

**Comparative Physiology.** — *Tonische Verkürzung und tonisches Festhalten der Verkürzung bei den Muskeln von Aplysia limacina unter Einfluss wechselnder Temperatur.* Von H. J. JORDAN. Aus der Zoologischen Station zu Neapel.

(Communicated at the meeting of March 30, 1935.)

Viele Tiere danken ihre Körperfestigkeit nicht einem Skelett, sondern dem Umstande, dass der Inhalt ihrer Leibeshöhle durch einen Hautmuskelschlauch unter mässigem Druck erhalten wird. Die Muskulatur des Hautmuskelschlauchs muss naturgemäss besondere Eigenschaften haben um ohne dauernden Stoffwechsel den Widerstand gegen den Druck bei verschiedener Länge behaupten zu können, Eigenschaften, denen ich eine Reihe von Publikationen gewidmet habe. Da, wo dieselben Muskeln für das Festhalten eines bestimmten Verkürzungsgrades (Tonus) und für die Bewegungen des Tieres dienen, muss ihre Organisation recht kompliziert sein. In der Ruhe betragen sie sich wie eine äusserst zähe Flüssigkeit (Modell: plastizierter Kautschuk<sup>1</sup>), und bieten durch ihre Viskosität dem normalen Innendruck dauernd Widerstand; etwaigem Ueberdruck geben sie passiv nach. Wie öfters beschrieben, messen wir den viskösen Widerstand durch die Steilheit der Kurve passiver, irreversibler Dehnung (Zeit-Längenkurve). Reizt man dahingegen derartige Muskeln, so ziehen sie sich zusammen und erschlaffen nach Aufhören des Reizes schnell zur ursprünglichen tonischen Länge. Dass passive Dehnungskurve und Erschlaffung verschiedenartige Erscheinungen sind, wurde früher verschiedentlich gezeigt.

Bei den Holothuriern finden sich, wie gleichfalls früher gezeigt wurde, zwei getrennte Systeme für die beiden Funktionen: die eigentlichen Muskeln leisten die Bewegung, die sogenannte Cutis das tonische Festhalten einer einmal angenommenen Länge bei konstantem, geringem Innendruck; die Cutis hat keine Bewegungsfunktion. Wenn der Inhalt der Leibeshöhle der Holothurie zunimmt, so gibt die Cutis, sich mit ziemlich konstanter Geschwindigkeit dehnend, nach. Wenn dahingegen der Inhalt (z.B. beim Ausstossen von Wasser aus der Wasserlunge) abnimmt, dadurch, dass die eigentlichen Muskeln sich zusammenziehen, dann wird die Cutis passiv ineinandergedrückt. Am ausgeschnittenen Cutisstreifen habe ich früher die Möglichkeit dieses Zusammendrückens gezeigt, nunmehr habe ich ihre biologische Bedeutung am intakten Tiere sehen können. Ein Exemplar von *Holothuria tubulosa* wird über einen dünnen Stab gehängt, ausserhalb des Wassers. Durch sein Gewicht dehnt sich das Tier unter langsamer Ueberwindung des viskösen Widerstandes der Cutis; es wird zu einem langen, unförmigen Sack. Jedoch das Stück der Cutis, welches auf dem Stabe lag,

---

<sup>1</sup>) Arch. Néerland. Zoologie, T. 1, 1934, p. 1.

wurde hierbei zusammengedrückt und dadurch hart, sodass das Tier, wenn man es umkehrt, nicht imstande ist, direkt wieder gerade zu werden, da das zusammengedrückte Stück Cutis sich erst wieder in typischer Dehnungskurve dehnen muss (Abb. 1).

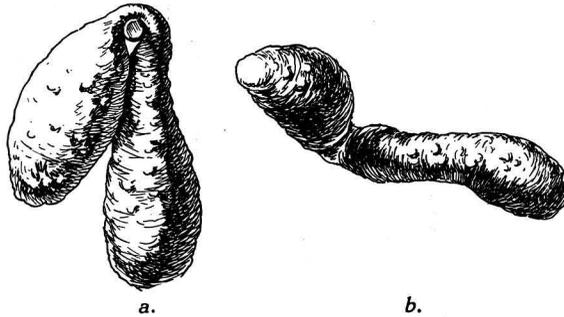


Abb. 1. *Holothuria tubulosa*. a. Das Tier wurde aus dem Wasser genommen und über einen Stab gelegt: Dehnung. b. Das Tier wird nach der Dehnung mit der konvexen Seite nach unten auf eine flache Unterlage gelegt. Die zusammengedrückte Cutisstelle (Einschnürung) widersetzt sich unmittelbarer Streckung.

Wenden wir uns jetzt zu den Funktionen derjenigen Muskeln, bei denen visköser Tonus und Kontraktilität je in allen Fasern vereinigt sind (z.B. bei den Schnecken). Wir müssen hier in jeder Faser ein Substrat für die eigentliche (schnelle) Kontraktilität, ein anderes für die Viskosität suchen. Wir nehmen an, dass die Kontraktilität Funktion der festen Teilchen des kolloidalen Systems, also der Mizellen ist, während der intermizellare Stoff die Funktion des viskösen Tonus hat. Wie wir uns das Zusammenarbeiten der beweglichen und der tonischen Elemente denken, darüber werden wir neuerdings in den Berichten der Viskositätskommission der K. Akademie van Wetenschappen Meldung machen. Hier können wir uns auf die Leistungen des flüssigen Bestandteils beschränken. Er vermittelt die langsame aber sehr ausgiebige passive Dehnung, die für alle diese Muskeln charakteristisch ist und es fragt sich, wie nach solcher ausgiebiger Dehnung die ursprüngliche geringere Länge sich wieder herstellt. Bei den Schnecken geschieht dies offenbar nicht durch die bewegenden Elemente. Daher müssen wir hier von unseren Erfahrungen über spezifisch tonische Kontraktionen Gebrauch machen, Erfahrungen, die wir an dieser Stelle mitgeteilt haben<sup>1)</sup>. Obwohl der Tonus der glatten Muskeln einer *Aplysia* auf der Viskosität der zähflüssigen Bestandteile der Muskelfasern beruht, und demnach der Widerstand um so grösser wird, je niedriger die Temperatur ist, kann doch niedere Temperatur auf die Dauer den viskösen Widerstand völlig zum Verschwinden bringen. *Aplysia*, die wir eine Nacht lang im Eisschrank bei etwa 6° C bewahrt haben, ist völlig erschlafft und wenn man das Tier nun in ein Aquarium von „Zimmertemperatur“ bringt,

<sup>1)</sup> Proc. K. Akad. Wet., Amsterdam, Vol. 33, 1930, p. 788.

so tritt unmittelbar eine langsame, aber sehr ausgiebige Kontraktion auf, die in kurzer Zeit dem Tiere die normale Form und Konsistenz zurückgibt.

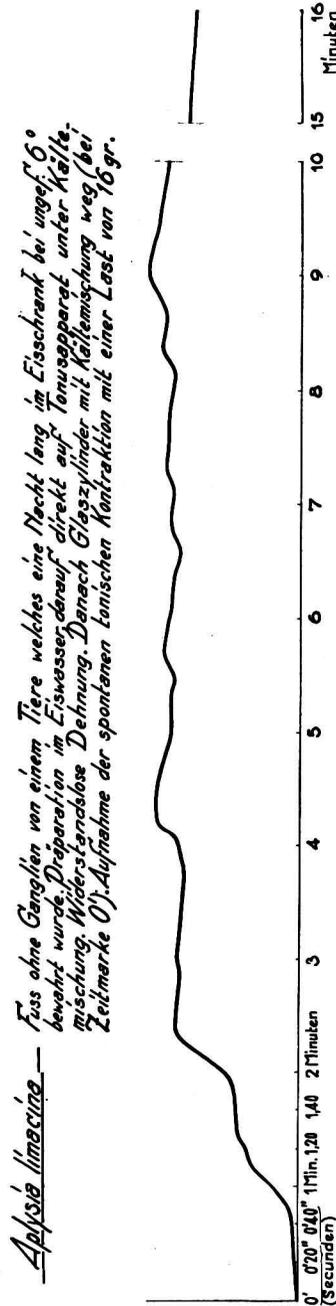


Abb. 2.

Wenn man die Kurve dieser Kontraktion auf einem Kymographion aufnimmt, so ergibt sich ein langsamer Anstieg, der etwa 9 Minuten dauert (belasteter Fuss von *Aplysia limacina*), wobei zahlreiche kleinere Schwankungen auftreten (Abb. 2).

Echte Aktionsströme lassen sich von solch einem Muskel während der tonischen Kontraktion nicht ableiten: es tritt nur ein leichtes Zittern der Galvanometersaite auf.

Ich habe weiterhin das Verhalten des Aplysienfusses gegen längere Einwirkung von Kälte am Kymographion untersucht. (Tonusapparat nach DE MAREES VAN SWINDEREN). Der Fuss wird nach der Präparation eine Zeitlang auf dem Tonusapparat vorgekühlt, sodann wird er belastet und die passive Dehnungskurve aufgenommen. Die Vorkühlung findet statt durch Füllung des Wasserraumes des genannten Apparats mit Kältemischung (Neapler Sommer), sodass im Raume, in dem sich das Präparat befindet eine Temperatur von etwa  $6^{\circ}\text{C}$  herrscht.<sup>1)</sup>

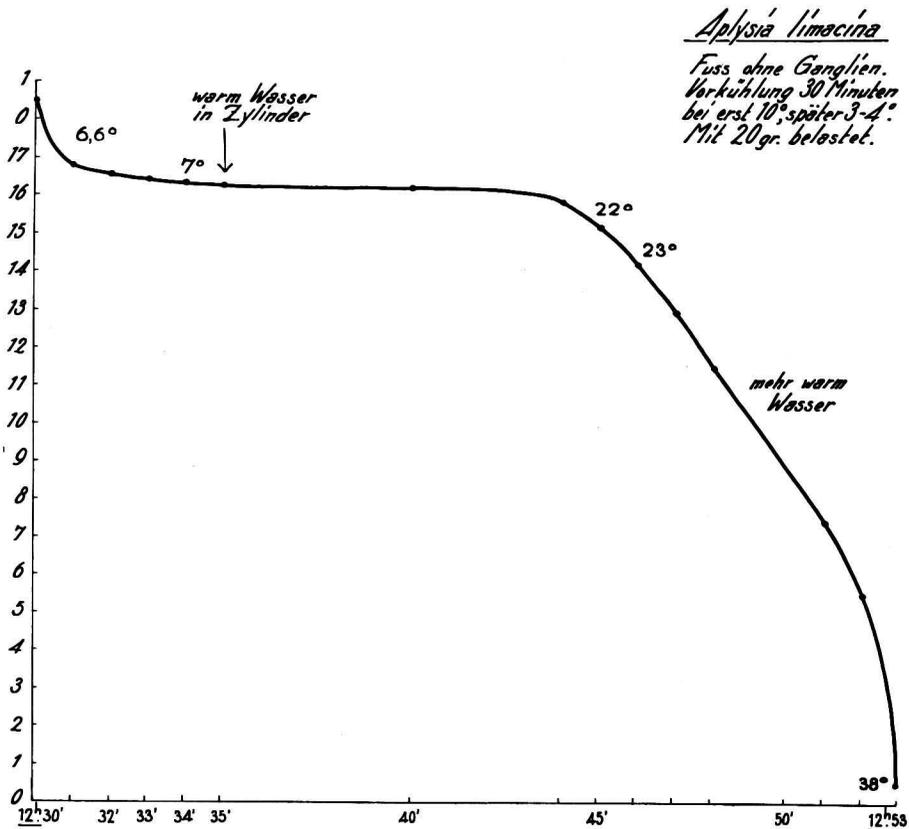


Abb. 3. Dehnungskurve eines Aplysienfusses vor Ueberschreitung der Zeitgrenze. Abszissen: Die Zeit, Ordinaten: die Längenzunahme des Fusses (Zunahme von oben nach unten) in Skalenteilen des Tonusapparates. Nach Aufnahme der, grossen Widerstand verratenden Kurve, kommt warmes Wasser in den Apparat an Stelle der Kältemischung. Der Fuss wird allmählich erwärmt, damit nimmt die Steilheit der Kurve zu.

<sup>1)</sup> Je nach Umständen etwas abweichend, (immer zwischen 3 und  $10^{\circ}$ ).

Es ergab sich eine „Zeitgrenze“, die etwa bei 35 Minuten Vorkühlung liegt.

1. *Vorkühlung von geringerer Dauer als die „Zeitgrenze“.*

(Vier Versuche mit Vorkühlung von 20 Minuten, einer mit Vorkühlung von 30, einer von 35 Minuten). Nach der Vorkühlung wurde der Muskel mit 20 gr belastet und die Dehnungskurve bei der Temperatur der Vorkühlung aufgenommen. Der visköse Widerstand ist, der Temperatur entsprechend, sehr gross. Wenn man nun die Temperatur erhöht, so wird die Dehnungskurve viel steiler (Temperaturen von 20 bis 38° C kamen zur Anwendung. Siehe Abb. 3).

2. *Vorkühlung von einer Dauer, welche die „Zeitgrenze“ übersteigt.*

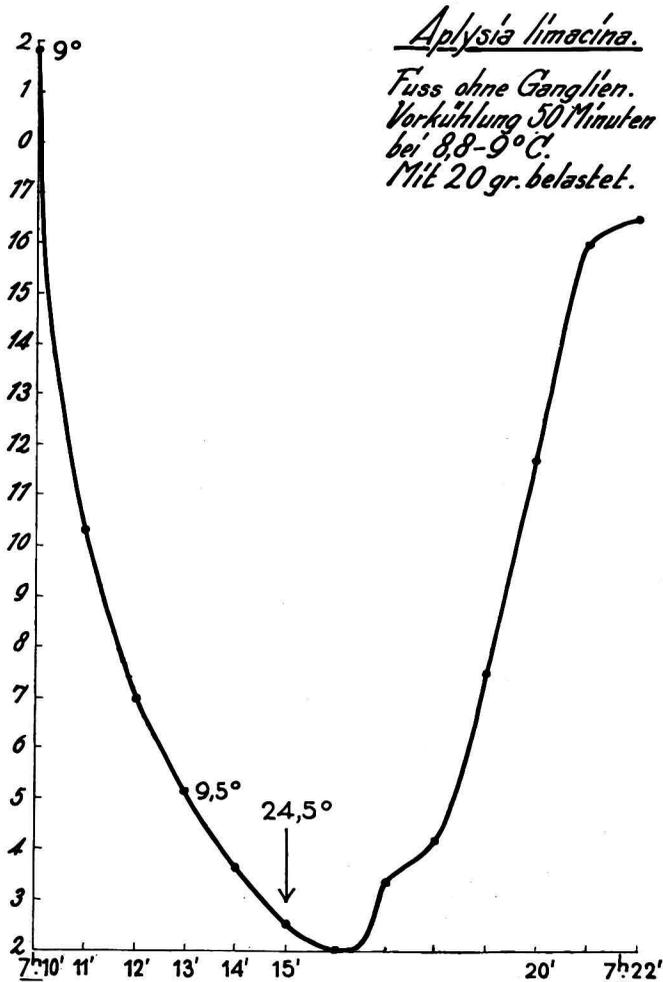


Abb. 4. Die Zeitgrenze ist überschritten. Ein kleiner Teil der steilen Dehnungskurve ist aufgenommen. Dann wird die Kältemischung entfernt und es tritt tonische Kontraktion auf. Im Übrigen wie Abb. 3.

Umgekehrt ist das Verhalten des Muskels, wenn man ihn längere Zeit der Vorkühlung aussetzt (acht Versuche; Vorkühlung drei mal von 30, dann je einmal von 34, 37, 42, 50 und 60 Minuten). Nunmehr bietet der Fuss dem Gewicht keinen nennenswerten Widerstand mehr; die Kurve ist sehr steil und lang. Wenn wir jetzt aber die Temperatur erhöhen, so tritt die tonische Kontraktion nach einiger Latenz auf (Abb. 4), Kühlen wir dann aber wieder ab, so wird der Anstieg sofort unterbrochen und es tritt Dehnung auf, bis wir wieder erwärmen (Abb. 5). Das wird in einem

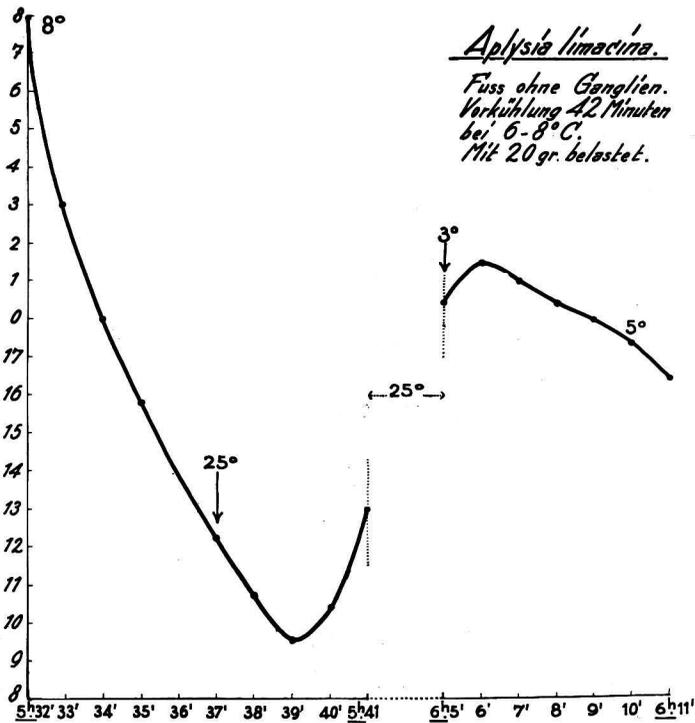


Abb. 5. Die Zeitgrenze ist überschritten. Ein kleiner Teil der Dehnungskurve ist aufgenommen. Nach Erwärmung tritt tonische Kontraktion auf; noch ungefähr 25 Minuten danach verursacht erneuerte Abkühlung auf 3° innerhalb etwa einer Minute erneute Dehnung. Im Übrigen wie Abb. 3.

späteren Stadium nach Kontraktionsbeginn anders, dann nämlich, wenn durch die tonische Kontraktion der normale visköse Zustand gefestigt worden ist; dann erhöht Kälte wieder den Widerstand.

Merkwürdig ist, dass Kurven, die sicherlich kurz vor Ueberschreiten der Zeitgrenze (Vorkühlung von 30 bis 35 Minuten Dauer) aufgenommen wurden, dauernd sehr wenig steil verlaufen. Der Muskel bleibt hierbei im Ganzen viel länger der niederen Temperatur ausgesetzt, als die Vorkühlung mit Grenzüberschreitung dauert; noch eine Stunde nach Anfang der Vorkühlung zeigte eine solche Kurve sehr geringe Steilheit. Offenbar wirkt der Zug des Gewichtes der Kälte als tonusaufhebendem Faktor entgegen.

Diese Tatsache, die zunächst (was Hohlmuskeln <sup>1)</sup> betrifft), nur für *Aplysia* festgestellt ist, bedarf weiterer Untersuchungen.

Wie in so vielen anderen Muskeln, finden wir also beim Fusse von *Aplysia*, neben dem gewöhnlichen schnellen Kontraktionssystem, ein langsames, und der visköse Tonus ist nichts anders als der sehr lang gedehnte Gipfel der Kontraktion des langsamen Systems. Die Gesamterscheinung des viskösen Tonus besteht daher bei *Aplysia* aus einem dynamischen und einem statischen Teile. Offenbar leidet die statische Komponente auch unter normalen Umständen dauernd Verlust, den die dynamische Komponente dauernd ersetzt. Man kann die dynamische Komponente ausschalten, dann verschwindet der statische visköse Tonus zuletzt vollkommen. Bei *Aplysia* ist dazu etwa  $\frac{1}{2}$  Stunde nötig. Bei *Helix* (unter anderen Bedingungen, Versuche im Eisschrank hatten bislang keine entsprechenden Resultate) behauptet sich die statische Komponente, also der Gipfel der langsamen Verkürzung etwa 4 Tage lang <sup>2)</sup>; die Kontraktilität des schnellen Systems bleibt dabei erhalten!

Ich habe in früheren Arbeiten gefunden, dass das Pedalganglion dauernd den Tonus reguliert; die dynamische Komponente erzeugt ihn dauernd in übertriebenem Masse, dauernd wird er durch jenes spezifische Zentrum des langsamen Systems vermindert. Das ganglienlose Tier schrumpft im Laufe der Zeit mehr und mehr und wird hart. Auch die tonische Kontraktion nach Vorkühlung eines ganglienlosen, im Uebrigen aber intakten Tieres in warmem Aquariumwasser ist ausserordentlich übertrieben. Die Dualität von statischer und dynamischer Komponente des Tonus scheint uns auf befriedigende Weise das paradoxe Verhalten des Muskels bei verschiedenem Vorkühlungsgrad zu erklären.

<sup>1)</sup> Beim Schliessmuskel der Muscheln ist ein solches Verhalten bekannt, doch darf man diesen Muskel nicht mit Hohlmuskeln vergleichen.

<sup>2)</sup> Nach Ch. S. KOSCHTOJANZ und A. MUSZEEFF (Russisch). *Biologičeskii Journal* T. 2, 1933, S. 503.

---

**Embryology.** — *Experimental Analysis of some Phenomena of Fertilization and Cleavage.* By M. W. WOERDEMAN.

(Communicated at the meeting of March 30, 1935.)

By means of the Zeiss-micromanipulator experiments were made on the eggs of *Paracentrotus lividus* (Stazione zoologica, Naples) and of *Echinus miliaris* (Biologische Anstalt, Heligoland) in order to study some phenomena of fertilization and cleavage.

**TECHNIQUE.**

The eggs were artificially inseminated after removal of the viscous jelly that surrounds them. Then a drop of the egg-suspension was brought on