

ADDENS, J. L., und TOSHIYUKI KUROTSU: "Die Pyramidenbahnen von Echidna". (Communicated by Prof. C. U. ARIËNS KAPPERS), p. 1142.

NIEUWENHUYZEN, F. J.: "Chronic experimental catatonia, produced by intermediate products of metabolism. — Indolethylamine". (Communicated by Prof. B. BROUWER), p. 1151.

**Comparative Physiology.** — *Untersuchungen über Reaktionsverzögerung in Schneckenmuskeln und ihre Bedeutung für die Wechselwirkung zwischen Kontraktion und viskösem Tonus.* Von H. J. JORDAN. (Aus der zoologischen Station zu Neapel und dem Institut für vergleichende Physiologie der Universität Utrecht.)

(Communicated at the meeting of October 31, 1936).

Aufgabe der folgenden Untersuchungen ist, zu erforschen, was im Schneckenmuskel während der Dekreszente nach Reizung geschieht. Es gibt Forscher, die in einer flachen Dekreszente den Ausdruck von „Tonus“ sehen und glauben es gäbe bei den Schneckenmuskeln nur eine einzige Form von Tonus und dieser beruhe auf dem Festhalten einer Kontraktion, wie sie bei jeder Reizung von Muskeln auftritt. Auch die tonische Ruhedehnung sei eine flache Dekreszente. Wir werden zeigen, dass diese Auffassung falsch ist und dass eine flache Dekreszente verschiedene Ursachen haben kann. Das Auffinden dieser Ursachen gewährt einen neuen Einblick in das Wesen des Zusammenarbeitens von Tonus und Bewegung.

I. „Reiztonuseffekt“ bei *Aplysia limacina* und *A. depilans* (s. JORDAN 1933).

Es ist möglich am Fusse von *Aplysia limacina* und *A. depilans* Kontraktionen mit flacher Dekreszente hervorzurufen, die der plastisch-tonischen Ruhedehnung ähnlich sind. Dies gelingt am leichtesten, wenn der Aplysienfuss während der Kontraktion schwer belastet ist. Diese geringe Neigung der Dekreszenten nach Reizung wird aber durch ganz andere Ursachen hervorgerufen als beim Tonus.

In der flachen Dekreszente drückt sich lediglich eine stark verzögerte, die Reizung überdauernde, *spontane* Erschlaffung aus. Das Gewicht am Schreibhebel dient lediglich dazu, durch Auseinanderziehen des Muskels, die Erschlaffung sichtbar zu machen. Wir beweisen unsere Behauptung dadurch, dass wir bei Kontraktionen mit flacher, scheinbar tonischer Dekreszente auf dem Gipfel der Kontraktion eine Pause von beispielsweise 5 Minuten machen und zwar entweder durch Bremsung, d.h. Fixierung beider Muskelenden, oder durch zeitweilige Entlastung. Nach Entbremsung oder Neubelastung fällt bei *Aplysia* die Kurve stets steil ab, wie bei einer schnellen Kontraktion. (Fig. 1.)<sup>1)</sup> Eine schnelle Erschlaffung weicht nur

<sup>1)</sup> Dies gilt auch für den Retractor pharyngis von *Helix*, der kein Hohlmuskel ist. Zu beachten ist, dass der Begriff „schnell“ andere Grössenordnung hat als in der Physiologie quergestreifter Muskeln. Das Kymographion dreht sich mit einer Geschwindigkeit von 1 cm in der Minute.

wenige Winkelgrade von der Ordinate ab. Folgende Zahlenbeispiele mögen das Gesagte illustrieren.

*Aplysia depilans*, Fuss mit 17 gr belastet; Temperatur 4° C.

- |       |   |       |
|-------|---|-------|
| a. 1. | Der letzte Teil der, dem Ruhetonus entsprechenden Dehnungskurve, vor den Reizversuchen verläuft unter einem Winkel mit der Abszisse von . . . . . | 62.3° |
| 2.    | Dekreszente einer Kontraktionskurve (starke faradische Reizung) verläuft unter einem Winkel mit der Abszisse von                                  | 72.3° |
| 3.    | Dekreszente nach gleicher Reizung, aber nach Pause (Bremse) auf dem Gipfel von 5 Minuten. Winkel mit der Abszisse von . . . . .                   | 87.3° |
| b. 1. | Dekreszente ohne Gipfelpause. Winkel mit der Abszisse von   | 78°   |
| 2.    | Dekreszente mit Gipfelpause von 5 Minuten (durch Entlastung). Winkel mit der Abszisse von . . . . .   | 88°   |
- (Fig. 1.)

Während der Pause würde visköser Tonus sich unverändert behaupten, während verzögerte Erschlaffung ununterbrochen, wenn auch an sich unsichtbar, weiter geht. Der Tonus quergestreifter Muskeln muss dauernd durch rhythmische Erregung unterhalten werden; wir nennen ihn darum „Tetanotonus“. Hier, bei *Aplysia*, überdauert ein tonusähnlicher Zustand die Reizung; wir sprechen von „Reiztonuseffekt“: beide Erscheinungen stehen gegenüber dem plastischen oder viskösen Tonus, der sich unabhängig von Erregung behauptet und Stunden- ja selbst Tagelang keine Erschlaffung erkennen lässt. Es ist mir bei *Aplysia* niemals gelungen einen, dem viskösen Tonus ähnlichen Zustand der Muskulatur durch elektrische Reizung zu erzielen<sup>1)</sup>.

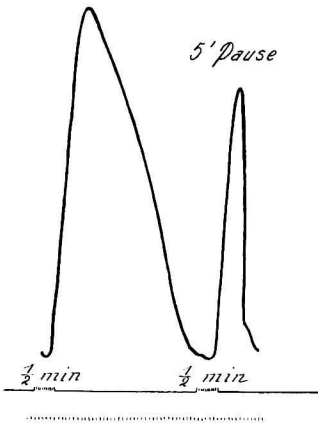


Fig. 1. *Aplysia limacina*. Reiztonuseffekt und seine Aufhebung durch Gipfelpause. Zwei Kontraktionskurven vom Fusse, je nach sehr starker faradischer Reizung von  $\frac{1}{2}$  Minute Dauer. Last 17 gr, Temp. 4°. Erste Kurve mit stark „tonischer“ Dekreszente (Reiztonuseffekt). Zweite Kurve: auf dem Gipfel wird der Fuss 5 Minuten lang entlastet, dann wieder voll mit 17 gr belastet: steile Dekreszente. Zeit in 1/10 Minuten.

Dass der Reiztonuseffekt nichts mit dem plastischen Tonus zu schaffen hat, kann man durch Versuche mit Magnesiumsulfat beweisen. Dieses Salz vernichtet, wie ich gezeigt habe (JORDAN, 1930), die langsame Kontraktion und den viskösen Tonus, während die schnelle Kontraktion und der Reiztonuseffekt unvermindert bestehen bleiben. Tyramin ist bei den Cephalopoden nach SERENI das tonuserzeugende Hormon. Bei diesen Tieren kommt visköser Tonus nicht vor, nur Tetanotonus. Entsprechend hat Tyramin denn auch keinerlei Einfluss auf den viskösen Tonus von

<sup>1)</sup> Ueber tonische Kontraktionen bei *Aplysia* und die spezifische Methodik um sie auszulösen habe ich früher berichtet (JORDAN 1930, 1935a).

*Aplysia*; es erzeugt (oder verstärkt) hier dagegen starken Reiztonus nach faradischer Reizung.

Die Frage ob der Reiztonuseffekt auf normalen Muskeleigenschaften beruht oder ob er Ausdruck einer Schädigung durch starke Reizung ist, lässt sich nicht entscheiden. Eine biologische Auswertung dieser Erscheinung liegt immerhin im Bereiche der Möglichkeit.

## II. *Der Fuss von Helix pomatia. Wechselwirkung zwischen Kontraktion und viskösem Tonus.*

Bei *Helix* kann sich in der Dekreszente nach Reizung wesentlich komplizierteres Verhalten ausdrücken als bei *Aplysia*. Sie kann als reine Erschlaffungskurve verlaufen oder aber mehr oder weniger durch viskösen Tonus kompliziert sein.

Wir untersuchen dieses durch Anwendung von Belastungspausen, sowie durch die folgende Technik. Widerstand, verursacht durch viskösen Tonus,

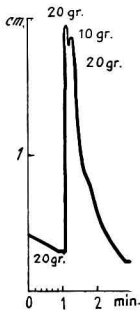


Fig. 2. *Helix pomatia*, Fuss. Reine schnelle Kontraktion. Entlastung von 20 auf 10 gr hat keinen Schneeflugeffekt zur Folge. Ordinate: effektive Längenänderungen des Fusses. Reiz R.A. 12 cm, 1 Sek. lang.

gibt sich bei seiner Ueberwindung durch „Schneeflugeffekt“ zu erkennen. Wenn nämlich die Dehnung unter Verschiebung von Internizellarsubstanz stattgefunden hat, folgt bei partieller Entlastung (in unseren Fällen von 20 auf 10 gr) eine kürzere oder längere horizontale Kurvenstrecke, die spontan, ohne Gewichtserhöhung, wieder in Dehnung übergeht. In früheren Publikationen (JORDAN 1934, 1935b und 1936) habe ich gezeigt, dass „Schneeflugeffekt“ sowohl bei den uns beschäftigenden Muskeln, als bei nicht vulkanisiertem, plastiziertem Kautschuk bei passiver Dehnung entstehen kann und dass sich durch ihn plastische Verschiebung kolloidaler Teilchen gegen ihren viskösen Widerstand als Stauungserrscheinung zu erkennen gibt.

1. *Eine Kurve reiner schneller Kontraktion* sieht man auf Fig. 2. Am Anfang der Dekreszente wurden 10 gr von dem mit 20 gr belasteten Schreibhebel entfernt: es ergab sich *kein* Schneeflugeffekt: der kleine Haken in der Kurve wurde durch die Manipulation, durch welche die 10 gr entfernt wurden, erzeugt. Nun werden die 10 gr wieder angehängt (total 20 gr), ohne sichtbare Aenderung des Kurvenverlaufs.

2. *Rein tonische Dekreszente.* Wintertiere im frühen Frühjahr befanden sich in einem offenbar geschädigten Zustande. Die Erscheinungen der Muskeltätigkeit erwiesen sich als verzögert und wir haben den Folgen dieses Umstandes unsere Aufmerksamkeit zugewandt. Starke faradische Reizung mit R.A. 6 cm, eine Sekunde lang, hatte in manchen Fällen eine Kontraktion zur Folge, auf welche *keinerlei spontane Erschlaffung* folgte.

Dies zeigte sich, wenn man auf dem Gipfel der Kontraktion eine Pause (Entlastung oder Bremsung) von längerer Zeit machte, z.B. von 15 Minuten,  $\frac{1}{2}$  Stunde und in einem Falle von 2 Stunden und 10 Minuten. Oeffnen der Bremsen oder Neubelastung mit 20 gr hat kaum „freien Fall“ (Dekreszente beinahe in der Richtung der Ordinate<sup>1)</sup> zur Folge.

Die Kurve setzt sich hiernach als rein tonische Dehnungskurve fort. Auch zwischendurch eingeschaltete Belastungspausen haben nur einen ganz geringen Einfluss auf den Lauf der Dehnung. An jeder Stelle der Dehnung ist ausgesprochener Schneepflugeffekt zu erzielen. Es fehlt also jede spontane Erschlaffung; die Dehnung ist in jeder Beziehung identisch mit der Ruhedehnung, hervorgerufen durch entsprechendes Gewicht bei sehr tonischem Tiere.

Wir geben ein Beispiel und zwar von demjenigen Fusse, bei dem auf dem Gipfel der Kontraktion 30 Minuten Pause gemacht wurde.

(Reizung während 1 Sek. mit R.A. 6 cm, 14°, 20 gr.)

Höhe der Kontraktion über der Abszisse . . . . .	6.9 cm
„Freier Fall“ nach Pause, unter Neubelastung . . . . .	0.2 cm
Totale Ordinatenverminderung nach Dehnung von 5 Min.	2.39 cm
Elevationswinkel dieser Dehnung . . . . .	20°

Nach 20 Minuten und 50 Sekunden ist die Abszisse noch nicht erreicht (Höhe der Ordinate noch 0.9 cm).

Diese Dehnung ist im üblichen Sinne unserer Tonuslehre „irreversibel“, d.h. es findet keine nennenswerte Wiederverkürzung nach Entlastung statt. Sie beruht auf Ueberwindung des viskösen Widerstandes unter ausgiebiger Verschiebung der Teilchen, durch deren Stauung, wie gesagt, der „Schneepflugeffekt“ entsteht. Daher muss bei der, dieser Dehnung vorhergehenden Verkürzung auch eine Teilchenverschiebung und zwar im Sinne einer Erhöhung des Tonusniveau stattgefunden haben. Nach der Verkürzung sind die kolloidalen Mizellen, als Elemente der Kontraktion, vermutlich nach kürzerer oder längerer Zeit erschlafft; allein dieser Spannungsverlust wird durch den viskösen Widerstand der verkürzten Intermizellarsubstanz maskiert, da sie es ist, die nunmehr die Verkürzung festhält. Leider haben wir es nicht in der Hand diese rein tonische Verkürzung nach Willkür hervorzurufen.

*Was geschieht während dieser rein tonischen Kontraktion?*

Wenn man einen Streifen plastizierten, nicht vulkanisierten Kautschuk dehnt und sodann entlastet, so tritt eine gewisse Wiederverkürzung („recovery“) auf. Auf dem Gipfel dieser Wiederverkürzung neu belastet, bietet der Streifen dem Gewichte wieder plastischen Widerstand. Daher haben die sich verkürzenden gespannten Mizellen die Intermizellarsubstanz ineinandergeschoben, wie das bei der Holothurie die echten Muskeln mit der plastischen Cutis tun (JORDAN 1914).

In beiden Fällen wird das Tonusniveau erhöht (wenn man bei Kautschuk

<sup>1)</sup> Umdrehungsgeschwindigkeit des Kymographions beinahe 9 mm in der Minute.

von Tonus reden will). Offenbar geschieht etwas ähnliches bei der tonischen Kontraktion. Ob bei einer solchen die Intermizellarsubstanz den Mizellen auch aktiv folgen kann, bleibe dahingestellt, wir kommen mit der Annahme passiven Geschobenwerdens, wenigstens für *Helix*, aus, auch wenn diese Annahme nur eine vorläufige Vereinfachung sein sollte.

Reine schnelle Kontraktion muss daher vollkommenes Festwerden der Intermizellarsubstanz zur Voraussetzung haben, da diese den Mizellen bei Kreszente und Dekreszente *ohne Verschiebungen* folgt. (Dieses Festwerden entspricht der Vulkanisierung von Kautschuk.) Hierdurch wird der Muskel zeitweilig zu einem elastischen Strang, was auch für die Uebertragung der Mizellenkontraktion auf die Muskelenden notwendig ist. *Bei unseren Versuchen beruht die tonische Form der Kontraktion daher auf einem Versagen dieses Festwerdens.*

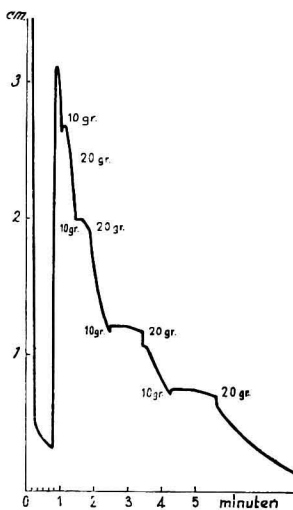


Fig. 3. *Helix pomatia*, Fuss. Gemischte Dekreszente: Gipfel schnelle spontane Erschlaffung ohne Schneepflugeffekt, später tonische Dehnung mit zunehmendem Schneepflugeffekt. Reiz R.A. 12,5 cm, 1 Sek. lang.

während der tonischen Strecke der Dekreszente zeigen. Dies wird durch folgenden Versuch bestätigt. Der Fuss von *Helix pomatia* wird 1 Sek. lang faradisch gereizt, mit R.A. 12,5 cm, Temperatur 14°, Last 20 gr. Es tritt schnelle Kontraktion auf, mit erst schneller Erschlaffung (spitzem Gipfel), die später in tonische Dehnung übergeht.

Nach einer Dekreszente von ungefähr 10 Sekunden ist der Schneepflugeffekt	0	mm
" " " " " "	40	" " " " 1.8 mm
" " " " " "	95	" " " " 5 mm

Spontane Erschlaffung lässt sich im wenig steilen (tonischen) Teil der (hier nur scheinbaren) Dekreszente nicht nachweisen. Dies ergibt sich aus folgenden Versuchen. Wir arbeiten mit einer Reihe von Kontraktionen, mit spitzem Kurvengipfel, deren Dekreszenten bald nach diesem Gipfel

3. *Die gemischte Dekreszente* (Fig. 3). Die Erscheinungen, mit denen wir uns beschäftigen, haben gemein, dass es sich um Verzögerung normaler Funktionen handelt, Verzögerung grösseren oder geringeren Grades. Daher kann auch das Festwerden der Intermizellarsubstanz mit *teilweiser* Verzögerung auftreten, und z.B. erst kurz vor dem Gipfel der Kontraktion vollendet sein. Dann muss der erste, oberste Teil der Dekreszente schneller, der folgende Teil langsamer Kontraktion entsprechen und daher die Kontraktion gemischten Typus haben. Die Richtigkeit dieser Erklärung muss sich durch Fehlen von Schneepflugeffekt unterhalb des Gipfels und Auftreten dieser Erscheinung während der tonischen Strecke der Dekreszente zeigen.

weniger steil werden; immer unter dem Einflusse des Gewichtes von 20 gr. In diesem Teile der Dekreszente nun wird in einigen Fällen durch Verschluss der Bremse eine Pause von z.B.  $2\frac{1}{2}$  Minuten eingeschaltet. Nach Oeffnung der Bremse verläuft die Kurve ganz kurze Zeit etwas steiler, wie dies ja auch in der Ruhekurve der Fall ist, allein unmittelbar nimmt die Kurve die ursprüngliche geringe Neigung wieder an.

1. Vor der Pause (erste 1.8 cm der Ordinatenverminderung) verläuft die Kurve mit einem Winkel zur Abszisse von  $55^\circ$  (näher zum Gipfel beträgt der Winkel  $77^\circ$ ).
2. Nach der Pause (Gesamtverminderung der Ordinate nach der Pause bis zur Abszisse 2.6 cm):  
Die letzte Strecke verläuft mit einem Winkel von  $54^\circ$ .  
Die Sehne der ganzen Strecke nach der Pause bildet einen Winkel von  $65^\circ$ .

Ein anderer Versuch: Letzte Strecke vor der Pause  $57^\circ$ .  
Strecke nach kurzem „freiem Fall“, nach Pause von 2 Min.  $57.5^\circ$ .

4. *Tonusähnliche Erscheinungen durch verzögerte Erschlaffung auf dem Gipfel der Kontraktion.* Zu dem Komplex der verzögerten Kontraktionserscheinungen gehört auch verzögerte Erschlaffung auf dem Gipfel der Kurve. Sie verursacht folgende Eigentümlichkeiten der Dekreszente, die wir an einem Beispiel verdeutlichen wollen. (Fig. 4.)

Ein „tonischer“ Schneckenfuss, mit einer Last von 20 gr, wird mit

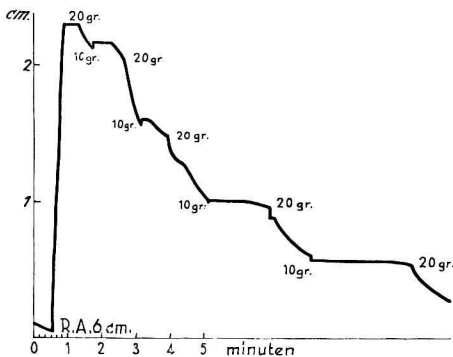


Fig. 4. *Helix pomatia*. Fuss. Gemischte Dekreszente, ausserdem mit verzögerter Erschlaffung auf dem Gipfel. Reiz R.A. 6 cm, 1 Sek. lang.

R.A. 6 cm faradisch gereizt. Auf dem Gipfel verläuft die Kurve nicht in Form einer scharfen Spitze, sondern sie bildet eine horizontale Strecke von 3.9 mm (1 Minute = ungefähr 9 mm); sodann tritt flache Dehnung auf. Nach Dehnung von 20 Sek. entlasten wir auf 10 gr: es tritt Schneepflugeffekt auf mit einer horizontalen Strecke von 5 mm. Hierauf wird wieder mit im Ganzen 20 gr belastet. Die Kurve wird nun steiler, die spontane Erschlaffung

nimmt zu und wenn man nun nach 110 Sekunden (gerechnet vom Beginn der Dehnung am Gipfel) wieder auf 10 gr entlastet, so fehlt eigentlicher Schneepflugeffekt, die Steilheit wird nur etwas vermindert. Es wird aufs Neue mit 20 gr belastet und nach im Ganzen 235 Sek. Dehnung aufs Neue auf 10 gr entlastet. Es ergibt sich Schneepflugeffekt von 10.6 mm.

Aus diesen Versuchen ergibt sich die Tatsache, dass während verzögerter Erschlaffung die Intermizellarsubstanz weitgehend flüssig sein kann. Das

belastende Gewicht dehnt dann den Muskel zeitweilig unter Ueberwindung der Viskosität jener Substanz, welche die Mizellen zu Längsträngen verbindet. Denn die Mizellen widersetzen sich der Dehnung. Wenn später die Erschlaffung schneller geworden ist, beherrscht sie die Dekreszente. Erst in ihrem weiteren Verlaufe wird die Dekreszente wirklich tonisch, nämlich offenbar da, wo die zwischen den kontraktile Strängen liegende ineinandergeschobene Intermizellarsubstanz sich den freien Bewegungen der Stränge widersetzt.

Diese *seitliche* Bremsung (die nach A. V. HILL auch beim quergestreiften Vertebratenmuskel eine grosse Rolle spielt) ist die Grundlage der viskösen Tonuserscheinungen, während der (Kontraktion und der) Erschlaffung. Dies ergibt sich auch aus den folgenden Versuchen.

5. *Der tonische Fuss der Dekreszente schneller Kontraktionen.* Die Abszisse der Kontraktionskurven ist gegeben durch das tonische Niveau von dem aus wir gereizt haben. Reine schnelle Kontraktion geht auf dieses Niveau zurück und die Dekreszente geht hier in die flachere tonische (visköse) Dehnungskurve über. Sehr oft aber ist auch bei solcher schneller Kontraktion dieser Uebergang nicht scharf. Die Kurve biegt schon oberhalb des alten Tonusniveau ab, verliert mehr und mehr an Steilheit, um unscharf in rein tonische Dehnung überzugehen („tonischer Fuss“ der Dekreszente).

Jedem Tonusniveau entspricht eine bestimmte Lagerung der Intermizellarsubstanz. Vor der Reizung wurde das Tonusniveau durch Dehnung erniedrigt. Diese Dehnung bahnte einen Weg innerhalb der Intermizellarsubstanz für die Dekreszente. Daher bestimmt das Niveau nach Dehnung die Abszisse der Kontraktion. Vom Beginn der eigentlichen schnellen Kontraktion ab ist der Muskel fest, er nimmt die Intermizellarsubstanz nicht als Bremse mit in die Höhe. Allein die durch Dehnung erreichte Abszisse ist nur scheinbare Abszisse, da nach jeder Dehnung Spannungen im Muskel bleiben, die bei Entlastung „recovery“ verursachen würden. Offenbar kommt es im ersten Beginn der Kontraktion, ehe die Intermizellarsubstanz fest ist und die eigentliche Verkürzung eingesetzt hat, zu einem Spannungsausgleich und an Stelle der scheinbaren tritt auf etwas höherem Niveau die wirkliche Abszisse. Bis zu ihr ist der Weg für die Dekreszente wirklich gebahnt und daher verläuft sie steil nur bis zum entsprechenden Niveau.

Dass der „tonische Fuss“ die Folge jener Residualspannung ist, lässt sich beweisen. Wenn man nach ausgiebiger passiver Dehnung beide Enden des Muskels (oder eines nicht vulkanisierten plastizierten Kautschukstreifens) eine Zeitlang fixiert, so gleicht sich die Spannung, unter Ueberwindung des viskösen Widerstandes der Intermizellarsubstanz, aus (sogenannte „Relaxation“). Dadurch wird das scheinbare zum wirklichen Tonusniveau. Reizt man einen Schneckenfuss nach hinreichender Relaxation, so *verschwindet der tonische Fuss*, je nach Relaxationsdauer, mehr oder weniger vollkommen.

Dieser Versuch wurde seiner Wichtigkeit wegen oft wiederholt, wir geben in Fig. 5 ein Beispiel und fügen einige Zahlen, Messungen an den betreffenden Kurven, hinzu.

Gemessen wird hauptsächlich die Breite der Kurve, in einem Falle auf der Abszisse, in einem zweiten Falle etwas oberhalb der Abszisse.

	Höhe der Kontraktion	Breite der Kurve auf der Abszisse
1. Ohne Relaxation	9.6 cm	2.4 cm
2. Relaxation (Bremspause) vor der Reizung	10.3 cm	0.89 cm
3. Gleiche Relaxation	8.7 cm	0.8 cm

Breite der Kurve 1.96 cm oberhalb der Abszisse.

1. Ohne vorherige Relaxation	3.6 cm
2. Mit Relaxation	1.15 cm

*Relaxation vor der Reizung kann ausschliesslich den Weg für die Dekreszente bahnen. Auf die eigentliche Kontraktion hat sie offenbar keinen Einfluss.*

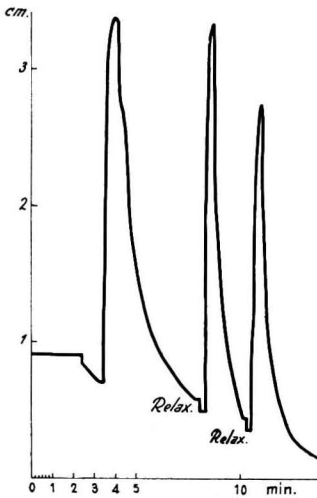


Fig. 5. *Helix pomatia*, Fuss. „Tonischer Fuss“ der Dekreszente und seine Vermeidung durch Relaxation jeweils vor der Reizung. Reiz R.A. 12,6 cm, 1 Sek. lang.

Wenn dagegen während des Reizversuches das Tonusniveau durch tonische Kontraktion steigt, dann hat vorhergehende Relaxation, wie viele Versuche zeigen, keinen Einfluss auf die Dekreszente, da alsdann von einer irgendwie bestimmten Abszisse für die spontane Erschlaffung keine Rede sein kann.

N. POSTMA hat nunmehr den Einfluss vorhergehender Relaxation auf die durch ihn entdeckte tonische Niveauerhöhung nach Dehnung untersucht und hat gefunden, dass auch diese Form tonischer oder langsamer Kontraktion von der vorherigen Relaxation unabhängig ist.

Die Intermizellarsubstanz, welche die kontraktiven Stränge umgibt, kann also in der Tat auf Spontanerschaffung beruhende Dehnung durch ihren viskösen Widerstand hemmen. Die Bedingungen für diese Hemmung werden nicht durch die Verkürzung selbst erzeugt. Tonus und Kontraktion können unter Umständen zusammen auftreten, sie sind aber prinzipiell unabhängig von einander.

Der Zweck unserer Versuche war, die sehr verschiedenartigen Ursachen zu finden, die an der Gestaltung unserer Kurven beteiligt sind. Wenn man in



zwei verschiedenen Versuchen die gleichen Kurven erhält, so bedeutet das keineswegs, dass man in beiden Fällen die gleiche Ursache aufgedeckt hat. Die Dualität von Tonus und Kontraktion kann nicht bezweifelt werden. Wenn wir auch nicht das Bestehen einer besondern Kontraktion der Intermizellarsubstanz, als Trägerin der Tonusfunktion, ausschliessen wollen, so haben wir doch versucht, auf die überwiegende Bedeutung der Fluiditätsveränderungen bei dieser Substanz für die Erscheinungen des Tonus und seine Wechselwirkung mit der Kontraktion hinzuweisen: Der Tonus von Hohlmuskeln der Vertebraten und von den Muskeln der von uns bearbeiteten Tiere ist eine Funktion des kolloidalen Zustandes dieser Muskeln und seiner Regulierung durch spezifische Centra.

## LITERATUR.

- 1914 JORDAN, H. J. Ueber reflexarme Tiere. IV. Die Holothurien. 1. Die Holothurien als hohlorganartige Tiere und die Tonusfunktion ihrer Muskulatur. Zool. Jahrb. Abt. f. allg. Zool. u. Physiol. **34**, 365.
- 1930 ——— Der Tonus glatter Muskeln als Funktion der Muskelfluidität. Tonus, tonische Kontraktion, Tonus im Verhältnis zum Tetanus. Proc. Royal Acad., Amsterdam **33**, 788.
- 1933 ——— Viskosoider Tonus und Erregungsresiduum („Reiztonuseffekt“) in den Muskeln von *Aplysia*. Acta Brev. Neerl. III, 40.
- 1934 ——— Die Tonusmuskeln der Aktinie *Metridium dianthus*. Ihre Eigenschaften werden verglichen mit denjenigen von plastischem Kautschuk. Proc. Royal Acad., Amsterdam **37**, 31. Arch. Néerl. Zool. **1**, 1.
- 1935a ——— Tonische Verkürzung und tonisches Festhalten der Verkürzung bei den Muskeln von *Aplysia limacina* unter Einfluss wechselnder Temperaturen. Proc. Royal Acad., Amsterdam **38**, 358.
- 1935b ——— Viscosity effects in the living protoplasm and in muscles. Chapter VI aus First report on Viscosity and Plasticity. Verhand. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam, Afd. Natuurk. 1e sectie, **15**, 214.
- 1936 ——— Die Eigenschaften glatter Tonusmuskeln, verglichen mit den Eigenschaften von unvulkanisiertem, plastiziertem Kautschuk. Proc. Royal Acad., Amsterdam **39**, 796.

---

**Physics.** — *Researches on heat conduction by rarefied gases. II. The thermal accommodation coefficient of helium, neon, hydrogen, and nitrogen on glass at 70—90° K.* By W. H. KEESOM and G. SCHMIDT. (Abstract of Communication N<sup>o</sup>. 245b from the KAMERLINGH ONNES Laboratory at Leiden).

(Communicated at the meeting of October 31, 1936).

The measurements form part of a series of investigations on heat conduction by rarefied gases, viz. helium, neon, hydrogen, and nitrogen at 0° C, 70—90° K, and 14—20° K. The accommodation phenomena are intimately related to those of adsorption.