

Die Dauerkontraktion der glatten Muskeln.

Von

Otto Cohnheim und J. von Uexküll.

(Aus dem physiologischen Institut Heidelberg.)

(Der Redaktion zugegangen am 29. November 1911.)

Wenn man einen quergestreiften Skelettmuskel von seinem Zentrum abtrennt, so verliert er seine Spannung und wird völlig schlaff. Bei vielen glatten Muskeln ist ein derartiger Versuch nicht ohne weiteres ausführbar, weil die Zentren in nächster Nähe der Muskeln gelegen sind. Der eine von uns hat aber vor Jahren gezeigt,¹⁾ daß es glatte Muskeln gibt, die nach Abtrennung vom Zentrum dauernd in dem Zustande verharren, in dem sie im Augenblick der Abtrennung waren. Wenn man die Retraktoren des Rüssels von *Sipunculus* in verkürztem und gespanntem Zustande von ihrem Zentrum abtrennt, so bleiben sie so bis zum Absterben. Diese Erscheinung wurde damals als Tonusfang bezeichnet. Sie beweist, daß manche glatte Muskeln zur Aufrechterhaltung ihrer Verkürzung und Spannung einer dauernden Innervation nicht bedürfen. Etwas später hat Bethe über diese Feststellungen hinaus die Vermutung ausgesprochen, daß manche glatte Muskeln, die sogenannten Tonusmuskeln, nicht nur keiner dauernden Innervation bedürften, sondern für die Aufrechterhaltung einer bestehenden Verkürzung und Spannung auch keines Energieaufwandes bedürften.²⁾ Bethe hat diese Vermutung durch Versuche an *Aplysia* gestützt³⁾ und vor allem hat Parnas⁴⁾ an den Schließmuskeln von Muscheln

¹⁾ J. v. Uexküll, Zeitschrift f. Biol., Bd. 44, S. 269, 1903 (S. 302).

²⁾ A. Bethe, Allg. Anat. u. Phys. des Nervensystems, 1903, S. 366.

³⁾ A. Bethe, Pflügers Archiv, Bd. 142, S. 291, 1911.

⁴⁾ J. Parnas, Pflügers Archiv, Bd. 134, S. 441, 1910.

gezeigt, daß bei diesen tatsächlich kein erhöhter Energieaufwand erforderlich ist, wenn die Belastung, gegen die diese Muskeln gespannt bleiben, vermehrt wird. Noyons und v. Uexküll¹⁾ haben aber kürzlich auseinandergesetzt, daß es sich bei den Schließmuskeln der Muscheln um einen Spezialfall handelt, der nicht verallgemeinert werden darf. Denn bei den Schließmuskeln fehlt die Beziehung zwischen Spannung und Last, wie sie alle anderen Muskeln zeigen, und eben das kommt in den Versuchen von Parnas zum Ausdruck. Der eine von uns²⁾ hat in der unmittelbar vorübergehenden Arbeit an *Sipunculus* gezeigt, daß bei diesen glattmuskuligen Tieren eine vermehrte Spannung, wenn sie längere Zeit hindurch aufrecht erhalten wird, vermehrten Energieaufwand erfordert.

Die Versuche an *Sipunculus* sind aber so gemacht worden, daß das Nervensystem mit Strophantin vergiftet wurde. Auch wenn Strophantin gar nicht auf die Muskeln selbst wirkt, so hatte es natürlich doch Bedenken, daß man gezwungen war, mit Giftwirkungen zu arbeiten, und wir hielten es daher noch für erforderlich, die Versuche über den Energieaufwand bei der Dauerkontraktion glatter Muskeln an einem Tiere auszuführen, bei dem man einen wechselnden Spannungszustand der Muskeln ohne Giftwirkung hervorrufen kann. Wir fanden ein solches Tier auf Grund der Untersuchungen des einen von uns³⁾ in dem Blutegel. Der Blutegel, *Hirudo medicinalis*, hat zwei Saugnapfe an seinem vorderen und hinteren Körperende. Er kann mit seinen Körpermuskeln entweder schwimmen, wobei der Körper abgeplattet erscheint, und die sich gegenüberliegenden Muskelschichten abwechselnd verkürzt und verlängert werden, ohne daß irgendwo eine stärkere Spannung auftritt. Oder der Blutegel kann gehen. Dann saugt er sich mit dem vorderen Saugnapf irgendwo fest und zieht den Körper nach, wobei die gesamte Längsmuskulatur sehr bedeutend verkürzt

¹⁾ A. Noyons und J. v. Uexküll, Zeitschrift f. Biol., Bd. 56, S. 139, 1911.

²⁾ O. Cohnheim, Diese Zeitschrift, vorübergehende Arbeit.

³⁾ J. v. Uexküll, Zeitschrift f. Biol., Bd. 46, S. 372, 1905.

wird. Dann faßt er mit dem hinteren Saugnapf irgendwo an, der vordere Saugnapf läßt los, und nun löst sich die Verkürzung, der Körper verlängert sich, d. h. es beginnt ein neuer Schritt. Der eine von uns hat nun gezeigt, daß die Zentren für die Körpermuskulatur und die Muskulatur des Saugnapfes so miteinander verkoppelt sind, daß die Verlängerung der Körpermuskeln nur unter den oben erwähnten Bedingungen des Verhaltens der Saugnäpfe vor sich gehen kann. Wenn man in dem Augenblick, wo der Körper des Blutegels stark verkürzt ist, den hinteren Saugnapf sich loszulösen verhindert, so kann der Tonus der Körpermuskulatur nicht gelöst werden und der Blutegel bleibt dauernd verkürzt, bezw. gespannt. Die Versuche wurden damals und ebenso in unseren jetzigen Versuchen in folgender Weise angestellt. Man stößt ein Häkchen durch den hinteren Saugnapf des Blutegels und hält ihn daran in die Höhe. Dann beginnt das Tier mit langgestrecktem Körper in der Luft herumzufahren und nach einem Anheftungspunkt für den vorderen Saugnapf zu suchen. Wir hielten ihm ein mit Quecksilber gefülltes Glasröhrchen hin, bis er sich mit dem vorderen Saugnapf an diesem festsaugte. Dann zieht sich die Muskulatur des Tieres stark zusammen (Schritt), der Blutegel hebt das Röhrchen in die Höhe. Da der hintere Saugnapf, durch den das Häkchen durchgestoßen ist, keine Bewegung ausführen kann, so kann der Tonus der Körpermuskeln auch nicht wieder gelöst werden, das Tier bleibt verkürzt und trägt das Röhrchen dauernd. Da man nun das Gewicht des Röhrchens in gewissen Grenzen leicht verändern kann, so hat man die Möglichkeit, die Muskeln des Blutegels in Dauerkontraktion zu halten, und durch die wechselnde Last, der das Gleichgewicht gehalten wird, die Spannung zu variieren. Kräftige Tiere tragen 40—50 g ohne Schwierigkeit über eine halbe Stunde, manche noch erheblich mehr und länger. Unterstützt man das Röhrchen, so läßt der Tonus nach, ein Beweis für die Beziehung zwischen Spannung und Last. Anstatt ein Häkchen durch den Saugnapf zu stoßen, fanden wir es häufig zweckmäßiger, eine Fadenschlinge unmittelbar hinter dem Saugnapf um das Tier zu legen und fest zuzuziehen. Auch damit

sind die Bewegungen des Saugnapfes und die Lösung des Tonus der Körpermuskeln unmöglich gemacht. Doch muß die Schlinge gleichmäßig zur Körperachse liegen; schief gebundene Tiere halten nicht fest.

In der geschilderten Weise verhalten sich kräftige Tiere, wie wir sie im Sommer hatten, und der größte Teil unserer Versuche sind im Mai und Juni dieses Jahres angestellt worden. Im Winter bekommt man dagegen sehr häufig Tiere, die nur wenige Minuten ein derartiges Gewicht tragen können. Nach wenigen Minuten erschlafft ihre Muskulatur und der Körper wird lang. Nach etwa einer halben Minute nimmt dann der Tonus wieder zu, das Tier verkürzt sich zu der früheren Länge, erschlafft dann von neuem und es beginnt so ein regelmäßiges Auf und Ab, sodaß wir im Gegensatz zu den Versuchen an den Sommertieren den Blutegel wirkliche Hebearbeit leisten lassen konnten. Indessen verhielten sich nur einzelne Tiere so, bei anderen bleibt die Muskulatur nach kurzem Hin und Her dauernd schlaff und schließlich läßt der vordere Saugnapf los.

Die Versuche sind wieder in dem von dem einen von uns beschriebenen Respirationsapparat¹⁾ angestellt worden, in den die an dem hinteren Saugnapf befestigten Tiere gehängt wurden. Wir haben an dem Respirationsapparat noch eine kleine Verbesserung dadurch angebracht, daß wir eine Nebenleitung, die nur durch Natronkalk ging, von dem Versuchsgefäß direkt nach der Stelle der Leitung gehen ließen, an der sich das Manometer befindet. Durch diese Nebenleitung werden die Absorptionsgefäße mit Schwefelsäure umgangen und es ist dadurch die Ablesung am Manometer vor und nach dem Versuch erleichtert. Denn jedes der Schwefelsäuregefäße stellt ja eine kleine Flüssigkeitssäule dar, deren Druck in Betracht kommt. Da diese Flüssigkeitssäulen vor und nach dem Versuch dieselben sind, spielen sie für die Genauigkeit der Ablesung keine Rolle, wenn man sie aber ausschaltet, läßt es sich leichter erreichen, daß das Manometer in jedem Versuch auf dem gleichen Nullpunkt steht. Demselben Zwecke diene es, daß

¹⁾ O. Cohnheim, Diese Zeitschrift, Bd. 69, S. 89, 1910.

um das venöse Ventil des Apparates eine Nebenleitung gelegt wurde. Es ist früher beschrieben worden, daß zur Vermeidung von Druckdifferenzen im Apparat das venöse Ventil so eingerichtet wurde, daß es nicht völlig schloß. Durch die Nebenleitung, die während des Versuches geschlossen blieb, bei der Ablesung geöffnet wurde, konnte das vermieden werden.

Wir haben vier Versuchsreihen angestellt. In der ersten überließen wir die Tiere in dem Versuchsgefäß sich selbst, sie sitzen dann still mit beiden Saugnäpfen angesaugt an der Glaswand. Die Muskeln sind nur ganz wenig gespannt. Es handelt sich also um einen Ruhestoffwechsel. Wir verfügen über 6 derartige Versuche, in denen der Sauerstoff bestimmt wurde. In 3 Versuchen war die Menge aber so klein, daß sie nicht gemessen werden konnte, also weniger als $1/2$ mg. Die Kohlensäure wurde nur einmal bestimmt, da es sich bei den Blutegeln wie bei den früheren Versuchen an Sipunculus herausstellte, daß die Kohlensäurewerte ganz regellos schwanken.

Tabelle I. — Ruhe.

	Zahl der Tiere	Temp.	Zeit	mg O ₂	mg CO ₂	Datum	Pro Tier und Stunde mg
1.	5	12°	30'	unbestimmbar	—	2. XI.	< 0.5
2.	6	12°	48'	0	—	2. XI.	< 0.5
3.	2	14°	120'	0	8	31. X.	< 0.5
4.	5	22°	67'	4,0	—	3. VI.	0,72
5.	6	19°	199'	10,2	—	26. VI.	0,51
6.	6	19°	203'	10,3	—	26. VI.	0,51

In weiteren Versuchen wollten wir die Muskulatur sich bewegen lassen, während sie möglichst spannungslos bleiben sollte. Diesen Zweck suchten wir zunächst dadurch zu erreichen, daß wir den Tieren beide Saugnäpfe abschnitten; dann schwimmen sie ununterbrochen im Wasser umher. Nach einigen Minuten liegen sie aber still. Wir sind dann so vorgegangen, daß wir beide Saugnäpfe abbanden, dann wälzten sich die Tiere,

die sich nicht ansaugen können, unter schlängelnden Bewegungen oder abwechselnder Verlängerung und Verkürzung herum. Wir konnten zwei Versuche etwas länger durchführen.

Tabelle II. — Bewegung ohne Spannung.

	Zahl der Tiere	Temp.	Zeit	mg O ₂	mg CO ₂	Datum	Pro Tier und Stunde mg
7.	1	22°	30'	unbestimmbar	6,2	2. VI.	< 0,5
8.	4	18°	34'	4,0	—	28. VI.	1,8

In einer dritten Tabelle sind die Versuche zusammengestellt, bei denen die Tiere nicht in festen Tonus gerieten und infolgedessen wirkliche Hebearbeit leisteten. Es sind vier Versuche mit Wintertieren und ein Versuch aus dem Sommer (Versuch 9), bei dem das Tier ein sehr viel leichteres Röhrchen zu tragen bekam, als in den unten zu erwähnenden Versuchen der Reihe 4. Es ist nämlich zur Erzielung des Dauertonus erforderlich, ein gewisses erhebliches Gewicht anzuwenden, sonst lassen die Tiere nach einigen Minuten los. Ein Tier aber, das auch nur 13 g trug, ließ nicht los, sondern ging rhythmisch auf und ab. Willkürlich erzeugen haben wir das nicht wieder gekonnt.

Tabelle III. — Tiere leisten Hebearbeit.

	Zahl der Tiere	Temp.	Zeit	mg O ₂	mg CO ₂	Gewicht g	Pro Tier und Stunde mg
9.	1	17°	60'	4,3	—	13	4,3
10.	1	15°	30'	3,3	5,7	46	6,6
11.	1	14°	23'	6,5	5,4	45	15,6
12.	2	14°	32'	3,4	7,9	80	3,2
13.	1	14°	39'	5,0	6,4	40	7,7

In der folgenden Tabelle sind nun die Versuche zusammengefaßt, bei denen die Tiere während der ganzen Versuchsdauer ein Gewicht dauernd hielten. Die Tiere wurden natürlich erst in den Apparat gehängt, nachdem sie sich ver-

kürzt hatten, sodaß nicht der Eintritt der Kontraktion gemessen wurde, sondern ihr Bestehen. Der Versuch 24 ist der einzige an einem Wintertier gemachte, die anderen fallen alle in den Mai und Juni. Alle Versuche sind an je einem Tier gemacht worden, jedes Tier wurde aber nur einmal zu einem Versuch verwendet.

Tabelle IV. — Dauerkontraktion.

	Zahl der Tiere	Temp.	Zeit	mg O ₂	mg CO ₂	Gewicht g	Pro Tier und Stunde mg
14.	1	19°	30'	3,2	—	13	6,4
15.	1	18°	30'	3,4	—	21	6,8
16.	1	18°	30'	3,8	—	24	7,6
17.	1	16°	30'	6,4	2,0	37	12,8
18.	1	19°	32'	2,9	0	40	5,4
19.	1	16°	30'	4,5	—	40	9,0
20.	1	16°	32'	4,7	—	40	8,8
21.	1	17°	40'	5,7	2,6	42	8,6
22.	1	21°	40'	3,4	2,7	42	5,1
23.	1	21°	30'	5,0	0,6	42	10,0
24.	1	15°	30'	5,6	5,0	46	11,2
25.	1	19°	30'	6,0	—	72	12,0

Aus diesen Versuchen geht unzweifelhaft hervor, daß die Aufrechterhaltung einer gewissen Spannung bei den Blutegeln Energieaufwand erfordert. Der Sauerstoffverbrauch ist gegenüber der Ruhe durch das Tragen eines Gewichtes von etwa 40 g auf das 12—18fache gesteigert und er ist von derselben Größenanordnung wie bei den Versuchen, bei denen die Tiere im Versuche wirkliche Hebearbeit leisteten. Die Muskulatur des Blutegels verhält sich also nicht anders, als die Skelettmuskulatur der höheren Tiere. Betrachtet man die Versuche im einzelnen, so ergeben sich gewisse Abweichungen, von denen es am nächsten liegt, sie auf den verschiedenen Ernährungszustand der Blutegel zu beziehen, um den wir uns nicht gekümmert haben. Im großen und ganzen aber zeigt sich bei Betrachtung der Tabelle IV, daß der Sauerstoffverbrauch sogar eine deutliche Proportionalität zu der Größe des zu tragenden

Gewichtes aufweist. Pro Tier und Stunde berechnet wurden verbraucht:

13 g	6,4 mg			
21 »	6,8 »			
24 »	7,6 »			
40 »	5,4 »	bis	9,0 mg	= 7,7 mg im Durchschnitt
42 »	5,1 »	»	10,0 »	= 7,9 » »
46 »	11,2 »			
72 »	12,0 »			

An den Blutegeln mit ihren durchaus typischen glatten Muskeln läßt sich also ohne alle Giftwirkung zeigen, daß die Dauerkontraktion der glatten Muskeln Energie erfordert, und daß der Umsatz mit der Last wächst.
