

# Über den Gaswechsel von Tieren mit glatter und quergestreifter Muskulatur.

Von  
**Otto Cohnheim.**

---

(Aus dem physiologischen Institut Heidelberg und dem physiologisch-chemischen  
Laboratorium der zoologischen Station zu Neapel.)

(Der Redaktion zugegangen am 29. November 1911.)

---

Im Jahre 1910 haben Pletnew und ich<sup>1)</sup> über Versuche an glatten Muskeln berichtet. Wir untersuchten damals den Gaswechsel der Muskulatur des Katzendünndarms bei ungefähr normaler Bewegung und fanden, daß 100 g Muskeln in der Stunde 50—60 mg Sauerstoff verbrauchten und eine entsprechende Menge von Kohlensäure produzierten. Die Magenmuskulatur, die wir ebenfalls untersuchten, führt stärkere Bewegungen aus und ihr Gaswechsel ist dementsprechend ungefähr doppelt so groß. Ich habe nun versucht, in derselben Weise auch quergestreifte Muskeln, Skelettmuskeln in bezug auf ihren Gaswechsel zu studieren. Die Schwierigkeit liegt hierbei nicht sowohl darin, den Muskel in isoliertem Zustande arbeiten zu lassen, was ja beim Kaltblüter, aber auch beim Warmblüter leicht möglich ist. Sie liegt vielmehr darin, die richtige Innervation der Muskeln zu erhalten. Bekanntlich liegen eine große Anzahl von Untersuchungen vor, in denen der Gaswechsel und der Energiewechsel des Froschmuskels untersucht wurde, indessen waren diese Muskeln immer von ihrem Zentrum abgetrennt und wir wissen heute, insbesondere durch die Ausführungen von v. Uexküll,<sup>2)</sup> daß man unter solchen Umständen nicht mehr mit normalen Verhältnissen rechnen kann. Vor allem ist es, wenn das Zentrum entfernt ist, nicht möglich, zwischen Spannung und

---

<sup>1)</sup> O. Cohnheim und D. Pletnew, Diese Zeitschrift, Bd. 69, S. 96 bis 107, 1910.

<sup>2)</sup> A. Noyons und J. v. Uexküll, Zeitschrift f. Biologie, Bd. 56, S. 139, 1911.

Verkürzung zu unterscheiden; der in der Regel angewandte elektrische Reiz auf den Nerven verändert sowohl die Länge wie die Spannung des Muskels, während bei der natürlichen Innervation Länge und Spannung unabhängig voneinander variieren können.

Ich habe daher folgendes versucht. Wie ich früher beschrieben habe, ist es bei dem Darm leicht möglich, Sauerstoff in die Arterie einzuleiten und durch die Gefäße des Organs strömen zu lassen. Ich habe dasselbe am quergestreiften Muskel versucht, den ich im Tier ließ, sodaß durch seine Blutgefäße hindurch Sauerstoff strömte, dessen Verminderung gemessen werden konnte, während der Muskel durch seinen Nerven mit dem Zentralnervensystem des Tieres in normaler Weise in Verbindung stand. Ich habe zunächst an den hinteren Extremitäten von Katzen gearbeitet, indem ich Kanülen in die Arteria und Vena femoralis einführte, beide mit dem Respirationsapparat verband und auf diese Weise Sauerstoff durch die Blutgefäße eines ganzen Hinterbeines leitete. Außerdem habe ich einzelne Muskeln genommen, von denen besonders der *Musculus rectus abdominis* sich durch seine bequeme Blutversorgung zu derartigen Versuchen zu eignen schien. Aber auch mit einzelnen Oberschenkelmuskeln und mit dem *Musculus gastrocnemius* habe ich experimentiert. Diese Versuche sind indessen sämtlich gescheitert, und nicht, wie ich anfangs glaubte, an der Schwierigkeit, das Eindringen von Blut durch Kollateralen in das betreffende Gebiet zu verhüten. Es ist vielmehr an sich anscheinend unmöglich, längere Zeit hindurch Sauerstoff durch die Muskelgefäße zu leiten. Nach wenigen Minuten beginnt der Widerstand in den Gefäßen zu steigen und erreicht in kurzem eine solche Höhe, daß er nur durch einen sehr hohen Druck überwunden werden kann, dem schließlich die Gefäße nicht mehr standhalten. Brauchbare Versuche habe ich auf diese Weise nicht zustande bekommen. Worauf die Verschiedenheit der Muskelkapillaren und der Kapillaren des Darms und des Herzens beruht, die so leicht mit Gas zu durchströmen sind, vermag ich nicht zu sagen.

Ich bin dann dazu übergegangen, an ganzen Tieren zu arbeiten, und habe bei einer Anzahl von Meerestieren den Gas-

wechsel untersucht, von denen ich solche mit glatten Muskeln und solche mit quergestreiften Muskeln zu vergleichen suchte.

Ich hoffte, daß es auf diese Weise möglich sein würde, etwa vorhandene, durchgreifende Unterschiede zwischen glatten und quergestreiften Muskeln zu erkennen. Es schien mir außerdem wünschenswert, bei einer Reihe von Wirbellosen ganz verschiedener Klassen den Gaswechsel zu untersuchen, da wir ihn bei derartigen Tieren im allgemeinen noch recht wenig kennen. Es liegt eigentlich nur eine größere Arbeit über den Gaswechsel von Wirbellosen vor, von Vernon<sup>1)</sup> und gegen diese lassen sich gewisse methodische Bedenken, die besonders die Kohlensäurebestimmung betreffen, nicht unterdrücken. Einzelne Bestimmungen finden sich in einer Untersuchung von Henze.<sup>2)</sup> Weiterhin hoffte ich und es bestätigte sich, daß sich unter den Meerestieren mit glatter Muskulatur eines finden würde, an dem die Frage nach der Dauerkontraktion von glatten Muskeln erneut bearbeitet werden könne. Diese Frage ist ja von Bethe angeschnitten worden, der im Jahre 1903 die Vermutung aussprach,<sup>3)</sup> daß bei der Dauerkontraktion der glatten Muskeln gar kein Energieaufwand erfordert würde. Ich habe mich auf Grund von Beobachtungen am Darm s. Zt. gegen diese Vermutung ausgesprochen,<sup>4)</sup> mußte mich aber dann überzeugen, daß meine damaligen Versuche keine Beweiskraft hatten.<sup>5)</sup> Inzwischen hat Bethe sich auf Grund eigener Versuche an *Aplysia* und auf Grund der Versuche von Parnas<sup>6)</sup> erneut in dem Sinne geäußert, daß bei den sogenannten Tonusmuskeln, die für gewöhnlich keine raschen Bewegungen ausführten, sondern dauernd kontrahiert blieben, diese Kontraktion ohne Energieaufwand erfolge.<sup>7)</sup> Es schien mir indessen, daß die Versuche von Parnas an den Schließmuskeln der Muscheln

<sup>1)</sup> H. M. Vernon, *Journal of Phys.*, Bd. 19, S. 18, 1895.

<sup>2)</sup> M. Henze, *Biochem. Zeitschr.*, Bd. 26, S. 255, 1910.

<sup>3)</sup> A. Bethe, *Allg. Anat. u. Phys.*, 1903, S. 366.

<sup>4)</sup> O. Cohnheim, *Diese Zeitschrift*, Bd. 54, S. 461, 1908.

<sup>5)</sup> O. Cohnheim und D. Pletnew, *Diese Zeitschrift*, Bd. 69, S. 106, 1910.

<sup>6)</sup> J. Parnas, *Pflügers Archiv*, Bd. 134, S. 441, 1910.

<sup>7)</sup> A. Bethe, *Pflügers Archiv*, Bd. 142, S. 291, 1911.

um deswillen keine Verallgemeinerung verträgen, weil hier ein ganz eigenartiger Fall vorliegt, der sonst in der Tierreihe nicht verwirklicht ist. Die Schalen der Muscheln werden bekanntlich durch zwei Muskeln miteinander verbunden, von denen der eine die Schalen bewegt und der andere sie geschlossen hält. Diesen letzteren hat Parnas untersucht und an ihm keinen Unterschied im Gaswechsel gefunden, gleichgültig ob er die Muscheln sich selbst überließ, sodaß der Muskel nur gegen das Halteband arbeitete, oder ob er ihm noch ein erhebliches Gewicht zu tragen gab. Daß es sich bei diesem Schließmuskel der Muscheln um ganz besondere Verhältnisse handelt, ist von Uexküll und Noyons eingehend auseinandergesetzt worden. Das Entscheidende ist, daß der Schließmuskel der Muscheln im Gegensatz zu den anderen Muskeln sich nicht entspannt, wenn man ihm die Last abnimmt. Es fehlt bei ihm die Beziehung zwischen Last und Spannung, und das kommt in Parnas' Versuchen zum Ausdruck. Gegen die Versuche von Bethe an der *Aplysia* ließ sich der Einwand machen, daß bei ihnen der Muskel zwar verschiedene Längen zeigte, daß aber weniger deutlich war, wie sich die Spannung der Muskeln verhält. Wir wissen aber sonst von dem quergestreiften Muskel, daß es für die Größe des Gaswechsels hauptsächlich auf die Spannung ankommt. Es erschien wünschenswert, glatte Tonusmuskeln auch bei verschiedener Spannung zu untersuchen.

Die Versuche sind im März und April in dem physiologisch-chemischen Laboratorium der zoologischen Station zu Neapel gemacht worden. Ich danke den Herren der Station, insbesondere Herrn Dr. Henze und Herrn Dr. Cérutti aufs herzlichste für ihre lebenswürdige und tatkräftige Hilfe. Der Aufenthalt in Neapel wurde mir durch eine Zuwendung der medizinischen Fakultät Heidelberg aus der Walther Erb-Stiftung und eine weitere Zuwendung der Heidelberger Akademie der Wissenschaften ermöglicht.

Zu den Versuchen diente mir der früher beschriebene Respirationsapparat,<sup>1)</sup> bei dem Sauerstoff und Kohlensäure gleichzeitig bestimmt werden, während ein bestimmtes Luft-

<sup>1)</sup> O. Cohnheim, Diese Zeitschrift, Bd. 69, S. 89, 1910.

quantum durch den Apparat kreist. Der Apparat wurde bei diesen Versuchen mit Sauerstoff gefüllt, damit unter allen Umständen die günstigsten Bedingungen für die Sauerstoffversorgung der Tiere gewahrt waren. Henze hat gezeigt, daß es Seetiere gibt, bei denen eine Verminderung des Sauerstoffs in dem Seewasser die Atmung merklich herabsetzt. Herr Professor Frédéricq, der gleichzeitig mit mir in Neapel war, hat in einem meiner Versuche an Sipunculus den Sauerstoffgehalt des Seewassers, das in dem Apparate war, und den Sauerstoffgehalt der Leibeshöhlenflüssigkeit des Tieres bestimmt.

Er fand, im Seewasser	53 und 56%	Atm. O <sub>2</sub>
in der Leibeshöhlenflüssigkeit	48%	» »

Die Zahl ist ein Beweis für den raschen Sauerstoffaustausch durch die Leibeswand des Sipunculus hindurch. Die Sauerstoffbestimmung beruht bei meinem Respirationsapparate darauf, daß die Verminderung des Volumens des in dem Apparat befindlichen Gasquantums gemessen wird. Da es sich bei den Seetieren um sehr kleine absolute Mengen handelte, mußte sehr sorgfältig darauf gesehen werden, daß die Temperatur in dem Apparat konstant war. Ich wollte die Temperatur nicht wesentlich über die des Aquariumwassers steigern, weil das für manche der Tiere schädigend hätte wirken können, und habe daher das Versuchsgefäß und die zur Wasserabsorption dienenden Gefäße in ein großes Gefäß mit Wasser von Zimmertemperatur gesetzt, das durch Zugießen von warmem und kaltem Wasser sorgfältig auf gleicher Temperatur gehalten wurde.

Von besonderem Interesse war die Bestimmung der Kohlensäure, die bisher bekanntlich ein Schmerzenskind bei Seewasseranalysen ist. Die Schwierigkeit liegt ja in dem hohen Gehalte des Seewassers an Bicarbonat. Die Kohlensäurebestimmung bei meinem Apparat beruht darauf, daß kohlensäurefreier Sauerstoff durch die Flüssigkeit geleitet wird, dann an Schwefelsäure sein Wasser und an trockenen Natronkalk seine Kohlensäure abgibt. Ich hatte mich nun schon früher überzeugt, daß dieses Verfahren bei der Ringerschen Lösung, die ja ebenfalls Bicarbonat enthält, anwendbar ist. Und ich habe durch eine Reihe von Versuchen festgestellt, daß es auch bei

Seewasser richtige Werte liefert. Wenn man Sauerstoff durch Seewasser 1 Stunde hindurchleitet, so bildet sich für eine bestimmte Temperatur ein Gleichgewichtszustand heraus, und wenn man den Sauerstoff dann noch mehrere Stunden durch das Seewasser im raschen Strome hindurchjagt, so geht keine Kohlensäure mehr über. Das Gewicht der Natronkalk- und Schwefelsäureröhrchen ändert sich nicht. Fügt man hingegen der Flüssigkeit Kohlensäure hinzu, so steigt deren Gewicht an. Es ist also möglich, das von einem Tiere im Seewasser produzierte Kohlensäurequantum zu bestimmen. Bei den früheren Versuchen habe ich nach Beendigung der Versuchszeit und nach erfolgter Bestimmung des Sauerstoffs das Organ aus der Flüssigkeit herausgenommen und dann den Apparat noch 1 Stunde laufen lassen, um die in der Flüssigkeit noch absorbierte Kohlensäure überzutreiben. In Neapel bin ich nur bei den Versuchen mit *Sipunculus* ebenso verfahren. Bei vielen der anderen Versuche wäre das nicht gut angängig gewesen, weil es schwierig gewesen wäre, die Versuchstiere, deren ich meist eine ganze Menge anwendete, schnell aus der Flüssigkeit herauszubekommen. Ich bin deshalb folgendermaßen verfahren. Die Tiere kamen in das Versuchsgefäß und in diesem befand sich Seewasser, das schon vorher durch einen Strom von kohlenstofffreier Luft gelüftet war. Dann begann eine Vorperiode von mindestens 1 Stunde, in der Regel etwas mehr, während deren die Kohlensäure bereits absorbiert wurde. Am Schlusse dieser Vorperiode mußte sich ein Gleichgewichtszustand eingestellt haben, der dem Seewasser + den in ihm befindlichen Tieren entsprach. Außerdem mußte das Seewasser mit Sicherheit mit Sauerstoff gesättigt sein. Zu Beginn des eigentlichen Versuches wurde das gewogene Röhrchen zur Kohlensäureabsorption eingeschaltet und am Manometer das Volumen abgelesen. Der Versuch lief nun eine bestimmte Zeit und wurde nach dieser abgebrochen. Es mußte sich jetzt noch eine gewisse Kohlensäuremenge absorbiert in der Flüssigkeit befinden, aber diese mußte derjenigen Kohlensäuremenge gleich sein, die sich bei Beginn des Hauptversuches in der Flüssigkeit absorbiert fand, vorausgesetzt natürlich gleichmäßiges Verhalten

der Tiere, auf das immer geachtet wurde. Die Genauigkeit der Sauerstoff- und Kohlensäurebestimmungen beträgt etwa  $\frac{1}{2}$  mg.

### Versuche an Krebsen.

Als Typus von Tieren mit quergestreifter, schnell beweglicher Muskulatur wurde der Krebs *Palaemon serratus* gewählt, an dem 7 Versuche glatt durchgeführt werden konnten.

	Zahl	Gew. g	Temp.	Zeit	mg O <sub>2</sub>	mg CO <sub>2</sub>	Pro 100 g und Stunde		R.-Q.
							mg O <sub>2</sub>	mg CO <sub>2</sub>	
1.	6	30	16°	150'	10,5	13,9	14,2	18,5	0,95
2.	8	50	15 $\frac{3}{4}$ °	45'	6,6	8,1	17,6	21,6	0,9
3.	8	40	17 $\frac{1}{8}$ °	145'	17,0	17,3	17,6	17,9	0,74
4.	1	5	15°	240'	3,6	3,0	18	15.	—
5.	14	30	16°	90'	—	11,9	—	27	—
6.	14	30	16°	217'	16,1	—	15	—	—
7.	8	47	13°	180'	26,3	32,4	18,7	23,0	0,89

Während der Vorperiode waren die Tiere sehr unruhig, offenbar wegen des rhythmischen Durchströmens des Sauerstoffs, das in großen Blasen erfolgte. Nach einiger Zeit beruhigten sie sich indessen und hielten sich in der Regel ohne stärkere Bewegungen im Wasser schwebend. An Fühlern und Beinen sah man Bewegungen. Die ersten beiden Versuche sind an Tieren gemacht worden, die reichlich mit Fischfleisch gefüttert waren und deren Magen sichtbar gefüllt war, Versuch 3 ist an Tieren gemacht worden, die seit mehreren Tagen hungerten, und deren Magen nichts enthielt. Von großem Interesse ist der Vergleich der respiratorischen Quotienten in diesen drei Versuchen. Bei den gefütterten Tieren ist er hoch (0,9 und 0,95), bei den Hungertieren beträgt er nur 0,74. Diese Krebse verhalten sich also in bezug auf ihren Gaswechsel gerade so wie die höheren Tiere. In Versuch 4 beträgt der respiratorische Quotient 0,6; doch ist bei den sehr kleinen absoluten Zahlen darauf wohl kein Wert zu legen. In Versuch 7 ist über den Ernährungszustand nichts bekannt. Versuch 5 und 6 sind an den gleichen Tieren unmittelbar hintereinander angestellt worden. In Versuch 5, bei dem die Sauerstoffbestimmung

leider mißglückte, ist der Kohlensäurewert höher als in allen anderen Versuchen. Es liegt nahe, das darauf zurückzuführen, daß es sich um sehr kleine Tiere handelt. Doch entspricht dem Versuch 6 nicht. Man wird aus dem einzelnen Versuch nichts schließen dürfen.

Ich habe ferner an einer anderen Krebsart, an *Carcinus maenas*, 2 Versuche mit je 2 Tieren angestellt. Dieselben Tiere dienten zu beiden Versuchen; über den Ernährungszustand kann ich nichts Sicheres aussagen. Die Tiere saßen während des Versuchs still mit eingezogenen Beinen.

	Zahl	Gew. g	Temp.	Zeit	mg O <sub>2</sub> <sup>l</sup>	mg CO <sub>2</sub>	Pro 100 g und Stunde		R.-Q.
							mg O <sub>2</sub>	mg CO <sub>2</sub>	
8.	2	56	16°	75'	6,5	12,0	7,4	17,1	1,34
9.	2	56	16 1/2°	90'	8,5	13,8	10,1	16,4	1,18

Der Stoffwechsel ist von der gleichen Größenanordnung; pro 100 g berechnet ist der Sauerstoffverbrauch merklich kleiner. Ob das nur damit zusammenhängt, daß die Tiere größer sind, oder ob die Langsamkeit der Tiere gegenüber den schnell beweglichen *Palaemon* in Betracht kommt, ist kaum zu entscheiden, auch über die Ursache des hohen respiratorischen Quotienten vermag ich keine Angabe zu machen.

#### Versuche an Mollusken.

Ich lasse zunächst 2 Versuche an Cephalopoden folgen, *Eledone moschata*. Die Muskeln dieser Tiere werden zu den glatten gerechnet, die Tiere sind aber so schnell beweglich, wie die Arthropoden oder Wirbeltiere, auch haben sie ein durchaus zentralisiertes Nervensystem. Es handelte sich um junge Tiere, die nicht gefressen hatten.

	Zahl	Gew. g	Temp.	Zeit	mg O <sub>2</sub>	mg CO <sub>2</sub>	Pro 100 g und Stunde		R.-Q.
							mg O <sub>2</sub>	mg CO <sub>2</sub>	
10.	2	20	15°	90'	9,7	—	32,3	—	—
11.	4	55	13 1/4°	112'	19,0	15,3	18,5	15	0,6

Die Tiere saßen still, trotzdem ist der Umsatz relativ hoch, besonders in dem ersten Versuche; wahrscheinlich hängt



das mit der allgemein hohen Organisation der Tiere zusammen. Der respiratorische Quotient ist in dem einen Versuche 0,6.

Dem gleichen Typus wie die Cephalopoden gehören die Schnecken an, sie unterscheiden sich aber durch ihre viel geringere Beweglichkeit und die im ganzen offenbar niedere Organisation. Ich habe an der in Neapel sehr häufigen Nacktschnecke, *Aplysia limacina*, experimentiert; nur Versuch 18 und 19 sind an *Aplysia punctata* angestellt worden, die sich wohl nicht anders verhält. An ihr hat Bethe seine Versuche gemacht.

	Zahl	Gew. g	Temp.	Zeit	mg O <sub>2</sub>	mg CO <sub>2</sub>	Pro 100 g und Stunde		R.-Q.
							mg O <sub>2</sub>	mg CO <sub>2</sub>	
12.	1	215	16°	120'	13,0	16,0	3,0	3,6	0,88
13.	1	215	15 1/2°	330'	45(?) <sup>1)</sup>	31,5	3,8	2,7	—
14.	1	—	14 1/4°	84'	11,7	8,0	3,7	2,7	0,5
15.	1	665	13°	95'	39,2	33,4	3,7	3,2	0,64
16.	1	436	14°	37'	14,6	18,6	5,4	6,9	1,07
17.	1	915	13°	60'	27,4	41,5	3,0	4,5	1,1
18.	2	86	13°	60'	—	11,1	—	13	—
19.	2	75	15 1/2°	45'	—	8,8	—	15,6	—

Die Versuche 12—14 sind an ein und demselben Tier angestellt worden, das schon seit einiger Zeit im Aquarium lebte und während der Versuche 12 und 13 Eier legte. Nach Versuch 13 wurde das Tier in der von Bethe und Jordan<sup>2)</sup> angegebenen Weise seiner Ganglien beraubt. Versuch 14 wurde 4 Tage später vorgenommen. Ich habe nur diesen einen Versuch an einer operierten *Aplysia* gemacht, da ich unterdessen erfuhr, daß Bethe entsprechende Versuche gemacht habe. Er bestätigt Bethes Angaben, daß durch die starke Verkürzung der Muskeln keine Steigerung des Gaswechsels bei *Aplysia* eintritt. Auch sonst stimmen meine Zahlen mit denen von Bethe gut überein. Die Zahlen sind viel niedriger als bei den Cephalopoden und den Krebsen, doch wird man das kaum mit der Art der Muskeln in direkte Beziehung bringen können, es hängt

<sup>1)</sup> Die Bestimmung ist vermutlich etwas zu hoch.

<sup>2)</sup> H. Jordan, Zeitschrift f. Biologie, Bd. 41, S. 196, 1901.

vielmehr eher mit der Größe der Tiere und mit ihrer geringen und langsamen Beweglichkeit zusammen. Während der Versuche 18 und 19 befanden sich die Tiere in Paarung, womit vielleicht der erheblich höhere Umsatz zusammenhängt. Was den respiratorischen Quotienten anlangt, so ist derselbe in Versuch 16 und 17 hoch. Diese beiden Tiere waren frisch gefangen und entleerten nachher Kot, waren also gefüttert. Versuche 12—14 sind an einem hungernden Tiere angestellt worden, bei Versuch 15 weiß ich nichts über den Ernährungszustand.

### Versuche an Würmern.

Auch die Muskeln der Würmer müssen wenigstens in der Hauptsache zu den glatten Muskeln gerechnet werden, doch findet sich gerade bei den von mir untersuchten Chaetopoden die Angabe, daß einzelne Muskeln an quergestreifte erinnern.<sup>1)</sup> Ich habe zunächst an einigen sehr schnell sich bewegenden, lebhaften Chaetopoden der Gattungen *Glycera* und *Nephtys* experimentiert. *Glycera siphonophora* und *Nephtys hombergi* sind mehrere Zentimeter lang. *Glycera convoluta* ist viel kleiner. Die Tiere schwammen während der Versuche mit lebhaft schlängelnden Bewegungen in dem Versuchsgefäß herum.

	Zahl	Gew. g	Temp.	Zeit	mg O <sub>2</sub>	mg CO <sub>2</sub>	Pro 100 g u. Stunde mg O <sub>2</sub>	
20.	43	3	16°	150'	1,9	7,8	25	<i>Gl. convoluta</i>
21.	21	30	16 1/3°	100'	5,3	1,6	10,6	<i>Gl. siphonophora</i>
22.	21	30	16 1/3°	115'	—	6,2	—	"
23.	13	12	15°	85'	8,9	6,6	54	9 St. <i>Gl. siphonophora</i> 4 " " <i>convoluta</i>
24.	10	14	16 2/3°	165'	—	2,7	—	<i>Nephtys hombergi</i>
25.	17	25	14°	35'	6,9	3,0	47,3	"

Die Größenanordnung des Gaswechsels ist ganz wie bei den Krebsen, in einigen Versuchen sogar beträchtlich höher.

<sup>1)</sup> C. Emery, Mitteil. aus der zoolog. Station zu Neapel, Bd. 7, S. 371, 1886.

Der Einfluß der Beschaffenheit der Muskulatur kommt also nicht zur Geltung, oder er wird dadurch überwogen, daß es sich um kleine, sehr bewegliche Tiere handelt, die sich auch während des Versuches bewegten. Im Gegensatz zu den bisher mitgeteilten Versuchen, bei denen Sauerstoff und Kohlensäure in einem bestimmten Verhältnis standen, das sich aus dem Ernährungszusand in der Regel gut erklären ließ, läßt sich bei diesen Tieren zwischen Sauerstoff und Kohlensäure keine sichere Beziehung feststellen. Ich führe die Berechnung auf 100 g und Stunde daher auch nur für den Sauerstoff durch.

Ein weiterer, ganz anders gearteter Wurm, an dem ich experimentiert habe, ist nun *Sipunculus nudus*, an dem ich eine große Anzahl von Versuchen ausführte. Der biologische Bauplan des Tieres ist durch die bekannten Untersuchungen von v. Uexküll sehr genau erforscht worden.<sup>1)</sup> Die Tiere haben typisch glatte Muskulatur, die nur langsame Bewegungen ausführt. Die Muskulatur ist als eine ausgesprochene Tonusmuskulatur zu bezeichnen, wenigstens die Muskulatur der Leibeshöhle, die den größten Teil des Tieres ausmacht. Stärkere Bewegungen werden nur von den verhältnismäßig kleinen Retraktoren des Rüssels ausgeführt. Durch die Leibeshöhlemuskulatur wird dagegen der Druck erzeugt, der für das Bohren der Tiere erforderlich ist. Während des größten Teiles ihres Lebens liegen die Tiere mit erschlaffter Muskulatur im Sande; wenn man sie herausnimmt, kontrahieren sie sich und führen längere Zeit hindurch Bohrbewegungen aus. In dem Versuchsgesäß taten sie dies auch, eine gewisse Zeit später lagen sie meist still mit mittelmäßig kontrahierter Muskulatur und bewegten sich nur von Zeit zu Zeit.

Bei Vergleich des Sauerstoffs und der Kohlensäure fällt zunächst ins Auge, daß die Sauerstoffwerte recht gleichmäßig sind, die Kohlensäurewerte dagegen regellos schwanken, so daß eine feste Beziehung nicht wohl zu erkennen ist. Ich nahm zunächst an, daß das damit zusammenhänge, daß die Kohlensäure aus der Leibeshöhlenflüssigkeit schlecht herausginge. Es

<sup>1)</sup> J. v. Uexküll, Zeitschrift f. Biologie, Bd. 33, S. 1, 1896; Bd. 44, S. 269, 1903.

	Zahl	Gew. g	Temp.	Zeit	mg O <sub>2</sub>	mg CO <sub>2</sub>	pro 100 g u. Stunde mg O <sub>2</sub>	
26.	3	66	16°	140'	9,2	4,4	6,0	
27.	4	70	17°	100'	11,6	9,7	10,0	
28.	2	—	16 1/3°	150'	4,3	18,9	—	
29.	4	—	16 2/3°	180'	16,5	—	—	
30.	2	etwa 30	17 1/2°	155'	10,0	5,3	—	
31.	3	50	15 3/4°	70'	5,8	2,1	10,0	
32.	2	58	13 2/3°	77'	3,3	0	4,5	
	2	58	14°	150'	7,4	9,0	5,1	Dieselben Tiere.
33.	3	68	13 1/4°	168'	12,8	0	6,7	
34.	2	—	12 1/2°	40'	4,2	7,2	—	
35.	1	—	15°	45'	13,2	—	—	S. tessellatus, sehr leb- hafte Bewegungen. 10 Bohr- bewegungen in 5 Min.
36.	1	45	15 1/2°	55'	6,7	—	16,2	Sehr lebhafte Bewegungen.
37.	3	69	16 1/4°	47'	4,7	2,0	8,7	

zeigte sich aber dasselbe bei den später zu erwähnenden Versuchen, bei denen die Tiere aufgeschlitzt waren, so daß auch ihre innere Oberfläche mit dem Seewasser in Berührung kam. Das Schwanken der Kohlensäurewerte kann auch nicht etwa auf technischen Fehlern meiner Versuchsanordnung beruhen, denn mitten zwischen den Sipunculus-Versuchen liegen Versuche an Palaemon und den Schnecken, die ganz normale Werte ergaben. Ich kann nur annehmen, daß bei den glatten Muskeln der Würmer die Kohlensäureabgabe nicht mit der Sauerstoffaufnahme zeitlich gleichen Schritt hält. Die Unsicherheit der Kohlensäurewerte ist auch Henze aufgefallen.<sup>1)</sup> Er hat sie auf die Mängel der Bestimmung der Kohlensäure bezogen; ich glaube aus meinen Versuchen schließen zu müssen, daß der Grund in den Tieren liegt.

#### Zur Dauerkontraktion der glatten Muskeln.

Ich habe nun weiterhin an Sipunculus eine Reihe von Versuchen angestellt, die sich auf die im Eingang besprochene

<sup>1)</sup> M. Henze, Biochemische Zeitschrift, Bd. 26, S. 255, 1910.

Frage der Dauerkontraktion der glatten Muskeln beziehen. Magnus<sup>1)</sup> hat bei *Sipunculus* eine Reihe von Giften studiert und er hat gefunden, daß Strophantin bei *Sipunculus* eine starke Kontraktion der Körpermuskulatur hervorruft, daß es sich hierbei aber nicht um eine Wirkung auf die Muskeln, sondern auf die im Bauchstrang gelegenen Zentren der Muskeln handelt. Da das Strophantin nicht auf die Muskeln selbst wirkt, war ich bei diesen Versuchen gegen den Irrtum geschützt, den die Anwendung des Chlorbaryums bei den Versuchen mit der Darmmuskulatur s. Z. hervorgerufen hatte, daß ich nämlich Absterbeerscheinungen der Muskulatur erhielt. Wie Magnus gezeigt hat und wie ich es bestätigen konnte, erholen sich die Tiere von der Vergiftung mit Strophantin, die Muskeln werden wieder schlaff und nach kleinen Dosen zeigen die Tiere auch wieder Bewegungen durch mehrere Tage. Zu einer vollständigen Erholung ist es übrigens in meinen Versuchen nicht gekommen, die Tiere gingen später alle zugrunde.

Die Versuche wurden in zwei Arten angestellt. Einmal wurde unversehrten Tieren Strophantin, in Seewasser gelöst, mit einer Pravazschen Spritze in die Bauchhöhle eingespritzt; dann kommt es nach 10—20 Minuten zu einer starken Tonussteigerung der Leibesmuskeln. Das Tier wird ganz hart, der Rüssel wird ausgestülpt, und sehr häufig kommt es zu einem Durchgepreßtwerden von Blut durch die schwache Stelle der Leibeswand, an der die Eiablage erfolgt. Dieser Zustand dauert etwa 1—2 Stunden an. Dann werden die Tiere schlaff und zunächst völlig unbeweglich. Die Versuche mußten während der Zeit des Hartseins der Tiere angestellt werden, und aus diesem Grunde habe ich bei den *Sipunculus*-Versuchen, wie im Eingang erwähnt, keine Vorperiode genommen, sondern wie s. Z. bei den Darmversuchen eine Nachperiode zur Bestimmung der Kohlensäure. Trotzdem waren in zwei Versuchen die Tiere bei Herausnahme aus dem Apparat schon wieder erschlafft. Nach Einspritzung des Strophantins habe ich immer so lange gewartet, bis das Hartwerden der Tiere vollkommen und der Rüssel ausgestülpt bzw. Blut ausgetreten war. Ich habe also

<sup>1)</sup> R. Magnus, Archiv f. exp. Path. u. Pharm., Bd. 50, S. 86, 1903.

nicht das Festwerden gemessen, sondern das Bestehen der Dauerkontraktion. In einer anderen Versuchsreihe habe ich nun nicht das ganze Tier benutzt, sondern nur seine Leibeshöhlenwand mit dem zugehörigen Nervensystem, dem Bauchstrang. Ich habe die Tiere nach den Angaben v. Uexkülls in ein Vliespräparat verwandelt. Dazu schlitzt man die Tiere an der dem Bauchstrang gegenüberliegenden Seite der Länge nach auf und entfernt die Leibesflüssigkeit, den Darm und die Genitalschläuche. Das Präparat besteht also nur noch aus der muskulösen Leibeswand, dem Rüssel und seinen Muskeln und dem Bauchstrange. Die Vliese habe ich nun entweder so wie sie waren, d. h. zusammengerollt, in das Versuchsgefäß getan, oder ich habe sie auf einer mit Wachs überzogenen Glasplatte festgesteckt, so wie es v. Uexküll beschreibt. In den Strophantinversuchen habe ich den Bauchstrang mit Strophantin bepinselt. Man fühlt dann das Hartwerden des Vlieses nach einiger Zeit sehr deutlich. An den aufgesteckten Vliesen sieht man es auch. Ich habe auch hier natürlich gewartet, bis das Hartwerden voll eingetreten war. Im folgenden sind Normalversuche, Vliesversuche und Strophantinversuche, die an denselben Tieren gemacht worden sind, immer zusammengefaßt; da die Normalversuche schon mitgeteilt sind, sind zum Teil dieselben Versuchsnummern benutzt. Kohlensäure-Zahlen sind nur einmal bestimmt, da sich ihre Unverwertbarkeit sehr deutlich zeigte.

32a. 2 Tiere 58 g,  $13\frac{3}{4}^{\circ}$ .

Normal 77 Min. 3,3 mg  $O_2$  = 2,6 mg pro Stunde.

» 150 » 7,4 » » = 3,0 » » »

Strophantin 117 » 15 » » = 7,7 » » »

33a. 3 Tiere 68 g,  $13\frac{1}{4}^{\circ}$ .

Normal 168 Min. 12,8 mg  $O_2$  = 4,6 mg pro Stunde.

Strophantin 80 » 17,9 » » = 13,4 » » »

34a. 2 Tiere,  $12\frac{4}{5}^{\circ}$ .

Normal 40 Min. 4,2 mg  $O_2$  = 6,3 mg pro Stunde.

Strophantin 40 » 6,5 » » = 9,7 » » »

38. 3 Tiere, Vliespräparate 11 g.

Normal 78 Min. 10,9 mg  $O_2$  = 8,4 mg pro Stunde.

Strophantin 111 » 13,7 » » = 7,4 » » »

Am Schlusse des Versuches sind die Vliese völlig erschlaft.

39. 2 Tiere 87 g, Vliespräparate 28 g,  $12\frac{1}{2}^{\circ}$ .

Normal 65 Min. 6,4 mg  $O_2$  = 6 mg pro Stunde.

Strophantin 55 » 3,7 » » = 4 » » »

Am Schluß sind die Vliese völlig erschlaft.

40. 2 Tiere 66 g, Vliese 26 g,  $14\frac{3}{4}^{\circ}$ , Vliese aufgespießt.

Normal 60 Min. 3,4 mg  $O_2$  = 3,4 mg pro Stunde (5,2 mg  $CO_2$ )

Strophantin 51 » 9,9 » » = 11,6 » » »

41. 2 Tiere 58 g, Vliese.  $14\frac{3}{4}^{\circ}$ .

Normal 71 Min. 4,1 mg  $O_2$  = 3,5 mg pro Stunde

» 48 » 2,2 » » = 2,8 » » »

Gespießt 47 » 7,1 » » = 9,0 » » »

Strophantin 30 » 7,4 » » = 14,8 » » »

42. 2 Tiere, 1 S. tessellatus, 1 S. nudus. Vliespräparate, die 58 g wiegen.  $15^{\circ}$ .

Normal 40 Min. 7,3 mg  $O_2$  = 10,8 mg pro Stunde.

Strophantin 39 » 8,5 » » = 13,1 » » »

Das kleinere Tier ist erschlaft.

35a. 1 S. tessellatus. Vliespräparat 20 g,  $15\frac{1}{2}^{\circ}$ .

Normal 45 Min. 13,2 mg  $O_2$  = 17,7 mg pro Stde.

Vlies 48 » 13,0 » » = 16,2 » » »

Gespießt 49 » 12,0 » » = 14,7 » » »

Strophantin 31 » 16,4 » » = 31,7 » » »

Bauchstrang entfernt 57 » 7,3 » » = 7,6 » » »

36a. 1 Tier 45 g, Vlies 16 g,  $15\frac{3}{4}^{\circ}$ .

Normal 55 Min. 6,7 mg  $O_2$  = 7,3 mg pro Stunde

Vlies 78 » 9,0 » » = 6,9 » » »

Strophantin 40 » 14,0 » » = 21,0 » » »

43. 2 Tiere 51 g, Vliese 20,5 g,  $16^{\circ}$ .

Normal 39 Min. 7,3 mg  $O_2$  = 11,2 mg pro Stunde

Strophantin 39 » 10,5 » » = 16,1 » » »

37a. 3 Tiere 69 g, Vliese 20 g,  $16\frac{1}{4}^{\circ}$ .

Normal 47 Min. 4,7 mg  $O_2$  = 6,0 mg pro Stunde (2,0  $CO_2$ )

Vlies 40 » 2,6 » » = 3,9 » » » (2,9 » )

Strophantin 36 » 5,6 » » = 9,3 » » » (3,6 » )

Aus diesen Versuchen ergibt sich mit großer Sicherheit, daß die vermehrte Spannung der Leibesmuskulatur bei Sipunculus den Gaswechsel bedeutend erhöht. Eine Ausnahme machen nur die beiden Versuche 38 und 39, bei denen die Tiere am Schlusse des Versuches erschlafft gefunden wurden, sie stimmen um so besser mit den anderen überein. Bei diesen Versuchen stehen sich gegenüber der geringe Kontraktionsgrad der Sipunculusmuskulatur, der mit vereinzeltten Bewegungen abwechselt, in den Normalversuchen, und der sehr hohe Spannungszustand in den Strophantinversuchen. Sehr hübsch zeigt sich, wie der Gaswechsel bei Entfernung des Bauchstrangs rapide abfällt, dadurch wird ja der Muskeltonus vernichtet. Im Gegensatz zu den Muschelmuskeln zeigen also die Muskeln des Sipunculus vermehrten Gaswechsel, d. h. vermehrten Energieaufwand bei Dauerkontraktion und vermehrter Spannung. Die Resultate von Parnas dürfen also nicht verallgemeinert werden, sie sind ein Spezialfall, und die übrigen Muskeln der Tierreihe verhalten sich zweifellos eher wie die Sipunculusmuskeln, als wie die Muschelmuskeln, denn sie haben, wie dies Noyons und v. Uexküll ausführlich gezeigt haben, vor allem das eine mit den Sipunculusmuskeln gemein, daß die Spannung durch die Last beeinflußt wird.

Was die übrigen Ergebnisse der Untersuchung anlangt, so sei vor allem noch hervorgehoben, daß alle diese Tiere der verschiedensten Typen einen nicht unbeträchtlichen Sauerstoffverbrauch zeigen. Es spricht das jedenfalls dafür, daß ein Leben ohne Sauerstoff, wo es vorkommt, immer nur ein ganz besonderer Fall von Anpassung ist. Der Gasumsatz der verschiedenen untersuchten Wirbellosen ist absolut gering, immerhin nicht sehr viel niedriger, als der der glatten Muskulatur von Warmblüterorganen. Die Vermutung, von der aus an die Untersuchung herangegangen wurde, daß zwischen Tieren mit quergestreiften und Tieren mit glatten Muskeln ein durchgreifender Unterschied in bezug auf ihren Gaswechsel bestünde, konnte nicht bestätigt werden.