. Vergr.: 600 x. Photographisch auf 1/2 verkleinert.

Die sensorische Endigung anderer Art fanden wir im Bindegewebe des Epikards, in der Nachbarschaft des Sinusknotens. Sie wird ebenfalls aus, wahrscheinlich dem Vagus entstammenden Fasern gebildet, die mehrmals verzweigen, ein dichtes, holzartiges Endigungssystem bilden, deren, sich sehr verdünnende Endfasern in feinen Endringen endigen.

An der Innervation des sinoatrialen Systems nimmt, dem des Schweines gleich, auch beim Pferd und dem Rind ebenfalls ein reiches Geflechssystem teil, das die, in drei Dimensionen verlaufenden Reizleitungsfasern lockerer

Anordnung reich durchsetzt. Der Verlauf der Fasern ist selbst bei den feinsten Zweigen vollkommen glatt, nicht varikös, man kann nur — beim Rind in den perizellulären Apparaten der um den Sinusknoten affindbaren Ganglien — feine variköse Fasern finden. Endungsformationen in der Form, wie sie beim Schwein sichtbar waren, haben wir hier, auf dem Gebiet des Sinoatrialsystems nicht gefunden. Die Endverbindung der Fasern wird wahrscheinlich von diesem, ausserordentlichen feinen, nahezu submikroskopischen Geflechsystem gebildet, das besonders im Synoatrialsystem des Rindes sichtbar ist. Beim Rind und beim Pferd haben wir bis jetzt in der Sinusgegend keine sensorischen Endformationen aufgefunden.

Die Nervenverbindungen des *Aschoff-Tawara'schen* Knotens werden von, dem Sinusknoten sehr ähnlichen, gemischte Fasern enthaltenden riesigen Nervenstämmen versorgt. Man kann die Stämme in der Bindegewebssubstanz des *Processus tendineus aortae* in grosser Menge auffinden, und es ist anzunehmen, dass sie unmittelbar aus dem Aortengeflecht hierhergeraten. Neben den Nervenstämmen kann man in der nächsten Nähe des *Aschoff-Tawara'schen* Knotens, dem Sinusknoten ähnlich, stets kleinere grössere Gangliengruppen bei allen drei Tieren finden. Aus dem Atrioventrikularsystem beschrieben bis da TAWARA (1906) und FAHR (15) Ganglien beim Hammel, nach ihnen fand WILSON (1909) kleinere Ganglien dieser Art beim Kalb, Schaf und Schwein. Es wiesen COHN (1910) bei der Ziege, EVERSBUCH (1916) bei der Katze, SCAGLIA (47) beim Rind, und neuerdings LAWRENTYEW (1936) und HABAROWA (1953) beim Schaf Ganglien aus. In den hier auffindbaren Ganglien sind die Nervenzellen im allgemeinen grösser, als in dem Sinusknoten und sie haben auch mannigfaltigere Formen. Es gibt unter ihnen sehr viel multipolare Zellenformen, dabei ist auch die Anzahl der bipolaren Neurone sehr bedeutend. In diesen Ganglien gibt es, besonders beim Schwein sehr viele speziell geformte Nervenzellen. Unter diesen kommen die Formen häufig vor, deren verhältnismässig kurze Fortsätze sich scheibenartig abrunden, und die nur einen Fortsatz mit regelmässiger Form haben, der unweit der Zelle in den Nervenstamm tritt, wo er auf langer Strecke verfolgbar ist. Beim Schwein und dem Rind können auf den Nervenzellen der Ganglien, Synapsen in der Form von Endringen und dichten Endkolben vorhanden sein. Ausserdem treten die Nervenzellen auch miteinander in Verbindung, so, dass die Endzweige der Fortsetzungen miteinander in parallelen Kontakt treten.

Was die Innervation des Knotens selbst anbelangt, treten beim Schwein die, aus dem beträchtlichen Nervenstämmen tretenden gemischte Fasern in die Bindegewebssubstanz des Knotens und bringen hier, auf den Reizleitungsfasern ein oberflächliches, lockergeordnetes Geflechsystem zustande (*Tafel III., Abb. 2*). In dem Geflecht verzweigen die dickeren Zweige mehrfach nacheinander, und verästeln sich dann gemeinsam mit den dünneren Fasern graduell auf den Reizleitungsfasern. Auf den dicken Fasern sind starke, ovale Varixen sichtbar, die den Verlauf der dünneren Fasern beeinträchtigen. Die Zweige werden immer dünner, vermischen sich mit den dünneren Fasern. Die dünnen Zweige schliessen sich eng an die *Sarkolemma* der Reizleitungsfasern, begleiten die Reizleitungsfasern und manche von ihnen endigen frei in der Form von Endkugeln oder Endringen. Die Endigungen sind aber im

allgemeinen viel seltener, als in dem Sinusknoten, die Innervation des Grundgewebes wird eher von dem sehr feinen Geflechsystem gesichert.

Der, den Knoten umgrenzende Teil des Bindegewebs, der an das *Septum membranaceum cordis* grenzt, ist auch mit sensiblen Nerven reichlich versehen. Diese Fasern sind auffallend dick, markhaltig und nachdem sie ihre Markscheide verloren, verzweigen sie reichlich auf einem grossen Gebiet des Bindegewebs. Die dickeren Zweige sind derb, die dünneren Terminalzweige sind fein, schnurartig varikös. Ihre Endigungen gruppieren sich in der Form von grösseren Endkugeln neben den Blutgefässen und auf den Bindegewebszellen.

Das, sich in dem *Aschoff-Tawara'schen* Knoten des Pferdes und des Rindes ausbreitende Geflechsystem enthält, denen des Schweines ähnlich, ebenfalls gemischte Fasern, und die aus ihm tretenden Zweige umflechten vollständig die Reizleitungsfasern. Bei dem Pferd sind die Zweige dieser Endfasern fein varikös, stellenweise lassen sich ihre Verzweigungen in der Plasma beobachten, und da werden an den Fasernenden feine, blasenartige Endigungen sichtbar. Die Endigungen sind aber im allgemeinen ziemlich selten.

Die Innervation des *Aschoff-Tawara'schen* Knotens des Rindes weist ganz spezielle, von denen der erstgenannten Tiere abweichende Innervationsverhältnisse auf, indem hier die gemischten Fasern des lockeren, oberflächlichen Geflechsystems in ein sehr feines Endgeflechsystem übergehen, das wir unbedingt als Endformation zu betrachten haben, denn ausser diesem befanden wir beim Rind bis da keine efferente Endigungsform. Diese Nervenbilder wurden unsererseits mit ganz besonderer Sorgfalt untersucht, denn sie sehen denen die SETO (49), AKKERINGA (2) und MEYLING (33) als Retikulum bezeichnet mitteilten, sehr ähnlich. Diese Endformation ist sowohl beim Schwein, als auch beim Rind im Atrioventrikularknoten, gleichwie im später zur Besprechung kommenden His'schen Bündel vorzüglich sichtbar. Es treten besonders mit Ölimmersion eine derartige Anzahl und ein derartiges Geflecht der Fasern zutage, die wir auf anderen Gebieten kaum ersehen können. Diese Fasern sind aber einzeln und auch in ihrer Gesamtheit stets selbständig, bilden daher einen Plexus und kein Retikulum. Nur ein, von dicken, oder schlecht imprägnierten Präparaten gewonnenes Bild kann den Anschein eines Retikulums abgeben. Nach guter Fixation, bei tadelloser Imprägnation geriet kein einziges Bild vor unsere Augen, wo die stark und dicht varikösen Endfasern durch Anastomose ein Retikulum gebildet hätten. Jedes Nervenbild, das von diesem Gebiet in der Form von einem Retikulum gedruckt wurde, ist ein aus Versehen stammendes, unrichtiges und trügerisches Bild, das auf der falschen und fehlerhaften Deutung der tatsächlichen Verhältnisse beruht (SETO (49) und MEYLING (33)). Für die Stichhaltigkeit dieser Behauptung sprechen die Präparate und die folgende, mit Ölimmersion verfertigte Zeichnung (Abb. 4).

Schliesslich müssen wir uns mit der Frage der Innervation des Atrioventrikulärbündels beschäftigen, dessen *Crus commune*-Teil im Vergleich mit allen übrigen Teilen des Reizleitungssystems das am reichste innervierte Gebiet des Herzens ist. Bei Betrachtung eines solchen mikroskopischen Bildes kann man nur Wohlgefallen an diesen wunderbaren Nervenbildern finden, die über alles klarer demonstrieren den ausserordentlich engen Zusammen-

hang des Nervensystems mit dem Reizleitungssystem. Bei der Betrachtung eines derartigen Nervenbildes erhebt sich unwillkürlich die Frage, wozu da die Myogentheorie vonnöten ist. Es gelang auf den Präparaten, besonders beim Schwein und dem Rind eine solche unaussagbar grosse Menge der Nervenfasern zu imprägnieren, dass stellenweise beinahe das ganze System aus lauter

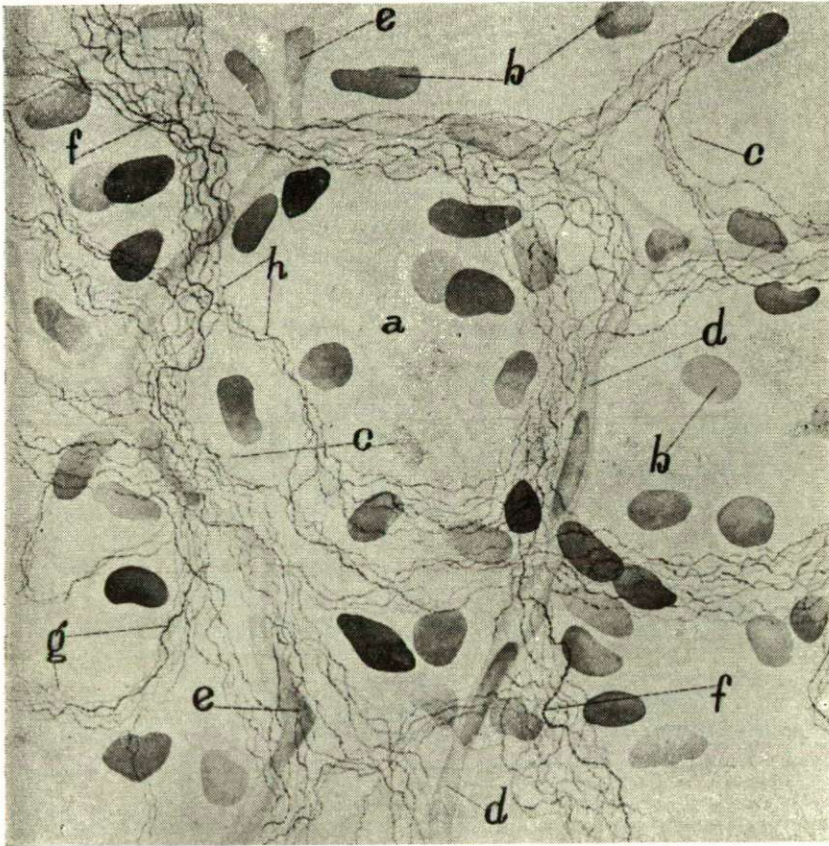


Abb. 4.: *Bos taurus*: Herz. Innervation des Aschoff-Tawara'schen Knotens. a reizleitende Faser; b Kern der reizleitenden Faser; c Querstreifung; d Capillargefäss; e Endothelzellkern; f Nervengeflecht; g Nervenfaser; h Varix. Bielschowsky-Ábrahám'sches Verfahren. Vergr.: 1350 x. Photographisch auf 1/2 verkleinert.

Nervenfasern zu bestehen scheint. Diese Bilder entstehen dadurch, dass das Geflechsystem des Aschoff-Tawara'schen Knotens sich auch den *Crus commune*-Teil des His'schen Bündels ausbreitet, doch schliessen sich dieser Fasernmenge auch Nervenfasernmengen, aus dem, das His'sche Bündel umgebenden reichem endokardialen Geflecht an. Bei dem Schwein dringt dieses, aus gemischten Fasern bestende Geflechsystem in die Bindegewebssubstanz des His'schen Bündels und breitet sich auf die Purkinje'schen Fasern des His'schen Bündels

aus. Es durchsetzt sie vollständig und versieht sie mit einem reichen, oberflächlichen Geflechsystem (Tafel III., Abb. 3). In dem oberflächlichen Geflecht verzweigen die Fasern, verdünnen sich und bilden ein zweites Geflechsystem, wo die dickeren Fasern stark, die dünneren Fasern fein varikös sind. Der Verlauf der dickeren Fasern ist stark gewellt und die Fibrillen treten scharf hervor (Abb. 5). Das Geflecht breitet sich auch auf die Zweige des

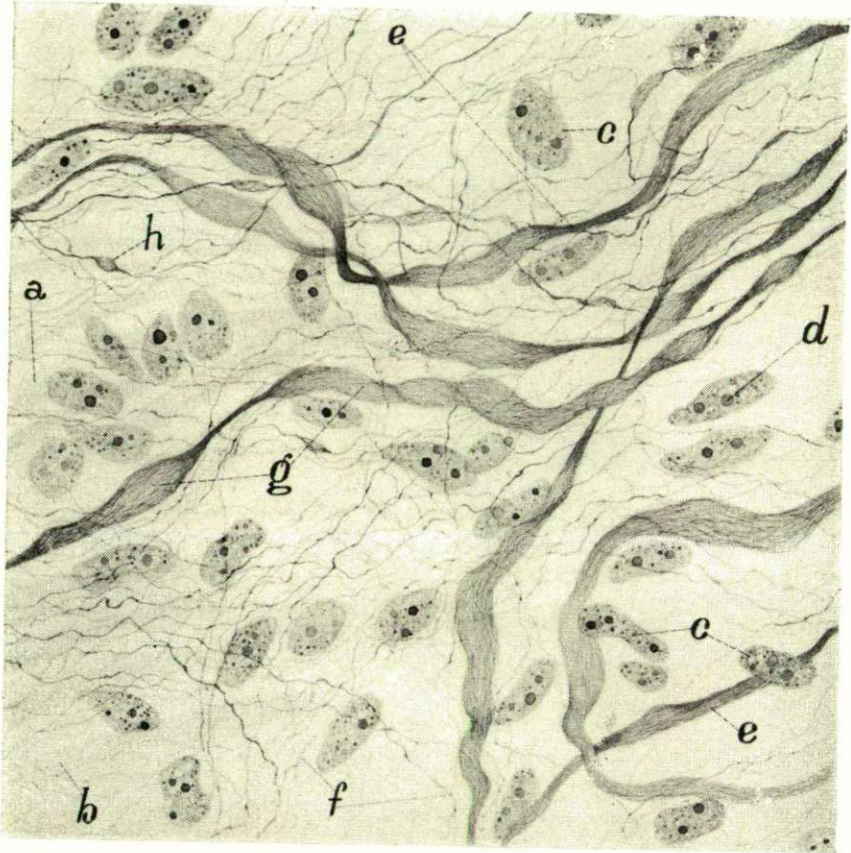


Abb. 5.: *Sus scrofa domestica*: Innervation des His'schen Bündels. a reizleitende Fasern; b Querstreifung; c bindegewebige Kerne; d bindegewebiges Kernkörperchen; e dicke Faser; f dünne Faser; g Neurofibrille; h Varix. Biel-schowsky-Abraham'sches Verfahren. Vergr.: 1350 x. Photographisch auf 1/2 verkleinert.

His'schen Bündels aus und innerviert gleichsam den links und rechts gerichteten Zweig des His'schen Bündels. In dem Geflecht stellen die efferenten Fasern stellenweise Endigungen dar (Tafel III., Abb. 4). Man kann Endigungen in dem *Crus commune*-Teil in grosser Anzahl beobachten. Die efferenten Endigungen sind teils in der Form von Endringen, teils als Endkeulen, unter den Geflechtfasern epilemmal oder in der Plasma der Purkinje'schen Fasern

sichtbar. Es gibt hier auch kein Retikulum. Die allgemeine Innervation des His'schen Bündels betreffend müssen wir bemerken, dass die Nervenverbindung des *Crus commune*-Teils weitaus reicher bezeichnenbar ist, als die der Äste. Beim Schwein ist die Abweichung wegen des einheitlichen Nervenbildes nicht so augenscheinlich. Umso scharfer zeigt sich der Unterschied beim Pferd und dem Rind, wo in den zwei Teilen sich auch strukturelle Abweichungen ergeben (Tafel IV., Abb. 1, 2). Wir fanden afferente Endigungen verstreut in dem Atrioventrikularbündel, im oberflächlichen Geflechsystem, oder in dem, neben dem His'schen Bündel befindlichen Bindegewebe. Diese sensorischen Endsysteme zeigen sich in mehreren Erscheinungsformen. Um das gemeinsame Bündel gibt es Gebite, wo Endringen-, Endkeulen-, und andererlei mehr- oder minder regelmässigen Endformationentypen sichtbar sind, die das Verbindungsendsystem von teils sehr dünnen, teils dicken, variköser Fasern zeigen (Abb. 6). Es gibt neben diesen, wenn auch in kleinerer Anzahl

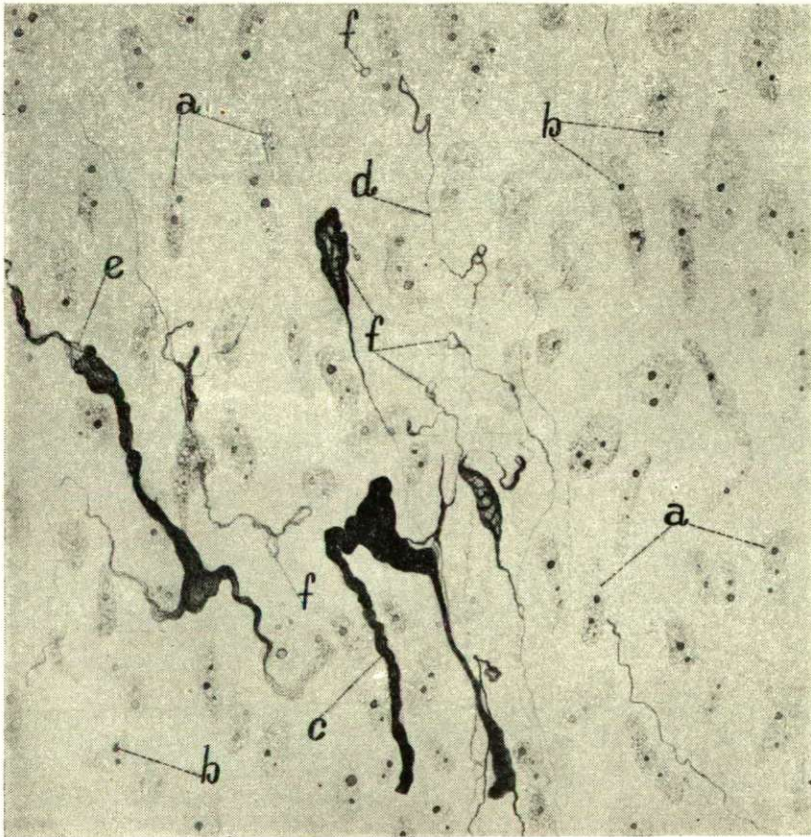


Abb. 6.: *Sus scrofa domestica*: Innervation His'sches Bündels. a bindegewebiger Kern; b Kernkörperchen; c dicke Faser; d dünne Faser; e Neurofibrille; f Nervenendigung Bielschowsky-Abrahám'sches Verfahren. Vergr.: 900 x Photographisch auf 1/2 verkleinert.

auch solche, die sich in einem, aus ausgesprochen dicken Fasern bestehenden Fasernsystem zeigen und in einem auffallend grossen Endkeulen endigen. Die derartigen Endigungen sensorischen Typs stehen im allgemeinen den, den Verlauf des His'schen Bündels begleitenden reichen Nervenfaserensystemen nahe, und müssen als solche, dem sensorischen System des Bündels angehören (Abb. 7).

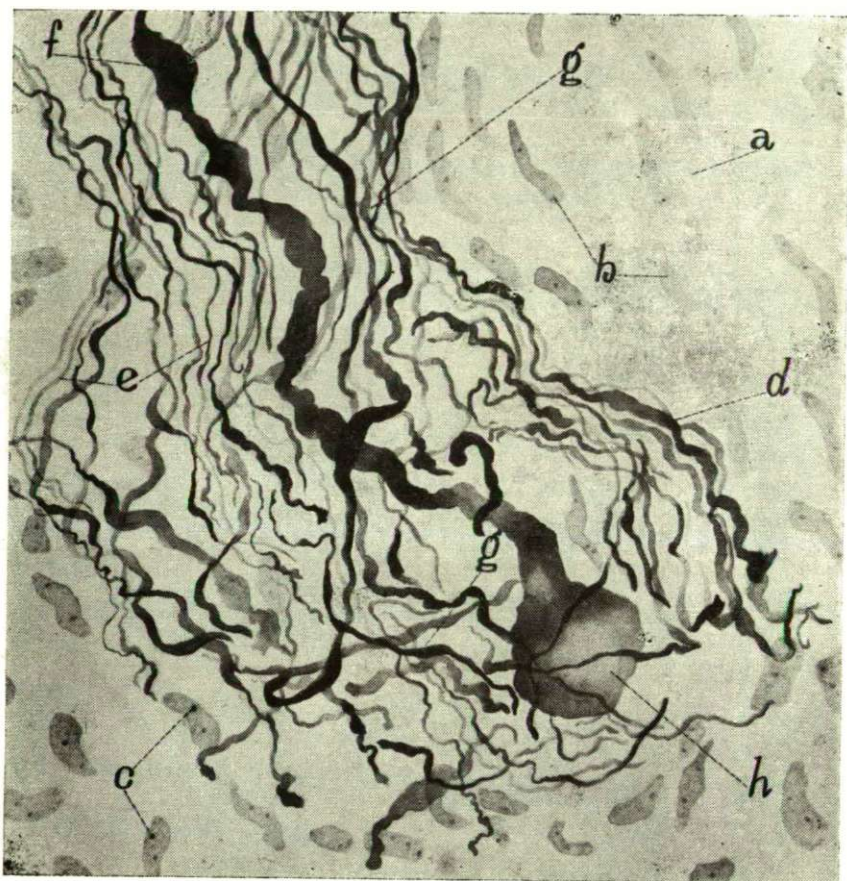


Abb. 7.: *Sus scrofa domestica*: His'sches Bündel, sensible Nervendkeule. a Bindegewebsbündel; b Bindegewebskern; c bindegewebiges Kernkörperchen; d dicke Faser; e dünne Faser; f Varix; g Nervengeflecht; h sensible Endkeule. Bielschowsky-Abraham'sches Verfahren. Vergr.: 900 x. Photographisch auf 1/2 verkleinert.

Der *Crus commune*-Teil des Atrioventrikularbündels des Pferdes, der von den Kernprozessen charakterisiert wird, ist vom Gesichtspunkt der Neurohistologie aus ebenfalls interessant. Darin kann man nämlich in grösserer Menge und dabei in vollständig überzeugender Form solchartige Endformationen finden, die sich in der Plasma der Reizleitungsfasern befinden. Dies

will natürlich nicht besagen, als ob es sich hier um ein Charakteristikum handeln würde, sondern, dass entweder das Material der Imprägnation besser entsprach, oder dass, das hier verfolgte Verfahren wegen einer kleineren Abweichung geeigneter war die Endigungen zum Vorschein zu bringen. Diese Endigungen werden von den Fasern des oberflächlichen Geflechte des His'schen Bündels gebildet, die, nachdem sie sich auf die *Sarkolemma* der *Purkinje*'schen Fasern verlaufen, stark varikös werden, in die *Sarkoplasma* eindringen und nach mehrmaligen Verzweigungen Endsysteme sehr abwechslungsreicher Form bilden, oft ganz in der Nähe des Kernes (*Tafel IV., Abb. 3*). In dem rechten und linken Schenkel haben wir bis jetzt noch desgleichen nicht wahrgenommen. In den Schenkeln werden die grossen, blasigen *Purkinje*'schen Fasern von feinen, mit Varixen reich beladenen Nervendfasern spiralförmig umgeben. Diese Bilder erinnern an die, welche von ENGEL und MORLSON beschrieben wurden aus dem linken Schenkel des Atrioventrikularbündels des Menschen, mit dem Unterschied, dass es Geflechsysteme und kein Retikulum sind. Längs des His'schen Bündels, im sich um das Bündel ausbreitenden Geflechsystem lassen sich immer kleinere Ganglien finden, im Bündelgeflecht sind hingegen stellenweise verstreute Nervenzellen auffindbar (*Tafel IV., Abb. 4*). Die Nervenzellen sind im allgemeinen multipolar, und weisen, mit den, um den *Aschoff-Tawara*'schen Knoten auffindbaren Nervenzellen des Schweines übereinstimmend, auch hier sehr abwechslungsreiche Formen auf.

Zusammenfassung

Als Ergebnis der am Schweine-Rind- und Pferdeherzen vorgenommenen, die Anatomie, Histologie und die Innervation des Reizleitungssystems betreffenden Untersuchungen wurde folgendes festgesetzt.

1. Der Sinusknoten ist beim Pferd und dem Schwein halbmondförmig, und sieht beim Rind einem unregelmässigen »V« ähnlich. Er befindet sich bei allen dreien der untersuchten Tiere in dem Treffwinkel der *Vena cava superior* und der *Auricula dextra*. Die Blutversorgung des Sinusknotens wird in allen drei Fällen durch den *Nodus arteria* gesichert, der beim Schwein und dem Pferd der *Arteria coronaria cordis dextra*, beim Rind oft der *Arteria coronaria cordis sinistra* entspringt.

2. Der *Aschoff-Tawara*'sche Knoten ist bei allen drei Tieren einheitlich von länglicher, ovaler Form. Er befindet sich auf dem untersten Teil des rechten Vorhofs, vor der Einmündung des *Sinus coronarius cordis*. Seine Blutgefässversorgung wird beim Schwein und beim Pferd eher durch die *Arteria coronaria cordis dextra*, beim Rind gemeinsam durch die *Arteria coronaria cordis dextra et sinistra* gesichert.

3. Das gemeinsame Bündel des His'schen Bündels nimmt eine mediale Stelle im untersten Teil des rechten Vorhofes ein. Seine Breite stimmt beim Schwein mit der des *Aschoff-Tawara*'schen Knotens überein, beim Rind und dem Pferd ist er aber stets schmaler. Die aus ihm heraustretenden Zweige umfassen bei allen drei Tieren das *Septum ventriculorum*. Der Verlauf der Zweige stimmt im grossen und ganzen überein. Unterschiede zeigen sich nur

in der Endverzweigung, da der linke Zweig beim Pferd und dem Rind eine reichere Endverzweigung zeigt, beim Schwein sind die Verhältnisse bedeutend einfacher.

4. Die histologische Struktur des Sinusknotens betreffend steht fest, dass sie beim Schwein dicht ist, die Bindegewebssubstanz ärmlich ist. Die Mehrzahl der Reizleitungsfasern ist dick, die Fibrillierung schwach, unter den Fasern gibt es sehr viel zweikernige Formen. Beim Rind ist der Knoten von einer lockereren Struktur, unter den Reizleitungsfasern gibt es viel mehr dünne Fasern, die Bindegewebssubstanz ist reich. Die Reizleitungsfasern sind einkernig. Der Sinusknoten des Pferdes ist ebenfalls von lockerer Struktur, die Absonderung von dicken und dünnen Fasern ist hier am augenscheinlichsten. Die Fibrillierung ist gut sichtbar. Die Querstreifung ist besonders an den dünnen Fasern sehr scharf. Alle Fasern sind einkernig.

5. Was die histologische Struktur des *Aschoff—Tawara'schen* Knotens anbelangt, ist es feststellbar, dass sie am dichtesten beim Schwein ist, wo das Bindegewebe verhältnismässig gering ist. Ein Teil der Fasern ist dicker, der andere dünner, was sich auch auf die, in ihnen gut ausnehmbaren Myofibrillen bezieht. Die Querstreifung ist dicht, aber nicht scharf. In den Reizleitungsfasern sind doppelte Kerne häufig. Beim Rind ist der *Aschoff—Tawara'sche* Knoten etwas lockerer, unter den Reizleitungsfasern kommen dünne Fasern in grösserer Zahl vor. Die Längsfibrillierung tritt gut hervor, die Querstreifung ist scharf. Die Kerne sind winzig, doppelkernige Fasern kommen nur sehr selten vor. Beim Pferd ist der *Aschoff—Tawara'schen* Knoten von sehr lockerer Struktur, es gibt verhältnismässig viel dicke Fasern, die Fibrillen treten stark in Augenschein, die Querstreifung ist scharf, die Fasern haben nur einen Kern. Neben den Kernen sind in der Protoplasma, sich gut färbende, halbmondförmige, oder runde Schollen sichtbar.

6. Die Struktur des *His'schen* Bündels ist beim Schwein ganz locker, das System besteht grösstenteils aus dicken Reizleitungsfasern. Die Fibrillen sind nicht auffallend, die Querstreifung ist schwach, unter den Fasern gibt es viele doppelkernige Formen. Beim Rind ist die Struktur des *His'schen* Bündels dicht, die *Purkinje'schen* Zellen sind ausserordentlich dick. Die Fasern gleichen sich im grossen und ganzen. Die Fibrillen lassen sich gut sehen, ein Teil unter ihnen ist dick und verläuft der Länge nach, der andere Teil ist dünn und verläuft sich in die Quere. Die Querstreifung lässt sich auch auf den dickeren Fibrillen gut erkennen. Der Kern der Reizleitungsfasern ist doppelt, aber auch mehrkernige Fasern sind häufig genug. Es gibt auch Fasern mit drei-, vier-, fünf-, sechs- und sieben Kernen. Die sich in einer Linie anreihenden, oder in Knoten gruppierten Kerne werden von einem grossen, hellen Ring umgeben. Die Vielkernigkeit ist nur fürs *His'sche* Bündel und nur beim Rind bezeichnend. Beim Pferd kann das *His'sche* Bündel seiner Struktur betreffend als locker gelten. Die Reizleitungsfasern sind dick, dünne Fasern kommen nur hie und da vor. Die Fibrillen sind gut sichtbar und verlaufen sich, wie beim Rind, so auch hier in zwei Richtungen und kreuzen sich oft. Die Querstreifung ist in beiden Richtungen scharf. Die Reizleitungsfasern sind einkernig, eine doppelkernige Form kommt nur selten vor. Besonders bezeichnend für die Reizleitungsfasern ist der Kernprozess, der darin besteht, dass

beinahe in jeder Zelle aus dem Zellkern Chromatinschollen in die Protoplasma wandern, wo sie graduell verschwinden. Sehr häufig sind auch die Kerne die im Verfall begriffen sind und auch, die eine Semisubstanz haben.

7. Auf Grunde der Färbung nach Best kann man im Reizleitungssystem überall einen grösseren Glykogengehalt ausweisen, als der der gewöhnlichen Muskulatur.

8. Die Nervenversorgung des Sinusknotens ist beim Schwein ausserordentlich reich. In dem benachbarten Bindegewebe sind die Rezeptoren und um die Reizleitungsfasern die Pressorezeptoren häufig. Die Nervenfasern endigen auf den Reizleitungsfasern hypolemmal in Endköpfchen. Rund um den Sinusknoten gibt es viele Ganglien. Der Sinusknoten ist beim Rind ebenfalls ausserordentlich reich an Nerven, zur Innervation des Reizleitungssystems dient ein sehr feines Endgeflechssystem. Um die Knoten sind auch hier proportionell viele Ganglien. Beim Pferd gleichen Verhältnisse denen des Rindes, in den benachbarten dicken Nervenstämmen kommen verstreute Nervenzellgruppen oft vor.

9. Die Innervation des *Aschoff—Tawara'schen* Knotens ist besonders beim Schwein und dem Rind aussergewöhnlich reich. Längs des Knotens verlaufen sich sehr dicke Nervenstämmen, in denen es verhältnismässig viele Dickfasern gibt und sie sind von Nervenzellen umgeben. Die aus den Stämmen verzweigenden kleineren und grösseren Zweige durchweben vollständig die Reizleitungsfasern. Dies letztere bezieht sich ganz besonders auf das Rind, wo die Anzahl der Nervenfasern so gross ist, dass man von hier an die Reizleitungsfasern kaum sehen kann. Wir halten das feine Endgeflecht für das Reizübertragungsorgan, eine Nervenendigung lässt sich nur mitunter sehen. Beim Pferd ist das die Reizleitungsfasern umgebende Nervenfasersystem ärmer, Endigungen sind hier auch in kleinerer Zahl feststellbar.

10. Das gemeinsame Bündel des *His'schen* Bündels ist beim Schwein der, am reichsten innervierte Teil des Reizleitungssystems. Um das System sind die Rezeptoren und die Ganglien häufig. Die Zellen der letzteren weisen ganz eigenartige Formen auf. Die Reizleitungsfasern werden von den Nervenfasern ganz umflochten, die ganz feinen Fasern endigen in Endringen. Beim Rind sind die Verhältnisse denen ähnlich, die wir beim Schwein gefunden haben. Zur Innervation der Reizleitungsfasern dient auch beim Pferd ein reiches Endgeflechssystem, dessen vereinzelte Endfasern in die Plasma der Reizleitungsfasern treten, hier verzweigen und frei, manchmal ganz in der Nähe des Kernes endigen.

11. Die Innervation des Reizleitungssystems ist auf das ganze System bezogen, besonders reich. Die Nervenfülle zeigt sein Höchstmass im Atrioventrikularsystem, wo an manchen Gebieten die Nervenfasern das Reizleitungssystem sozusagen vollständig verdecken.

12. Das Endorgan des, auf das Gebiet des Reizleitungssystems fallenden efferenten Nervensystems ist das Endgeflecht, dessen einzelne Fasern stellenweise ausweisbar in den Reizleitungszellen in Endringen, oder Endkugeln endigen. Ein Retikulum kommt auf dem Gebiet des das Reizleitungssystem versehenen Nervensystems niemals vor.

Tafelerklärung

Tafel I.

- Abb. 1.: *Sus scrofa domestica*: Sinusknoten und ein Teil der »Nodus arteria.« Hämato-eosinfärbung. Mikrophotographie. Vergrößerung 100 x.
- Abb. 2.: *Equus caballus*: Sinusknoten. Eisenhaematoxylinfärbung nach Heidenhain. Mikrophotographie. Vergrößerung 150 x.
- Abb. 3.: *Sus scrofa domestica*: Aschoff-Tawara'scher Knoten. Heidenhain'sche Eisenhaematoxylinfärbung. Mikrophotographie. Vergrößerung 400 x.
- Abb. 4.: *Equus caballus*: Aschoff-Tawara'scher Knoten. Bestsche Färbung Mikrophotographie. Vergrößerung 120 x.

Tafel II.

- Abb. 1.: *Bos taurus*: Der *Crus commune* Teil des His'schen Bündels. Heidenhain'sche Eisenhaematoxylinfärbung. Mikrophotographie. Vergrößerung 120 x.
- Abb. 2.: *Equus caballus*: Der linke Zweig des His'schen Bündels. Silberimprägnation nach Bielschowsky-Abrahám. Mikrophotographie. Vergrößerung 150 x.
- Abb. 3.: *Bos taurus*: Der linke Zweig des His'schen Bündels. Heidenhain'sche Eisenhaematoxylinfärbung. Mikrophotographie. Vergrößerung 80 x.
- Abb. 4.: *Equus caballus*: Purkinje'sche Zelle aus dem linken Zweig des His'schen Bündels. Heidenhain'sche Eisenhaematoxylinfärbung. Mikrophotographie. Vergrößerung 600 x.

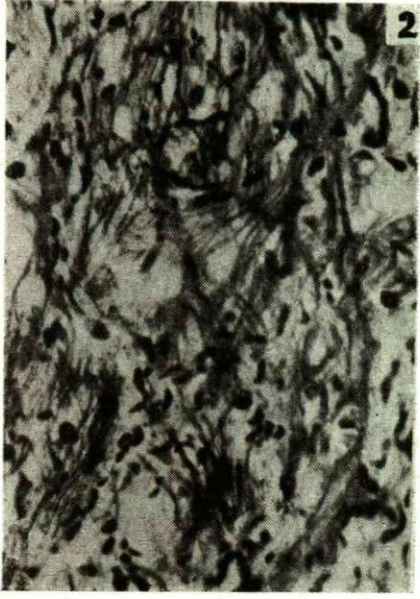
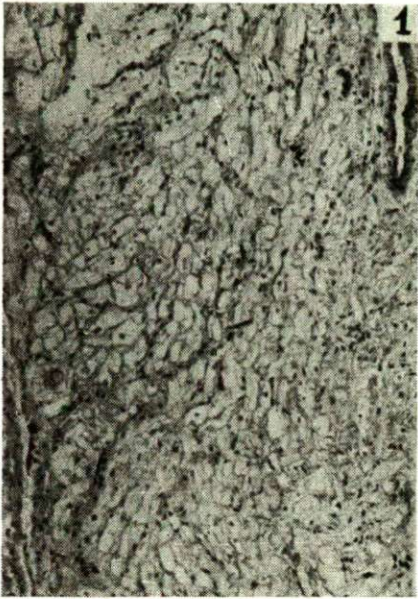
Tafel III.

- Abb. 1.: *Bos taurus*: Purkinje'sche Zellen aus dem *Crus commune* Teil des His'schen Bündels. Heidenhain'sche Eisenhaematoxylinfärbung. Mikrophotographie. Vergr. 600 x.
- Abb. 2.: *Sus scrofa domestica*: Oberflächliches Nervengeflecht aus dem Aschoff-Tawara'schen Knoten. Silberimprägnation nach Bielschowsky-Abrahám. Mikrophotographie. Vergr. 100 x.
- Abb. 3.: *Sus scrofa domestica*: Das Nervengeflecht des His'schen Bündels. Silberimprägnation nach Bielschowsky-Abrahám. Mikrophotographie. Vergr. 150 x.
- Abb. 4.: *Sus scrofa domestica*: Nervenendigung aus dem His'schen Bündel. Silberimprägnation nach Bielschowsky-Abrahám. Mikrophotographie. Vergr. 450 x.

Tafel IV.

- Abb. 1.: *Bos taurus*: Nervengeflecht aus dem *Crus commune* Teil des His'schen Bündels. Silberimprägnation nach Bielschowsky-Abrahám. Mikrophotographie. Vergr. 100 x.
- Abb. 2.: *Bos taurus*: Nervenfasern aus dem rechten Zweig des His'schen Bündels. Silberimprägnation nach Bielschowsky-Abrahám. Mikrophotographie. Vergr. 120 x.
- Abb. 3.: *Equus caballus*: Oberflächliches Nervengeflecht aus dem His'schen Bündel. Silberimprägnation nach Bielschowsky-Abrahám. Mikrophotographie. Vergr. 280 x.
- Abb. 4.: *Sus scrofa domestica*: Ganglion aus dem Nervengeflecht des His'schen Bündels. Silberimprägnation nach Bielschowsky-Abrahám. Mikrophotographie. Vergr. 150 x.

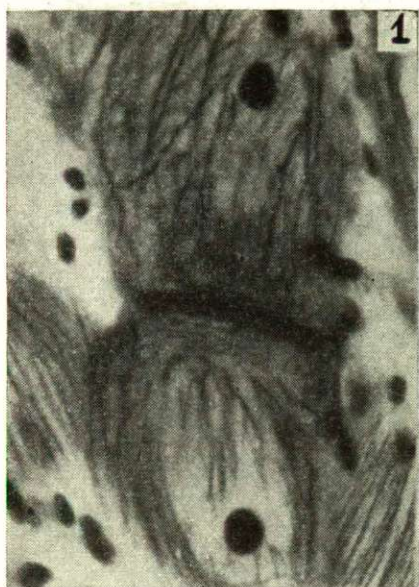
Tafel I.

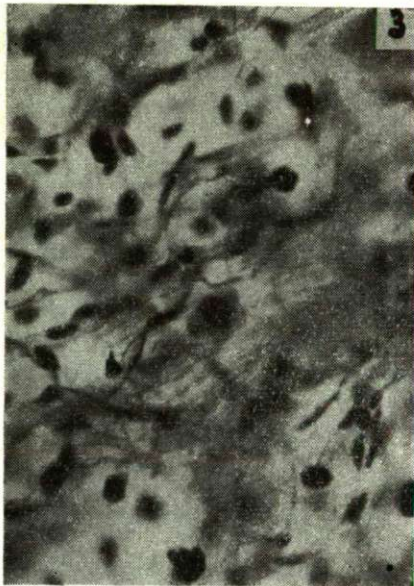
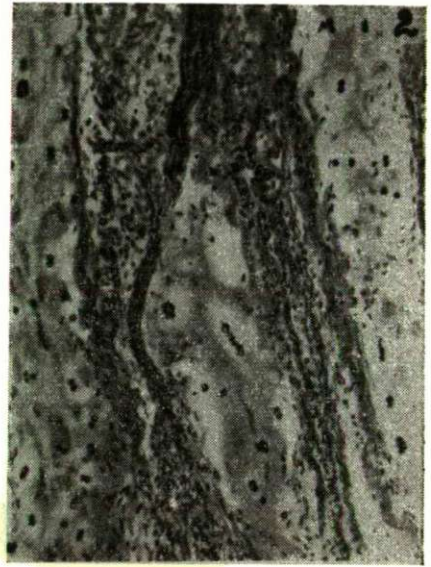


Tafel II.



Tafel III.



Tafel IV.

Schrifttum

- (1) *Agduhr, E.*: Upsala Läk Fören Förh. **39**, 65—89 (1933).
- (2) *Akkeringa, L. J.*: Acta neerl. Morph. **6**, 289—299. (1949).
- (3) *Ábrahám, A.*: Magyar Tudományos Akadémia Matematikai és Természettudományi Ertesítője. **56**, (1937).
- (4) *Ábrahám, A.*: Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat. **31**, 146—155 (1940).
- (5) *Ábrahám, A.*: Acta Biologica **2**, 111—135 (1956).
- (6) *Benninghoff, A.*: Verh.-anat. Ges. **32**. Versig Heidelberg. 185 (1923).
- (7) *Benninghoff, A.*: Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen. Berlin. Bd. VI. (1930).
- (8) *Boeke, J.*: Proc. Acad. Amsterdam. **28**, 1 (1926).
- (9) *Bruni, C.*: Monit. zool. ital. **35**, 1—13 (1924).
- (10) *Bullard, und H. Hays*: Amer. J. Anat. **19**, 1 (1921).
- (11) *Davies, F. and Francis, E. T. B.*: Biol. Rev. **21**, 173—188 (1946).
- (12) *Davies, F. and Francis, E. T. B.*: J. Anat. (London). **86**, 302—309 (1952).
- (13) *Engel*: Beiträge zur pathologischen Anat. u. zur allgemeinen Pathologie. **48**, 499 (1910).
- (14) *Eversbuch, G.*: Dtsch. Arch. klin. Med. **120**, (1916).
- (15) *Fahr, Th.*: Zbl. Herzkrkh. **2**, 195 (1910).
- (16) *La Franca*: Arch. internat. Physiol. **17**, 266—270 (1922).
- (17) *Gaskell*: J. of Physiol. **4**, 43 (1883).
- (18) *Géraudel, E.*: Arch. Mal. Coeur. **21**, 148—151 (1928).
- (19) *Glomset, D. J., and Birge, R. F.*: Amer. Heart J., **29**, 526—538 (1945).
- (20) *Glomset, D. J., and Glomset, A. T. A.*: Amer. Heart J., **20**, 389—398 und 677—701 (1940).
- (21) *Haas, G.*: Anat. H. **43**, 629 (1911).
- (22) *Хабарова А. Н.*: Вопросы морфологии рецепторов внутренних органов и сердечно-сосудистой системы. Академия Наук. С. С. С. Р. Москва—Ленинград. (1953).
- (23) *His W. Jr.*: Arb. a. d. med. Klin. Leipzig. 14—50. (1893).
- (24) *Johnstone, P. N.*: Anat. Rec. **26**, 145—152 (1923).
- (25) *Keith and Flack*: J. of Anat. (London) **41**, 172—189 (1907).
- (26) *Kistin, A. D.*: Amer. Heart J. **37**, 849—867 (1949).
- (27) *Koch, W.*: Münch. med. Wschr. **56**, 2362 (1909).
- (28) *Koch, W.*: Der funktionelle Bau des menschlichen Herzens. Berlin u. Wien. (1922).
- (29) *Kuntz, A.*: The autonomic nervous system. 4 th. Ed. Philadelphia: Lea and Fabiger (1953).
- (30) *Lawrentjew und A. Gurwitsch-Lasowskaja*: Zeitschr. f. mikr.-anat. Forsch. **24**, (1930).
- (31) *Meckenzie, J.*: J. of Path. **14**, 404 (1910).
- (32) *Mall, E. P.*: Amer. J. Anat. **13** (1912).
- (33) *Meyling, H. A.*: Acta neuroveg. Suppl. VI. **35**, (1955).
- (34) *Mönckeberg, J. G.*: Untersuchungen über das Atrioventrikular-Bündel im menschlichen Herzen. Gustav Fischer. Jena (1908).
- (35) *Mönckeberg, J. G.*: Erg. Path. II. **19**, 328. (1921).
- (36) *Mönckeberg, J. G.*: Handbuch der speziellen Pathologie, Anatomie und Histologie. **2**, 290—555. (1924).
- (37) *Mönckeberg, J. G.*: Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie. Bd. 1. H. I. 85—113. Julius Springer, Berlin (1926).
- (38) *Morison*: J. Anat. **46**, 319—327 (1912).
- (39) *Muir, A. R.*: Quart. J. of Exper. Physiol. **40**, 378—386 (1955).
- (40) *Nonidez, J. F.*: Amer. J. Anat. **61**, 203—231 (1937).
- (41) *Oppenheimer, B. G. und Adele*: J. of exper. Med. **16**, (1912).
- (42) *Plecskova, E. K.*: Bjll. V. I. E. M. **5**, (1936).
- (43) *Purkinje, J. E.*: Arch. Anat. Physiol. wiss. Med. 281—295. (1845).
- (44) *Remak, R.*: Wschr. ges. Heilka. **10**, 149—154 (1839).
- (45) *Renon et Géraudel*: C. r. Soc. Biol. Paris. **27**, (1913).

- (46) Retzer, R.: Anat. Rec. 2, 149–155 (1908).
- (47) Scaglia, G.: Arch. ital. Anat. 24, 4. 658. (1927).
- (48) Schaefer, H.: Ergebnisse der Phys. 466, 71 (1950).
- (49) H. Seto.: Arb. anat. Inst. Sendai. 19, (1936).
- (50) Tandler, J.: Anatomie des Herzens. Jena. (1913).
- (51) Tawara, S.: Das Reizleitungssystem des Säugerherzens. Jena. G. Fischer. (1906).
- (52) Wenckebach: Arch. f. Phys. (1906 u. 1907).
- (53) Wilson, J. G.: Proc. Roy. Soc. Lond. B. 81, 151–164 (1909).
- (54) Wolhynski, Th.: Z. Anat. Entw. Gesch. 86, 608–638 (1928).
- (55) Woollard, H. H.: J. Anat. (London.) 60, 345–373. (1926).
- (56) Zimmermann, A.: Matematikai és Természettudományi Értesítő. XI. kötet. (1923).