

PARS ZOOLOGICA

DIE MIKROSKOPISCHE INNERVATION DES VOGELHERZENS

Von

A. ÁBRAHÁM und A. STAMMER

Aus dem Institut für allgemeine Zoologie und Biologie der Universität Szeged,
(Eingegangen am 16. Oktober 1957)

Die Anatomie (4, 5, 8) und die histologische Struktur (10) des Vogelherzens ist schon seit langem als wohl bekannt zu betrachten (9, 12), wogegen das Studium seiner Innervation erst in neuerer Zeit in Angriff genommen worden ist. Ausser einigen, hauptsächlich in Verbindung mit der Untersuchung des Säugerherzens aufgetauchten, vereinzelt Angaben begegnen wir zum ersten Mal in den Arbeiten von SSINELNIKOW und KONDRATJEW einer ausführlichen Erörterung der Innervation des Vogelherzens. Beide Autoren haben mit verschiedenen Modifikationen des Färbeverfahrens von WOROBIEW — SCHABADASCH gearbeitet und lediglich die auch mit freiem Auge sichtbare Innervation des Epikardiums studiert (11, 13). SSINELNIKOW und andere bringen in ihren Mitteilungen ebenfalls nur makroskopische Daten und schildern nur die Innervation des Endokardiums (14).

Unseres Wissens waren wir die ersten, die die systematische Untersuchung der Innervation des Vogelherzens unternommen haben. Wir begannen mit unseren Untersuchungen im Jahr 1937 mit dem Studium der mikroskopischen Innervation des Myokardiums (1, 2). Die seither aufgeworfenen neueren Probleme, insbesondere die widersprechenden Angaben, die im Laufe der Forschungen betreffs des reizleitenden Systems des Vogelherzens zur Veröffentlichung gelangt sind, haben uns zur Fortsetzung der Untersuchung dieses Problemenkreises angeregt. Obwohl wir bestrebt waren, im Laufe unserer Erörterungen diesen ganzen Themenkreis zu behandeln, können die im folgenden mitzuteilenden Ergebnisse nicht auf sämtliche sich ergebende Fragen eine endgültige Antwort geben, liefern aber zahlreiche neue Beiträge zu der äusserst mangelhaften Kenntnis der mikroskopischen Innervation des Vogelherzens, welche sich hauptsächlich bei der Lösung der die Automatie des Herzens berührenden morphologischen und physiologischen Probleme als nützlich erweisen werden.

Material und Methoden

Zu unseren neurohistologischen Untersuchungen haben wir Herzen der folgenden Vogelarten aufgearbeitet: *Larus ridibundus* (4 Stück), *Cygnus cygnus* (1 Stück), *Anser anser* (3 Stück), *Anas anas* (8 Stück), *Bucephala clangula* (2 Stück), *Anas platyrhynchos* (2 Stück), *Vanellus vanellus* (1 Stück), *Rallus aquaticus* (2 Stück), *Otis tarda* (1 Stück), *Ciconia ciconia* (1 Stück), *Ardea cinerea* (4 Stück), *Nycticorax nycticorax* (1 Stück), *Streptopelia turtur* (1 Stück), *Columba domestica* (3 Stück), *Gallus domesticus* (12 Stück), *Meleagris gallopago* (2 Stück), *Circus aeruginosus* (4 Stück), *Pica pica* (1 Stück), *Corvus frugilegus* (1 Stück), *Corvus corone cornix* (1 Stück), *Coleus monedula turridum* (1 Stück) und *Passer domesticus* (6 Stück).

Die aufgearbeiteten Herzen entstammten ausgewachsenen Vögeln beiderlei Geschlechts mit verschiedenster Lebensweise. Von den Hühnern und Rohrweihen wurden aber auch junge, 2–3 Wochen alte Exemplare untersucht.

Aus den Herzen wurden nach der Fixierung in 10%-igem neutralen Formalin Gefrierschnitte von 15–20 μ Dicke angefertigt. Zur Darstellung der nervösen Elemente haben wir bereits im Jahre 1937 ausser der Vital-Methylenblau- und der *Ramon y Cajal'schen* Totalimprägnation die *Bielschowsky'sche* Methode als geeignet befunden. Gleichzeitig machten wir die Beobachtung, dass die reizleitenden Fasern — besonders bei der Stückimprägnation — eine starke chemische Affinität für das Silbernitrat an den Tag legen. Mit dieser Methode können aber die reizleitenden Fasern nicht in jedem Falle gleichmässig gefärbt werden, so dass sich in diesen neueren Untersuchungen das *BIELSCHOWSKY-ABRAHAM'sche* Verfahren als entsprechender erwies (3). Wenn anstatt der in dieser Methode vorgeschriebenen 10%-igen Silbernitratlösung eine weniger konzentriertere Lösung verwendet wird, (5–6%-ig) und die Schnitte zumindest 2–3 Tage in einem verschlossenen Raum gehalten werden und man ferner der üblichen NaOH-haltigen ammoniakalischen Silberlösung 2–3 Tropfen mehr Natronlauge hinzufügt, so werden vollkommen entsprechende Ergebnisse erhalten. Mit dieser geringgradigen Abänderung des Originalverfahrens haben wir mehrere hundert Präparate hergestellt, in welchen neben den feinsten nervösen Elementen des Herzens auch die reizleitenden Fasern in jedem Falle einheitlich imprägniert waren und auf das prägnanteste hervortraten. Wir hatten weder über Überfärbungen, noch über späteres Verblässen der Präparate zu klagen. Dies muss hervorgehoben werden, weil die Überfärbung nicht nur bei Anwendung der auch unsererseits benutzten *BIELSCHOWSKY-Gros'schen* Methode und dem Silberkarbonat-Verfahren von *JABONERO* eine allgemeine Erscheinung ist, sondern sich auch bei Anwendung der von *DE MEYER* (7) bei der Untersuchung des Vogelherzens angewandten *Roger'schen* Methode in lästiger Form bemerkbar macht.

Nervengeflechte

Das Vogelherz erhält, ebenso wie das Herz sämtlicher Wirbeltiere, seine Nerven von zwei Stellen, namentlich dem Zentralnervensystem und dem vegetativen Nervensystem. Die vom Zentralnervensystem stammenden Nervenfasern kommen vom *Vagus* und die vegetativen Fasern teils aus dem Hals-sympathicus und teils aus den intrakardialen Ganglienzellen. Die Fasern der beiden Systeme vermischen sich untereinander und bilden sowohl auf, als auch in der Wand des Herzens Geflechte. Im Sinne unserer mikroskopischen Untersuchungen besitzen diese Geflechte ihre Zentren. Als das eine dieser Zentren ist der zwischen dem rechten Vorhof und der rechten Kammer liegende Abschnitt des *Sulcus coronarius cordis* zu betrachten und als das andere die Basis der grossen Arterienstämme. Jedenfalls sind es diese beiden Gebiete, wo ausser den wenigen verstreut liegenden Ganglien der Vorhöfe viele Ganglien anzu-

treffen sind. Ausserdem sind an demselben Gebiet, im Verlauf der dicken sympathischen Stämme, auch verstreut liegende Ganglienzellen häufig. KONDRATJEV und SSINELNİKOW haben Ganglien aus dem Geflechsystem der Herzoberfläche von der ganzen Oberfläche der Kammern und Vorhöfe an den Kreuzungspunkten der verzweigenden Nervenstämmen mitgeteilt. Diese Feststellungen zu bekräftigen sind wir nicht in der Lage. Wir haben an diesen Stellen Ganglien niemals angetroffen.

In den vom Gebiete des *Plexus coronarius* angefertigten und imprägnierten dünnen Schnitten ist deutlich zu ersehen, dass vom Plexus dünnere und lockere Nervenstämmen sowohl zu den Vorhöfen als auch zu den Kammern ziehen, um dort das Epikardium und das Myokardium mit den entsprechenden Fasern zu versehen. Die Schnitte liessen auch in mehreren Fällen feststellen, dass an die Aeste der *Arteria coronaria dextra* und *sinistra* Nervenzweige aus dem auf das Gebiet des *Sulcus coronarius* entfallenden Geflechtes herantreten. Hier ist zu bemerken, dass diejenigen Aeste, welche aus diesem Geflecht in das Myokardium eintreten, nicht restlos durch Vermittlung des epikardialen Geflechtes ins Myokardium gelangen, sondern aus dem tiefer gelegenen Geflechtsteil einige unmittelbar in die Muskelschicht eintreten.

Das an der Basis der grossen Arterien befindliche, an Ganglien reiche Nervengeflecht des Bindegewebes in der Vertiefung zwischen den Vorhöfen und dem *Truncus arteriosus* ist das zweite Zentrum der Herznerven. Die Dicke der in diesem Geflecht verlaufenden Nervenstämmen ist bedeutend geringer, als die der im *Sulcus coronarius* ziehenden. Es hat den Anschein, als ob das Geflecht im *Sulcus coronarius* aus einem eintretenden sehr dicken Sympathicus-Stamm entstünde. An den an der Basis der grossen Arterien liegenden *Plexus arteriosus* dagegen treten mehrere dünnere sympathische Nervenäste heran. Dicke myelinhaltige, als vom *Vagus* stammend anzusehende Fasern sind im Geflechsystem des *Sulcus coronarius* nur in verschwindend kleiner Zahl zu sehen, während an der Basis des in dem am *Truncus arteriosus* gelegenen Geflecht die markhaltigen Fasern viel reichlicher sind.

Die Struktur der in den obigen Geflechten enthaltenen Ganglien, die Gestalt ihrer Zellen, Gestaltung, Zahl und Länge ihrer Fortsätze weisen in den beiden Geflechsystemen Abweichungen auf, aber auch im Aufbau der Ganglien, insbesondere in ihrer Zahl bei den verschiedenen Arten, bestehen grosse Unterschiede. Diese letztere Erscheinung halten wir für besonders interessant und glauben ihre Ursache in der Grösse des betreffenden Herzens, in den oikologischen Verhältnissen, vor allem aber in der Form und Gestaltung der Ortsveränderungsbewegungen erblicken zu dürfen.

In dem auf das Gebiet des *Sulcus coronarius* entfallenden Geflecht, vorwiegend an dem hinteren oberflächlichen Abschnitt der rechten Kammer-Vorhof-Grenze, sind die Ganglien in zwei Lagen angeordnet. Die äusseren, oberflächlich gelegenen Ganglien sind in eine reichhaltige Fettschicht eingebettet und schliessen sich den noch nicht verzweigenden, dicken Sympathicussträngen an. Bei der Krähe, also einem jener Vögel, deren Herz mit Ganglien am reichsten versehen ist, konnten auf einem Gebiet von 0,5 cm Durchmesser neun wohlentwickelte Ganglien gezählt werden. In diesen Ganglien sind zahlreiche Zellen nahezu gleichen Durchmessers vorhanden, deren Fortsätze sich gewöhnlich schwer imprägnieren. Diese oberflächlich liegenden

Ganglien waren im allgemeinen bei allen von uns untersuchten Vogelarten von grosser Ausdehnung. Die inneren, bzw. tiefer gelegenen Ganglien haben geringere Grösse, sind lockerer gebaut und enthalten interzelluläre Spalte (Abb. 1).¹

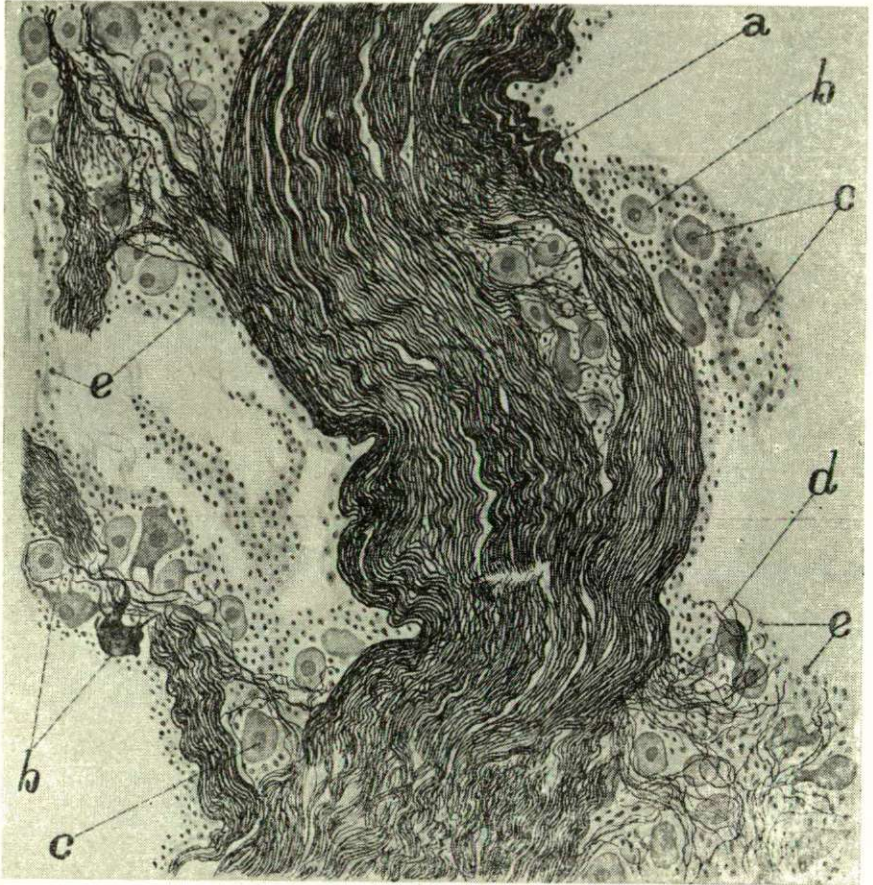


Abb. 1.: *Gallus domesticus*: Herzganglien im *Plexus coronarius profundus*. a) sympathischer Nervenstamm, b) Ganglienzelle, c) Zellkern, d) Nervenfasern, e) Satelliten-Zellkerne. Bielschowsky-Abrahámsches Verfahren. Vergr. 200 x. Photographisch auf 2/3 verkleinert.

Die Zahl der Zellen in den letzteren beträgt 6–8, maximal 12–16. Die Zellen sind ungefähr gleichen Ausmasses und es handelt sich stets um gut färbbare multipolare sympathische Ganglienzellen; uni- oder bipolare Ganglienzellen haben wir hier nicht angetroffen. Die Färbbarkeit ist eine verschiedengradige, einige von ihnen sind auffallend stark schwarz gefärbt. Nach ihren Fortsätzen zu urteilen handelt es sich um Dogiel II-Zellen mit langen Fortsätzen, deren jeder sich den sympathischen Stämmen anschliesst. Demnach gibt es im *Sulcus coronarius* der

¹ Die Zeichnungen wurden von Herrn G. MRÁZ wissenschaftlicher Mitarbeiter des Institutes hergestellt.

Vögel ein aus zwei Schichten bestehendes Geflechtszentrum, welche ihrer Lage nach als *Plexus coronarius superficialis* und *Plexus coronarius profundus* angesprochen werden können.

Im *Plexus arteriosus* finden sich ebenfalls zahlreiche kleinere und grössere Ganglien. Die Ganglienzellen liegen in der Regel den grösseren sympathischen Stämmen angeschlossen, nur in der Nähe der Adventitia der Basis des *Truncus arteriosus* befinden sich von den Nervenstämmen unabhängige, weit ausgebreitete Ganglien. Für die Ganglien dieses Gebietes ist es charakteristisch, dass Gestalt und Grösse der sie aufbauenden Zellen verschieden sind. Neben den Zellen mit sehr grossem Durchmesser kommen auch ganz kleine vor, wobei in der Regel neben dem Stamm und am Rande des Ganglions die kleinen und in der Mitte des Ganglions die grossen Zellen zu liegen kommen (Tafel I., Abb. 1). Die Fortsätze der kleinen Zellen werden schwer sichtbar. Bei den randständigen kleinen Zellen handelt es sich um unipolare und bei den in der Mitte gelegenen um multipolare Elemente. Im Laufe der Untersuchungen der beiden Geflechssysteme gelangten wir zu der Feststellung, dass dort, wo das an der Basis des *Truncus arteriosus* befindliche Geflecht reichhaltig ist und viele Ganglien enthält, wie z. B. bei der Wasserralle, das Geflecht des *Sulcus coronarius* ärmer an Ganglien ist. Umgekehrt verhält es sich bei den Krähenarten (*Corvidae*) und im Falle der Entenvögel (*Lamelirostres*). Aber es gibt auch Fälle, in denen die Zahl der Ganglien in den beiden Geflechten nahezu gleich zu nennen ist (Haushühner).

Die aus den beiden Geflechssystemen abzweigenden Nervenstämmen ziehen zu den Vorhöfen und den Kammern hin und nehmen an der Bildung der Wandgeflechte teil. Da die mikroskopische Innervation der die Herzwand aufbauenden histologischen Schichten eigentümliche Abweichungen aufweist und auch den einzelnen Herzabschnitten gemäss wechselt, soll die Innervation des Epi-, Myo- und Endokardiums gesondert behandelt werden. Daneben möchten wir auf alle diejenigen Unterschiede hinweisen, die hinsichtlich der Innervation der verschiedenen Herzpartien in Erscheinung treten.

Epikardium

Das Epikardium ist durch die verlängerten Kerne der Epithelzellen und sein reichlich elastische Fasern enthaltendes Bindegewebe in jedem Schnitte deutlich erkennbar. Die Untersuchung der Innervation des Epikardiums gelingt am besten, wenn man es — als mit der Pinzette herabgezogenes Gewebstückchen — nach Totalimprägnation untersucht. Das elastische Fasern enthaltende Bindegewebe des Epikardiums ist nämlich mittels äusserst lockerem Bindegewebe dem Myokardium angeschlossen, weshalb es sich besonders vom Gebiete der Kammer sehr leicht ablösen lässt. Das abgezogene Epikardium ist relativ dünn, so dass es auch ohne zu Schnitten aufgearbeitet zu sein, einer Untersuchung zugänglich ist und so das epikardiale Geflechssystem in seiner Gesamtheit vor Augen führt. Die Lokalisation stimmt im grossen und ganzen mit den Schilderungen von KONDRATJEW und SSINELNIKOW überein. Hauptsächlich an der oberen Kammerregion und in den unteren Vorhofgebieten, d. h. in unmittelbarer Nähe des *Plexus coronarius* ist das epikardiale Geflecht überaus dichtmaschig. Im Bindegewebe des Epikardiums besteht eine reiche Verzweigung dünnerer und dickerer Nervenstämmen, welche — über- und

untereinander herziehend — ein Geflecht aus nahezu länglichen eckigen Maschen zustande bringen (Tafel I., Abb. 2), wobei es zu einem Austausch der in den benachbarten Bündeln ziehenden Fasern kommt. Meistens liegen die Dinge so, dass aus kaum einigen Fasern bestehende Verbindungsäste mehrmals nacheinander aus dem einen Stamm heraustretend ihren Weg in dem unmittelbar nebenstehenden Nervenstamm fortsetzen. Die Schwannschen Kerne der Fasern können an manchen Stellen, besonders an den Verzweigungspunkten, in grösserer Zahl angereichert sein. Wahrscheinlich ist dies die Ursache dafür, dass die früheren Untersucher an dieser Stelle Ganglienzellen beschrieben haben. In den Nervenstämmen des Epikardiums verlaufen dünnere Fasern, aber in manchen Stämmen werden auch 1—2 dickere Fasern deutlich wahrnehmbar. Es scheint, dass der grösste Teil der Fasern gemeinsam weiter einwärts, dem Myokardium zustrebt. In den Nervenbündeln sind auch einige variköse Fasern zu beobachten. Wenn man den Verlauf dieser Fasern verfolgt, so zeigt sich, dass sie aus dem Nervenstamm heraustreten und — einzeln verlaufend — in Form von Endköpfchen frei im Bindegewebe des Epikardiums endigen. Wahrscheinlich handelt es sich bei diesen Fasern um die sensiblen Elemente des Epikardiums. Die Innervation des Epikardiums von Vorhöfen und Kammern ist im grossen und ganzen die gleiche. Die des Vorhofepikardiums weicht insofern von der der Kammern ab, als ihre bedeutend dünneren Nerven ein dichteres und komplizierter gekoppeltes Geflechsystem formen und im Bindegewebe mehrere Blutgefässe enthalten sind.

Myokardium

Struktur und Innervation des Myokardiums weisen auf dem Gebiete der Vorhöfe und Kammern überaus grosse Unterschiede auf. Sogar auch das auf das Gebiet der zwischen dem rechten Vorhof und der rechten Kammer befindlichen Klappe (*Valvula dexter*) entfallende Myokardium ist ein anderes als die gewöhnlichen Vorhof- und Kammermyokardien. Insbesondere hinsichtlich der Innervation weisen die letzteren ein spezielles Gepräge auf.

Das auf das Gebiet des Vorhofes entfallende Myokardium ist dünn und zeigt infolge der Anordnung seiner verzweigenden Muskelfasern in verschiedenen Richtungen eine ganz lockere Struktur, die erst vor der zwischen dem rechten Vorhof und der rechten Kammer befindlichen *Valvula dextra* und vor der zwischen dem linken Vorhof und der linken Kammer liegenden tricuspidalen Klappe, sowie an der Basis der *Venae cavae* kompakter wird. Zwischen den locker miteinander verbundenen Muskelfasern finden sich reichlich Blutgefässe und, die ungeordnet, aber überaus scharf hervortretenden *Purkinje*-Fasern. Das Myokardium des Vorhofes erhält seine Fasern aus dem reichen Geflechsystem, welches von den aus dem Epikardium eintretenden Nerven unmittelbar an der Grenze des Myokardiums gebildet wird. In diesem längsfasrigen, in einer Ebene liegenden Geflecht, dessen tieferer Teil den *Plexus myocardialis* hervorbringt, ist ein häufiger Austausch der Fasern der Nervenstämmen zu beobachten, während Abzweigungen einzelner Fasern nicht recht sichtbar werden. Die Stämme des myokardialen Plexus verzweigen reichlich zwischen den Nervenfasern.

Das Myokardium ist im allgemeinen nicht allzu reich an Nerven, aber an der Übergangsstelle von der Basis der *Vena cava superior* in den Vorhof befindet sich ein ringförmiger Abschnitt, an dem die Herzmuskelfasern so reichhaltig mit Nervenfasern versehen sind, dass diese Stelle hinsichtlich ihrer mikroskopischen Innervation als ein ganz spezielles Gebiet angesprochen werden kann. Die hier eintreffenden Nervenstämmchen verzweigen reich und verfolgen mit ihren dünnen Aestchen die Muskelfasern des Myokardiums längsverlaufend auf langer Strecke (Abb. 2). Es hat den Anschein, als ob hier jeder einzelnen verzweigenden quergestreiften Muskelfaser nicht nur eine, sondern mehrere Nervenfasern zugehören. Die dünnen Fasern durchziehen die Muskelfasern kreuz und quer. An den Enden der alleinziehenden, dünnen Fasern werden häufig kleine kugelartige Endköpfchen sichtbar.

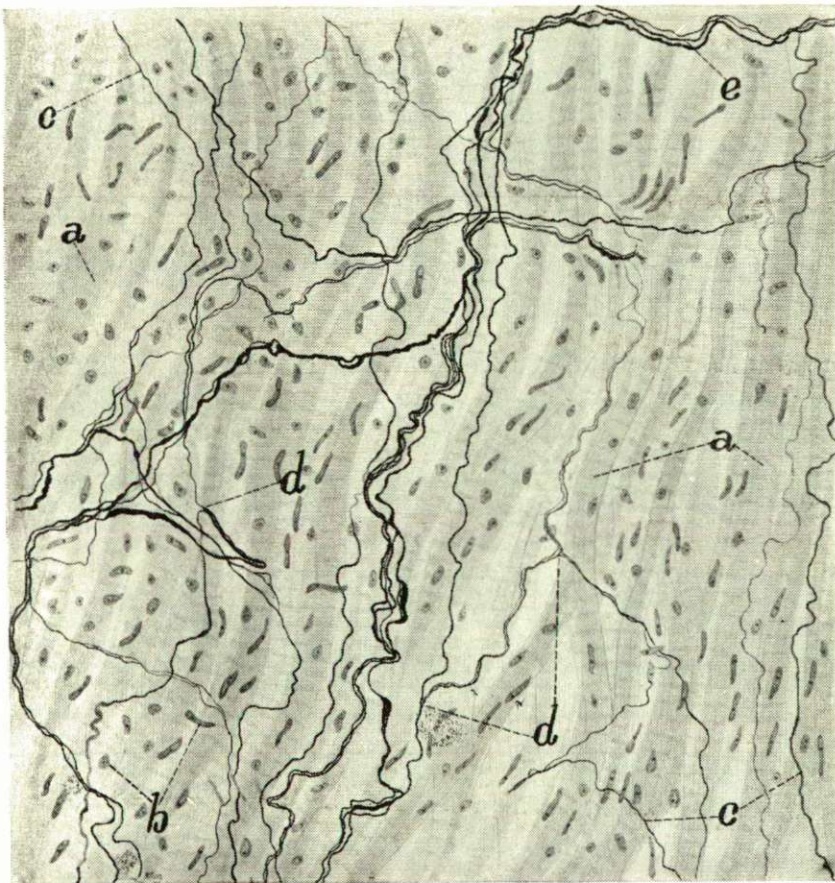


Abb. 2.: *Ardea cinerea*: Innervation des Myokardiums in der Umgebung der Basis der *Vena cava superior*. a) Myokardiale Muskelfasern, b) Muskelzellkern, c) Nervenfasern, d) Verzweigung, e) Nervenbündel. Bielschowsky—Abraham'sches Verfahren. Vergr. 600 x. Photographisch auf 2/3 verkleinert.

Dieser eigenartige und reich innervierte Muskelring des Vorhofes entspricht dem aus dem Herzen der niederen Wirbeltiere bekannten Sinoatrialring. Dieses Gebiet erschien nicht bei allen von uns untersuchten Vogelarten in vollendeter Ringform, wogegen die reiche Nervenversorgung an gewissen Stellen dieses Ringgebildes bei sämtlichen Tieren nachweisbar war. In totaler Ringform fanden wir es beim grauen Reiher vor, wo die Innervation des Myokardiums an der Übergangsstelle der *Vena cava superior dextra* zum rechten Vorhof eine so üppige ist, wie sie in ähnlicher Form an Vorhofgebieten sonst nirgends vorkommt. Die Innervation der übrigen Vorhofanteile ist eine wesentlich ärmere. Die aus dem myokardialen Geflecht stammenden Fasern ziehen in verschiedenen dicken Stämmen zu den Muskelfasern des Vorhofes. Hier sind ausser dünneren Fasern auch einige dickere zu finden (Abb. 3). Aus diesen Nervenstämmen treten kleinere und grössere, wellig verlaufende

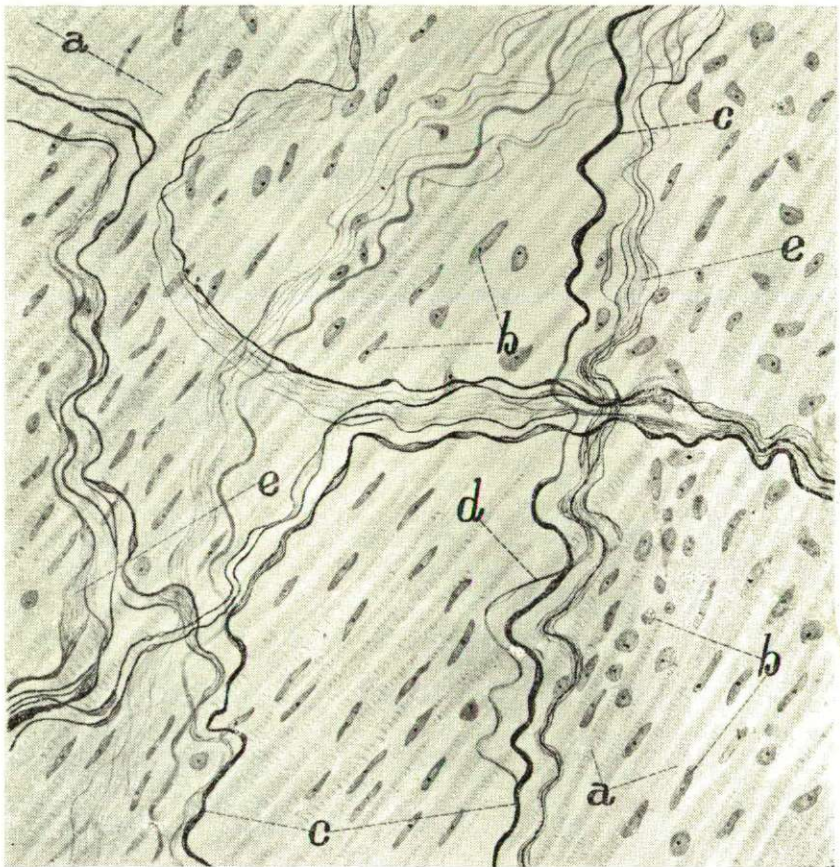


Abb. 3.: *Larus ridibundus*: Innervation des Vorhofmyokardiums. a) myokardiale Fasern, b) Muskelzellkern, c) dicke Nervenfasern, d) dünne Nervenfasern, e) Neurofibrillen. Bielschowsky-Abrahámsches Verfahren. Vergr. 600 x. Photographisch auf 2/3 verkleinert.

Bündel und Zweige an die Myokardiumfasern heran. Einige der einzelverlaufenden Fasern verfolgen hie und da eine verzweigende Muskelfaser auf langer Strecke, um dann meistens an deren Oberfläche zu verschwinden, ohne irgendwelche Endformationen hervorzubringen.

Sowohl im Myokardium des rechten, als auch des linken Vorhofes sind in dem zwischen den Herzmuskelfasern sich ausbreitenden interstitiellen Bindegewebe, und oft auch neben den Gefässen, Ganglien anzutreffen. Im rechten Vorhofgebiet liegen diese kleinen Ganglien eher verstreut, in der Wand des linken Vorhofes aber, in der Nähe der Basis der beiden Vena pulmonalis, finden sie sich gruppenweise. Strukturell stehen sie den tiefer liegenden Ganglien des Sulcus coronarius nahe. Die Zahl der das Ganglion aufbauenden multipolaren Zellen beträgt gewöhnlich nicht mehr als zehn. Grosse, weitausgebreitete intrakardiale Ganglien, wie sie für das Herz der niederen Wirbeltiere, vor allem der Fische, so charakteristisch sind, haben wir im Myokardium des Vogelherzens nicht angetroffen. In den Ganglien sind manchmal die endköpfchenartigen Endigungen der präganglionären Fasern deutlich zu erkennen.

Die myokardiale Schicht der Kammer ist dick, und die Herzmuskelfasern viel kompakter gebaut, als in den Vorhöfen. Die verzweigenden quergestreiften Muskelfasern haben Längsverlauf. Zwischen den dichter strukturierten längsgerichteten Muskelfaserbündeln werden Zwischenräume sichtbar. Meistens ziehen in dem diese Lücken ausfüllenden Bindegewebe die das reizleitende System darstellenden *Purkinje'schen* Faserbündel. Die Nervenversorgung des Kammermyokardiums ist eine ärmlichere. Es scheint, dass die entlang der die reizleitenden Fasern begleitenden Gefässe verlaufenden Nerven, sowie auch die Fasern des aus dem Epikardium abwärts ziehenden myokardialen Geflechts, gleichermassen an der Innervation des Kammermyokardiums teilnehmen. Dies beweist der Umstand, dass der neben dem reizleitenden System befindliche myokardiale Abschnitt und das unter dem Epikardium gelegene Myokardium am reichsten mit Nerven versorgt ist. Die Endäste der Nervenfasern weisen auf den Muskelfasern stellenweise kleine ringförmige Endigungen auf. Die Nervenversorgung der Muskelfasern auf dem Gebiete der Kammer bleibt weit hinter der zurück, die wir beispielsweise an den quergestreiften Muskelfasern des Auges sehen, wo eine jede Muskelfaser sozusagen eine besondere Nervenfaser erhält. Diese relative Nervenarmut erklärt sich daraus, dass die reizleitenden Fasern sowohl die Wand der Vorhöfe, als auch die der Kammern in grosser Fülle durchschreiten und somit sowohl auf dem Gebiete der Vorhöfe, als auch auf dem der Kammern in der Auslösung und Übertragung der Erregungen eine grosse Rolle spielen. Nur so lässt sich die auf grosser Strecke arm zu nennende Innervation der physiologisch die stärkste und ausdauerndste Arbeit leistenden Herzmuskelfasern erklären.

Auf dem Gebiete der Kammern sind Ganglien nicht vorhanden, lediglich bei der Wasserralle konnte der ausnahmsweise Fall beobachtet werden, dass ganz auf dem Kammergrunde, unterhalb des *Annulus fibrosus*, ein aus 3–4 Zellen bestehendes Ganglion lag.

Um die Struktur des Myokardiums der muskulösen Klappe (*Valvula dextra*) beschreiben zu können, müssen wir uns zunächst mit dem gesamten Bau der muskulösen Klappe beschäftigen. (Abb. 4). Die stratigraphische Untersuchung des Myokardiums der muskulösen Klappe lässt zunächst Vorhof- und

dann Kammermerkmale erkennen. Diese Struktur steht in Zusammenhang mit dem eigenartigen Aufbau der Klappen. Die Klappenstruktur kann makroskopisch besonders gut studiert werden, wenn man das Herzgewebe 2—3 Tage nach dem Tode der Zersetzung überlässt. Die Lamelle der nun fixierten und für histologische Untersuchungen schon nicht mehr geeigneten Herzklappe

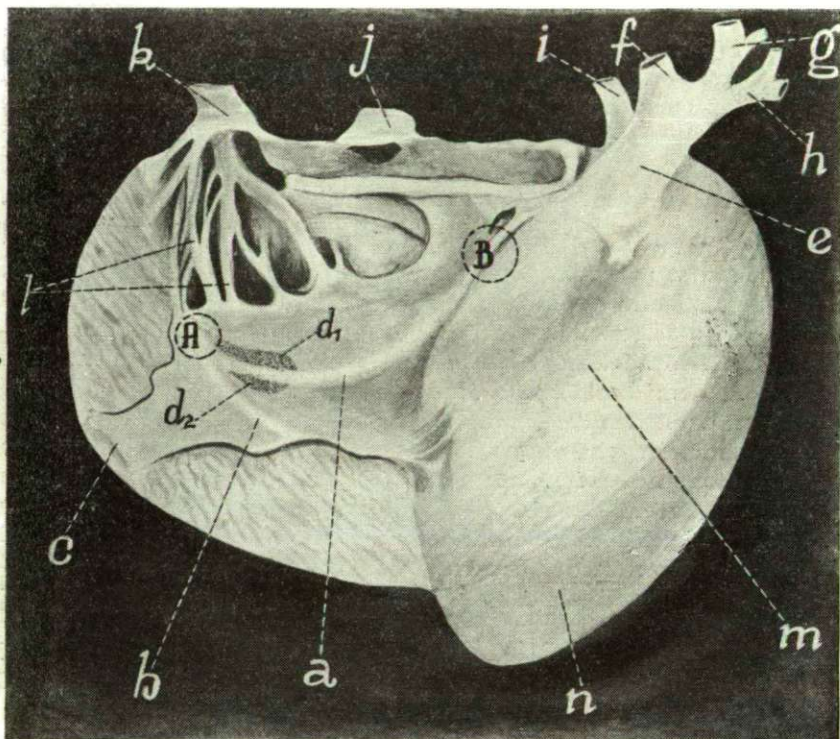


Abb. 4.: *Meleagris gallopavo*: Herz. Struktur der atrioventrikulären muskulösen Klappe. A) erstes Zentrum des atrioventrikulären Reizbildungs-Systems (Aschoff-Tawara I). B) zweites Zentrum des atrioventrikulären Reizbildungssystems (Aschoff-Tawara II). a) und b) die atrioventrikulären Reizbildungszentren ringförmig verbindende reizleitende Bündel, c) der Kammerübergang der muskulösen Klappe. d_1 und d_2 die Stelle der speziellen Klappenmuskeln, e) *Truncus arteriosus*, f) Aorta, g) *Arteria brachiocephalica dextra*, h) *Arteria brachiocephalica sinistra*, i) *Vena pulmonalis*, j) *Vena cava superior dextra*, k) durchschnittenes Stück der *Arteria pulmonalis*, l) Trabekel des rechten Vorhofes, m) *Septum ventriculorum*, n) Herzspitze.

zerfällt in zwei Schichten und es wird deutlich sichtbar, dass die der unteren inneren Kammer zugekehrte Klappenoberfläche von der zurückklappenden Kammerwand mittels einer dünneren endokardialen und einer dickeren myokardialen Lage gebildet ist. Auf dieser nimmt das aus dem Vorhof hinübergewachsene, lockere Vorhofmyokardium Platz und darüber legt sich die ziem-

lich derbe endokardiale Schicht der gegen die Vorhofhöhle gerichteten Oberfläche. Unterhalb des Endokardiums, insbesondere bei grösseren Vogelherzen, wölben sich zwei spezielle Bündel (*a* und *b*) hervor. Sie haben einen helleren Farbton, durch den sie sich von den umgebenden Geweben deutlich abheben und so auch makroskopisch zu unterscheiden sind. Diese beiden Bündel bringen den später noch zu erörternden reizleitenden Atrioventrikularring hervor. Beiderseits des oberen Bündels (*a*) ziehen in dem an Abbildung 4 mit Punkten bezeichneten Gebiet zwei parallellaufende myokardiale Bündel (*d*₁ und *d*₂). Diese beiden Muskelbündel, die wir spezielle Klappenmuskel nennen wollen, haben eine dermassen reiche Innervation, wie wir sie in ähnlicher Fülle im Vogelherzen sonst nirgends antreffen (Tafel I, Abb. 3). Von diesen beiden reichinnervierten Myokardiumbündeln ist das obere das stärker entwickelte. Dieses war bei allen untersuchten Arten nachweisbar, das untere dagegen nicht immer. Da sie in der Nähe der Atrioventrikulargrenze liegen, ist anzunehmen, dass sie als ein Überbleibsel des für die niederen Wirbeltiere so charakteristischen atrioventrikulären Ringes aufzufassen sind. Um so wahrscheinlicher ist diese Vermutung, als ja z. B. auch die Innervation des atrioventrikulären Ringes der Fische eine überaus reiche ist.

Die Muskulatur der unteren, mit dem Kammermyokardium zusammenhängenden Klappe besteht aus dicht nebeneinanderliegenden, wenig verzweigenden Herzmuskelfasern. In ihrer Struktur steht sie der der Kammern nahe und auch ihre Innervation ist — ähnlich wie die der Kammern — eine spärlichere.

Das aus dem Vorhof stammende Myokardium der Klappe ist bedeutend reichlicher mit Nerven versehen. Die speziellen Klappenbündel, deren Struktur mit der des Vorhof-Myokardiumgewebes völlig übereinstimmt, sind aus typischen myokardialen Fasern aufgebaut und dennoch müssen sie hinsichtlich ihrer Innervation als ein ganz besonderes Gebiet betrachtet werden. Diese myokardialen Fasern sind von dem aus dünnen und dicken Fasern bestehenden reichen Geflechtssystem so dicht durchwebt, dass sie sozusagen von diesen ganz verdeckt werden. Was an dieser Erscheinung besonders zu erwägen ist, ist die Tatsache, dass es sich hier um das einzige Herzmuskelgebiet handelt, wo jeden Zweifel ausschliessend die Endigungen der Herznervenfasern sichtbar werden. Es sind dies vorwiegend Endringe, aber es kommen daneben auch massive Endköpfchen in einer so grossen Fülle nebeneinander vor, dass es den Anschein hat, als ob eine einzige Muskelfaser manchmal 3—4 Nervenendigungen habe (Abb. 5).

Dieses Phänomen ist vom Gesichtspunkte der Nervenverbindungen im Myokardium des Vogelherzens — und des Myokardiums überhaupt — von ausserordentlicher Wichtigkeit. Dies muss betont werden, weil diese Frage seit langen Jahrzehnten nicht hat endgültig entschieden werden können. Während die einen sich für die Endigungen aussprachen und andere für das Hindurchtreten der Nervenfasern bzw. der Neurofibrillen durch die Muskelfasern Stellung nahmen, haben neuerdings verschiedene Autoren die Endigungsform des Myokardiums im Terminalretikulum festzulegen gesucht. Mit dieser Frage haben wir uns in der Vergangenheit ebenfalls befasst (1) und sind auch jetzt bemüht, eine Lösung des Problems in Bezug auf das Myokardium sämtlicher Wirbeltiere herbeizuführen. Hier ist hervorzuheben, dass diese Lösung für die Anwesenheit der Endigungen spricht. Überzeugend zeigt sich dies anlässlich der Untersuchungen des Myokardiums der Süswasser-Knochenfische (*Cyprinus carpio*, *Silurus glanis*, *Lucioperca lucioperca*) wo

über das Myokardium des ganzen Herzens ausgebreitet, insbesondere aber auf dem Gebiete des atrioventrikulären Ringes, mit Bestimmtheit und jeden Zweifel ausschliessend festgestellt werden konnte, dass die Nervenfasern, welche hauptsächlich in der Gegend des Vorhofes und des atrioventrikulären Ringes in riesiger Menge in Erscheinung traten, hypolemmal in Gestalt von Endköpfchen endigen. Wenn auch nicht massenhaft, so sind ähnliche Endigungen doch auch in der Herzmuskulatur des Frosches, im Herzen der Schildkröte und besonders im Myokardium des Erdvarans zu sehen.

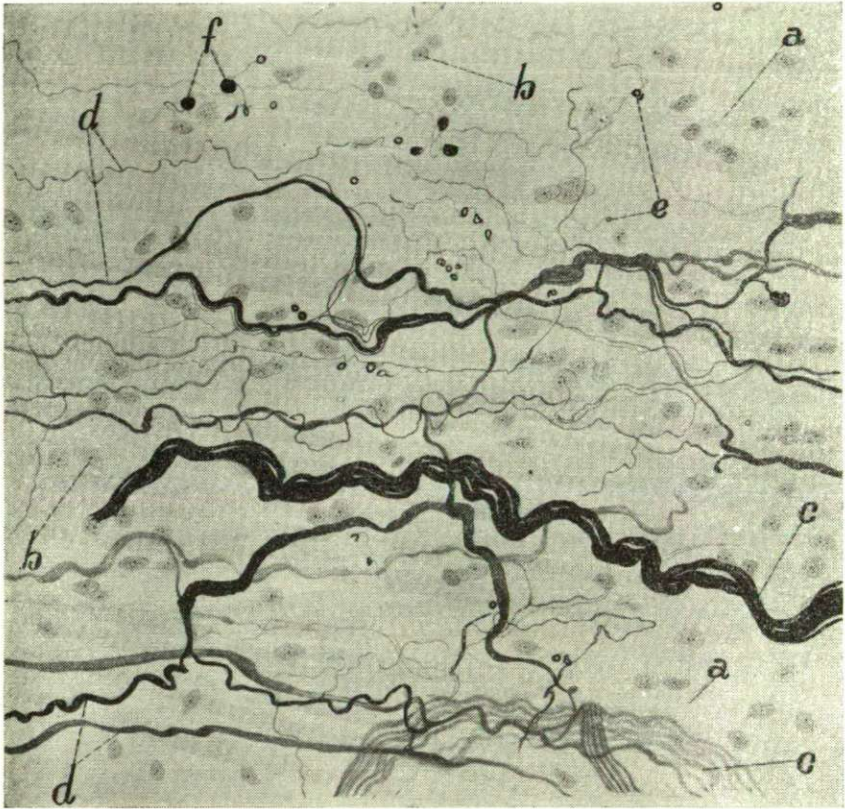


Abb. 5.: *Anas anas*: Innervation des speziellen Klappenmuskels. a) myokardiale Muskelfaser, b) Muskelzellkern, c) Nervenstamm, d) Nervenfasern, e) Endring, f) Endköpfchen. Bielschowsky-Abrahamsches Verfahren. Vergr. 600 x. Photographisch auf 2/3 verkleinert.

In geringerer Zahl und in weniger klarer Form zeigen sich diese Endigungsformen — wie schon erwähnt — auch im Myokardium des Vogelherzens, der Klappenmuskel beweist aber jeden Zweifel ausschliessend, dass die Nervenfasern des Myokardiums in Gestalt von Endringen endigen. Hier kann sich zweifellos der Gedanke erheben, der möglicherweise physiologisch in irgendeiner Form auch zur Geltung kommt, dass diese Muskulatur vielleicht eine andersgeartete ist, als die andere myokardiale Gebiete bildender Muskel-

strecken. Es kann aber zweifellos festgestellt werden, dass zwischen diesem Muskelgewebe und dem gewöhnlichen myokardialen Gewebe morphologisch keinerlei Unterschied besteht. Natürlich könnte hier auch daran gedacht werden, dass vielleicht von einem erregungsleitenden System die Rede ist, jedoch wird dieser Gedanke hinfällig, wenn man überlegt, dass dieser Muskel in Gestalt zweier schmaler Bündel in der am lateralen Rande des rechten atrioventrikulären Ostiums gelegenen muskulösen Klappe, neben dem eigentlichen reizleitenden Bündel, entlangzieht. Vollkommen unwahrscheinlich gemacht wird dieser Gedanke ferner durch die Tatsache, dass — wie hauptsächlich an Schnitten des mit Silbernitrat imprägnierten Herzens deutlich zutage tritt — die reizleitenden Fasern des Vogelherzens gegenüber Silbernitrat und den übrigen Imprägnierungsagenzien eine ganz besondere chemische Affinität bezeugen. Wie später noch betont werden soll, stellen die reizleitenden Fasern dunkle, homogene, mit Nervenfasern spärlich versehene Elemente dar, die sich auch dann, wenn sie nur einzeln irgendwo die gewöhnlichen myokardialen Muskerfaserbündel durchziehen, auf das schärfste von den nur mechanische Aufgaben verrichtenden Muskelfasern unterscheiden. Auf Grund aller dieser Überlegungen haben wir keine Ursache und keinen Anlass, diese Muskulatur als eine von der gewöhnlichen myokardialen Muskulatur abweichende spezielle Einrichtung zu werten und auch nicht dafür, — abgesehen von dem ungewöhnlichen Reichtum — das Spezifikum in der Innervation erblicken zu wollen. Und wenn dem so ist, so muss das, was wir hier in betreff der Endigungen vorfinden, — mit Ausnahme der Dichte — als allgemeingültige Erscheinung für das ganze Myokardium angesehen werden. Die Ursache für die hochgradigen Abweichungen hinsichtlich der Erscheinungsform der Endigungen auf diesem Gebiete muss in der biochemischen Verschiedenheit der Muskelfasern gesucht werden, von der unseres Erachtens die Imprägnation stets abhängig ist.

Endokardium

Das die Vorhöfe und Kammern umhüllende Endokardium ist im allgemeinen dünn und erreicht nur auf dem Gebiete der muskulösen *Valvula dextra* eine auffallende Dicke. Eine geringgradige Verdickung zeigt sich auch an dem vor der *Valvula tricuspidalis* befindlichen Endokardium. Das Endokardium ist in jedem Schnitt an dem rundkernigen dichten Endothelzellen und der überaus reichen Innervation zu erkennen. Unserer Ansicht nach kommt nur ein Teil der Nerven des Endokardiums vom Epikardium her über das Myokardium. Die reiche Innervation des Endokardiums lässt vermuten, dass auch der tiefer gelegene Teil des *Plexus coronarius profundus* und der *Plexus arteriosus* unmittelbar auch an das Endokardium Fasern abgibt. Unter den in dem reichen, dichten Geflechsystem des Endokardiums verlaufenden Nerven finden sich sowohl dünne als auch dicke Fasern. Auffallend eigenartig an der Innervation des Endokardiums und als charakteristisch für das Vogelherz erscheinen uns die einzeln verlaufenden Fasern, die teils dendritisch verzweigen und teils auf langer Strecke verlaufend zwischen den Bindegewebsfasern verschwinden. Diese Nervenfasern sind immer gut daran zu erkennen, dass die Varixen ihnen in dichter Reihenfolge und in regelmässigen Abständen

aufsitzen. Derartige allein verlaufende variköse Nervenfasern gibt es auch im Epikardium, jedoch nur in geringer Zahl, während sie im Endokardium ziemlich häufig sind. Stellenweise findet sich am Ende der Faser ein varixähnliches Endköpfchen. Hier ist in der Beurteilung aber stets Vorsicht geraten, da es sich möglicherweise um einen durchschnittenen Varix handeln kann. Besonders zahlreich sind variköse Fasern im Endokardium der *Valvula dextra*. Das Endokardium der Klappe kann — angesichts seiner physiologischen Rolle — als das empfindlichste Gebiet des Vogelherzens angesehen werden, was ausser anderem auch daraus folgt, dass hier neben den varikösen Fasern auch eigentümliche neurofibrillenartige Endformationen vorkommen (Tafel I., Abb. 4), die zweifelsohne dem sensiblen System des Endokardiums angehören.

Das reizleitende System

Seit PURKINJE (1845) auf die im Subendokardium der Herzkammer bei Schafen nachweisbaren eigenartig geformten Zellen aufmerksam gemacht und HIS (1893) am Herzen der Maus, des Schafes, des Hundes und des Menschen die aus diesen spezialisierten Herzmuskelfasern aufgebauten Bündel herauspräpariert hat, ist der Ursprung, die Verbindungen und die phylogenetische Gestaltung dieses eigenartigen Systems zu einem viel studierten Forschungsgebiete geworden. Das Interesse steigerte sich noch mehr, als TAWARA (1907) an der unteren Grenze des rechten Vorhofes den Ausgangsknoten des His'schen Bündels nachwies und dann KEITH und FLACK (1907) ein ähnliches Gebilde, den Sinusknoten, von der Basis der *Vena cava superior* mitteilte. Nach diesen Ergebnissen haben die Forscher das reizleitende System des Herzens sämtlicher Säugetiere anatomisch untersucht und damit in sehr grossem Masse zur Erkennung seiner Histologie, seiner histologischen Entwicklung und seiner physiologischen Eigentümlichkeiten beigetragen.

Die Erforschung des reizleitenden Systems hat im Falle der niederen Wirbeltiere wegen der Kleinheit der Herzen und der Unmöglichkeit, dieses System herauszupräparieren, grosse Schwierigkeiten bereitet. Aus diesem Grunde ist das Problem der Existenz oder Nicht-Existenz des reizleitenden Systems bei den meisten Tiergruppen unterhalb der Säuger auch heute noch nicht gelöst. Die Angaben bzgl. der Kenntnis seiner histologischen Struktur, seiner Phylogenese und seiner physiologischen Aufgaben sind spärlich, mangelhaft und stark widersprechend. Dies gilt auch für das reizleitende System des Vogelherzens, wo das Vorhandensein eines solchen Systems zwar durch die bisherigen Untersuchungen schon erwiesen ist, sich aber hinsichtlich des Vergleiches mit dem reizleitenden System des Säugerherzens, der Kenntnis seiner Lage und Struktur die verschiedensten Meinungen herausgebildet haben. Die Frage seiner Innervation dagegen ist völlig unberührt geblieben.

Nach den Literaturangaben hat zuerst OBERMEYER (1867) die *Purkinje-Zellen* im Subendokardium des Vogelherzens beschrieben und 40 Jahre später TAWARA das Vorhandensein des aus den spezialisierten Muskelfasern aufgebauten Systems perivaskulär im subendokardialen Gewebe der Taube nachgewiesen. Die Existenz der bei Säugetieren nachweisbaren Knoten ist auf Grund der Literaturangaben bei den Vögeln sehr fraglich. MANGOLD und KATO haben den Sinusknoten im Gebiet der rechten Vorhofwand, nahe der *Vena cava inferior* beim Huhn, sowie bei der Gans und der Ente, und MACKENZIE und YOKOCHI an der *Valvula dextra*, an der Basis des *Sinus coronarii* und des *Foramen Thebesii* gefunden. SHINDO und OHMORI sowie viel später auch DAVIES, beschrieben den Sinusknoten von dem Gebiete unterhalb der *Vena cava superior*, während nach HOLMES nur im Vorhof des Strausses *Purkinje-Fasern* vorkommen, dieselben aber beim Huhne vermisst werden. Auch KEITH, MACKENZIE und KULBS vertreten die Ansicht, dass im Vogelherzen der Sinusknoten nicht auffindbar ist.

Die Ursache für die Verschiedenheit der Meinungen in Bezug auf die Existenz und die topographische Lage des Knotens liegt in den verschiedenartigen Forschungsmethoden begründet. Nach den neueren Ergebnissen ist die Vorstellung BENNINGHOFF's am besten bekannt, nach der bei den Säugern der kraniale Teil des sinoatrialen Ringes sich in einen Sinusknoten verwandelt, während bei den Vögeln der kaudale Ringanteil zum Sinusknoten wird. Die gleiche Meinung übernimmt BODROSSY (16) bei der Auswertung seiner histologischen Untersuchungen und auch von DE MEYER (7) wird die Existenz des Knotens — mit Ausnahme des Huhnes — anerkannt. Die neueren physiologischen Ergebnisse sprechen ebenfalls für das Bestehen des Knotens, trotz alledem finden wir aber in der Literatur keine einzig-entschiedene und jeden Zweifel ausschliessende Feststellung oder Abbildung, welche sich auf einen sicheren Kenntnis der Struktur, Histologie und Innervation des Knotens begründete. Einige Forscher halten ihn für locker gebaut und andere für ein kompaktes Gebilde, und während die einen von seiner reichen Innervation sprechen, behaupten andere gerade das Gegenteil.

Auch betreffs der Lage des atrioventrikulären Knotens divergieren die Meinungen. Während manche ihn an der gleichen Stelle wie bei den Säugetieren vermuten, wird er von anderen an verschiedenen Abschnitten des *Sulcus coronarius* beschrieben und von wieder anderen seine Existenz vollkommen abgelehnt. Unter diesen behauptet STIENSON (1930) dass im Herzen der Taube, des Huhnes und des Fasans keinerlei verdichtetes spezielle Gewebe nachweisbar sei. Einzelne Forscher haben das ganze reizleitende Gewebe als ein embryonales Rudiment aufgefasst. DRENNAN (1927) gibt nach seiner makroskopischen Untersuchung des Straussherzens an, einen atrioventrikulären Knoten nirgends gefunden zu haben. Unter den neueren Untersuchern schreibt DAVIES (1930), dass der atrioventrikuläre Knoten sich in das interventrikuläre Septum hinabsenkt, um dort gabelig zu verzweigen. BENNINGHOFF (5) fand in der muskulösen atrioventrikulären Klappe einen zirkulären reizleitenden Ring vor, welcher Befund auch von BODROSSY bekräftigt wird. DE MEYER (1951) hat jedoch diese Feststellungen widerlegt (7). Als Folge dieser Unstimmigkeiten ist schliesslich auch der dritte Teil des reizleitenden Systems, d. h. Verlauf und Verzweigung des von dem atrioventrikulären Knoten ausgehenden ventrikulären Bündels, problematisch geworden.

In Kenntnis der verschiedenen bestehenden Meinungen werden wir nun im folgenden vor Augen führen, wie wir die Topographie, die Histologie und die Innervation des reizleitenden Systems des Vogelherzens auf Grund unserer eigenen Untersuchungen befunden haben. Das reizleitende System des Vogelherzens stellt ein mittelgrosses Silberimprägnation gut demonstrierbares, speziell strukturiertes System dar, welches in seinem Bau, seiner Lage und seiner grösseren Ausbreitung von dem reizleitenden System des Säugetierherzens abweicht. Es sind aber die im reizleitenden System der Säuger als Zentren zu wertenden Knoten, namentlich der *Keith-Flack'sche* Sinusknoten und der atrioventrikuläre *Aschoff-Tawara-Knoten* — wenn allerdings auch in einer speziellen Form — auch im Falle der Vögel vorhanden und sogar auch die aus dem atrioventrikulären Knoten, wie auch die aus dem Sinusknoten ausstrahlenden reizleitenden Bündel nachweisbar.

Das reizleitende System des Vogelherzens besteht aus reizleitenden Zellen (*Purkinje-Fasern*), welche nach entsprechender Silberimprägnation eine von den myokardialen Fasern stark abweichende Struktur aufweisen. Es handelt sich dabei um grosse eckige, manchmal sehr lange rechteckige Zellen gewöhnlich mit grossen, zentralgelegenen Doppelkernen. Die Fibrilliertheit der Zellen kann mit Hilfe von Silberimprägnationen nicht dargestellt werden. Die Zellen liegen, ohne eine wahrnehmbare Kittsubstanz, aneinandergeschmiegt. Sie lassen nicht so sehr in ihrem Längen-, als in ihrem Breitendurchmesser Abwei-

chungen bei den verschiedenen untersuchten Arten feststellen. Diese Unterschiede scheinen weder mit der Grösse des Herzens, noch mit der Verwandtschaft im Einklang zu stehen und können auch nicht zu dem schnellen Fluge der Tiere in Beziehung gebracht werden. Bei der Beurteilung der bzgl. der Grösse des Herzens und der reizleitenden Zellen der untersuchten Arten aufgestellten Tabelle kann schwerlich eine Erklärung gegeben werden, und dennoch muss die Ursache für diese Abweichungen in der Lebensweise und den oikologischen Einflüssen gesucht werden.

A r t	Grösster Herz-Durchmesser in mm		Durchschnittliche Länge und Breite der reizleitenden Fasern in μ				
	Länge	Breite	Zentrum	Vorhof	Kammer	Klappe	Septum interventriculare
<i>Larus ridibundus</i>	38	18	58/33	80/28	88/26	68/24	92/28
<i>Cygnus cygnus</i>	84	66	114/46	116/44	132/38	114/28	118/32
<i>Anas anas</i>	50	32	86/26	86/24	94/24	88/20	96/24
<i>Anser anser</i>	58	34	90/38	88/36	102/30	82/28	104/30
<i>Bucephala clangula</i>	52	30	62/28	74/30	130/32	96/26	114/28
<i>Rallus aquaticus</i>	22	10	75/22	66/20	78/19	66/17	91/18
<i>Ciconia ciconia</i>	63	44	98/48	112/46	126/40	96/38	120/38
<i>Ardea cinerea</i>	60	46	100/42	116/40	136/29	125/30	120/30
<i>Columba domestica</i>	40	25	76/26	70/20	88/18	68/18	76/26
<i>Gallus domesticus</i> (5—6 Wochen alt)	32	10	80/24	82/20	80/18	62/15	88/18
<i>Gallus domesticus</i>	44	32	86/30	100/28	112/26	100/20	125/28
<i>Meleagris gallopavo</i>	58	37	96/42	90/40	100/36	86/35	100/38
<i>Circus aeruginosus</i> (4—5 Wochen)	30	14	70/26	75/28	100/24	82/20	124/18
<i>Passer domesticus</i>	13	6	58/26	56/24	80/24	60/16	85/24

Ausser den zwischen den verschiedenen Arten beobachteten Abweichungen haben sich Unterschiede auch innerhalb ein und derselben Art bemerk-

bar gemacht. Die Grösse der *Purkinje*-Fasern ist — wie aus der Tabelle ersichtlich — eine verschiedene, je nach dem, ob sie im Vorhof, in der Kammer, oder aber in den atrioventrikulären Bündeln verlaufen. Die reizleitenden Bündel sind stets nur aus einerlei Fasern aufgebaut, dünne und dicke Fasern gleichzeitig kommen in den einzelnen Bündeln niemals vor.

Die aus den reizleitenden Zellen aufgebauten Bündel nehmen von zwei Stellen ihren Ausgang, und zwar von dem am medialen Teil der Basis der *Vena cava superior* gelegenen, ziemlich umfangreichen Sinusknoten und dem eigentümlichen System der muskulösen rechtsseitigen atrioventrikulären Klappe. Die von diesen beiden zentralen Stellen ausgehenden reizleitenden Bündel bilden den dritten Teil des reizleitenden Apparates, das fascikuläre System, welches an den Gebieten des Vorhofes und der Kammer verschieden anmutet.

Sinoatriales System

An der hinteren Oberfläche des Herzens, in den vom gegen die *Vena cava inferior* gerichteten Gebiete der *Vena cava superior dextra* angefertigten Schnitten findet sich unmittelbar unter dem Epikardium an der Myokardiumoberfläche ein mit reizleitenden Fasern reichlich ausgestattetes Gebiet. Die reizleitenden Fasern haben vornehmlich Längsverlauf und liegen auf einem Flecken von 1—2 mm² ziemlich dicht aneinandergeschmiegt (*Taf. II., Abb. 5*). Am dichtesten strukturiert ist das Gewebe des Knotens an demjenigen Teil der Basis der *Vena cava superior*, der sich in unmittelbarer Nähe des bei den Vorhöfen erörterter sinoatrialen Ringes befindet. Von dem Ringe ziehen zahlreiche Nervenstämme zu dem Knoten und zu den von diesem ausgehenden Bündeln (*Tafel II., Abb. 6*). Die reizleitenden Fasern sind auf dem Gebiete des Sinusknotens nicht in einem so wirren Durcheinander angeordnet und auch nicht so reich innerviert wie in dem im folgenden zu schildernden atrioventrikulären Knoten.

Atrioventrikuläres System

Der eigenartige, am stärksten innervierte Teil des reizleitenden Systems des Vogelherzens liegt in der muskulösen atrioventrikulären Klappe. Wenn man die Wand der rechten Kammer neben dem an der vorderen Oberfläche befindlichen *Sulcus longitudinalis* durch einen Schnitt öffnet und das mit der Basis des *Truncus arteriosus* verwachsene rechte Vorhofstück entfernt, so tritt die Höhle des rechten Vorhofes und der rechten Kammer mit der zwischengeschalteten eigentümlichen Klappe hervor (*Abb. 4*). Der breitere Teil der Klappe schliesst sich dem Septum interventrikulare an der inneren Vorhof-Kammer-Grenze der hinteren Herzwand an, während der schmalere vordere Teil an der inneren Vorhof-Kammer-Grenze Platz nimmt und sich an deren Ende in Gestalt eines interessant geformten, sternförmigen, dicken Muskelknotens vorwölbt (*A*). Dieser Knoten ist in Anbetracht seiner Struktur als *Aschoff-Tawara-Knoten* aufzufassen (*Tafel II., Abb. 7*). Den Knoten bilden in verschiedenen Richtungen angeordnete *Purkinje*-Fasern, welche einer reich-

haltigen Nervenversorgung unterstehen. Auf Grund unserer Untersuchungen erachten wir diesen Knoten als das primäre Zentrum des atrioventrikulären Reizleitungssystems. Von diesem nehmen die innerhalb der Klappenlamellen ziehenden Bündel (*a* und *b*) ihren Ausgang. Von diesen, insbesondere von dem oberen (*a*) ziehen eingentümliche Aeste einerseits aufwärts zum Vorhof und andererseits zu dem Klappenmyokardium (*Tafel II., Abb. 8*). Das untere Bündel (*b*) ist etwas dünner und aus ihm treten nur wenige Aeste in die Klappenmuskulatur hinein (*Tafel III., Abb. 11*). Die an der Verzweigung nicht teilnehmenden Bündel (*a* und *b*) ziehen in der Klappensubstanz unter Beibehaltung ihrer ursprünglichen Richtung — später einander etwas näher tretend — weiter, um an derjenigen Stelle, wo bei Säugetieren der atrioventrikuläre Knoten zu liegen pflegt (*B*), reich zu verzweigen. Die Stelle dieser letzten Verzweigung erachten wir für das sekundäre Zentrum des Systems, welches keine ausgesprochene Knotenstruktur aufweist und wesentlich weniger reizleitende Zellen bzw. Bündel enthält als der primäre Knoten (*Tafel III., Abb. 9*). An der Stelle des Zusammentreffens der beiden Bündel in dem sekundären Knoten wird der reizleitende Ring geschlossen. Dieser Ring ist zuerst von BENNINGHOFF ausführlich beschrieben und später in Anlehnung an ihn auch von BODROSSY mitgeteilt worden. DE MEYER stellt das Vorhandensein dieses Ringes in Abrede. Unsere Untersuchungen aber haben gezeigt, dass er bei allen Vögeln deutlich entwickelt ist.

Fascikuläres System

In diese Gruppe zählen wir die aus dem Sinusknoten und den beiden Zentren des atrioventrikulären Systems ausgehenden reizleitenden Bündel — mit Ausnahme der beiden ringbildenden Bündel der muskulösen Klappe —. Hier ist nach unseren Beobachtungen die Lage die folgende.

Vorhofbündel. Vom Sinusknoten gehen 3—5 Bündel aus, welche im Gewebe des Myokardiums verästeln. In fast jedem Vorhofmyokardium-Schnitt der rechten Seite sind einige, gewöhnlich nur aus wenigen Fasern bestehende Bündel dieser Aeste anzutreffen. Wahrscheinlich zieht aus dem Sinusknoten ein Ast auch zum linken Vorhofgebiet hinüber, da in den aus den verschiedensten Regionen des linken Vorhofes gewonnenen Schnitten in den meisten Fällen dünne, aus *Purkinje*-Fasern aufgebaute Bündel deutlich hervortreten. Ein aus dem Sinusknoten stammendes Bündel zieht an der Wand der *Vena cava superior sinistra* entlang und gibt inzwischen Aeste an die umgebenden Myokardiumfasern ab. Die im Vorhof befindlichen reizleitenden Bündel sind stets zu erkennen und von den Bündeln der Kammer zu unterscheiden, da entlang den Vorhofbündeln keine Gefäße verlaufen, während die Bündel der Kammer stets von kleineren oder grösseren Arterien begleitet sind. Als Besonderheit ist hier noch zu erwähnen, dass die die Vorhofbündel bildenden *Purkinje*-Fasern nur selten Doppelkerne haben, während die reizleitenden Bündel der Kammer stets doppelkernig sind. Es muss festgestellt werden, dass wir nicht ein einziges Vorhofbündel nachzuweisen vermochten, welches mit dem atrioventrikulären reizleitenden System in unmittelbarer Verbindung gestanden hätte.

Kammerbündel. Von dem primären und dem sekundären Zentrum des atrioventrikulären Systems gehen mehrere Bündel ab. 2—3 Bündel aus dem primären Zentrum sondern sich deutlich von den zur Klappenlamelle ziehenden Bündeln ab und treten an der Übergangsstelle der Klappe in die Kammerwand (c) in die Wand der rechten Kammer ein. Diese müssen ebenso den Kammerbündeln zugerechnet werden, wie das von dem sekundären Zentrum ausgehende reiche System. Ein Teil der aus dem sekundären Zentrum verzweigenden Bündel verläuft zunächst längs der Arteria coronaria dextra, um dann bei der Verzweigung des Gefässes überall den Weg der Blutgefässe zu verfolgen (*Tafel III., Abb. 12*) und so das Myokardium der Herzkammer reich zu durchweben. Der anderer Teil der Bündel tritt massenhaft im interventrikulären Septum in Erscheinung (*Tafel III., Abb. 10*). Reizleitende Bündel sind meistens auch noch in den aus dünnsten Wandabschnitten angefertigten Schnitten zu erkennen. Die reizleitenden Fasern sind von Blutgefässen, und diese von reichhaltigen Nervengeflechten begleitet.

Die Innervation des reizleitenden Systems

Die weitgehende Abhängigkeit des reizleitenden Apparates vom Nervensystem kommt in den aus Vogelherzen hergestellten Schnitten nicht zum Ausdruck. Besonders gilt dies für den Sinusknoten und die aus diesem auf das Gebiet des rechten Vorhofs ausstrahlenden Bündel. Unter bzw. neben diesen befinden sich stellenweise kleinere oder grössere Nervenstämmen und Nervenfasern, aber die Innervation dieses Bereiches kann keineswegs reich genannt werden, im Gegenteil, sie ist arm, wie der ganze mechanische Arbeit leistende myokardiale Abschnitt des Vorhofes überhaupt. Dieser Befund ist zweifellos überraschend und mutet nach einem Vergleich mit den Verhältnissen bei den Säugetieren ziemlich sonderbar an. Im Sinusknoten der Säuger besteht allerdings auch kein besonderer Nervenreichtum, aber dennoch ist hier die Zahl der nervösen Elemente eine grössere und die Beziehungen zwischen Muskelfasern und Nervenfasern scheinen innigere zu sein. Diese Erscheinung spricht entschieden dafür, dass das Vorhofmyokardium des Vogelherzens hinsichtlich seiner Funktionen wesentlich unabhängiger vom Nervensystem ist als das der Säuger. Die Erklärung hierfür dürfte sein, dass der Knoten bedeutend stärker als bei den Säugetieren ist und auch Zahl und Ausbreitung der reizleitenden Bündel im Vorhof unvergleichlich grösser sind als in den ähnlichen Gebilden der Säugetiere. Besonderes Gewicht kommt hier auch dem Umstand zu, dass bei den Vögeln auch im linken Vorhof reizleitende Fasern, und zwar in ganz beträchtlicher Anzahl, vorkommen. Somit wird verständlich, dass die Koordination zwischen Vorhof- und Kammerrhythmus auch ohne einen unmittelbaren Zusammenhang zwischen dem sinoatrialen und dem atrioventrikulären System gesichert ist. Gesichert wird diese Koordination auch dadurch, dass in dem Vorhofgebiet ganz lange, alleinverlaufende wellige reizleitende Fasern in die aus gewöhnlichen myokardialen Fasern bestehenden Muskelbündel hineingreifen.

Um die Zentren herum befinden sich in der gewöhnlichen Muskulatur, hauptsächlich aber in denjenigen Bündeln, deren Innervation wir weiter oben

besonders beschrieben haben, reichlich Nervenfasern und -endigungen, aber in den Zentren selbst kann von einem Nervenreichtum nicht gesprochen werden. Vergleichen wir diese Knoten mit dem *Aschoff-Tawara-Knoten* oder dem gemeinsamen Ast des *His'schen Bündels* (*Crus commune*) der Säugetiere, so erscheint der Unterschied als ausserordentlich gross. Bei den Säugetieren ist die Zahl der Nervenfasern an den erwähnten Gebieten so gross, dass an den Präparaten sozusagen nichts anderes sichtbar wird als Nervenfasern, die in riesigen Mengen die einzelnen reizleitenden Fasern schleierartig umhüllen. Derartige Bilder werden wir im reizleitenden System des Vogelherzens nirgends gewahr. Etwas anders liegen die Verhältnisse entlang der aus dem als *His'sche Bündel* anzusehenden System abzweigenden kleineren Kammerbündel, deren Habitus diejenigen speziellen Merkmale aufweist, die wir zur Charakterisierung des reizleitenden Systems heranzuziehen pflegen, nämlich die Bindegewebshülle, die eigene Arterie und die auffallend hervortretenden reizleitenden Fasern selbst. In diesen kleineren Bündelsystemen zieht gewöhnlich eine kleinere Arterie, neben und in ihr wird das für die Arterien charakteristische spezielle perivasale und intramurale Geflechsystem deutlich sichtbar (Abb. 6). Diese Systeme stehen, wie an der Zeichnung ersichtlich, auch

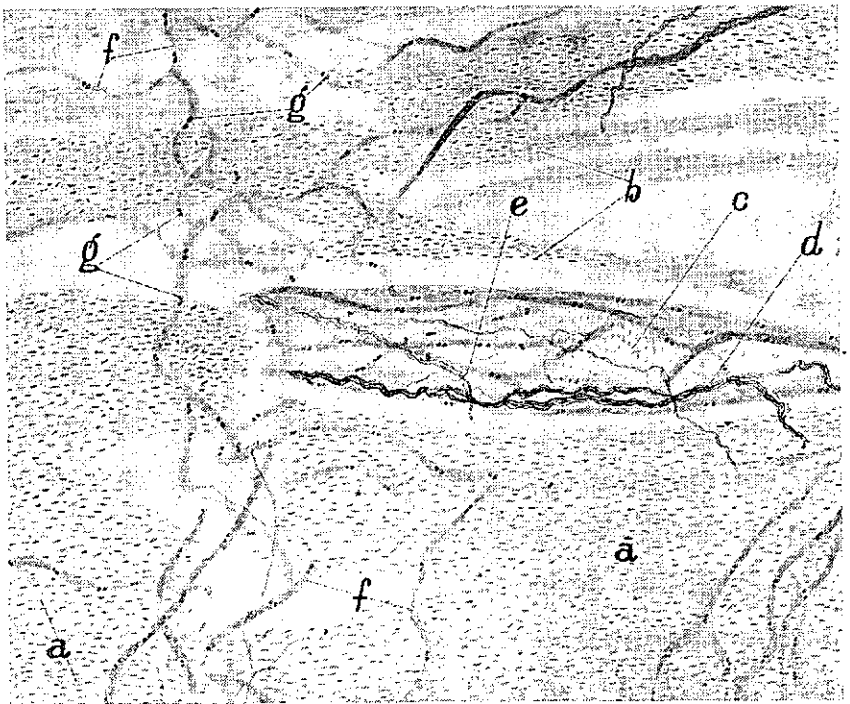


Abb. 6.: *Circus aeruginosus*: Reizleitendes System der Kammer. a) Muskelfaser, b) Muskelfaserkern, c) Arterie, d) Nervenbündel, e) Nervenfaser, f) Reizleitende Faser, g) Kerne reizleitender Fasern. Bielschowsky-Abrahámsches Verfahren. Vergr. 209 x. Photographisch auf die Hälfte verkleinert.

mit den reizleitenden Fasern in Verbindung und werden sogar stellenweise von den Nervenfasern auf eine Art Parallelkontakt verfolgt. An manchen Gebieten bilden sie auch feine Geflechte die aber überaus locker sind. Die Endigungen der einzelnen Nervenfasern werden nur ganz selten sichtbar.

Diskussion

Die Forscher, welche sich mit dem reizleitenden System des Vogelherzens bisher beschäftigt haben, sind in den Besitz der verschiedenartigsten Ergebnisse gelangt. Eine Übereinstimmung besteht im allgemeinen nur darin, dass die reizleitenden Systeme auch im Herzen der Vögel nachweisbar sind und im grossen und ganzen auch darin, dass diejenigen Zentren, die wir aus dem Herzen der Säugetiere kennen, hier — wenn auch nicht in so ausgeprägter Form und Struktur — ebenfalls anzutreffen sind. Es gibt also auch hier einen Sinusknoten, einen *Tawara*-Knoten und Kammerbündel, aber wo diese sich befinden und welche Regionen ihrem Einfluss unterstehen, darüber gehen die Meinungen auseinander. Da die neuesten Angaben über diesen Fragenkomplex sich in dem Werke von DE MEYER (1952) befinden, in dem auch die früher mitgeteilten Ergebnisse eine entsprechende kritische Würdigung finden, glauben wir, dass es genügen wird, wenn wir die unsererseits gemachten Feststellungen den Angaben von DE MEYER vergleichend gegenüberstellen.

DE MEYER hat die Entwicklung und die Struktur des reizleitenden Systems vorwiegend an Embryonen und in Entwicklung begriffenen Tieren untersucht, hat aber auch Herzen ausgewachsener Sperlinge und Hühner mit verschiedenen histologischen Methoden studiert und auch über die Nervenverbindungen näheres in Erfahrung zu bringen gesucht. Dabei gelangte er zu folgenden Feststellungen: Das reizleitende System besteht im embryonalen Alter aus vier Portionen, einer nodularen, einer nodulofascikulären und zwei diffusen. In die erste Kategorie gehören die nodulofascikulären Formationen der Sinusgegend und die nodulofascikulären Formationen des aurikuloventrikulären Gebietes. In die zweite, d. h. diffuse Gruppe zählt er das endokardiale diffuse Vorhof- und Kammersystem, sowie das perivaskuläre System. Mit Bezug auf diese Feststellungen ist folgendes zu bemerken. Der Sinusknoten ist in der Tat in der Basis der *Vena cava superior* vorhanden. Wir haben ihn auch im Falle des Huhnes, wo ihn DE MEYER in Abrede stellt, in entwickelter Form vorgefunden. Nach DE MEYER stellt der fascikulär gebaute aurikuloventrikuläre Knoten das zweite reizerregende Zentrum dar. Er liegt an der Vorhof-Kammer-Grenze am Anfang des interventrikulären Septums. DE MEYER hält ihn nicht für ein Homologon des *Aschoff-Tawara*-Knotens. Im Sinne unserer Untersuchungen ist das dem *Aschoff-Tawara*-Knoten der Säugetiere entsprechende reizbildende Zentrum geteilt und besteht aus zwei Abschnitten, von denen der primäre zur Gänze, und der sekundäre zu einem kleineren Teil in der rechtsseitigen atrioventrikulären Klappe Platz nimmt. Von den beiden Zentren hat das erste — wie auch bei den Säugern — massivere Struktur, während das zweite fascikulären Baues-

ist. Die beiden atrioventrikulären Zentren sind durch zwei aus reizleitenden Fasern bestehende Bündel miteinander verbunden. Diese Bündel führen zu dem von DE MEYER atrioventrikulärer Nodus genannten Zentrum, welches nach unserer Meinung den gemeinsamen Schenkel der Kammerbündel darstellt, von dem die in der Scheidewand der Kammer verlaufenden reizleitenden Bündel ausgehen. DE MEYER vereint gegenüber DAVIES und BENNINGHOFF das Vorhandsein des in den Klappen gelegenen atrioventrikulären reizleitenden Ringes und behauptet, einen solchen weder bei Embryonen, noch bei ausgewachsenen Vögeln gefunden zu haben. Wir nehmen dagegen für die Richtigkeit der von DAVIES und BENNINGHOFF gemachten Beobachtung Stellung, da wir an unseren imprägnierten Präparaten fanden, dass der reizleitende Ring bei sämtlichen untersuchten Vögeln in vollendeter Form auffindbar und in der muskulösen atrioventrikulären Klappe gelegen ist.

Neben dem nodulären System unterscheidet DE MEYER ein endokardiales, perivaskuläres, fascikulär-diffuses reizleitendes Vorhof- und Kammersystem. Unseres Erachtens handelt es sich bei diesen in der Tat vorhandenen Systemen, die bei Anwendung unseres Verfahrens ausgezeichnet imprägniert werden können, nur scheinbar um diffuse Gebilde, da sie entweder mittels kleinerer Bündel oder einer manchmal sehr weit führenden Einzelfaser mit dem nodularen System in Verbindung stehen. Ein Zusammenhang zwischen den Zentren der Sinusgegend und dem auf dem Gebiete der atrioventrikulären Klappe lässt sich in den Schnitten sehr schwer nachweisen, weshalb es schwierig ist, hierfür endgültig Stellung zu nehmen. Aus der hohen Zahl der stellenweise überaus langen, manchmal wellig verlaufenden, paarweise oder allein ziehenden reizleitenden Fasern aber, welche das Myokardium und Endokardium der gesamten Herzwand durchschreiten, kann wohl darauf geschlossen werden, dass im Vogelherzen die beiden reizleitenden Zentren miteinander in Verbindung stehen können und dass diese Verbindung eine äusserst innige und vielfältige sein kann. Übrigens ist die Anwesenheit der auf langer Strecke verlaufenden dünnen Bündel und einiger Fasern die Ursache dafür, dass wir das diffuse System DE MEYERS als mit den Zentren in Beziehung stehend betrachten.

Aus diesen Feststellungen folgt natürlich auch, dass alle diese Erscheinungen in Zusammenhang mit der fliegenden Lebensweise stehen können. Möglicherweise bringt gerade diese Lebensweise es mit sich, dass bei den Vögeln in der Aufrechterhaltung des Herzrhythmus und in den ganzen hochkomplizierten Leistungen des Herzens dem Reizleitungssystem eine weit grössere Rolle zukommt als dem Nervensystem. Zu dieser Vermutung berechtigt übrigens auch der Umstand, dass die im Herzen der Vögel nachweisbaren Interorezeptoren ausschliesslich im Endokardium vorkommen und auch hier nur in so geringer Zahl, dass eine Interorezeption im Leben des Herzens nur in sehr geringem Masse in Frage kommen kann. Hierauf deutet aber auch die allgemeine Innervation des reizleitenden Systems hin, welche sich — im Vergleich zu dem der Säugetiere — als überaus ärmlich erweist.

Zusammenfassung

Auf Grund unserer Untersuchungen an den Herzen von verschiedenen Arten angehörenden Vögeln mit dem *Bielschowsky-Abraham'schen* Verfahren haben wir folgendes feststellen können.

1. Die Herzwand der Vögel erhält ihre Nerven teils aus dem im *Sulcus coronarius* verlaufenden Geflecht (*Plexus coronarius*) und teils aus dem an der Basis des *Truncus arteriosus* befindlichen Geflecht (*Plexus arteriosus*). Die Geflechte sind verhältnismässig reich mit Ganglien versehen.

2. Die Ganglien sind gewöhnlich nicht gross und kommen in grösserer Menge nur am hinteren oberflächlichen Abschnitt des *Sulcus coronarius* und an der Basis des *Truncus arteriosus* vor und zwar nahe der Adventitia der Gefässe bzw. in der muldenförmigen Vertiefung zwischen den Vorhöfen und im *Truncus arteriosus*. Den Hauptanteil der Ganglien machen multipolare Nervenzellen aus, die vorwiegend dem Dogiel II-Typ angehören. In den Ganglien werden manchmal in Gestalt kleiner Endköpfchen die Endigungen der präganglionären Fasern sichtbar.

3. Im Epikardium breitet sich ein grösseres lockeres Nervengeflecht aus; die aus dem Geflecht abzweigenden Endfasern stehen in inniger Verbindung mit den Bindegewebsfasern. Ein beträchtlicher Teil der Fasern des Geflechtes tritt in das Myokardium hinüber. Besondere sensorische Endorgane wurden auf dem Gebiete des Epikardiums nicht gesichtet.

4. Die Fasern des myokardialen Geflechtes kommen teils aus dem Epikardium, teils aus den tiefer gelegenen Teilen des *Plexus coronarius* und des *Plexus arteriosus*. Die Muskelfasern des Myokardiums sind im allgemeinen arm an Nerven zu nennen. Reich innerviert ist der an der Basis der *Vena cava superior* gelegene myokardiale Ring sowie die beiderseits der oberen reizleitenden Bündel der *Valvula dextra* ziehenden Muskelbündel. Für die letzteren ist ausser der überaus reichen Nervenversorgung auch charakteristisch, dass die Endigungen der Nervenfasern in Gestalt typischer Endringe äusserst scharf hervortreten. An anderen Gebieten des Myokardiums sind die Endringe selten, wir erachten aber dennoch für die Enden der myokardialen Nervenfasern die freien Endigungen.

5. Im Endokardium breitet sich ein reiches Nervengeflecht aus, dessen Fasern teilweise dem myokardialen Geflecht und teilweise unmittelbar dem tiefer liegenden Abschnitt des *Plexus coronarius* und des *Plexus arteriosus* entstammen. Im Bindegewebe wird man reichlich alleinziehender, stark variköser Fasern ansichtig, von denen einige in neurofibrillären Endlamellen enden. Letztere halten wir für spezielle sensible neurofibrilläre Endlamellen des Endokardiums.

6. Das reizleitende System besteht aus Zentren und aus von diesen ausgehenden Bündeln. Das eine Zentrum ist der nahe der Basis der *Vena cava superior* gelegene, kompakt gebaute Sinusknoten. Das zweite Zentrum entfällt zum grösseren Teil auf das Gebiet der *Valvula dextra*. Teile des letzteren sind das aus dichtgefügt Purkinje'schen Fasern aufgebaute, subendothelial gelegene primäre und das auf das interventrikuläre Septum stossende, bündelartig strukturierte sekundäre Zentrum. Die beiden Zentren stehen durch zwei reizleitende Bündel miteinander in Verbindung, so gemeinsam einen reizleitenden Ring formend. Von den Zentren strahlen Bündel aus, unter denen das in das interventrikuläre Septum vertiefte das entwickeltere ist und zahlreiche kleinere Bündel in das Septum und in die Kammerwand entsendet.

7. Die Innervation des reizleitenden Systems haben wir als relativ ärmlich befunden. Die meisten Nervenfasern sind in dem auf das Gebiet der muskulösen Klappe entfallenden primären (*Tawara*-) Zentrum enthalten. Verhältnismässig reichlich verlaufen Nerven entlang der in der Wand der Kammer ziehenden kleineren reizleitenden Bündel. Die Nervenfasern begleiten gewöhnlich die reizleitenden Muskelfasern auf längerer Strecke. Endigungen werden nur ganz vereinzelt gesichtet.

8. DE MEYER hat im Vogelherzen ein sekundäres reizleitendes Zentrum nicht feststellen können. Wir haben in allen untersuchten Vogelherzen in der muskulösen Klappe zwei reizleitende Zentren vorgefunden. Diese Zentren stellen unseres Erachtens ein Analoges des *Aschoff-Tawara*-Knotens der Säugetiere dar.

9. DE MEYER erblickt in dem reizleitenden System der Vögel ein diffuses Gebilde. Wir dagegen halten dieses System, welches sich nach unseren Untersuchungen auch auf den linken Vorhof erstreckt, für einheitlich gebaut.

Schrifttum

- (1) *Abrahám, A.*: Mat. és Term. Tud. Értesítő **56**, 320–343 (1937).
- (2) *Abrahám, A.*: Magyar Biol. Kutatóint. munkái **10**, 468–469 (1938).
- (3) *Abrahám, A.*: Annales Biol. Univ. Hung. **1**, 325–340 (1952).
- (4) *Benninghoff, A.*: (1933) Herz in Bolk, L.: Handbuch der vergleich. Anatomie der Wirbeltiere, Berlin, Wien.
- (5) *Benninghoff, A.*: (1930) Handbuch der mikr. Anat. des Menschen. Bd. 6, Blutgefäß- u. Lymphgefäßapparat, Berlin.
- (6) *Bodrossy, L.*: Közlm. az élet és kórtan köréből **29**, 281–288 (1941).
- (7) *De Meyer, R.*: Archives de Biologie **63**, 455–514 (1952).
- (8) *Ellenberger, W. und H., Baum.*: (1926) Handbuch der vergleich. Anat. der Haustiere, Berlin.
- (9) *Gadow, H.*: (1891) Bronn's Klassen u. Ordnungen des Tierreiches, Bd. 6, Abt. 4, Vögel, Leipzig.
- (10) *Krause, R.*: (1922) Mikr. Anat. der Wirbeltiere, Bd. 2, Berlin–Leipzig.
- (11) *Kondratjew, N. S.*: Zschrift für Anat. u. Entwicklungsgeschichte **79**, 753–761 (1926).
- (12) *Marcus, H.*: Anat. Anz. **59**, 145–148 (1925).
- (13) *Ssinelnikow, R.*: Zschrift. f. Anat. u. Entwicklungsgeschichte **86**, 540–563 (1928).
- (14) *Ssinelnikow, R.*: *Ebenda*, 563–578 (1928).

Tafelabbildungen

Tafel I.

1. *Circus aeruginosus*: Herzganglion aus dem *Plexus arteriosus*.
2. *Bucephala clangula*: Innervation des Epikardiums.
3. *Anas anas*: Innervation des speziellen Klappenmuskels.
4. *Gallus domesticus*: Nervenendigung im Endokardium.

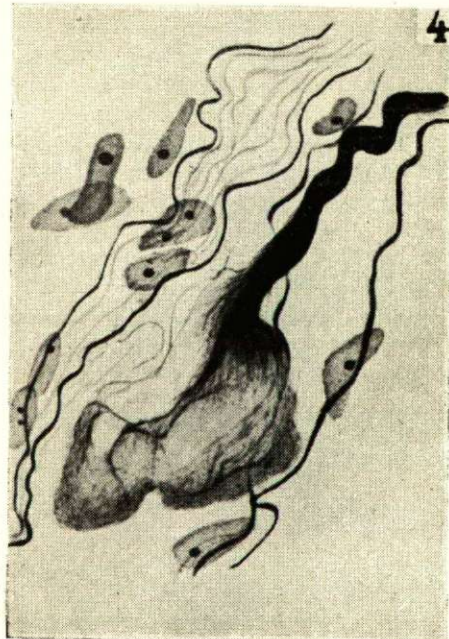
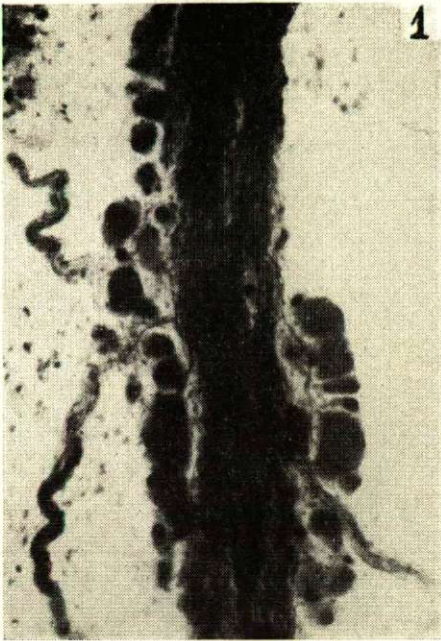
Tafel II.

5. *Cygnus cygnus*: Sinusknoten im rechten Vorhof.
6. *Cygnus cygnus*: Vom Sinusknoten ausgehendes Vorhofbündel.
7. *Larus ridibundus*: I. Zentrum des atrioventrikulären reizleitenden Systems.
8. *Anas anas*: Das die atrioventrikulären reizleitenden Zentren verbindende, obere reizleitende Bündel mit seinen eigentümlichen Verzweigungen.

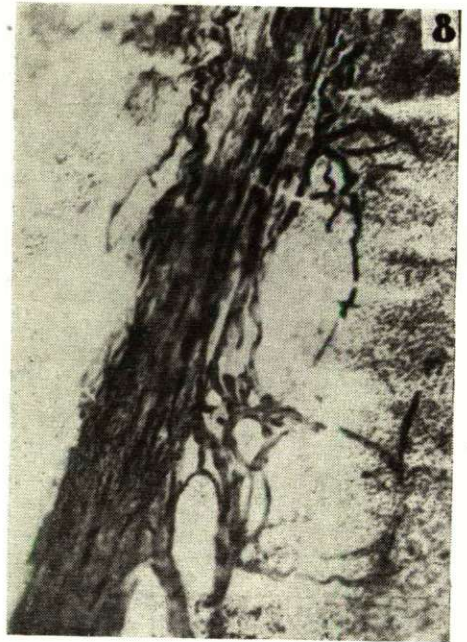
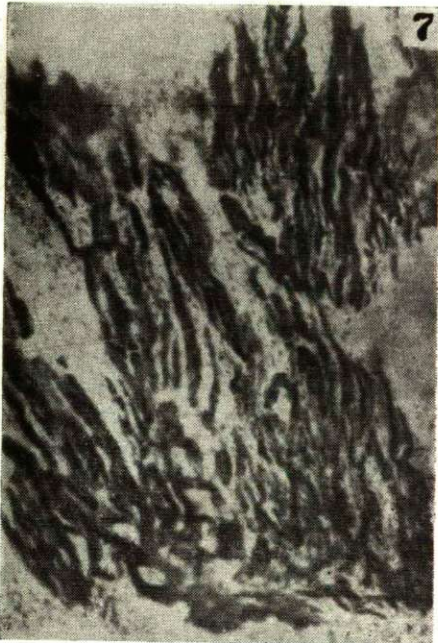
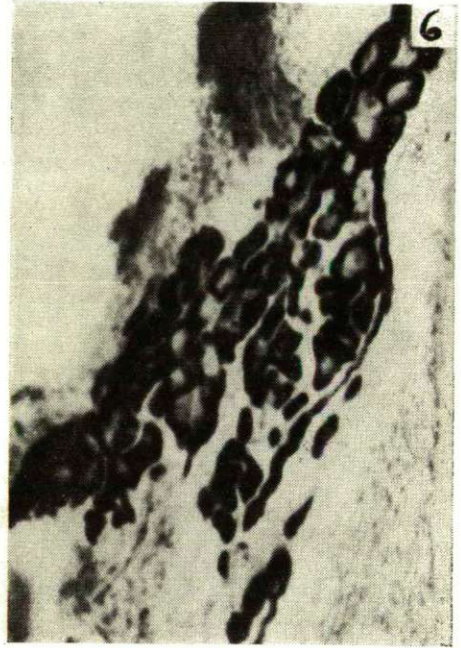
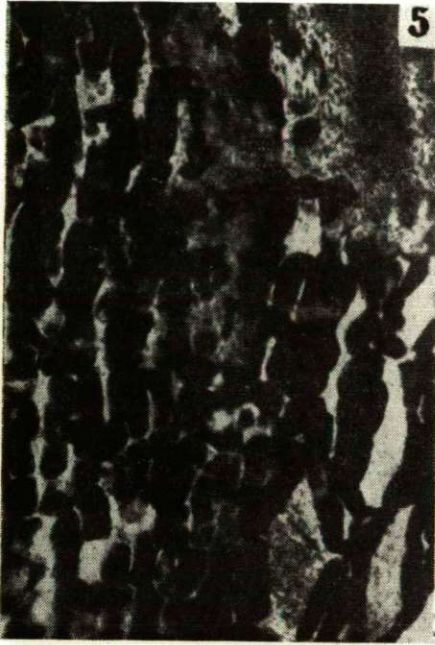
Tafel III.

9. *Ciconia ciconia*: II. Zentrum des atrioventrikulären reizleitenden Systems.
10. *Passer domesticus*: Im interventrikulären Septum ziehende reizleitende Fasern.
11. *Anas anas*: Im Myokardium der muskulösen Klappe verlaufende reizleitende Fasern.
12. *Circus aeruginosus*: Im Myokardium der rechten Herzkammer ziehendes perivasales reizleitendes System.

Tafel I.



Tafel II.



Tafel III.

