

Physiology. — *Die Tonusmuskeln der Aktinie Metridium dianthus. Ihre Eigenschaften werden verglichen mit denjenigen von plastischem Kautschuk.* Von H. J. JORDAN. (Uit het Zoölogisch station der Nederl. Dierkundige Vereeniging te Den Helder.)

(Communicated at the meeting of January 27, 1934.)

Der erregte quergestreifte Muskel eines Säugetieres, den man an der Verkürzung verhindert, befindet sich in einem Zustande, in dem man ihn mit einem gespannten Stück Kautschuk vergleichen kann. Das (vulkanisierte) Kautschukstück ist als Ganzes ein elastischer Körper, der sich zusammenzieht, wenn man ihm dazu die Gelegenheit gibt. Komplizierter ist der Zustand eines solchen Muskels, wenn er sich im Tonus befindet, wenigstens wenn die diesbezüglichen Theorien der Schule SHERRINGTONS richtig sind. Dann sind nur einzelne Fasern gespannt, der Rest ist schlaff, zusammen wirken alle diese Fasern als ein einziger plastischer Körper. Die schlaffen Fasern verfügen über grosse Viskosität, sie umschliessen die gespannten Fasern, dämpfen ihre Kontraktion, sodass eine Mittellage des Ganzen auftritt, das dann scheinbar spannungslos ist. Jede passive Längenveränderung dieses Gebildes verändert zwar den Spannungsgrad der gespannten Fasern, allein alle diese Schwankungen gehen der Beobachtung verloren, da sie durch die Viskosität der ruhenden Fasermassen gedämpft werden ¹⁾).

Diese Plastizität entspricht einem in der Technik der plastischen Stoffe üblichen Modell, welches aus einer gespannten Feder und einem Kolben besteht, der in einem Zylinder in der Richtung der Längsachse der Feder sich bewegen kann, während er an der Wand des Zylinders Reibungswiderstand erfährt. Zylinder und Feder sind nebeneinander angeordnet, die Last zieht an beiden gleichzeitig. Die Feder entspricht der Elastizität, die sich jeglicher Formveränderung mit ihrer reversiblen Kraft widersetzt, während Kolben und Zylinder der Viskosität entsprechen, deren Widerstand irreversibel ist. In diesem Modell sind beide Kräfte parallel geschaltet; es entspricht etwa dem Modell, welches A. V. HILL zur Beschreibung des Zusammenarbeitens von Viskosität und Elastizität im quergestreiften Muskel überhaupt benutzt.

Ein anderes Beispiel von Plastizität ist unvulkanisierter, plastischer Kautschuk. Durch den Vulkanisierungsprozess werden die Mizellen des Latex-Kolloids so fest miteinander verklebt, dass die vulkanisierte Masse zu einem einzigen festen Körper wird, solange man wenigstens der Verklebung nicht zuviel zumutet, d.h. den Kautschuk nicht zu hoch belastet. Durch zu hohe Belastung wird die Elastizitätsgrenze überschritten und

¹⁾ Reflektorische Spannungsänderungen bei Deformationen bleiben unbesprochen.

die Dehnung wird zum Fließprozess: die Teilchen verschieben sich aneinander vorbei ohne dass dabei weitere Spannung entstünde. Plastischer Kautschuk ist dagegen von vornherein flüssig, er besteht aus Mizellen, welche in einem intermizellären Stoff verteilt sind; der intermizelläre Stoff ist vermutlich eine zähe Flüssigkeit.

Wir haben schon seit einer Reihe von Jahren gezeigt, dass die Muskeln, die die Wand hohlorganartiger Leibeshöhlen gewisser Invertebraten bilden, sich in Ruhe wie plastischer, nach Reizung wie elastischer (vulkanisierter) Kautschuk verhalten. In der Ruhe stellen sie daher einen plastischen Körper dar, der aus festen Mizellen und visköser intermizellärer Flüssigkeit besteht; sie sind dann passiv dehnbar, wobei direkt keine Spannung entsteht, sodass die Plastizität hier ohne Innervation einzelner Fasern den für den Tonus nötigen irreversibeln Widerstand bietet. Dieser Zustand wird durch ein Modell beschrieben, bei dem Feder sowie Zylinder und Kolben hintereinander (in Serie) geschaltet sind. Zieht man an der Feder so tritt erst dann plastisches Nachgeben des Kolbens auf, wenn die Spannung der Feder den gleichen Widerstand bietet, wie die Reibung des Kolbens am Zylinder. Jede Änderung des plastischen Widerstandes während solcher Dehnung hat eine entsprechende Änderung der elastischen Spannung der Feder unmittelbar zur Folge.

Heute haben wir über eine Muskelart zu berichten, bei der nach unserer Überzeugung auch im Zustande der Erregung keine vollkommene Verklebung der Mizellen stattfindet; ein solcher Muskel bleibt also auch bei der Kontraktion ein plastischer Körper, wenn auch vielleicht von höherem plastischen Widerstand. Es handelt sich um die Muskeln der Aktinien, wobei hauptsächlich an einem Ringpräparat des Mauerblattes von *Metridium dianthus* gearbeitet wurde (entodermale Ringmuskelschicht), in einzelnen Fällen an den Längsmuskeln der Septa (*Retractoren*). Die Ringmuskeln des Mauerblattes haben keine eigentliche Arbeit zu leisten. Ihre Aufgabe ist, den Turgor des Tieres durch plastischen Widerstand zu gewährleisten, plastisch, da der Inhalt des Gastralraumes grossen Schwankungen unterworfen ist. Bei Volumenzunahme geben die Muskeln dem gesteigerten Innendruck plastisch nach, bei Inhaltsverminderung passen sie sich durch tonische Kontraktion dem neuen geringeren Volumen an. Dabei müssen sie diesen Zustand, den sie hergestellt haben, dauernd festzuhalten imstande sein. Die Innervation ist primitiv, doch fordert die genannte Anpassung viel von diesen Muskeln und wir werden zu zeigen haben, dass sie grossenteils durch ihre kolloidchemischen Eigenschaften zu diesen Leistungen imstande sind, für deren Analogon beim Skelettmuskel der Wirbeltiere eine komplizierte Innervation und deren Regulation durch Zentren nötig ist.

1. *Zunahme des plastischen Widerstandes durch die Dehnung; „Schneepflugeffekt“:*

Wenn ein plastischer Muskel stark gedehnt wird, wie das bei der Aktinie unter biologischen Verhältnissen vorkommt, so wird er lang und dünn, sodass der Widerstand abnehmen und zuletzt, bei zunehmender Dehnung, Zerreißung auftreten müsste.

Bei *Helix pomatia* finden wir eine Regulierung durch die Pedalganglien, die bei ausgiebiger Dehnung den Widerstand des Hautmuskelschlauches steigern. Bei den Aktinien fehlt diese zentrale Regulation. Dafür nimmt im Muskel selbst der Widerstand durch die Teilchenverschiebung stark zu. Auf Grund von Modellversuchen auf die in einer besondern Publikation eingegangen werden soll, erklären wir diese Zunahme durch die kolloidalen Eigenschaften des Muskels. Ein Bild möge diese Hypothese verdeutlichen: Ein Schneepflug wird durch den Schnee gezogen. Er erfährt Widerstand am Schnee; dieser häuft sich jedoch ausserdem vor ihm auf und so erhöht der Schneepflug den Widerstand während er ihn überwindet. Gesetzt nun, die Schneeteilchen wären so leicht beweglich, dass sie, aufgehäuft, wieder in eine Gleichgewichtslage abzufließen imstande wären, so würde einige Zeit der Ruhe genügen, um den ursprünglichen geringeren Widerstand wiederherzustellen. Dieses Bild benutzend, wollen wir beim passiv gedehnten Muskel von „Schneepflugeffekt“ reden, der nach einer unbelasteten Pause von einer Art von Erschlaffung gefolgt wird, die wir, zum Unterschiede zur echten Muskeler schlaffung (nach Reizung) „Abfluss“ nennen wollen. Diese Erscheinungen studieren wir dadurch, dass wir ein Ringpräparat eine Zeitlang mit bestimmter Last dehnen, sodann eine gewisse Zeitlang den Muskel dem Einfluss des Gewichtes entziehen, und dann das Gewicht wieder wirken lassen. Wir untersuchen die Zustandsveränderung im Muskel während der Pause vor allem am ersten Teil der auf sie folgenden Dehnungsstrecke; da diese einem Erschlaffungsprozess („Abfluss“) während der Pause entspricht, ist sie sehr steil und soll als „freier Fall“ bezeichnet werden. Auf diesen folgt die typische wenig geneigte plastische Dehnungskurve.

Dass dieser „freie Fall“ keineswegs durch einen kontinuierlichen spontanen Erschlaffungsprozess, der im ruhenden Muskel immerhin stattfinden könnte, verursacht wird, zeigt sich schon dadurch, dass die Fallhöhe nicht abhängig ist von der Dauer der Pause (z.B. 10 und 30 Minuten). Dazu kommt, dass, wenn man vorsichtig dehnt, mit geringer Belastung, dieser „freie Fall“ völlig fehlt, ein Beweis dafür dass die Schnelligkeit, mit der wir die Teilchen des Muskels zwingen sich umzulagern, den Widerstand, den „Schneepflugeffekt“ erzeugt. Dies wird durch folgenden Versuch bestätigt: wir messen die Höhe des „freien Falls“ nach Pause erst bei höherer, dann bei niedriger Last, bei konstanter Pausenlänge von 10 Minuten. Zweimal wurde mit 37 gr. Last gedehnt, je eine Minute lang und nach je einer Pause von 10' eine Fallhöhe, von 18,6 mm und 11,3 mm festgestellt. Daraufhin wurde an Stelle von 37 gr, nur 18,5 gr angehängt: die Fallhöhen betragen je nach 10' Pause: 0,0 mm, (wobei innerhalb einer Minute keine Dehnung folgte), dann 2 mm, endlich 3 mm,

jeweils gefolgt durch geringfügige Dehnung. Die 18,5 gr würden ohne vorherige Dehnung durch 37 gr vollkommen genügt haben um eine ausgiebige Dehnung zu erzeugen, und sie tun es auch, einige Zeit nach der schnelleren Dehnung, in zunehmendem Masse wieder. Daher hat die Dehnung mit 37 gr den Widerstand stark gesteigert, so dass die 18,5 gr ihn nicht überwinden können, bis der allmähliche „Abfluss“ eine Anpassung an die neue Last herbeiführt, und jene zunehmende Dehnung auftritt, mit neuem „Schneepflugeffekt“ und „Abfluss“.

2. *Die Wiederverkürzung nach Totalentlastung. Die Aktinie bei Ebbe und Flut.*

Wir erwähnten oben das allgemeine Gesetz, dass ein Körper erst dann durch ein Gewicht plastisch gedehnt werden kann, wenn die elastische Spannung der Teilchen ebensogrossen Widerstand bietet, als die Plastizität. Bei zunehmendem plastischem Widerstand muss daher auch die elastische Spannung zunehmen. Dies äussert sich wie folgt: Wenn einer Aktinie, die an der Wand eines Aquariums fest sitzt, das sie umgebende Wasser entzogen wird, dehnt sie sich mit der Zeit zu ungeheurer Länge (typische plastische Dehnungsreaktion, wie an unserm Apparate). Sobald wir nun nach dieser künstlichen Ebbe künstlich Flut erzeugen, dadurch, dass wir vorsichtig Wasser hinzutreten lassen, zieht das Tier sich beinahe unmittelbar zur ursprünglichen Gestalt zusammen. Wir können diese Erscheinung am Apparate nachmachen. Ein gedehnter Ring zieht sich bei Wegnahme des belastenden Gewichtes so gut wie gar nicht zusammen (Irreversibilität der Plastizität). Wenn wir jedoch jeglichen äusseren Widerstand wegnehmen, auch den Reibungswiderstand des Schreibhebels am Kymographion, dann erfolgt nennenswerte Wiederverkürzung und bei der geringeren Länge bietet der Muskel neuer Belastung neuen Widerstand. Allein dieser Widerstand ist nicht elastisch reversibel, sondern plastisch, irreversibel! Die Spannung der Teilchen war im Gleichgewicht mit dem Verschiebungswiderstand der Teilchen. Daher kann die Spannung auch nur diesen Widerstand überwinden, während jeder Zusatzwiderstand die Wiederverkürzung unmöglich macht. Während der Wiederverkürzung nach Aufhebung jeden äusseren Widerstandes bleibt das typische Wechselspiel zwischen Formveränderung der Mizellen und Verschiebung der Teilchen bestehen. Die gespannten Mizellen können sich nicht zusammenziehen, ohne zugleich den sie umgebenden viskösen Intermizellarstoff zusammenzudrücken, und so auch eine plastische Verkürzung des Muskels zuwegezubringen. Bei der darauffolgenden Belastung wird das Gewicht nämlich in der Tat nicht durch die Spannung der Teilchen (denn diese ist ja durch die Verkürzung verschwunden), sondern durch die Viskosität des intermizellären Stoffes getragen: die folgende Dehnung ist plastisch, irreversibel und je steiler, je höher die Temperatur ist. In etwaig gemachten Pausen zeigt sich der „Abfluss“ des Schneepflugeffektes, der Schuld an der elastischen Spannung der Teilchen und somit an

der Wiederverkürzung war. Bedingung zu dieser Wechselwirkung zwischen festen und flüssigen Bestandteilen des Muskels, welche die Funktion dieser Muskeln völlig beherrscht, ist die Tatsache, dass hier stets nebeneinander derartige feste und flüssige Teilchen bestehen bleiben, dass die elastischen Elemente keine einheitlichen Fasern bilden, sondern durch Vermittlung des intermizellaren Stoffes ihre Bewegungen auf den Gesamtmuskel übertragen müssen. Wir werden nun zeigen, dass dieses auch für die echte Kontraktion dieser Muskeln gilt.

Die „Zuckung“ und der Tetanus der Aktinienmuskulatur. Man kann die Muskeln einer Aktinie mit Einzelöffnungsschlägen oder mit faradischen Reizen zu Kontraktionen bringen, immer besteht diese aus sehr langsamer Crescente, langem Festhalten der Verkürzung auf der Höhe der Kontraktion und schliesslich äusserst langsamer Decrescente. Die Kontraktionshöhe ist in sehr hohem Masse abhängig von der Last und nimmt mit zunehmender Last schnell ab. Schon bei einer Belastung von 8 gr werden die Ausschläge oft sehr gering. Im Leben des Tieres dürfte ja überhaupt die Kontraktion gegen Last keine grosse Rolle spielen. Die Hauptaufgabe der Muskeln ist festzuhalten, was gehoben wurde.

In der Tat trägt der Muskel auf dem Gipfel dasjenige Gewicht, welches er gehoben hat und wird durch jedes höhere auf dem Gipfel angehängte Gewicht unmittelbar, und zwar irreversibel oder plastisch gedehnt. Wir erklären nach unseren Erfahrungen am ruhenden Muskel diese Erscheinungen wie folgt: Der Muskel bleibt auch während der Verkürzung plastisch, d. h. in den Mizellen entsteht durch den Reiz Spannung und dadurch Verkürzung, die aber (im Gegensatz zum Wirbeltiermuskel) durch Vermittlung plastischen intermizellären Stoffes auf den Gesamtmuskel übertragen werden muss, wie wir das für die Wiederverkürzung des ruhenden, gedehnten Muskels auseinandergesetzt haben.

Nebeneinander finden daher zwei Prozesse statt: die Last dehnt die flüssigen Bestandteile, während die elastischen Bestandteile die Last heben. Beide Prozesse, sowie die Wechselwirkung zwischen Elastizität und Plastizität, bilden eine Resultante, die wir als Verkürzung wahrnehmen. So wird wohl auch erklärt, warum das Gewicht hier einen so grossen Einfluss auf die Zuckungshöhe hat. Wichtiger aber ist die Tatsache, dass die Dehnung während der Kontraktion im plastischen Teile „Schneepflugeffekt“ erzeugt, dessen Wirkung wir nun studieren wollen. Wie bei der Wiederverkürzung nach Dehnung, hat die Spannung der gereizten Teilchen den viskösen Stoff zusammengeschoben. Ein Muskel der bei der Kontraktion durchaus fest wird, erschlafft unmittelbar nach dem Reiz schnell und (beinahe) total (Schnecken, Wirbeltiere). In visköser Flüssigkeit eingebettete Teilchen schieben diese Flüssigkeit zusammen. Auf dem Gipfel der Kurve mögen die Teilchen unmittelbar erschlaffen; doch werden wir das gar nicht wahrnehmen, da das Gewicht nunmehr durch die Plastizität getragen wird. Jegliche wahrnehmbare Decrescente ist

nämlich plastische Dehnung durch ein Gewicht. Während der Kontraktion erzeugt, wie wir zeigen werden, das Gewicht einen bestimmten Widerstand im plastischen Stoff, der dem gehobenen Gewichte entspricht (Schneepflugeffekt, wie in unserem Dehnungsversuch mit variierter Last am ruhenden Muskel). Daher kann der Muskel auf dem Kontraktionsgipfel gerade dieses Gewicht tragen. Dass es keine nennenswerte Spontanerschaffung gibt zeigt sich durch Versuche, bei denen wir den Muskel auf der Höhe seiner Kontraktion dem Einfluss der Last entziehen und nach varierten Pausen aufs Neue belasten. Spontanerschaffung müsste sich nun durch „freien Fall“ zeigen, dieser tritt nach $\frac{1}{4}$ und $\frac{1}{2}$ Stunde nicht auf, nach $\frac{3}{4}$ Stunden in geringem Masse.

Paradoxon der Decrescente. Ein total unbelasteter Muskel wird faradisch gereizt. Auf dem Gipfel seiner Kontraktion wird er mit 25,9 gr belastet; die „Decrescente“ fängt unmittelbar an und läuft kontinuierlich durch bis zur Abszisse und weiter. In einem zweiten Falle wird der Muskel auf dem Gipfel der Kontraktion mit 25,9 plus 37 gr belastet; die „Decrescente“ ist steil. Auf etwa halber Höhe zur Abszisse nehmen wir die 37 gr weg und lassen nur die 25,9 gr, sodass nunmehr der Muskel in beiden Fällen mit gleicher Last von 25,9 gr gedehnt wird. Im ursprünglich mehr gedehnten Muskel ist durch den Schneepflugeffekt soviel Widerstand entstanden, dass er trotz seines Vorsprunges vom anderen überholt wird, beide Kurven einander schneiden: der Vorsprung wird zum Nachteil im Wettrennen nach der Abszisse („Paradoxon der Decrescente“). Die Decrescente ist also in der Tat plastische, passive Dehnung!

Paradoxon der Crescente. Zwei Kurven gleichen Ringmuskels werden übereinander aufgenommen, in einem Falle war der Muskel bei der Faradisation mit 3 gr, im anderen mit 8 gr belastet. Die Hubhöhe im ersteren Versuch ist grösser als diejenige im letzteren. Auf dem Gipfel der Kontraktion wird der Muskel im Falle der ursprünglich niederen Belastung mit weiteren 5 gr belastet, sodass von nun an in beiden Versuchen die Last gleich ist (8 gr). Doch sinkt im Versuch, bei dem während der Crescente die Belastung 3 gr betrug, die Decrescente dauernd steiler ab, als beim andern Versuch, sodass beide Kurven auch hier einander schneiden. Auch hier wird die Abszisse am schnellsten durch denjenigen Muskel erreicht, der sich am weitesten von ihr entfernt hatte. Die geringere Last während der Kontraktion hatte geringeren Widerstand erzeugt. Damit ist bewiesen, dass auch während der Kontraktion, durch Last „Schneepflugeffekt“ entsteht. So sind wir imstande durch Vergleichung des Aktinienmuskels mit dem Modell des plastischen Kautschuks die biologisch wichtigen Eigenschaften des Muskels dem Verständnis näher zu bringen, wobei wir alles von dem Umstand ableiten, dass diese Muskeln unter allen Umständen plastisch bleiben.
