

POSTMA, N.: "Shape and slope of rest curves of the stretched foot of the snail (*Helix pomatia* L.) in relation to its water content". (Communicated by Prof. H. J. JORDAN), p. 891.

FRETS, G. P.: "The heredity of the size and the form of the seeds of *Phaseolus vulgaris*. The segregation of the F_2 -generation". (Communicated by Prof. J. BOEKE), p. 897.

Comparative Physiology. — *Die Eigenschaften glatter Tonusmuskeln, verglichen mit den Eigenschaften von unvulkanisiertem, plastiziertem Kautschuk.* Von H. J. JORDAN. (Uit het Laboratorium voor vergelijkende Physiologie van de R. U. te Utrecht.)

(Communicated at the meeting of June 27, 1936).

Der Tonus glatter Muskeln bei Tieren, deren neuro-muskuläre Organisation derjenigen von Hohlorganen gleicht, beruht auf dem visko-elastischen Zustand der Muskelsubstanz und wird von uns aufgefasst als Residuum einer „langsamen“ oder „tonischen“ Kontraktion. In diesem Zustand ist der Muskel mit einem kolloidalen Stoffe zu vergleichen, wie z.B. mit unvulkanisiertem, plastiziertem Kautschuk.

Der Tonus beruht hauptsächlich auf der Viskosität der Muskelsubstanz, die Anpassung an zunehmende Füllung des Schizozoels dahingegen auf passivem Nachgeben unter Ueberwindung des Widerstandes, den die Viskosität bietet. Hierbei ergibt sich eine Reihe von Erscheinungen, die bei Muskel und Kautschuk in gleicher Weise nachweisbar sind. Eine dieser Erscheinungen ist der „Schneepflugeffekt“, das ist Erhöhung des Widerstandes während passiver Dehnung, die mit der Schnelligkeit ungefähr proportional ist, mit welcher der Innendruck (im Versuch die Last) den Muskel zu dehnen sucht.

Ich habe dieses Verhalten bei den Muskeln von *Metridium dianthus* beschrieben¹⁾, wo es eine sehr grosse Rolle spielt und den Muskel vor übertriebener Dehnung schützt. Wenn man nach Auftreten von Schneepflugeffekt den Muskel eine Zeitlang dem Einfluss der Last entzieht, dann erfolgt „Abfluss“ des gesteigerten Widerstandes. Hierdurch erhält der Muskel seinen ursprünglichen Zustand zurück, was sich bei erneuter Belastung durch eine steile Strecke der Dehnungskurve („freier Fall“) zu erkennen gibt; auf den „freien Fall“ folgt in der Regel eine verhältnismässig kleine, ziemlich steile Strecke, die allmählich in, aufs neue durch Schneepflugeffekt sehr verminderte Neigung übergeht.

Man kann den Schneepflugeffekt durch folgende Versuche deutlich machen, bei denen man „fraktionierte Dehnung“ anwendet: man dehnt den Muskel jeweils eine bestimmte Zeit mit hoher Last, um dann mit der Bremse unseres Apparates die beiden Enden des Muskels zu fixieren, so dass der Muskel dem Einfluss des Gewichtes entzogen ist. („Bremspause“). Sodann öffnet man die Bremse wieder. Bei unveränderter Last folgt auf die Bremspause eine ziemlich hohe Strecke „freien Falls“. Wenn

¹⁾ JORDAN, H. J. Archives Néerland. d. Zoologie 1, pag. 1 (1934).

man nun aber nach einer Bremspause den Muskel mit einem geringeren Gewicht belastet, tritt überhaupt kein „freier Fall“ auf, sondern eine rein horizontale Strecke. Wenn man diese Versuche mit der geringeren Last wiederholt, dann tritt eine sehr kleine Strecke „freien Falles“ auf, die beim folgenden Male zunimmt usw., bis sich ein neues Gleichgewicht zwischen Muskelzustand und Last eingestellt hat und der Muskel sich prinzipiell wie vor der Verminderung der Last trägt.

Auch bei teilweiser Entlastung nach langer Dehnung ohne Bremspausen gibt sich der Schneepflugeffekt zu erkennen. Erst tritt eine geringfügige Wiederverkürzung auf von z.B. 3.9 % (in einem Falle, Cutisstreifen von *Holothuria*). Die Kurve läuft sodann geraume Zeit horizontal um sich dann, unter Einfluss der Restlast, mit geringer Neigung wieder zu senken.

Ich habe nunmehr diese Versuche mit Kautschukstreifen wiederholt, die ich der Freundlichkeit von Herrn A. VAN ROSSEM, Direktor des „Rijksrubberdienst“ zu Delft verdanke. Das Material¹⁾ ist 0.95 mm dick, nicht vulkanisiert und 30 Minuten lang plastiziert; die untersuchten Streifen sind 4.45 cm lang und 1.28 cm breit. Die Kurven von solchen Kautschukstreifen entsprechen denen am Muskel von *Metridium* (Fig. 1; auf Fig. 3

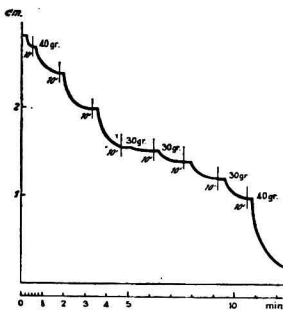


Fig. 1. Kautschukstreifen, fraktionierte Dehnung mit Pausen von je 10 Minuten (je bei 10'). Anfangsbelastung 40 gr, später 30 gr; am Schlusse wieder 40 gr. Man beachte das fast völlige Fehlen des „freien Falles“ bei der ersten Belastung mit nur 30 gr und die Zunahme des freien Falles bei dreimaliger Wiederholung der Pause mit folgender Belastung mit 30 gr. Bei der Zeitmarkierung unterhalb der Kurve bleiben die Pausen in allen Figuren unberücksichtigt. In der Kurve sind die Pausen durch einen senkrechten Strich angedeutet. (Ordinatenschreiber nach N. POSTMA.)

am Schluss sieht man bei Kautschuk den horizontalen Kurventeil nach Entlastung in der oberen Kurve)²⁾.

Die biologische Bedeutung des Schneepflugeffektes ergibt sich aus einer Vergleichung des Verhaltens zweier Ringpräparate vom Mauerblatt von *Metridium*, von denen man das eine mit 30, das andere mit 5 gr belastet. Diese Versuche wurden durch Herrn P. J. KIPP ausgeführt.

Der Ring mit 30 gr dehnt sich zunächst schneller als der mit 5 gr. Nach kurzer Zeit vermindert sich die Dehnungsgeschwindigkeit hauptsächlich des erst genannten Ringes sehr, so dass beide Kurven nur noch wenig von einander abweichen, in manchen Fällen sogar parallel zueinander verlaufen. Nun wird in beiden Fällen eine Bremspause von 40 Minuten eingeschaltet; danach tritt bei dem Ring mit 30 gr, infolge des Abflusses des grösseren Schneepflugeffektes, eine grössere Strecke „freien Falles“ und darauf folgend eine steilere Dehnung auf, als beim Ring mit 5 gr (Fig. 2).

¹⁾ „F. L. crêpe (381)“.

²⁾ Siehe auch H. J. JORDAN, Verh. K. Akad. v. Wetensch. Natuurk. Amsterdam, D. 15 N^o. 3, Chapter 6, p. 214, vor allem auf S. 239 ff. und 249.

TABELLE 1.

Metridium dianthus; Mauerblattring, ein Präparat mit 30 gr, das andere mit 5 gr belastet.

A. Ordinatenverminderung durch Dehnung während der beiden letzten Minuten vor der Pause.

1. Last von 30 gr 4.5 mm
Last von 5 gr 4.5 mm

Unterschied . . . 0.0 mm

2. Ordinatenverminderung durch Dehnung während der zwei ersten Minuten nach der „Bremspause“ von 40 Minuten.

Last von 30 gr 27.5 mm
Last von 5 gr 16.5 mm

Unterschied . . . 11.0 mm

B. (Fig. 2). Ordinatenverminderung durch Dehnung während der zwei letzten Minuten vor der Pause.

1. Last von 30 gr 5.5 mm
Last von 5 gr 2.0 mm

Unterschied . . . 3.5 mm

2. Ordinatenverminderung durch Dehnung während der zwei ersten Minuten nach der Bremspause von 40 Minuten.

Last von 30 gr 34.0 mm
Last von 3 gr 16.5 mm

Unterschied . . . 17.5 mm

Vergrosserung des Unterschiedes durch die „Bremspause“ um das 5-fache.

In einem Versuch betrug der Unterschied in der Ordinatenverminderung vor der Pause also 0 mm, nach der Pause 11 mm; in einem anderen (Fig. 2) vor der Pause 3.5 mm, nach der Pause 17.5 mm, so dass der Unterschied nach der Pause hier 5 mal so gross war als vor der Pause. Vor dem

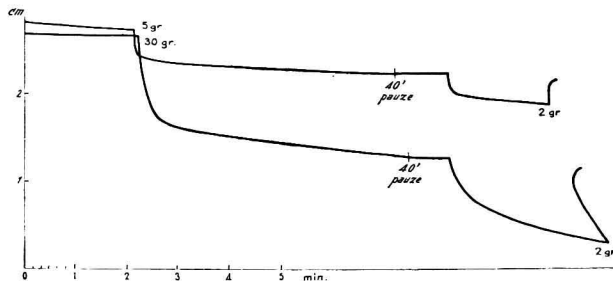


Fig. 2. Biologische Bedeutung des Schneeflugeffektes bei *Metridium*. Erklärung siehe Tabelle 1. Der Kurventeil nach partieller Entlastung ist nicht besprochen (bei der Marke „2 gr.“) (Schreibhebel).

„Abfluss“ durch die Pause hat der Schneepflugeffekt das grössere Gewicht, welches der eine Ring trug, fast oder ganz kompensiert. Sein Ausmass steht daher in der Tat in Beziehung zur Grösse der Kraft, mit der das Gewicht den Muskel zu dehnen sucht.

Ich habe diese Versuche mit Kautschuk wiederholt (Fig. 3) und hierbei einen Streifen mit 55, den anderen mit 40 gr belastet. Während einer

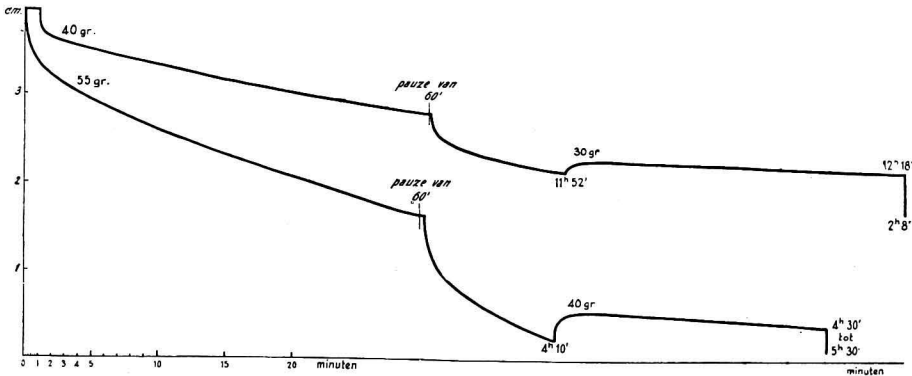


Fig. 3. Kautschukstreifen, gleicher Versuch wie der in Fig. 2 abgebildete; Erklärung siehe Tabelle 2. Um 12^h 18 und 4^h 30 (Wiederanfang der Dehnung) Trommel angehalten. (Ordinatenschreiber nach N. POSTMA.)

Dehnungsdauer von 10 Minuten vor der Pause, war der Unterschied in der Ordinatenverminderung 5 mm, während er nach der Pause bei gleicher Dehnungsdauer 30 mm betrug. Der Unterschied war daher 6 mal so gross geworden.

TABELLE 2. (Fig. 3.)

Kautschuk: ein Streifen belastet mit 55 gr, der andere mit 40 gr bei einer Temperatur von 17.4°.

1.	Ordinatenverminderung durch Dehnung während der letzten 10 Minuten vor der Pause.
Last von 55 gr	14 mm
Last von 40 gr	9 mm

	Unterschied 5 mm
2.	Ordinatenverminderung während der ersten 10 Minuten nach einer „Bremspause“ von 60 Minuten.
Last von 55 gr	53 mm
Last von 40 gr	23 mm

	Unterschied 30 mm

Vergrößerung des Unterschiedes durch die Bremspause um das 6-fache.

Der „Abfluss“ des Schneepflugeffektes steht in Beziehung zu einer Erscheinung, die man in der Kautschuktechnik „Relaxation“ nennt. Die

während der Dehnung gespannten Teilchen ziehen sich während der Fixierung der beiden Enden des Kautschukstreifens zusammen, während sie den Widerstand des intermizellären Stoffes überwinden.

Derartige sich ausgleichende elastische Spannung muss auch bei dem Abfluss des Schneeflugeffekts eine Rolle spielen. Einen rein horizontalen Teil einer Dehnungskurve kann man nicht lediglich durch erhöhte Viskosität erklären, er weist vielmehr auf Wechselwirkung zwischen Spannung und Viskosität hin.

Wenn man einen Schneeflug schnell durch den Schnee zu ziehen versucht, häuft der Schnee sich vor dem Pfluge auf. Feinkörniger Schnee würde der Schwerkraft folgend in einer Pause, d.h. während der Ruhe des Pfluges, abfließen. Der Intermizellarstoff, der bei Formveränderung von Muskeln oder Kautschuk den sich verschiebenden Mizellen ausweichen muss, kann das ebensowenig schnell genug tun, wie der Schnee in unserem Bilde; er häuft sich vor den Spalten, durch welche er ausweichen müsste an, unter Dehnung elastischer Teile, deren Relaxation während der Bremspause den Abfluss bewirkt und daher die Schwerkraft ersetzt, die wir in unserem Bilde vom Schneeflug für den Abfluss des Schnees verantwortlich machten.

Die glatten Muskeln unserer Objekte zeigen sehr deutlich Relaxationserscheinungen (Fig. 4), wie man sie bei Kautschuk kennt. Wenn man einen gedehnten Muskel total entlastet, so tritt Wiederverkürzung auf.

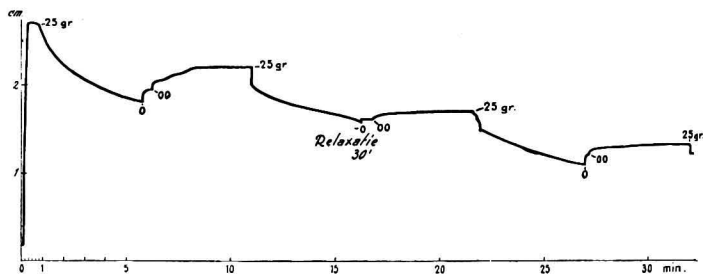


Fig. 4. Fuss von *Helix pomatia*; Relaxation. Erklärung siehe Tabelle 3.
(Ordinatenschreiber nach N. POSTMA.)

Schaltet man aber nach einer gleichen Dehnung eine Bremspause von z.B. 30 Minuten ein, so wird diese Wiederverkürzung viel kleiner; durch längere Pause kann man sie zum Verschwinden bringen.

TABELLE 3. (Fig. 4.)

Fuss von *Helix pomatia*. Dekreszente nach Kontraktion durch Reizung mit R. A. 8.5 cm.
Temperatur 17.8°, Last 25 gr. Rein tonische Dehnungskurve.

5 Min. Dehnung, Entlastung total in zwei Tempi: 0 und 00 gr. Zunahme der Ordinate	1.45 cm
5 Min. Dehnung, Relaxation 30 Min. Entlastung. Zunahme der Ordinate . .	0.42 cm
5 Min. Dehnung, keine Relaxation, Entlastung. Zunahme der Ordinate . .	0.88 cm

Bei der Dehnung derartiger kolloidaler Systeme gibt es noch eine weitere Form von Widerstandserhöhung, die vor allen Dingen bei Kautschuk gut bekannt ist, von der ich aber nicht weiss, ob sie bei allen Muskeln der von uns behandelten Arten vorkommt. Diese Widerstandserhöhung tritt auf nach Massgabe der Strecke um welche wir ein solches System dehnen. Bei Kautschuk erklärt man diese Erhöhung des Widerstandes durch den Umstand, dass die Mizellen im Laufe der Dehnung gleichgerichtet werden und einander näher kommen. Der Hauptunterschied zwischen dieser Widerstandserhöhung und dem Schneepflugeffekt ist zunächst der, dass der Schneepflugeffekt nicht von der Länge der Dehnungsstrecke, sondern von der Schnelligkeit, mit welcher die Last die Formveränderung durchzusetzen versucht, abhängt. Sodann ist nicht einzusehen, wie die Teilchen, wenn sie einander in weitgehendem Masse anziehen, durch „Abfluss“, ohne Energiezufuhr (Schrumpfung nur in der Wärme!) wieder in den losen Zustand übergehen sollten.

Der Schneepflugeffekt beschützt die Mauerblattmuskulatur von *Metridium* vor übermässiger Dehnung ¹⁾ dadurch, dass die Dehnung mehr oder weniger plötzlich unterbrochen wird: es tritt die Erscheinung auf, die wir beim Fusse von *Helix* den „Umschlag“ genannt haben. Bei *Helix pomatia* wird diese Widerstandserhöhung jedoch durch den regulierenden Einfluss der Pedalganglien erzeugt. Zwar kommt Schneepflugeffekt auch bei *Helix* vor, er ist aber lange nicht so stark wie bei *Metridium* und verursacht in der Regel keinen deutlichen Umschlag. Wenn man die Dehnungskurve eines *Helix*fusses, der im Besitze seines Tonuszentrums ist, mit der entsprechenden Kurve eines Fusses ohne Pedalganglien vergleicht, so dehnt der Fuss mit Ganglien sich erst viel schneller als derjenige ohne Ganglien. Später aber tritt bei jenem der „Umschlag“ ein, sodass beide Kurven einander schneiden. Dass die plötzlich einsetzende Widerstandserhöhung des Umschlages hier kein Schneepflugeffekt ist, ergibt sich aus ihrem unmittelbaren Verschwinden nach Exstirpation der Pedalganglien.

Aehnliches gilt für SHERRINGTONS „stretch reflex“, durch den der Widerstand von tonisch verkürzten Streckmuskeln der Wirbeltiere durch Zug an der Sehne erhöht wird. Auch hier verschwindet die Reaktion nach Durchschneidung des Nerven. Der vom Nervensystem isolierte Muskel verhält sich wie ein Stück nicht kontraktiles Gewebes, z.B. wie ein Stück Haut ²⁾.

Die kolloidalen Eigenschaften der sehr viskösen aber trägen *Metridium*-muskeln vertreten die zentralen Einflüsse bei *Helix*, im Zusammenhang mit der Tatsache, dass die *Helix*-muskeln weniger träge, aber auch weniger viskös sind.

¹⁾ Eine solche würde z.B. auftreten, wenn die Aktinie bei Ebbe die Gewichtskompensation durch das Wasser verliert.

²⁾ R. S. CREED, D. DENNY BROWN, J. C. ECCLES, E. G. T. LIDDELL and C. S. SHERRINGTON: *Reflex Activity of the Spinal Cord*, Oxford 1932.

Der Schneepflugeffekt ist ein Beispiel für eine Regulierung, die man „scheinbare Regulierung“ nennen könnte. Denn die Anpassung an übertriebene Last geschieht hier nicht durch besondere regulierende Faktoren, die durch Erzeugung eines, vom physikalischen Standpunkte aus paradoxalen Verhaltens einen schädlichen Einfluss kompensieren ¹⁾. Als Beispiel echter Regulierung denke man an die Atmung; Mangel an Sauerstoff oder Ueberschuss an Kohlensäure würden an sich die Tätigkeit aller Muskeln vermindern. Von dieser Regel sind auf paradoxe Weise gerade die Atmungsmuskeln und nur diese ausgenommen, deren Tätigkeit bei unzureichendem Gaswechsel zunimmt.

Hier kommen wir mit einfacher kausaler Beschreibung nicht aus. Wir müssen eine Vielheit von kausalen Erscheinungen auf ein bestimmtes Endresultat beziehen und bedürfen daher eines besonderen Begriffes, nämlich „Regulierung“. Durch diesen Begriff erfassen wir das Spezifische der zusammenwirkenden Faktoren, also die kausalen Strukturen.

Die Erscheinungen am Kautschuk kann man vergleichen mit den Erscheinungen an einem Gasvolumen. Wenn man ein solches komprimiert, so wird es warm und erzeugt Widerstand gegen die Kompression, als ob es sich vor dieser schützen wollte. Auch das ist nur scheinbar eine Regulierung. Es fehlt jedes Paradoxon. Man kann die Erscheinungen beschreiben, ohne den Begriff der Regulierung zu gebrauchen, in einfacher kausaler Beziehung.

Durch den Schneepflugeffekt können wir die Zustandsänderungen der kolloidalen Strukturen unserer Muskeln während passiver Formveränderungen genau verfolgen. In einer folgenden Mitteilung werde ich die mit dieser Methode erzielten Resultate besprechen.

¹⁾ Siehe „Der Begriff Regulation“. S. 688 von H. J. JORDAN, Stoffwechsel (allgemeine und vergleichende Physiologie) Handwörterbuch der Naturwissenschaften, 2te Aufl. S. 676.

Medicine. — *Immunität gegen Gelbfieber bei weissen Mäusen.* Von W. A. P. SCHÜFFNER und B. WALCH—SORGDRAGER. (Aus dem Institut für Tropenhygiene, Abteilung des Königl. Kolonialen Institutes.)

(Communicated at the meeting of June 27, 1936).

Gelbfieber hinterlässt beim Menschen eine starke Immunität, die sich lebenslang erhalten kann (bis nach 78 Jahren nachgewiesen). Künstliche Methoden der Immunisierung, die bei Gelbfieber ebenso wie bei anderen Virus-Krankheiten nur durch lebendes Virus erreicht werden kann, geben viel geringere Grade der Immunität, jedoch immer noch so viel, dass die Schutzstoffe bis zu zwei Jahren nach erfolgter Impfung im Blute nachgewiesen werden können. Das gilt für den Menschen ebenso wie für den