

N<sup>o</sup> 33. **H. Mislin und R. Krause** (Techn. Assist.). — Die Schrittmachereigenschaften des Herzschlauchs von *Ciona intestinalis* L. und ihre Beziehung zur Reversion des Herzschlags.<sup>1</sup> (Mit 8 Textabbildungen und 4 Tabellen).

Universität Mainz und Institut de Biologie Marine Arcachon.

#### EINLEITUNG

Das Phänomen der Schlagumkehr des Herzens wurde von Marcello MALPIGHI um 1660 beim Dorsalgefäss der Seidenraupe entdeckt. Bei *Ciona intestinalis* L. haben es KUHN und VAN HASSELT 1821 erstmals beschrieben. Seither ist das Phänomen der Reversion des Herzschlags bei zahlreichen Embryonalherzen von Wirbellosen und Wirbeltieren, aktiv pulsierenden Blutgefässen und diversen Insektenherzen gefunden worden. Über 50 Arbeiten befassen sich mit diesem Spezialproblem der Tunikaten-Herzphysiologie, ohne eine Aufklärung des Mechanismus der Schlagumkehr finden zu können. Die Behauptung v. BUDDENBROCKS, es sei „sichergestellt, dass die Umkehr auf einem Rivalisieren der beiden Herzhälften beruht“ hat sich in Lehre und Forschung festgesetzt. Erst in neuerer Zeit ist das Problem durch die Kontroverse von HAYWOOD, MOON und MILLAR und durch die grosse Zusammenfassung von B. J. KRIJGSMAN (1956) wieder aktualisiert worden. Vor allem ergab sich, dass mehrere strukturelle und funktionelle Grundlagen der Tunikaten-Herzorganisation noch ungenügend bearbeitet waren: 1. Das kontraktile System des Herzschlauchs war cytologisch nur oberflächlich beschrieben worden. 2. Das Schrittmachersystem war in seiner diffusen Natur ungenügend charakterisiert und noch nicht lokalisiert worden. 3. Eine extracardiale Regulation blieb zweifelhaft. 4. Aktionspotentiale wurden ungenügend abgeleitet. In einer vor kurzem erschienenen vorläufigen Mitteilung (MISLIN 1964) konnten wir zu den hier erwähnten Punkten 2 und 4 neue experimentelle Befunde vorlegen.

<sup>1</sup> Durchgeführt mit Hilfe eines Forschungskredites der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

## STRUKTURELLES

Der kontraktile Apparat des Tunikatenherzens besteht, wie W. SCHULZE (1964) soeben für *Ciona intestinalis* L. mit elektronenmikroskopischen Aufnahmen zeigen konnte, aus einschichtigen, echten Epithelmuskelzellen. Die Myofibrillen sind auf das obere Zelldrittel beschränkt und enthalten locker liegende Myofilamente von einfacher Querstreifung. Die Aufklärung der Ultrastruktur der Wandung des Herzschlauchs von *Ciona* erweist eine singuläre Struktur und zeigt somit keine Ähnlichkeit mit anderen Chordaten bzw. Vertebratenherzen.

## FUNKTIONELLE FAKTOREN

Wie früher bereits BACQ und neuerdings KRIJGSMAN mit pharmakologischen Methoden wahrscheinlich gemacht haben, fehlt *Ciona* eine extracardiale Regulation vom Typ cholinерger oder adrenerger Nerven (1964). Die Existenz einer Innervation der Wandung des Herzschlauchs konnte auch histologisch nicht festgestellt werden. Die Lokalisation des Schrittmachers, die bis jetzt nicht befriedigend gelungen ist, dürfte mit Mikroelektroden in den einzelnen Epithelmuskelzellen möglich sein, da als sicher anzunehmen ist, dass die Herzautomatie eine Epithelial-Myogene ist.

## NEUE FRAGESTELLUNG

Nachdem wir vor kurzem zeigen konnten, dass die diffuse Automatie des Herzschlauchs von *Ciona intestinalis* L. homogen-ubiquitär ist und die Hauptursache der Reversion des Herzschlags nicht in der alternierenden Dominanz der „Endzentren“ zu sehen ist, sollte die elektrische Aktivität des Herzschlauchs im Zusammenhang mit der Schlagumkehr untersucht werden. Dies führte zum Nachweis einer der Umkehr vorausgehenden spontanen Extrasystolie und zur Auffassung, dass die periodischen Reversionen des Herzschlags der Tunikaten nur als Leistung des gesamten Schrittmachersystems zu verstehen sind.

## METHODIK

Die Untersuchungen wurden fast ausschliesslich am Herzschauch von *Ciona intestinalis* L. innerhalb des Pericards ausgeführt. Nach Fensterung des Mantels und des Hautmuskelschlauchs gelingt es leicht, den Pericard-Herzkomplex aus dem Körperinnern hervortreten zu lassen, so dass er zu seinem grösseren Teil im Meerwasser flottiert und im durchfallenden Licht langfristig untersucht werden kann. Wird der Organkomplex vom Kreislaufzusammenhang abgetrennt und vollständig isoliert, so zeigt der Herzschauch über viele Stunden hinweg sehr regelmässige Aktivität. Die Ableitung der Aktionspotentiale erfolgte wie bei unsern bisherigen Blutgefässuntersuchungen mittels Platin-Aspirationselektroden vom Mikromanipulator aus. Die Elektrodenhalterung aus Plexiglas enthält den 100  $\mu$  starken Pt-Draht der über einen Cu-Draht mit dem Steckkontakt verbunden ist. Flexible, abgeschirmte Leitkabel verbinden die differente Platin- und die indifferente Graphit-Elektrode zum Registriergerät. Der aus der Plexiglasspitze ca. 30 mm vorragende Pt. Draht wird mit einer fein ausgezogenen Glaskapillare überzogen. Die endgültige Elektroden spitze sitzt in einem sehr kurzen Schlauchverbindungsstück aus PVC-Material, welches an der Plexiglasspitze mit Allergit abgedichtet wird. Der innere Kapillardurchmesser beträgt 50—70  $\mu$ , so dass der Pt-Draht relativ nahe an die Elektroden spitze vorgeschoben werden kann. Der seitliche Ansaugstutzen des Elektrodenkörpers steht nur mit dem Lumen der Glaskapillare in Verbindung. Mit Hilfe der Wasserstrahlpumpe wird ein Gewebepropf aus Pericard und Herzschauch in die Elektroden spitze gerade dicht sitzend eingesaugt. Das Vakuum wird mittels spezieller Schlauchklemmen sicher gehalten. Es ist selbsterklärend, dass für einwandfreie Potentialableitungen nur besonders gut abgedichtete Aspirationselektroden verwendet werden können. Die Registrierung der Aktionsströme erfolgt mit einem Elektroencephalographen (Schwarzer) mit RC- und Gleichstromverstärkern bei Direktschreibung. Bei der Registrierung mit RC-Verstärkern liegt die Wahl der Zeitkonstanten im Bereich von 0,1—0,5 sec, was, wie die Erfahrung zeigt, für die Potentialformen bedeutungslos ist. Die häufigsten Registrierungen lagen bei 0,1 sec und 70 Hz. Zur Funktionsanalyse der aktiven Kontraktionswelle und der Reversion des Herzschlags wurde das Elektrogramm synchron mit dem Myogramm aufgenommen. Dabei wurde streng darauf geachtet, dass beide Messwerte von ein und derselben Ansaugstelle stammten. Diese Stelle wurde über ein Objektiv und ein Prisma mit rechtwinklig abgelenktem Strahlengang auf ein Selen-Photoelement projiziert. Die Kontraktionsbewegungen ergeben Schwankungen der Belichtungsintensität, bzw. des photoelektrischen Stroms, welche direkt dem Registriergerät zugeleitet werden. Für die Aufzeichnung des Myogramms wurde regelmässig eine Zeitkonstante von 1,0 sec bei 70 Hz gewählt.

## VERSUCHSRESULTATE

Lokalisation des Schrittmachersystems: (Durchschneidungs- und Ligaturexperimente) Zunächst bestätigten wir den klassischen Versuch von J. LOEB (1899) wonach jede Herzhälfte eines in der Mitte durchschnittenen *Ciona*-Herzens vom Herzende zur Mitte hin schlägt. Nur müssen wir feststellen, dass die Schlagrichtung nicht dauernd festgelegt ist. Wird zuerst eine Ligatur in der Herzmitte angelegt, an einem Herzschlauch der zuvor vom hypobranchialen Ende zum visceralen Ende pulsierte, so blieb die Schlagrichtung für die hypobranchiale Herzhälfte unverändert, während die viscerele Hälfte Reversion zeigte und nach der Mitte hin pulsierte. Wurde jetzt an der Ligaturstelle durchschnitten, so konnte die viscerele Herzhälfte erneut Schlagumkehr zeigen und nun von der Mitte (Schnittstelle) nach dem visceralen Ende hin pulsieren. Häufig fanden wir nach Abschneiden der natürlichen Herzenden am restlichen Herzpräparat Beibehaltung der ursprünglichen Richtung der Kontraktionswelle. Die spontanen Erregungswellen können an den verschiedensten Stellen des Herzschlauches gebildet werden. Nicht selten laufen Kontraktionswellen von der Herzmitte aus nach beiden Enden. Bemerkenswert ist es auch, dass die Pulsfrequenz am ganzen isolierten Herzschlauch spontan zu- oder abnehmen kann, ohne dass äussere Reize einwirken müssen. Fragmente eines Herzschlauches können dieselbe Herzfrequenz wie der intakte Herzschlauch zeigen. Nicht selten erhielten wir bei einem ausgeschnittenen Stück aus der mittleren Herzregion die maximale Pulsfrequenz. Das kleinste Herzfragment mit aktivem Puls betrug 0,1 auf 0,2 mm.

Aus diesen Befunden ergibt sich, dass der Schrittmacher an sehr verschiedenen Orten des Herzschlauches etabliert werden kann und dass jedenfalls nicht die Herzenden als obligatorisch führende Schrittmacher aufgefasst werden dürfen. Das Faktum, dass meistens die natürlichen oder aber auch künstlichen Herzenden leicht zu Erregungsbildungszentren werden und dann Schrittmacher-Dominanz zeigen, berechtigt keinesfalls zur Annahme einer grundsätzlichen funktionellen Differenzierung. Unsere bisherigen Experimente lassen vielmehr die diffuse Automatie als ubiquitär und über den ganzen Herzschlauch hinweg homogen verteilt erscheinen.

Die Vorstellung einer basalen Automatie, bestehend aus vielen gleichwertigen potentiellen Schrittmachern ohne Automatiegradient und ohne stärkere und kontrollierende Endzentren, entspricht einer Vielzahl gleichwertiger Erregungsbildner, die in den Epithelmuskelzellen lokalisiert sind. Endgültiges über dieses komplexe, doch einheitlich tätige Schrittmachersystem werden erst Untersuchungen mit intrazellulären Mikroelektroden bringen können.

### SCHLAGUMKEHR

Die photoelektrische Registrierung der Herzkontraktionen gleichzeitig an diversen Stellen des Herzschlauches erlaubte erst-

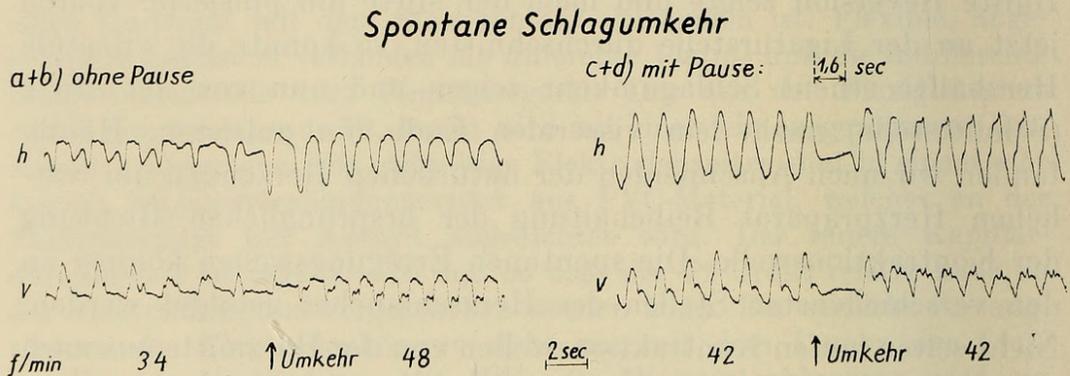


ABB. 1.

mals die Kontrolle der Schlagumkehr in ihren Beziehungen zur Pulsfrequenz und zur Herzpause. Es ergibt sich hierbei, dass die Pausen für das Phänomen der Reversion nicht obligatorisch sind (Abb. 1). Wir finden auch öfters Pausen ohne Schlagumkehr und auffallend kurzfristige Schlagumkehr von der Dauer nur einer einzigen peristaltischen Kontraktionswelle. Bei isolierten Herzen ist in der Regel die Tendenz zur spontanen Schlagumkehr seltener. Tabelle 1 orientiert über die Verhältnisse bei Spontanität und bei Anwendung künstlicher Reize (Temperaturreize und elektrische Reize).

### ERREGBARKEIT UND EKG

Die Untersuchung der elektrischen Aktivität mit Hilfe der Aspirationselektroden erfolgte in der Regel gleichzeitig von drei Herzstellen aus (Abb. 2). Wir finden Aktionspotentiale von sehr verschiedener Form (Abb. 3) deren genaue Beurteilung aber eine

detailliertere Kenntnis des strukturellen Aufbaus der Herzwand von *Ciona* voraussetzt, vor allem auch Erfahrungen über den Erregungsbeginn, bzw. die Unterschiede in den verschiedenen Epithelmuskelzellen und die Art der Erregungsleitung in den verschiedenen erregten Einzelzellen. Es fällt auf, dass wir bei relativ grösserem Ansaugpropf zuweilen nur Einzel-Spikes ableiten, während bei relativ kleinen Propf, Doppel-Spikes nicht weniger häufig sind. Der Vergleich ein und desselben Aktionspotentials wechselstromverstärkt und gleichstromverstärkt (Abb. 4) zeigt sehr einfache Potentialverhältnisse, wie wir sie früher schon bei aktiv pulsierenden Blutgefäßen gefunden haben. Die Amplituden liegen zwischen 15 und 270  $\mu$ V. Zu den EKG-Untersuchungen an der Ascidie *Perophora orientalis*, von A. Ebara (1957) werden wir in einer nachfolgenden Arbeit Stellung nehmen.

TAB. 1.

*Schlagumkehr und Pulsfrequenz in Beziehung zur Pause.*

Schlagumkehr (S. U.)	Frequenz vor S. U. (f/min.)	Pause (sec)	Frequenz nach S. U. (f/min)
Spontan	42	1,6	40
Spontan	46	1,4	42
Spontan	46	1,2	34
Spontan	24	2,2	36
Nach Kälte	32	4,2	34
Nach Kälte	36	2,0	40
Während 3 V	56	2,2	54
Nach 6 V =	44	3,0	24
Spontan	34	ohne Pause	46
Spontan	42	» »	42
Spontan	42	» »	34
Spontan	44	» »	38
Nach Kälte	42	» »	42
Nach Wärme	36	» »	36
Nach 3 V	56	» »	58
Während 3 V =	50	» »	52

*Ciona intestinalis* L. 25° C.

## ELEKTRISCHE AKTIVITÄT UND SCHLAGUMKEHR

Wie wir vor kurzem gezeigt haben, treten unmittelbar vor der Reversion des Herzschlags spontane Extrasystolen auf, die, wenn

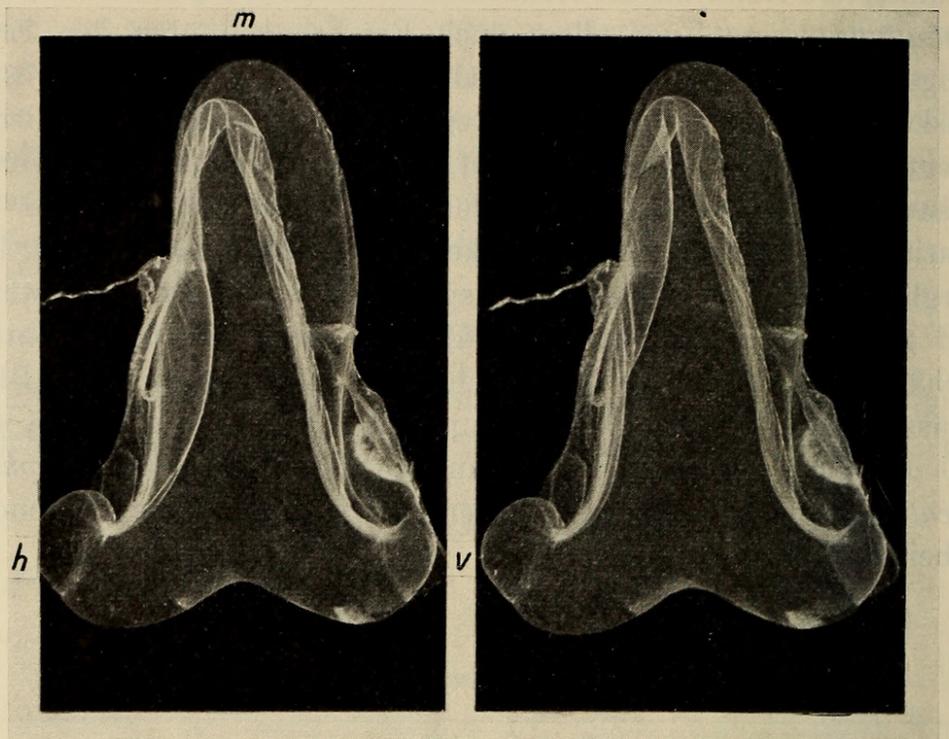


ABB. 2.

*Aktionsstrom-Formen*

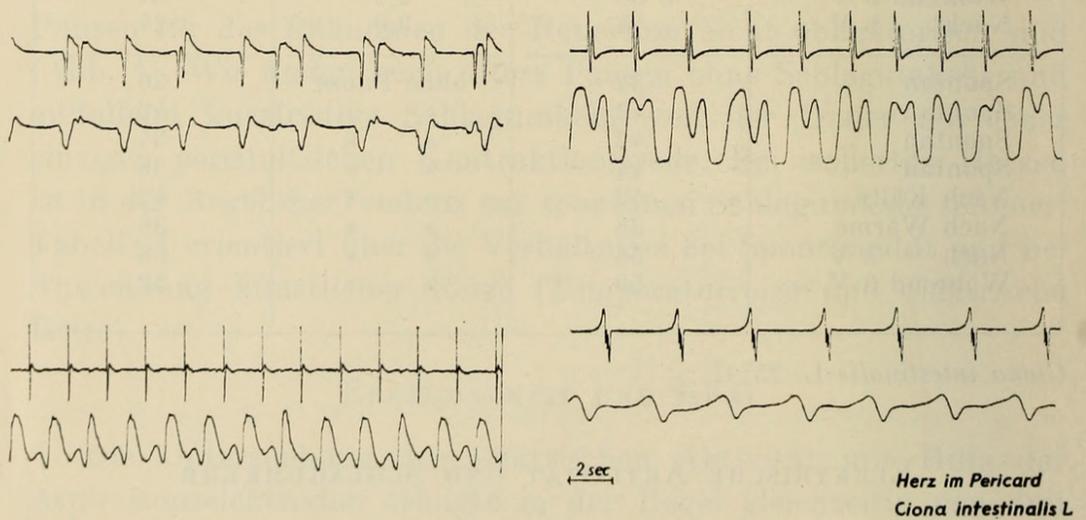
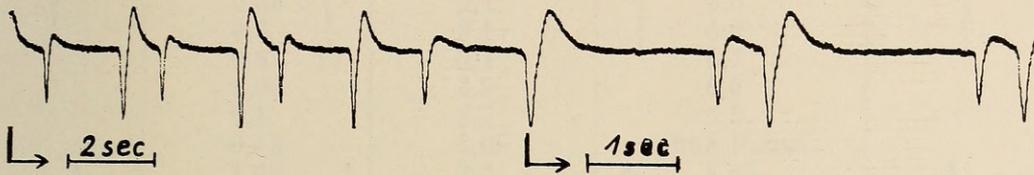


ABB. 3.

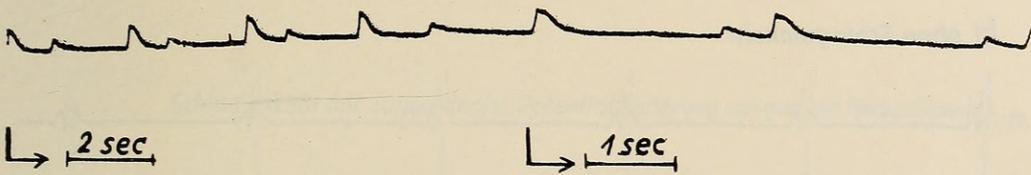
sie als echte Umkehrsystolen manifest werden, zu einer Potentialverstärkung an den Herzenden führen (Abb. 5). Die Extrasystolie ist, wenn sie in Relation mit der Schlagumkehr auftritt, besonders für die mittlere Herzregion typisch. Damit die Reversion zustande kommen kann, scheint die spontane Aktivierung des zentralen

### *Herz Ciona intestinalis · EKG*

#### a) Wechselstrom verstärkt



#### b) Gleichstrom verstärkt



● Herz im Pericard  
Ciona intestinalis L

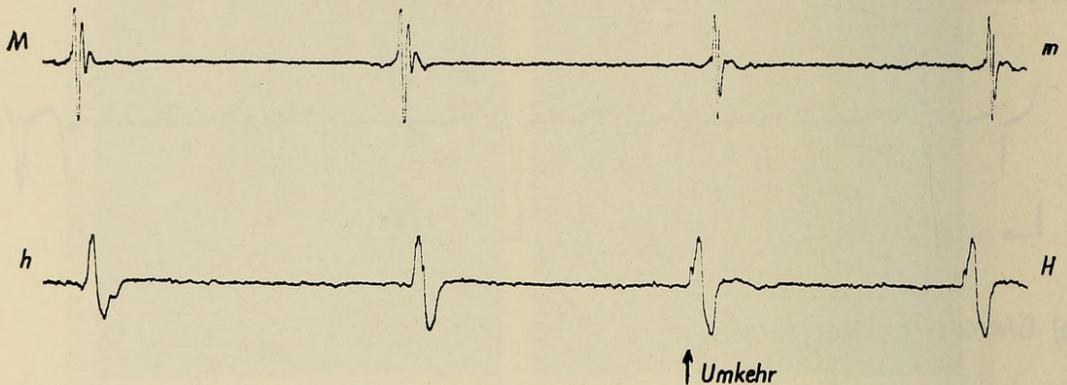
ABB. 4.

Schrittmachergebietes notwendig zu sein. Bei einer spontanen Schlagumkehr wurde an den Herzenden niemals eine Extrasystolie beobachtet, selten in ihrer Nachbarschaft. Sie scheint fast ausschliesslich auf den zentralen Schrittmacherbereich beschränkt zu sein. Bei 57 spontanen Reversionen wurden 40 mit Extrasystolen der mittleren Herzregion registriert, davon 11 mit Pausen, 29 ohne Pausen. Nur zweimal fanden sich Extrasystolen in der Nähe der Herzenden. Ohne nachgewiesene Extrasystolen fanden wir in einem Fall mit Pause und 8 mal ohne Pausen. Hierbei ist zu bedenken, dass wir am ganzen Herzschlauch nur 3 Ableit-elektroden verwendeten, sodass das Nichtauflesen von Extrasystolen noch kein Beweis darstellt für deren vollständiges Fehlen.

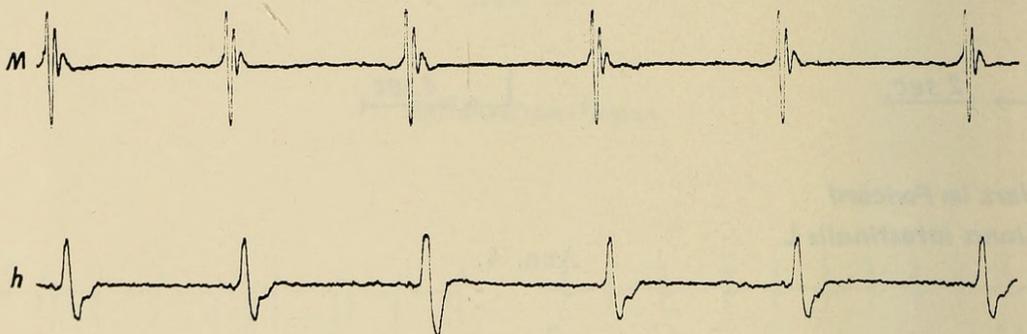
Ein Beispiel für eine elektrische Aktivitätsänderung am passiven Herzende zeigt die Abb. 6. Die Umkehr der Schlagrichtung ist am früheren Einsetzen des Endpotentials zu erkennen, während die Herzmitte eine deutliche Änderung der Potentialform erkennen

### *Änderung des Aktionspotentials am passiven Endzentrum*

#### *a) mit Schlagumkehr*



#### *b) ohne Schlagumkehr*



**Herz im Pericard**  
***Ciona intestinalis L***

2 sec

ABB. 5.

lässt. Eine Extrasystole mit kompensatorischer Pause, wie sie häufig im Zusammenhang mit echten Umkehrsystemen auftritt, zeigt Abb. 5. Kompensatorische Pausen sind aber keinesfalls für den Erfolg der Reversion obligatorisch. Die Tabelle 2 orientiert über die zeitlichen Beziehungen, die zwischen Extrasystolie und Schlagumkehr bestehen können, lässt aber keinerlei strenge Gesetz-

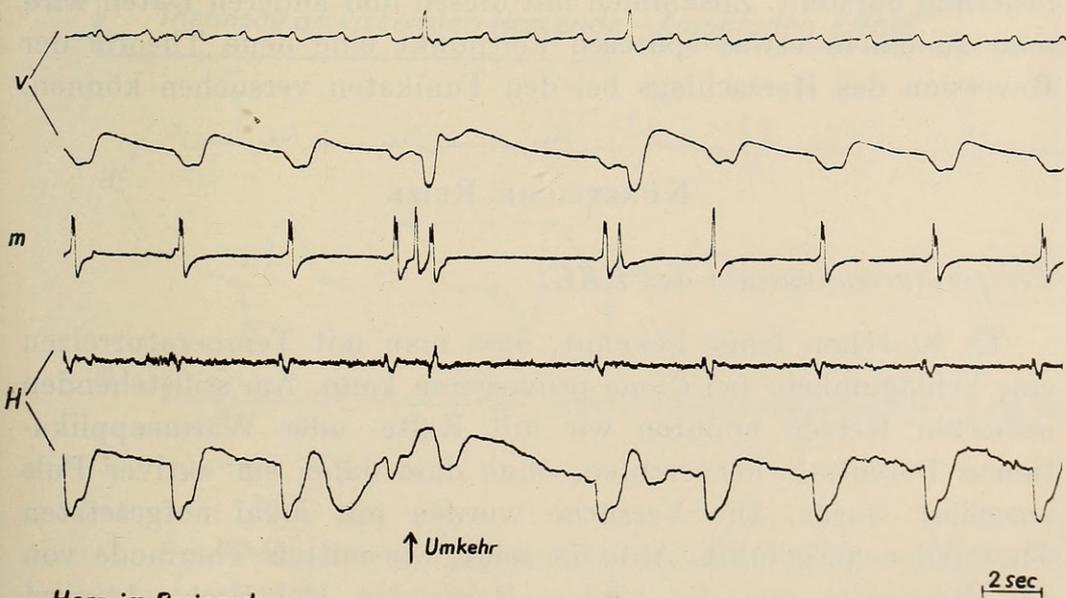
TAB. 2.

*Zeitliche Beziehung zwischen Systole, Extrasystole und kompensatorischer Pause bei Schlagumkehr.*

Zeit zwischen Systole u. Extrasystole (sec)	Zeit zwischen regulären Systolen (sec)	Kompensatorische Pause (sec)
0,8	2,7	ohne Pause
0,6	3,3	» »
0,53	3,1	6,0
0,8	3,1	6,0
0,9	3,4	6,7
1,06	3,2	6,0
0,4	3,7	6,5
0,53	3,06	ohne Pause
1,06	3,7	6,65

*Ciona intestinalis* L.

*Schlagumkehr mit zugeordneter Potentialänderung am ganzen Herzschlauch*



Herz im Pericard  
*Ciona intestinalis* L

ABB. 6.

mässigkeit in den Relationen erkennen. Vorerst müssen wir uns im Wesentlichen auf die Feststellung beschränken, dass die hier nachgewiesene Extrasystolie als echte Automatiestörung zu einer Rhythmusstörung führt und damit zur Reversion des Herzschlages.

Bekanntlich sind in Schrittmachergebieten (Sinus) die Bedingungen zur Entstehung von Extrasystolen besonders einfach. Nomotope Reize können zur Erhöhung der normalen Schrittmacherstärke, d.h. zur Zunahme der Frequenz führen. Wir haben bereits darauf hingewiesen, dass spontane periodische Frequenzänderung für *Ciona intestinalis* typisch ist. Ferner haben wir den „Sinus“ bei *Ciona* als grosses Areal (gesamter Herzschlauch) mit vielen Elementen (Epithelmuskelzellen) erkannt und auch die Tatsache des wandernden Schrittmachers nachgewiesen: andere, frequentere Teile des Herzschlauchs reissen auf Grund der Frequenzerhöhung die Erregungsentstehung an sich. Es ist auch an eine Leitungsunterbrechung zu denken, sodass grössere Komplexe von Epithelmuskelzellen von frequenteren Zonen isoliert werden, andere synchron erregte Zellareale zu einheitlicher Tätigkeit zusammengeschlossen werden. Die Erregungsleitungsgeschwindigkeit im *Ciona*-Herzen messen wir bei 22° C mit 5,9 bis 8,1 mm/sec, was ebenfalls eine günstige Bedingung für eine rasche Zellsynchronisierung darstellt. Zusammen mit diesen und anderen Daten wird man zu einem etwas späteren Zeitpunkt eine neue Theorie der Reversion des Herzschlags bei den Tunikaten versuchen können.

#### KÜNSTLICHE REIZE

##### *Temperatureinfluss auf das EKG.*

Es ist schon lange bekannt, dass man mit Temperaturreizen eine Schlagumkehr bei *Ciona* provozieren kann. Am stillstehenden isolierten Herzen konnten wir mit Kälte- oder Wärmeapplikationen Potentiale hervorrufen, ohne dass dabei ein aktiver Puls ausgelöst wurde. Die Versuche wurden mit lokal aufgesetzten Thermoden ausgeführt. Abb. 7a zeigt, wie mittels Thermode von der Herzmitte aus die beiden Herzenden elektrisch aktiviert werden können. Die Kontraktionswelle verlief vor Herzstillstand an diesem Herzschlauch abvisceral (V-h), beim reaktivierten Puls in advisceraler Richtung, d.h. von H-v (Abb. 7b). In diesem Falle

## Temperatureinfluß am stillstehenden Herzen

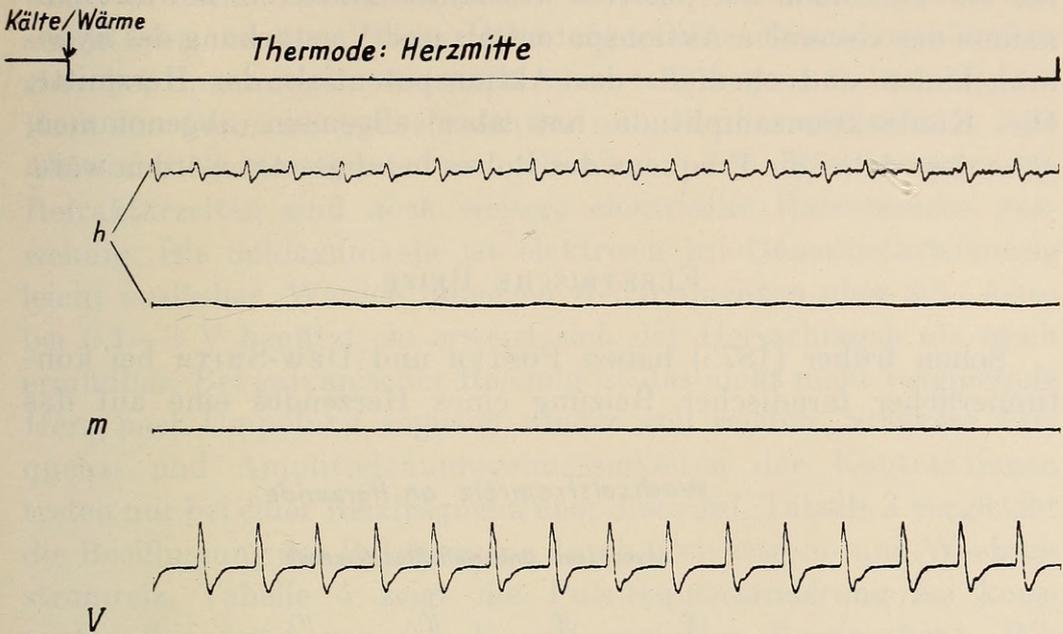


ABB. 7a.

## Temperatureinfluß auf die Herzenden

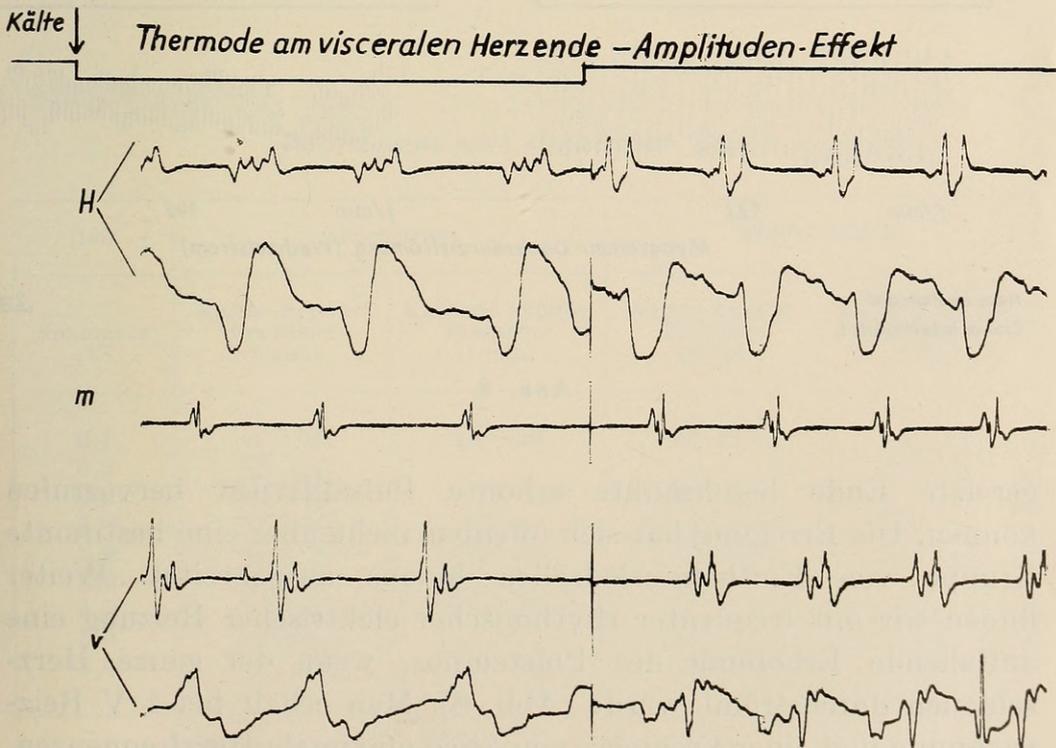


ABB. 7b.

lag die Thermode am passiven Herzende. Kältereiz bewirkt Abnahme des visceralen Aktionspotentials und Verstärkung des hypo-branchialen und ebenfalls des Aktionspotentials der Herzmitte. Die Kontraktionsamplitude hat aber allgemein abgenommen, ohne dass dabei die Frequenz des Pulses herabgesetzt worden wäre.

### ELEKTRISCHE REIZE

Schon früher (1875) haben FOSTER und DEW-SMITH bei kontinuierlicher faradischer Reizung eines Herzendes eine auf das

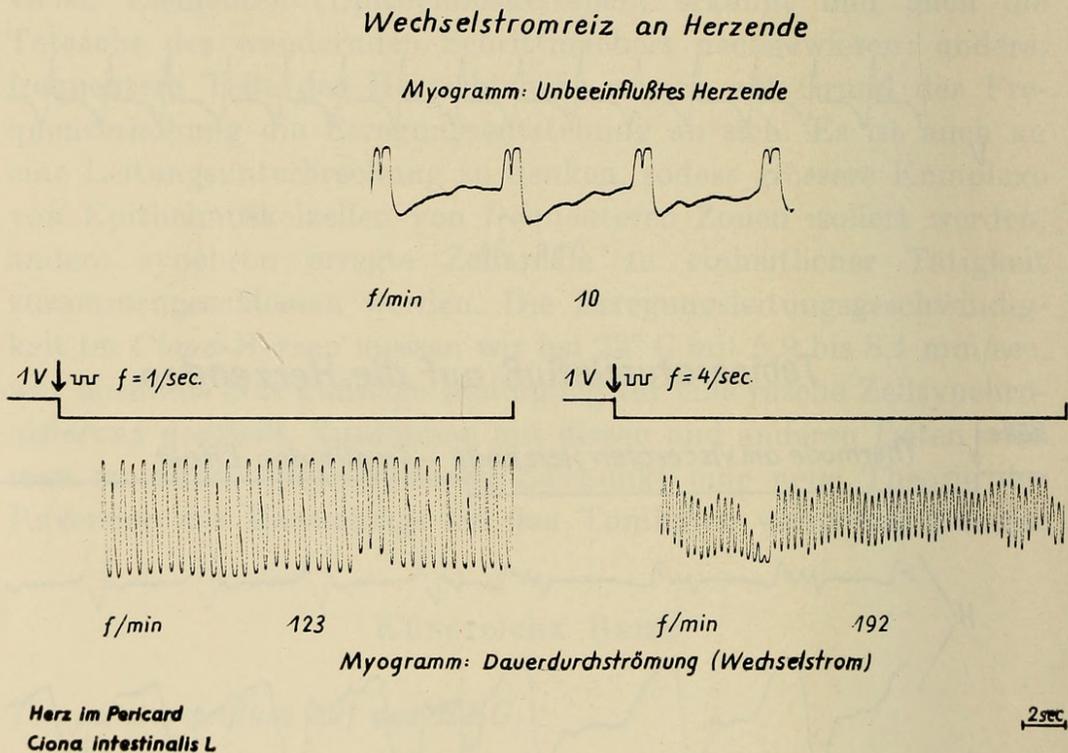


ABB. 8.

gereizte Ende beschränkte erhöhte Pulsaktivität hervorrufen können. Die Erregung hat sich offenbar nicht über eine bestimmte Gruppe von Epithelmuskelzellen hinaus ausgebreitet. Weiter finden wir mit frequenter rhythmischer elektrischer Reizung eine auffallende Erhöhung des Pulstempos, wenn der ganze Herzschlauch durchströmt wurde (Abb. 8). Man erhält bei 1 V Reizspannung und einer Frequenz von 4/sec maximale Herzfrequenzen,

wobei es dann regelmässig zu kurzfristigen Abnahmen der Pulsamplituden kommen kann. Eine eigentliche Ermüdung kommt aber bei Spannungen, die nicht über 1 V liegen, nicht vor. Das Herz von *Ciona* ist nur sehr schwer tetanisierbar und scheint dem Alles-oder-Nichts Gesetz zu gehorchen. Zur Bestimmung der Refraktärzeiten sind noch weitere elektrische Reizversuche notwendig. Die Schlagumkehr ist elektrisch bei Ganzdurchströmung leicht auslösbar. Werden hingegen Reizfrequenzen über 2,5—4/sec bei 0,1—3 V benützt, so erweist sich der Herzschlauch als rasch ermüdbar. Bei galvanischer Reizung ist das nicht mehr reagierende Herz, nach Umpolung, sogleich wieder voll reizbar. Stärkere Frequenz- und Amplitudenunregelmässigkeiten der Kontraktionen treten nur bei einer Reizfrequenz über 3/sec auf. Tabelle 3 vergleicht die Beeinflussung der Pulsfrequenz durch Gleichstrom- und Wechselstromreiz. Tabelle 4 zeigt die Pulsfrequenzänderung bei konstanter Spannung von 0,1 V und variabler Reizfrequenz, Wir finden, dass die Richtung der elektrischen Durchströmung ohne Einfluss ist, die Frequenzabhängigkeit somit in beiden Richtungen die gleiche ist. Die Befunde mit der elektrischen Reizung passen zur Vorstellung der funktionell gleichwertigen Epithelmuskelzellen des ganzen Herzschlauchs.

TAB. 3.

*Pulsfrequenz nach elektrischem Reiz.*

Reiz Spannung (V)	Gleichstrom		Wechselstrom	
	Anode hypobr. Frequenz (f/min)	Kathode hypobr. Frequenz (f/min)	Anode hypobr. Frequenz (f/min)	Kathode hypobr. Frequenz (f/min)
0,1	46—46	40—40	48—48	48—48
0,2	42—42			46—46
0,4	40—45		40—42	
1,0	46—45	48—50	42—45	48—48
2,0	58—58	58—58	48—48	48—48
3,0	54—56	56—54	46—48	
4,0	58—56	54—58		
5,0	42—44		42—42	
6,0	44—44	44—36	42—42	42—39

*Ciona intestinalis* L.

TAB. 4.

*Pulsfrequenz bei Wechselstrom von 0,1 V variable Reizfrequenz pro sec.*

Reizfrequenz pro sec	Kathode hypobr. Pulsfrequenz pro min	Anode hypobr. Pulsfrequenz pro min
1,0	59	60
1,5	75	72
1,8	54	66
2,0	49	48

*Ciona intestinalis* L.

#### SCHLUSSFOLGERUNGEN

Der kontraktile Apparat des *Ciona intestinalis* L.-Herzschlauchs besteht aus einschichtigen Epithelmuskelzellen, die offenbar keine desmosomalen Zellverbindungen besitzen (W. SCHULZE). Die Erregungsüberleitung von Zelle zu Zelle dürfte im myofibrillären Bereich der Epithelmuskelzellen liegen. W. SCHULZE findet (laut brieflicher Mitteilung) auf elektronenmikroskopischen Längsschnitten eine lockere Verbindung der Z-Scheiben mit der Zellmembran wahrscheinlich. Das Schrittmachersystem muss in den Epithelmuskelzellen lokalisiert sein, sodass wir bei den Tunikaten von einer Epithelial-Myogenen Herzautomatie zu sprechen haben. Die Tatsache, dass die peristaltischen und antiperistaltischen Kontraktionswellen normalerweise in alternierenden Serien ablaufen hängt nicht von der Wechsel-Dominanz zweier terminaler Hauptschrittmacher ab, sondern ist als Gemeinschaftsleistung des ganzen Herzschlauchs, bestehend aus vielen gleichwertigen potentiellen Schrittmachern zu verstehen. Die Reversionen des Herzschlauchs sind der Erfolg einer echten spontanen extrasystolischen Automatiestörung, vor allem in der zentralen Herzregion. Wie die lokale Synchronisierung, der Epithelmuskelzellen und damit offenbar zusammenhängend die an verschiedenen Orten des Herzschlauchs etablierte Schrittmacher-Dominanz zustande kommt, ist noch nicht klar. Die transitorische Weckung eines terminalen Schrittmachers im Zusammenhang mit der spontanen zentralen Extra-

systolie wird von uns mit anderer Methodik weiter untersucht. Beim gegenwärtigen Stand der Forschung können wir nur feststellen, dass die Reversionen des Herzschlags bei *Ciona intestinalis* ursächlich mit einer extrasystolischen Automatiestörung des ganzen Herzschlauchs verknüpft sind und also nicht das Ergebnis der alternierenden Wirkungsweise von zwei antagonistischen Endzentren.

#### ZUSAMMENFASSUNG

Untersuchungen der elektrischen Schrittmacheraktivität am Herzschlauch von *Ciona intestinalis* zeigen bei Synchronableitungen von beiden Herzenden und der zentralen Herzregion der Reversion des Herzschlags vorausgehende spontane Extrasystolie in Herzmitte. Mit Ligatur- und Zerschneidungsexperimenten wird bewiesen, dass die diffuse Automatie über den ganzen Herzschlauch homogen-ubiquitär verteilt ist. (intrazelluläre Myo-epitheliale Automatie).

#### SUMMARY

Experimental results on the electrical activity in the pacemaker system of the tunicata-heart (*Ciona intestinalis*) shows by synchronous records of both ends and central heart region a spontaneous extrasystole in the middle part, just before the periodic reversal of the direction of the pulsating wave starts. Ligature and dissection experiments proved, that the diffuse automatism is localised over the whole heart tube homogeniously. The pacemaker is localised in the epithelial muscle cells (intracellular automaticity).

#### RÉSUMÉ

Les recherches sur l'activité électrique du système régulateur du cœur (pacemaker) de *Ciona intestinalis* montrent, par des enregistrements synchronisés des deux extrémités de la région centrale du cœur, juste avant la réversion des pulsations, une extrasystolie spontanée au milieu du cœur. Les expériences de ligature et la dissection prouvent que l'automatisme est réparti tout le long du tube d'une façon homogène. Le système régulateur (pacemaker)

est localisé dans les cellules myo-épithéliales (automatisme intercellulaire).

#### LITERATUR

- KRIJGSMAN, B. J., 1956. *Contractile and pacemaker mechanisms of the heart of tunicates*; Biological Reviews 31: 288-312.
- EBARA, A., 1957. *The Electrocardiogram of the Compound Ascidian, Perophora orientalis* Ärnäck. Science Reports Tokyo Kyoiku Jaigaku. S. B. 8: 126-137.
- KRIJGSMAN, B. J. und KRIJGSMAN, E., 1959. *Investigations into the heart function of Ciona intestinalis (The Action of Acetylcholine and Eserine)*; Arch.intern.Physiol. Biochimie 67: 567-585.
- MISLIN, H., 1964. *Über eine spontane Extrasystolie im Schrittmachersystem des Tunikatenherzens (Ciona intestinalis L.)*; Experientia 20: 227-228.
- SCHULZE, W., 1964. *Zur Ultrastruktur des Herzschauchs von Ciona intestinalis L.*; Exper. 20: 265-266.

N<sup>o</sup> 34. **E. Ruppli und M. Lüscher.** — Die Elimination überzähliger Ersatzgeschlechtstiere bei der Termiten *Kaloterme flavicollis* (Fabr.)<sup>1</sup> (Vorläufige Mitteilung). (Mit 3 Textabbildungen.)

Abteilung für Zoophysiologie, Zoologisches Institut der Universität Bern.

Entfernt man aus einer Kolonie von *Kaloterme flavicollis* die funktionellen Geschlechtstiere, so entstehen nach kurzer Zeit mehrere Ersatzgeschlechtstiere. Es bleibt jedoch in der Regel nur ein Paar von Ersatzgeschlechtstieren in der Kolonie erhalten, wie schon GRASSI und SANDIAS (1893) festgestellt haben. Die überzähligen Geschlechtstiere werden also eliminiert. BECKER (1948) glaubt, dass sie sich wieder zu Larven zurückbilden können. Dazu müssten sie jedoch eine Häutung durchmachen, und da wir heute wissen, dass die Prothorakaldrüse unmittelbar nach der Ersatzgeschlechtstierhäutung degeneriert (LÜSCHER 1960), müssen wir diese Möglichkeit ausschliessen. BECKER (1948) beobachtete auch,

<sup>1</sup> Durchgeführt mit Hilfe von Forschungskrediten des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.



Mislin, H and Krause, R. 1964. "Die Schrittmachereigenschaften des Herzschauchs von *Ciona intestinalis* L. und ihre Beziehung zur Reversion des Herzschlages." *Revue suisse de zoologie* 71, 610–626.

<https://doi.org/10.5962/bhl.part.75626>.

**View This Item Online:** <https://www.biodiversitylibrary.org/item/126695>

**DOI:** <https://doi.org/10.5962/bhl.part.75626>

**Permalink:** <https://www.biodiversitylibrary.org/partpdf/75626>

#### **Holding Institution**

Smithsonian Libraries and Archives

#### **Sponsored by**

Biodiversity Heritage Library

#### **Copyright & Reuse**

Copyright Status: In Copyright. Digitized with the permission of the rights holder.

Rights Holder: Muséum d'histoire naturelle - Ville de Genève

License: <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/3.0/>

Rights: <https://www.biodiversitylibrary.org/permissions/>

This document was created from content at the **Biodiversity Heritage Library**, the world's largest open access digital library for biodiversity literature and archives. Visit BHL at <https://www.biodiversitylibrary.org>.