Zoophysiology. — *Der Tonus glatter Muskeln als Funktion der Muskelfluidität. Tonus, Tonische Kontraktion, Tonus im Verhältnis zum Tetanus.* Von H. J. JORDAN. (Aus der Zoologischen Station zu Neapel.)

(Communicated at the meeting of October 25, 1930).

Bei den Muskeln der Schnecken und vieler anderer Tiere, deren Hautmuskelschlauch eine Leibeshöhle mit wechselndem Inhalt umgibt ("hohlorganartige Tiere"), kann man zwei Zustände scharf von einander unterscheiden: den Zustand der echten Kontraktion, wobei der Muskel ausgesprochen elastische Eigenschaften gewinnt und einen dauernden Zustand *scheinbarer* Ruhe, in dem der Muskel sich beträgt wie ein plastischer oder visköser Körper. Diesen Zustand nennen wir „plastischen oder viskösen Tonus". Wie die Muskeln unseres Magens den wechselnden Mageninhalt, umschliessen die Muskeln unserer Tiere den ebenso wechselnden Inhalt des Schizozöls. Zu jedem Füllungsgrad passt ein tonischer Verkürzungsgrad, der durch einen bestimmten Viskositätsgrad der Muskeln festgehalten wird. Jede Druckerhöhung bedingt eine passive Dehnung, die ohne Spannungszunahme stattfindet. Zwei Probleme veranlassten meinen Aufenthalt an der Zoologischen Station in Neapel: 1⁰. Die aktive tonische Verkürzung, die wiederherstellt, was die passive Dehnung am Muskel veränderte und 2⁰. die Frage, ob meine experimentell begründete Meinung, dass Tonus und Tetanus prinzipiell verschiedene Funktionen unserer Muskeln sind, sich weiterhin würde bestätigen lassen.

1. *Die Dynamik des Tonus und die tonische Kontraktion.*

Meine neuen Versuche haben ergeben, dass man den Tonus bei Aplysia vollkommen zum Verschwinden bringen kann, wenn man die Tiere eine Nacht im Eisschrank bei ungef. 5° Seewassertemperatur bewahrt. Jeder messbare Widerstand gegen passive Dehnung ist dann aufgehoben. Bringt man nun ein solches tonusloses Tier oder den isolierten Fuss (nach Messung seiner Viskosität) in die Wärme (Zimmertemperatur oder in stubenwarmes Aquariumwasser) dann tritt in *allen* Fällen die gesuchte tonische Verkürzung auf. Eine Aplysia die noch über alle Ganglien verfügt, wird in kurzer Zeit wieder normal. Das total erschlaffte „oedematöse" Tier gewinnt Turgor, die grossen Wassersäcke der Haut („Oedem") verschwinden, die Haut wird normal glatt, die Grösse des Tieres normal. Ganz anders, wenn man dem Tiere vor dem Einbringen in das gekühlte Seewasser die Pedalganglien, welche, wie ich vor langer Zeit fand, die Zentren der Tonusregulation sind, operativ entfernt hat. Dann tritt unmittelbar nach

Eintragen des Tieres in stubenwarmes Seewasser ein ganz auffälliger Schrumpfungsprozess auf: Die Parapodien schnurren zusammen, die Mantel- und Kiemenpartie tritt bruchsackartig hervor und das ganze Tier wird in wenigen Minuten klein und hart (fig. 1, 2). Dieser Zustand behauptet sich wochenlang, so lange wie das Tier lebt. Dies ist die tonische Verkürzung, die ich an den Tonusapparaten gut untersuchen konnte, wo sie mit absoluter Sicherheit mit Hülfe einer besonderen Technik hervorgerufen werden kann.

Die tonische Verkürzung hat ihre besondere Auslösung (die Temperatur wirkt nicht als „Reiz"), ihr besonderes Zentrum, sie erzeugt keinen (elastischen) Tetanus sondern (neben Längenveränderung) zunehmende Viskosität. Temperatur hat auf diese Viskosität den folgenden Einfluss: Das Entstehen der Viskosität und Verkürzung nach ihrem Verschwinden im Eisschrank wird durch Wärme befördert, durch niedere Temperatur aufgehalten. Kurz nach ihrem ersten Entstehen kann die Viskosität durch Kälte vermindert werden. Ist die Viskosität aber einmal wirklich gebildet worden, dann gilt für den Temperatureinfluss gerade das Gegenteil; der uns interessierende Zustand wird durch Wärme vermindert, durch Kälte gesteigert; er verhält sich wie jede Viskosität oder Plastizität.

2. *Der prinzipielle Unterschied zwischen Tonus und tetanischer Kontraktion.* Der Unterschied zwischen beiden Muskelfunktionen ergibt sich grossenteils schon aus früher publizierten Erfahrungen und dem soeben Mitgeteilten. Dem stets elastischen Tetanus des in diesem Zustande nur mit steigender Spannung passiv dehnbaren Muskels, steht gegenüber der Tonus. Niemals erhöht die tetanische Kontraktion die Viskosität. Der tonische Muskel ist dagegen spannungslos dehnbar, d.h. typisch viskös. Innerhalb der Grenzen, die wir beim Experimentieren innehielten, nimmt Erregbarkeit und Tetanus mit der Temperatur zu. Ein Tetanus der sich bei weniger als 5° C. behaupten kann, ist undenkbar; noch undenkbarer dass er schon bei 10° an Kraft verliert, „gelöst" wird. Das alles gilt aber in der Tat für den tonischen Widerstand gegen Dehnung. Alle neuen Messungen wurden bei ungef. 5° ausgeführt, bei einer Temperatur, die an und für sich Tetanus ausschliesst. Tonus und Tetanus haben je ihr eigenes Zentrum (Pedalganglien für den Tonus, Cerebralganglion für die echte Verkürzung) und ihre eigene Auslösung, denn, wie wir sehen werden, kann man die Erregbarkeit vernichten, ohne die tonische Kontraktion auszuschliessen. Folgende Versuche füllen diese Argumente an.

Magnesium (eine Lösung von 4 % wurde dem Seewasser zugesetzt) hebt alle Erscheinungen des Tonus auf, lässt aber die Erregbarkeit vollkommen intakt, steigert sie möglicherweise. Derartig behandelte Muskeln sind bei gewaltiger Erregbarkeit nicht imstande „ruhend" der passiven Dehnung irgendwelchen Widerstand zu bieten. Die Viskosität ist aufgehoben (fig. 2). Bringt man sie erst in Kälte, sodann in stubenwarmes Wasser, so tritt auch beim Tiere, dessen Pedalganglien entfernt wurden, nicht jene gewaltige

Schrumpfung auf; die Parapodien bleiben ausgestreckt (fig. 3). Auch unter anderen Bedingungen tritt bei Temperaturwechsel keine tonische Verkürzung, aber auf Reize immer tetanische Kontraktion auf.

Ungefähr umgekehrt wirkt *calciumfreies künstliches Seewasser* (nach BETHE hergestellt). Diese Lösung vermindert die Erregbarkeit oder hebt sie sogar völlig auf. Trotzdem schrumpft das Tier ohne Pedalganglien (auch aus gekühlter in stubenwarme Lösung kommend) sehr deutlich (fig. 5, 6). Hält man ein Tier eine Nacht lang in calciumfreiem Wasser im Eisschrank und misst darauf die Viskosität, so ist diese *nicht* geschwunden, wie dies der Fall gewesen wäre, wenn das Tier sich in normalem Seewasser befunden hätte. Man kann den Versuch auch so gestalten, dass man den Tonus in Seewasser von 5° zum Schwinden bringt, das Tier sodann in Ca- freies Wasser gleicher Temperatur bringt und in diesem etwa eine Nacht lang lässt. Auch dann ist Viskosität mit allen ihren Eigenschaften nachzuweisen. Es gelingt also, beide Erscheinungen vollkommen von einander zu dissoziieren. Es ist möglich eine von beiden aufzuheben, die andere aber bestehen zu lassen.

Die einfachste Lösung des Problems wie zwei so prinzipiell verschiedene Erscheinungen bei einem Muskel möglich sind, ist die alte Annahme, dass beide je in besonderen Elementen des Muskels lokalisiert sind.

K. HERTER hat aber in meinem Institut Versuche gemacht, die für Helix diese Annahme ausschliessen.

Dies Zusammenarbeiten zwischen Tonus und Tetanus muss nach alledem auf einer Veränderung des colloidalen Zustandes ein und derselben Faser beruhen. In der Ruhe ist die Faser flüssig, nach Reizung fest. Die Muskelfaser verhält sich daher ähnlich wie das Protoplasma der Sarcodinen. Auch hier finden wir Plasmaarten von sehr verschiedenem Fluiditätsgrade. Bei verschiedenen Arten kann das Plasma verschiedene Konsistenz haben. Es treten weiterhin grosse Unterschiede auf zwischen dem Plasma verschiedener Schichten. Endlich kann ein und dasselbe Protoplasma je nach Funktion einen anderen Fluiditätsgrad annehmen. Bei allen diesen Zuständen kann die vorherrschende Eigenschaft Viskosität sein, wenn auch, je mehr der Gelzustand erreicht wird, desto mehr Elastizität bei passiver Formveränderung nachweisbar wird. Sobald aber bei der Gelifikation echte Struktur auftritt, dann herrscht die Elastizität vor. Dies ist nach allem was man weiss stets bei kontraktilen Zuständen oder bei kontraktilen Strukturen (Myonemen) der Fall. In letzter Linie ist das Verhältnis zwischen Viskosität und Elastizität bestimmt durch den veränderlichen Hydratationsgrad.

Die irreversible Dehnung des ruhenden Schneckenmuskels ist also eine Verschiebung der Teilchen, die das Protoplasma bilden; die Struktur wird verändert, was möglich ist, da der Muskel in diesem Zustande keine feste Struktur besitzt, sondern, wie ich das genannt habe „morphokinetisch" funktioniert. Daher muss die tonische Kontraktion, da sie den Zustand wieder herstellt, den die passive Dehnung veränderte, auf einer aktiven Teilchenverschiebung im umgekehrten Sinne beruhen: sie muss vergleich-

H. J. JORDAN: DER TONUS GLATTER MUSKELN ALS FUNKTION DER MUSKELFLUIDITÄT. TONUS, TONISCHE KONTRAKTION, TONUS IM VERHÄLTNIS ZUM TETANUS.

Fig. 1.
Aplysia limacina ohne alle Ganglien, nachdem das Tier eine Nacht lang im Eisschrank gestanden hat, in der Luft photografiert (die warme Luft hat eine erste Schrumpfung erzeugt, die aber noch wenig zu bedeuten hat).

Fig. 2.
Aplysia limacina, das nämliche Exemplar wie in fig. 1, einige Minuten später nach Verweilen in Aquariumwasser von Zimmertemperatur: total geschrumpft.

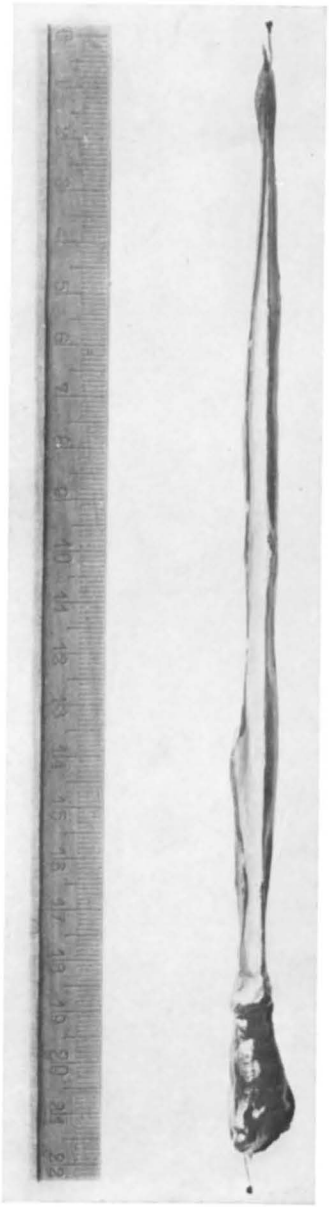

Fig. 3.

Fuss von Aplysia nach Verweilen (eine Nacht lang) in Seewasser, dem Magnesiumchlorid von 4 % zugesetzt worden war. [Mittlere Länge eines solchen Fusses ist 12—14 cm. Man vergleiche diesen Fuss mit demjenigen auf fig. 6 rechts, bei dem man die Form eines normalen gedehnten Fusses (Verhältnis zwischen Länge und Dicke) sehen kann.

Fig. 4.

Aplysia limacina. Das Tier stand eine Nacht in Seewasser plus Magnesium-chlorid 4 % im Eisschrank. Alle Ganglien sind exstripiert. Das Tier kommt in Seewasser von Zimmertemperatur: es tritt die Schrumpfung (wie in fig. 2) nicht auf: die Parapodien bleiben frei (rechts gut zu sehen), der Kopf hängt schlaff herab.

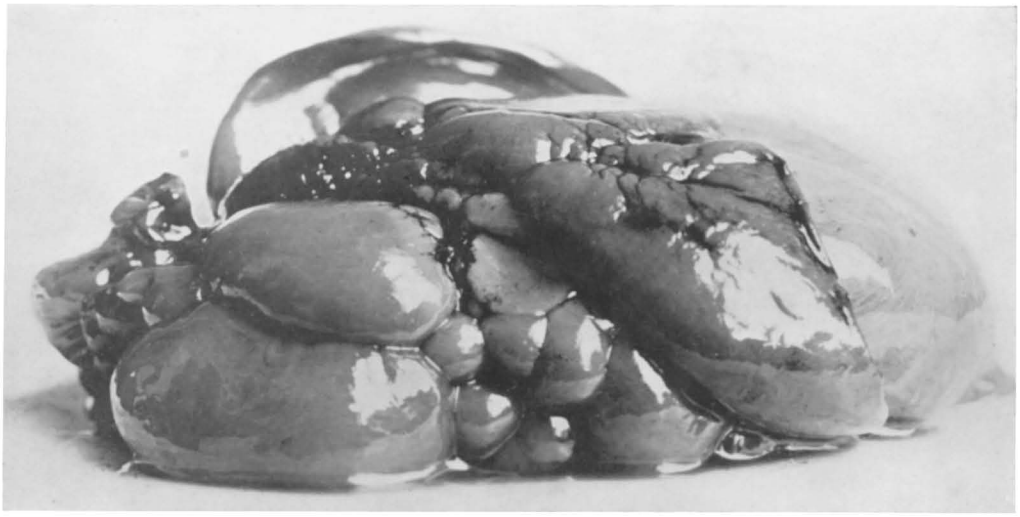

Fig. 5.
Aplysia; am 12 Juli wurden alle Ganglien herausgenommen; am 14 Juli kommt das Tier in künstliches Seewasser ohne Calcium. Photografiert am 15 Juli (nach ungefähr 24 stündigem Verweilen in Ca-freiem Seewasser). Starke Schrumpfung mit grossen Blasen.

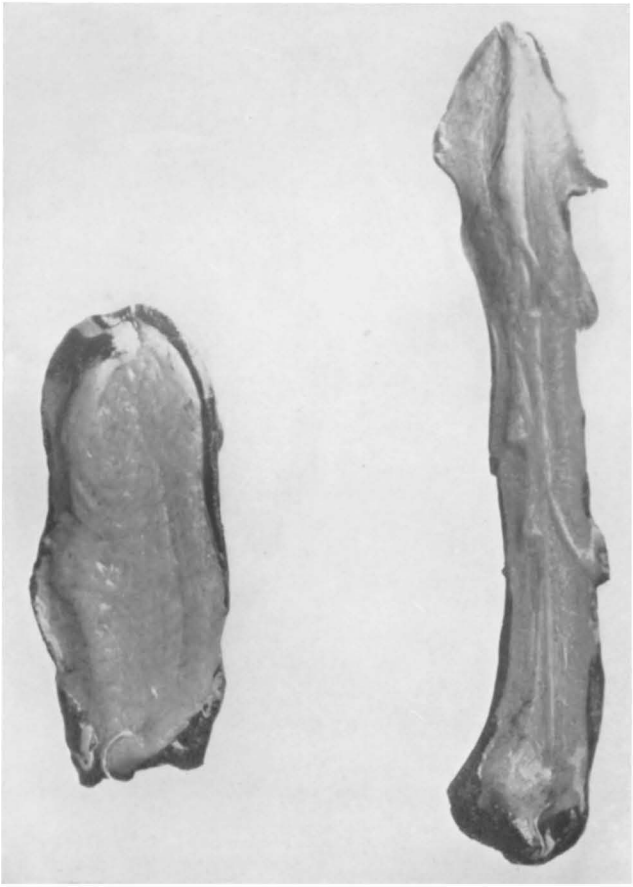

Fig. 6.
Zwei Füsse von Aplysia limacina, wovon der eine (links) von einem Tiere, dem alle Ganglien exstirpiert wurden, stammt. Beide Tiere hatten lang in Ca-freiem Seewasser verweilt (Exstirpation vor dem Einbringen in das Ca-freie Seewasser). Nun werden die beiden Füsse abpräpariert (also auch rechts die Ganglien entfernt) und die Dehnungskurve auf dem "Tonusapparat" aufgenommen. Durch das Fehlen der Pedalganglien ist also links im Laufe der Zeit mehr Viscosität entstanden und hat übertriebene tonische Verkürzung stattgefunden, trotz des Ca-freien Wassers.

bar sein mit den Plasmaströmungen, wie sie bei einem Pseudopodium einer Amöbe auftreten, wenn dieses eingezogen wird. Auch funktionell gleicht der Hautmuskelschlauch unserer Schnecken dem Exoplasma der Sarcodinen insofern, als beide Organe den flüssigen Inhalt eines Hohlraumes mit wechselndem Inhalte stets genau umschliessen und allen Volumenschwankungen sich anpassen müssen, ohne dass Spannung entsteht. Bei jeder beliebigen Länge aber müssen die glatten Muskeln Bewegung erzeugen, d.h. durch „Phasenwechsel" fest werden können, worauf dann die eigentliche Verkürzung auftritt.