

Über Muskelschwellung.

Von

K. v. Kőrösy.

Mit acht Kurvenzeichnungen.

Mitteilung aus der biologischen Abteilung des Rockefeller Institute for Medical Research,
New York.

(Der Redaktion zugegangen am 17. Juli 1914.)

Seit den Versuchen von Loeb¹⁾ ist es bekannt, daß die Wasseraufnahme und Abgabe des Muskels in einer Lösung dem Avogadroschen Gesetze insofern entspricht, als erstens der Muskel in einer $\frac{1}{8}$ n NaCl-Lösung sein Gewicht eine längere Zeitlang unverändert beibehält, während er in verdünnteren Lösungen schwillt, in konzentrierteren schrumpft, und als zweitens²⁾ die einer $\frac{1}{8}$ n NaCl-Lösung isosmotischen Lösungen verschiedener Substanzen bei kurzer Versuchszeit eine nahezu gleiche Wirkung haben. Die Erscheinung der Muskelquellung bietet aber noch eine Reihe von Problemen, für welche es zu bestimmen ist, wie weit sie durch das Avogadrosche Gesetz zu erklären sind. Diese Probleme, die zu verfolgen Zweck dieser Arbeit ist, sind die folgenden:

1. Es bedarf einer systematischen Untersuchung, wie weit isosmotische Lösungen verschiedener Substanzen in einem weiten Bereiche ihrer Konzentrationen zu beiden Seiten des Isotoniepunktes eine gleiche Volumänderung des Muskels verursachen.

2. Es ergab sich die bedeutende Abweichung vom Avogadroschen Gesetze, daß die Volumänderung des Muskels dem

¹⁾ Loeb, J., Pflügers Arch., Bd. 69, S. 1 (1897); Bd. 71, S. 457 (1898); Bd. 75, S. 303 (1899). — Cooke, E., Journ. of physiol., Bd. 23, S. 137 (1898). — Webster, R. W., Univ. Chicago Decenn. publ., I. Ser., Bd. 10, S. 105 (1903).

²⁾ Loeb, J., Pflügers Arch., Bd. 69, S. 19 (1897).

osmotischen Druckunterschiede nicht proportional, sondern in verdünnteren NaCl-Lösungen verhältnismäßig stärker ist, als in konzentrierteren.¹⁾ Es fragt sich nun, wie weit diese Abweichung auf rein physikalischer Grundlage zu erklären ist.

3. Nach längerer Zeit nehmen die Muskeln dem Avogadro'schen Gesetze entgegen selbst in sehr stark hypertoni-schen NaCl-Lösungen an Volum zu.²⁾ Es fragt sich, wie weit für dieses Verhalten physikalische Analogien zu finden sind.

4. Es ist nichts näheres über den Ort bekannt, an welchem die als semipermeable Membran wirkende Oberfläche liegt.

1) Volumänderungen des Muskels in verschiedenen Lösungen.

Bei der Ausführung der Versuche kamen in 100 ccm Lösung je zwei Gastrochemii, und zwar — wenn nicht anders angegeben — die zwei Muskeln desselben Frosches, in zwei verschiedene Lösungen; hierdurch wurden die individuellen Unterschiede, die von dem Grade der Bewegung des Frosches vor dem Versuche, von der Größe des Muskels etc. abhängen, teilweise eliminiert. Das ursprüngliche Gewicht des Muskels wurde nach Eintauchen in eine isotonische Lösung der betreffenden Substanz und Abtrocknen bestimmt; für die späteren Wägungen wurden die Muskeln ebenso getrocknet. Die so erhaltenen Gewichtsänderungen der Muskel können — besonders bei kurzer Versuchsdauer — auf Wasserwanderung bezogen und so den Volumänderungen gleichgesetzt werden. Taucht man den Muskel nach der Wägung wieder in die Lösung, trocknet und wägt wieder, so findet man immer eine Gewichtsabnahme von einigen Milligramm, ausnahmsweise auch mehr; der regelmäßige Verlauf der Gewichtsänderungen der einzelnen Muskeln zeigt aber, daß dieser Umstand besonders neben den bedeutenden individuellen Schwankungen der zwei gleichmäßig behandelten Muskeln nicht in Betracht kommt. Aus demselben Grunde kann von den geringen Schwan-

¹⁾ Loeb, J., Pflügers Arch., Bd. 69, S. 17 (1897); Science, new ser., Bd. 37, S. 430 (1913). — Cooke, E., a. a. O.

²⁾ Ders., ebenda, Bd. 71, S. 462 (1898).

kungen der Zimmertemperatur, bei welcher die Muskeln gehalten wurden, abgesehen werden.

Es wurden untersucht: Glukose, Saccharose, NaCl, KCl und CaCl_2 . Der für den Muskel isotonischen $\frac{1}{8}$ n NaCl-Lösung ist eine 0,23 n Glukoselösung isosmotisch. Es wurden folgende Konzentrationen der Glukose gewählt: 0,05, 0,15, 0,20, 0,22, 0,23, 0,24, 0,26, 0,31, 0,41, 0,61, 1,0, 2,0 n (grammolekül Substanz pro 1 L. der Lösung). Die den Zuckerlösungen isosmotischen [Molekül + Ion] — Konzentrationen der Salzlösungen wurden der Einheitlichkeit wegen auf Grund der Äquivalentleitfähigkeiten berechnet¹⁾. Die so berechnete osmotische Konzentration weicht für die CaCl_2 -Lösungen von 0,1 n an von den nach der Gefrierpunktserniedrigung berechenbaren Werten ab.²⁾ Für die höheren Konzentrationen aller Stoffe entspricht der berechnete osmotische Druck übrigens sicher nicht dem tatsächlichen³⁾, was für Zuckerlösungen durch die osmotrischen Untersuchungen von Morse⁴⁾ und Berkeley und Hartley⁵⁾ bewiesen ist.

Das Verschwinden der Erregbarkeit wurde nicht verfolgt, da es sich nicht um Untersuchung der Abhängigkeit derselben von gewissen Innen handelte, wie in den diesbezüglichen Versuchen von Loeb, Overton⁶⁾ und Schwarz⁷⁾.

Die für die einzelnen Muskeln erhaltenen Gewichtsänderungen in Prozenten des Anfangsgewichtes sind in den folgenden Tabellen Nr. 1—7 und Kurven Nr. 1—3 zusammengestellt; für die letzteren sind aus den Konzentrationen 0,22, 0,23 und 0,24 Mittelwerte eingetragen.

¹⁾ Kohlrausch, F., und Holborn, L., Leitfähigk. d. Elektrolyte. Teubner, 1898.

²⁾ Landolt-Börnstein, Phys.-chem. Daten u. Tabellen, IV. Aufl., S. 804.

³⁾ v. Laar, J. J., Votr. über das thermodyn. Potential. Vieweg, 1906. — Findlay, A., Osmotic pressure, Longmans 1913.

⁴⁾ Morse, H. N., Amer. chem. journ., Bd. 48, S. 29 (1912) und dort angeführte frühere Arbeiten.

⁵⁾ Berkeley, Earl of, und Hartley, E. G. J., Philos. Transact. A., Bd. 206, S. 48 (1906).

⁶⁾ Overton, E., Pflügers Arch., Bd. 92, S. 115 (1902).

⁷⁾ Schwarz, C., ebenda, Bd. 117, S. 161 (1907).

Muskelversuche.

Tabelle 1. — Glukose.

Konz. norm.	Gewichtsänderungen in %					
	1 Stunde		2 Stunden		17 Stunden	
0,05	+ 32,1	+ 28,6	+ 50,8	+ 40,4	+ 84,4	+ 86,8
0,15	+ 9,9	+ 8,5	+ 14,2	+ 11,9	+ 37,1	+ 41,4
0,20	+ 2,1	+ 2,3	+ 4,1	+ 3,5	+ 17,3	+ 20,7
0,22	+ 0,6	- 0,2	+ 1,0	+ 0,5	+ 11,4	+ 8,1
0,23	- 0,4	+ 2,5	- 0,5	+ 5,1	+ 6,0	+ 20,0
0,24	- 0,2	- 0,6	+ 1,3	+ 0,3	+ 10,7	+ 8,5
0,26	+ 0,4	+ 0,9	+ 0,4	+ 2,9	+ 4,3	+ 9,0
0,31	- 1,7	- 1,6	- 1,1	- 3,1	+ 2,0	- 13,1
0,41	- 5,1	- 6,5	- 8,0	- 7,4	- 13,9	- 7,8
0,61	- 8,6	- 9,8	- 10,0	- 13,7	- 12,2	- 8,8
1,0	- 13,8	- 15,1	- 19,6	- 19,4	- 12,3	- 14,8
2,0	- 24,1	- 30,7	- 30,7	- 32,9	- 27,7	- 19,4

Tabelle 2. — Saccharose.

Konz. norm.	Gewichtsänderungen in %									
	1/4 Stunde		1/2 Stunde		1 Stunde		2 Stunden		17 Stunden	
0,05	+ 13,9	+ 13,8	+ 20,3	+ 24,5	+ 31,8	+ 37,4	+ 43,5	+ 54,4	+ 91,4	+ 105,3
0,15	+ 4,9	+ 3,7	+ 8,5	+ 7,3	+ 14,4	+ 12,1	+ 17,7	+ 17,2	+ 33,7	+ 30,0
0,20	+ 1,5	+ 0,2	+ 5,0	+ 2,5	+ 8,1	+ 3,6	+ 9,5	+ 4,6	+ 10,3	+ 7,0
0,22	+ 0,3	+ 1,6	+ 1,6	+ 1,0	+ 3,2	+ 1,4	+ 4,5	+ 2,2	+ 1,3	- 0,8
0,23	+ 1,2	+ 3,0	+ 0,6	+ 2,5	+ 0,8	+ 2,7	+ 2,4	+ 2,4	+ 2,8	+ 4,1
0,24	+ 1,5	+ 1,8	+ 1,5	+ 1,1	+ 2,7	+ 1,6	+ 3,6	+ 2,4	- 0,3	+ 0,2
0,26	+ 0,2	- 0,2	+ 0,7	- 0,6	+ 1,4	- 0,6	+ 0,5	- 1,7	+ 1,6	- 2,2
0,31	- 0,5	- 1,4	- 2,1	- 2,0	- 2,6	- 1,8	- 4,3	- 2,7	- 23,7	- 5,7
0,41	- 3,2	- 3,1	- 4,9	- 4,9	- 7,2	- 6,3	- 10,2	- 9,6	- 16,1	- 22,6
0,61	- 6,3	- 7,3	- 9,2	- 10,2	- 12,4	- 12,0	- 19,7	- 15,1	- 26,1	- 5,5
1,0	- 12,6	- 11,3	- 16,6	- 16,1	- 20,7	- 20,8	- 26,9	- 28,0	- 11,1	- 22,9
2,0	- 17,5	- 18,3	- 25,7	- 26,6	- 31,6	- 35,7	- 36,6	- 29,3	- 35,9	- 56,6 ¹⁾

1) Bei Wiederholung mit den zwei Muskeln eines Frosches: 58,3, 58,8.

Tabelle 3. — NaCl.

Konz. norm.	(Molek. + Ion)- Konz.	Gewichtsänderungen in %					
		1 Stunde		2 Stunden		17 Stunden	
0,027	0,05	+ 42,6	+ 32,2	+ 62,7	+ 53,9	+ 49,6	+ 67,3
0,082	0,15	+ 11,2	+ 10,4	+ 17,1	+ 15,8	+ 39,0	+ 42,4
0,110	0,20	+ 3,5	+ 4,0	+ 5,9	+ 7,5	+ 24,6	+ 23,3
0,121	0,22	+ 3,2	+ 1,7	+ 5,6	+ 2,7	+ 19,0	+ 14,2
0,127	0,23	+ 0,8	+ 1,4	+ 2,8	+ 3,1	+ 15,4	+ 12,3
0,133	0,24	+ 0,1	+ 0,1	+ 0,9	+ 2,4	+ 10,6	+ 18,8
0,143	0,26	+ 0,1	- 0,4	+ 0,6	+ 0,6	+ 10,6	+ 9,2
0,169	0,31	- 2,4	- 2,4	- 3,5	- 2,8	+ 3,7	+ 4,1
0,229	0,41	- 5,2	- 5,9	- 7,7	- 7,8	+ 6,6	+ 9,1
0,347	0,61	- 8,5	- 8,5	- 8,4	- 9,2	+ 6,7	+ 4,6
0,582	1,0	- 11,3	- 9,9	- 13,8	- 8,3	- 1,7	+ 8,8
1,215	2,0	- 17,0	- 14,1	- 11,6	- 1,9	+ 17,5	+ 43,9

Tabelle 4. — KCl.

Konz. norm.	(Molek. + Ion)- Konz.	Gewichtsänderungen in %					
		1 Stunde		2 Stunden		17 Stunden	
0,027	0,05	+ 33,4	+ 29,8	+ 48,9	+ 43,3	+ 93,0	+ 79,6
0,079	0,15	+ 11,3	+ 12,3	+ 18,5	+ 21,4	+ 56,6	+ 75,4
0,108	0,20	+ 6,6	+ 5,2	+ 12,4	+ 10,1	+ 66,0	+ 54,9
0,119	0,22	+ 1,9	+ 3,2	+ 4,4	+ 6,1	+ 57,5	+ 47,2
0,125	0,23	+ 3,4	+ 1,9	+ 7,2	+ 7,6	+ 60,1	+ 75,0
0,130	0,24	+ 2,8	+ 4,4	+ 6,9	+ 9,5	+ 66,4	+ 72,9
0,141	0,26	+ 2,7	+ 2,7	+ 5,2	+ 4,7	+ 46,2	+ 46,0
0,168	0,31	- 0,4	- 0,5	- 0,6	+ 0,3	+ 31,7	+ 36,2
0,225	0,41	- 2,8	- 2,4	- 3,1	- 2,3	+ 20,6	+ 20,3
0,338	0,61	- 7,1	- 4,8	- 8,0	- 6,6	+ 28,5	+ 28,2
0,562	1,0	- 9,0	- 7,5	- 9,1	- 10,7	+ 27,7	+ 27,8
1,147	2,0	- 12,1	- 10,7	- 5,0	- 5,7	+ 29,8	+ 31,1

Tabelle 5. — CaCl_2 .

Äquiv. norm. Konz.	(Molek. + Ion)- Konz.	Gewichtsänderungen in %					
		1 Stunde		2 Stunden		17 Stunden	
0,038	0,05	+ 19,9	+ 23,6	+ 15,1	+ 24,4	- 17,1	- 16,6
0,120	0,15	+ 8,6	+ 9,8	+ 10,8	+ 13,3	- 15,2	- 14,0
0,163	0,20	+ 3,1	+ 3,2	+ 3,1	+ 3,6	- 21,6	- 16,5
0,180	0,22	- 0,1	- 0,4	- 0,3	- 1,2	- 19,2	- 17,9
0,189	0,23	- 2,0	- 2,6	- 4,3	- 4,5	- 19,6	- 20,8
0,198	0,24	- 2,7	- 3,0	- 5,6	- 5,1	- 21,6	- 21,7
0,215	0,26	- 2,2	- 2,7	- 4,1	- 5,4	- 22,2	- 21,6
0,260	0,31	- 5,4	- 3,9	- 9,1	- 7,3	- 17,5	- 19,7
0,350	0,41	- 5,2	- 5,5	- 7,2	- 6,7	- 11,4	- 9,6
0,536	0,61	- 7,6	- 11,4	- 14,6	- 14,3	+ 7,7	+ 9,6
0,915	1,0	- 11,1	- 7,7	- 6,1	- 5,1	+ 14,8	+ 16,2
1,993	2,0	- 10,2	- 13,7	- 9,7	- 12,5	+ 1,7	- 3,7

Tabelle 7. — Destilliertes Wasser.

Stunden	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$	1	2	17
1. Muskel	+ 31,5	+ 51,4	+ 57,7	+ 65,3	+ 64,4
2. »	+ 19,6	+ 29,2	+ 39,7	+ 53,3	+ 83,0
3. »	+ 23,1	+ 31,8	+ 40,8	+ 50,6	+ 38,1
4. » ¹⁾	+ 24,0	+ 38,3	+ 49,1	+ 62,1	+ 54,0
5. » ¹⁾	+ 22,3	+ 34,9	+ 46,8	+ 60,3	+ 51,7
Mittel	+ 24	+ 37	+ 47	+ 58	+ 58

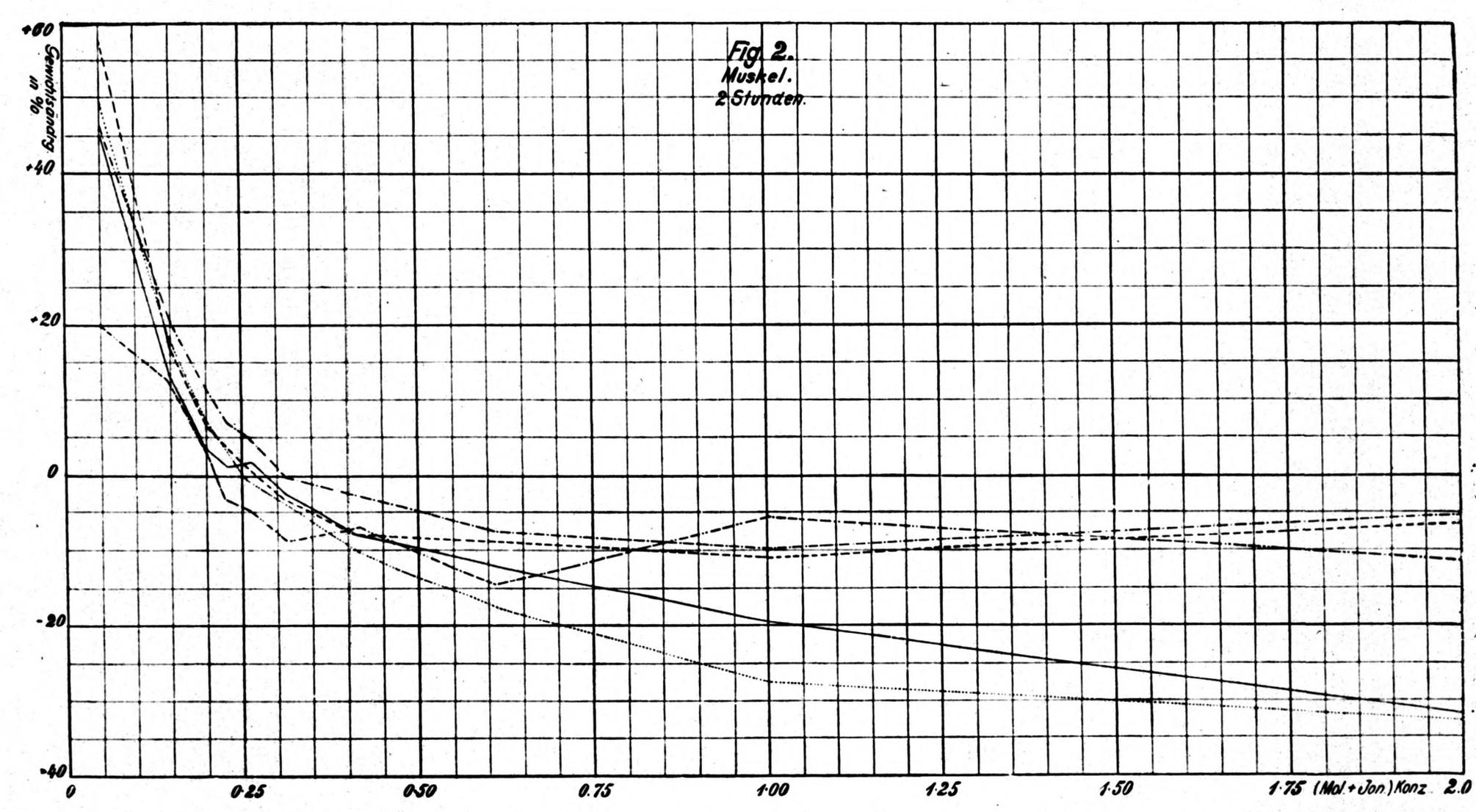
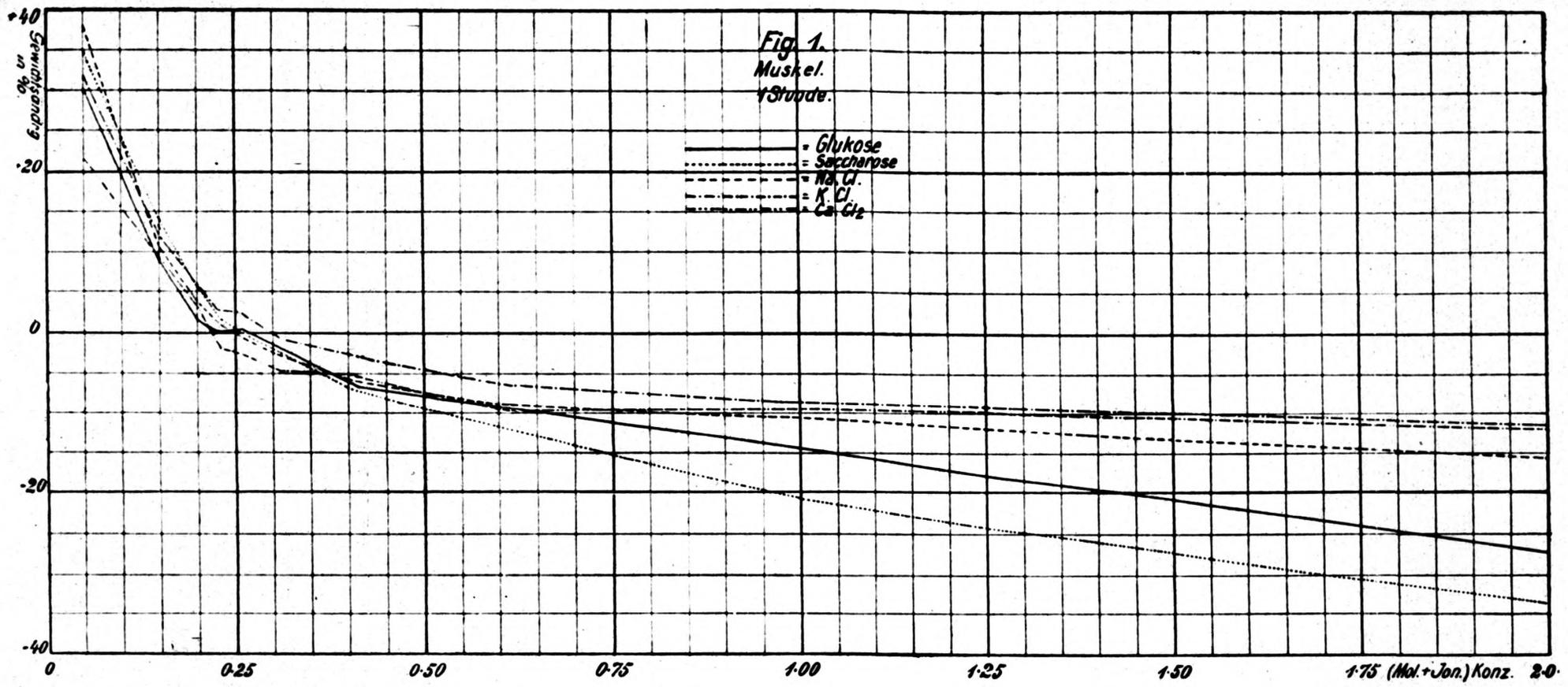
Zu erwähnen ist, daß die Muskeln in den hochkonzentrierten Zuckerlösungen oben schwammen, daß sie in der 2 n-Saccharoselösung zuletzt ganz hart und durchsichtig wurden, während ihre Oberfläche in den stärkeren CaCl_2 -Lösungen schleimig wurde, wodurch die Genauigkeit der Wägungen litt.

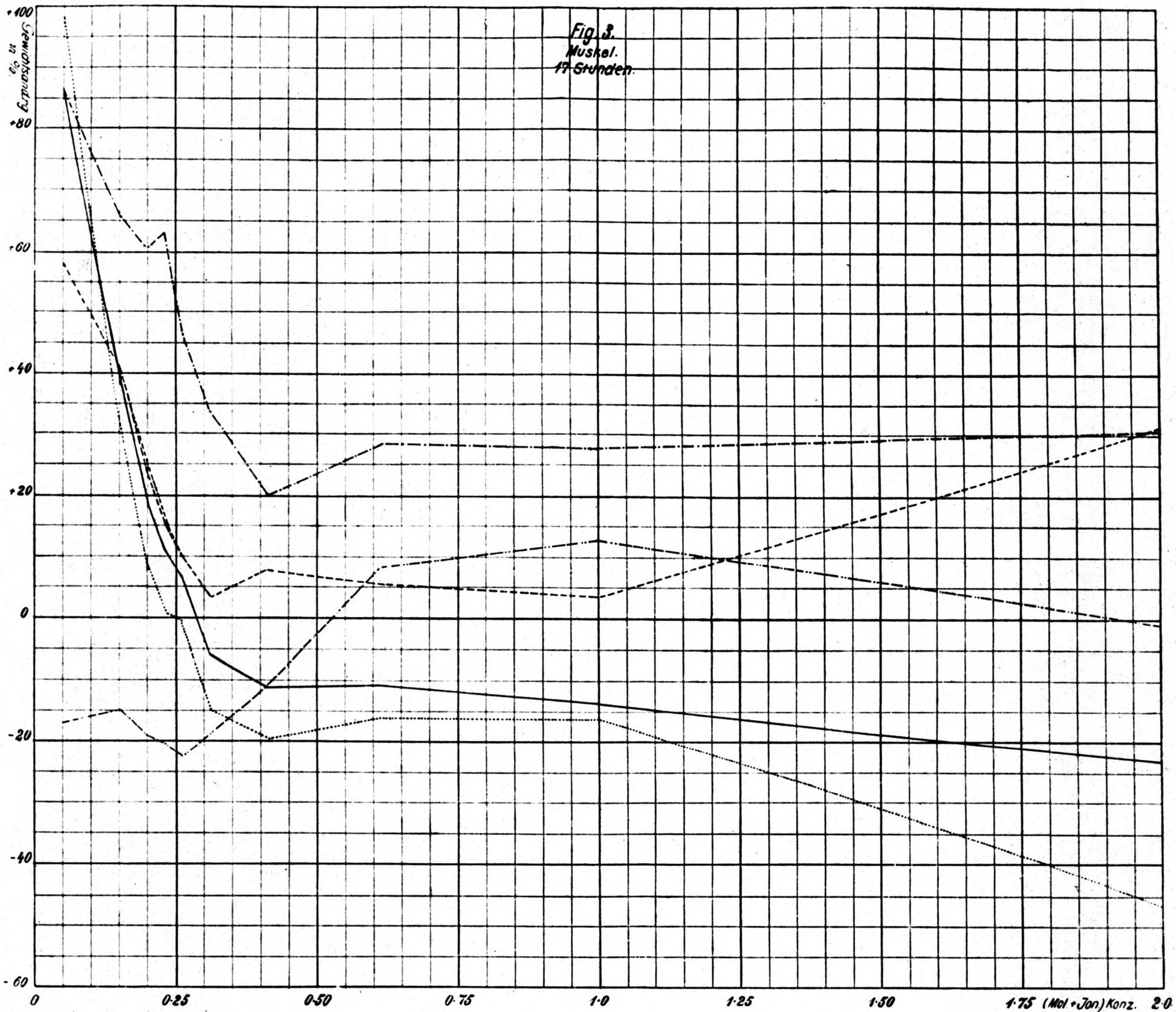
Das wesentlichste Resultat dieser Versuche ist, daß sich die Muskeln in isosmotischen Lösungen der fünf verschiedenen Substanzen nach einstündiger Versuchsdauer nahezu übereinstimmend verhalten. Das Avogadrosche Gesetz behält also

¹⁾ Zwei Muskeln desselben Frosches.

Tabelle 6. — Gesamtabelle.
(Mittelwerte aus Tabellen 1—5.)

Molek.- + Ion)-	Gewichtsänderungen in %																		
	1/4 Std.		1/2 Std.		1 Stunde							2 Stunden				17 Stunden			
	Sacch.	Sacch.	Gluk.	Sacch.	NaCl	KCl	CaCl ₂	Gluk.	Sacch.	NaCl	KCl	CaCl ₂	Gluk.	Sacch.	NaCl	KCl	CaCl ₂		
0,05	+14	+22	+30	+35	+37	+32	+22	+46	+49	+58	+46	+20	+86	+98	+58	+86	-17		
0,15	+4	+8	+9	+13	+11	+12	+9	+13	+17	+16	+20	+12	+39	+32	+41	+66	-15		
0,20	+1	+4	+2	+6	+4	+6	+3	+4	+7	+7	+11	+3	+19	+9	+24	+60	-19		
0,22	+1	+1	0	+2	+2	+3	0	+1	+3	+4	+5	-1	+10	0	+17	+52	-19		
0,23	+2	+2	+1	+2	+1	+3	-2	+2	+2	+3	+7	-4	+13	+3	+14	+68	-20		
0,24	+2	+1	0	+2	0	+4	-3	+1	+3	+2	+8	-5	+10	0	+15	+70	-22		
0,26	0	0	+1	0	0	+3	-2	+2	+2	+1	+5	-5	+7	0	+10	+46	-22		
0,31	-1	-2	-2	-2	-2	0	-5	-2	-4	-3	0	-8	-6	-15	+4	+34	-19		
0,41	-3	-5	-6	-7	-6	-3	-5	-8	-10	-8	-3	-7	-11	-19	+8	+20	-11		
0,61	-7	-10	-9	-12	-9	-6	-10	-12	-17	-9	-7	-14	-11	-16	+6	+28	+9		
1,0	-12	-16	-14	-21	-11	-8	-9	-20	-27	-11	-10	-6	-14	-16	+4	+28	+16		
2,0	-18	-26	-27	-34	-16	-11	-12	-32	-33	-7	-5	-11	-24	-46	+31	+30	-10		





bei einstündiger Versuchsdauer für alle fünf Stoffe für die ganze Breite der untersuchten Konzentrationen seine Gültigkeit. Am Ende der zweiten Stunde zeigen sich schon größere Divergenzen, während nach 17 Stunden kaum irgendwelche Regelmäßigkeiten zu erkennen sind.

Nach so langer Versuchszeit zeigen sich bei sämtlichen Konzentrationen von NaCl und KCl Gewichtszunahmen, was schon nach zwei Stunden darin angedeutet ist, daß der Isotoniepunkt etwas gegen die höhere Konzentration zu verschoben ist. Bemerkenswert ist ferner, daß der Muskel in 0,05 m Glukose, Saccharose und KCl stärker schwillt, als in destilliertem Wasser.

Bei einstündiger Versuchsdauer zeigt sich nur bei den konzentrierten Zuckerlösungen eine stärkere Abweichung vom Verhalten der Salzlösungen: die Muskeln schrumpfen in den ersteren stärker als in den letzteren. Bekanntlich ist aber der osmotische Druck konzentrierter Zuckerlösungen bedeutend höher als der nach van'tHoff berechnete Wert derselben. Auf Grund der von Berkeley und Hartley¹⁾ beobachteten Werte bzw.²⁾ nach der Berechnungsweise von Morse³⁾ ergeben sich für Lösungen, deren tatsächlicher osmotischer Druck den Wert besitzt, der nach van'tHoff berechnet einer 1 bzw. 2 n-Lösung zukommt, folgende Gewichtsänderungen der Muskeln: — 13 bzw. — 20% für die Glukose- und — 16 bzw. — 25% für die Saccharoselösungen. Hiermit kommen die Zuckerkurven den Salzkurven beträchtlich näher.

Auffallend und in den Zahlenprotokollen der einzelnen Versuche besser hervortretend, als in der Kurve, ist der Umstand, daß vor Erreichung des Isotoniepunktes meistens eine kleine Erhebung stattfindet; womit dies im Zusammenhange steht, konnte ich nicht entscheiden.

Um zu sehen, wie weit die in den verschiedenen Lösungen erfolgenden Gewichtsänderungen reversibel sind, führte ich eine Reihe von — nicht mitgeteilten — Versuchen aus, in welchen

¹⁾ Berkeley, Earl of, und Hartley, E. G. J., a. a. O.

²⁾ Für 2 n-Saccharose, für welche die Beobachtungen von B. und H. nicht ausreichen.

³⁾ Morse, H. N., a. a. O.

ich die Muskeln nach einstündigem Verweilen in den verschiedenen konzentrierten Lösungen in eine isotonische Lösung derselben Substanz setzte und nach weiterer 1 Stunde und weiteren 15 Stunden das Gewicht bestimmte. Wäre die Veränderung nach der ersten Stunde reversibel, so sollten zu Ende der 17ten Stunde alle Werte mit dem des gleich in die isotonische Lösung gesetzten Muskels übereinstimmen und so eine Horizontale resultieren. Dies traf für Glukose ziemlich zu, weniger für Saccharose, gar nicht für NaCl; die Veränderung ist also im allgemeinen nicht reversibel, was mit den Befunden von Overton¹⁾ übereinstimmt. Siebeck²⁾ fand nun bei niedriger Temperatur für eine isotonische KCl-Lösung einen ganz auffallenden Grad der Reversibilität. Doch ist dieselbe auch in diesem Falle nicht vollkommen, da ja der in KCl gewesene Muskel nach Vers. 1 von Siebeck bei nachheriger Überführung aus Ringer-Lösung in $\frac{1}{2}$ Ringer-Lösung eine nahezu doppelt so große Gewichtszunahme erfährt, als der nicht in KCl gewesene Kontrollmuskel.

2. Abweichung vom geradlinigen Verlaufe.

Die Kurven der Gewichtsänderungen nach der ersten Stunde verlaufen in Übereinstimmung mit den eingangs erwähnten Beobachtungen von Loeb³⁾ stark abweichend von einer geraden Linie, die man erwarten sollte, wenn die Wasserwanderung dem osmotischen Druckunterschiede auf den zwei Seiten der Muskelmembran proportional wäre: die Muskeln nehmen in verdünnteren Lösungen verhältnismäßig mehr Wasser auf, als in konzentrierteren. Dies hat selbstverständlich nichts mit dem von Overton⁴⁾ betonten Umstände zu tun, daß nach langer Versuchszeit, im Gleichgewichtszustande, d. h. richtiger im Zustande der Maximalschwellung⁵⁾ der Muskel in einer

¹⁾ Overton, E., Pflügers Arch., Bd. 105, S. 176 (1904).

²⁾ Siebeck, R., Pflügers Arch., Bd. 150, S. 316 (1913).

³⁾ Loeb, J., ebenda, Bd. 69, S. 17 (1897). — Cooke, E., Journ. of physiol., Bd. 23, S. 137 (1898).

⁴⁾ Overton, E., Pflügers Arch., Bd. 92, S. 133 (1902).

⁵⁾ Fletcher, W. M., Journ. of physiol., Bd. 30, S. 414 (1904). — Laugier, H., und Bénard, H., Journ. de physiol. et pathol. génér., Bd. 13, S. 497 (1911).

0,35% NaCl-Lösung weniger als doppelt so stark anschwillt, als in einer 0,7%igen. Overton wies darauf hin, daß dies durch «kolloidale» Bindung eines Teiles des Faserwassers zu erklären wäre. P. Jensen und H. W. Fischer¹⁾ berechnen diesen Anteil zu 32%; jedes anders gewählte Konzentrationsverhältnis würde selbstverständlich zu ganz anderen Zahlen führen.²⁾ Jensen und Fischer berechnen auf Grund ganz andersartiger Versuche 4,9%. Laugier und Bénard³⁾ fanden die richtige Erklärung für diese Erscheinung: sie ist durch die zunehmende Spannung des Muskels verursacht. Es darf ferner nicht vergessen werden, daß nach so langem Verweilen in nicht äquilibrierten Lösungen die Eigenschaften des Muskels, besonders seiner Membranen, tiefgreifend verändert sind; die Reversibilität zeigte sich ja in unseren erwähnten Versuchen schon nach einer Stunde als unvollständig.

Um die Abweichung vom geradlinigen Verlaufe bei kurzer Versuchszeit näher zu verfolgen, bestimmte ich die Gewichtsänderungen der Muskel in Saccharoselösungen nach $\frac{1}{4}$ und $\frac{1}{2}$ Stunden (s. Tab. 2 und Fig. 4; in der letzteren wurden für 0,20, 0,22, 0,23, 0,24 und 0,26 n-Mittelwerte eingesetzt). Die viertelstündige Kurve verläuft einer geraden Linie viel näher als die einstündige. Dieser Unterschied ist nicht nur scheinbar — bedingt durch kleinere Ausschläge in kürzerer Zeit —, denn der stark abfallende Anfangsteil der einstündigen Kurve kommt einer Geraden dadurch näher, daß der erste Wert stärker herabgesetzt wird als der folgende, während der nahezu geradlinige Endteil derselben proportional hinaufzu verschoben wird. Setzen wir die drei ersten und drei letzten Werte der einstündigen Kurve = 100, so sind die entsprechenden Werte der viertelstündigen Kurve wie in Tabelle 8 angegeben.

Nun kann aber ein geradliniger Verlauf der Kurve nur von den schließlich erreichten Gleichgewichtszuständen erwartet werden, die aus vorhin erwähnten Gründen nicht be-

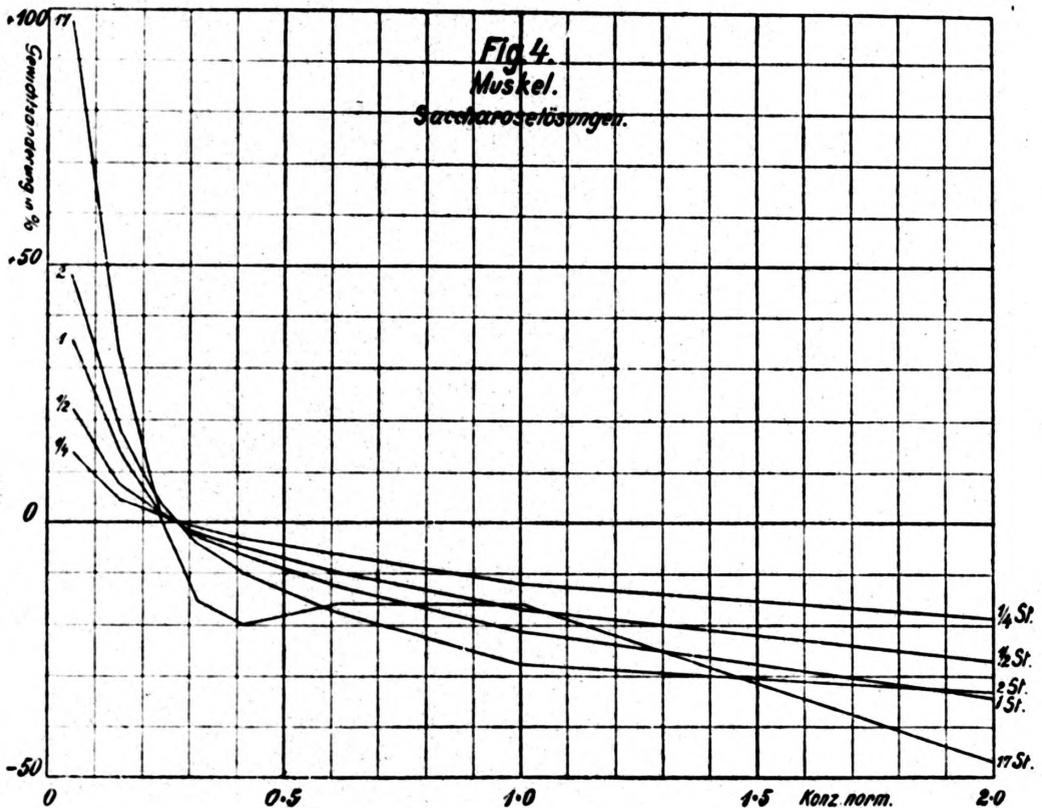
¹⁾ Jensen, P., u. Fischer, H. W., Zeitschr. f. allg. Physiol., Bd. 11, S. 23 (1910).

²⁾ Fletcher, W. M., a. a. O.

³⁾ Laugier, H., und Bénard, H., a. a. O.

Tabelle 8.

Konzentration	$\frac{1}{4}$ stünd. Wert in % des 1stünd. Wertes
0,05	40
0,15	32
0,20	15
0,61	56
1,0	57
2,0	53



stimmt werden können. Die Gewichtsänderungen des Muskels am Anfang eines Quellungsversuches hängen nicht vom osmotischen Druckunterschiede, sondern von der Geschwindigkeit des osmotischen Wasserübertrittes ab. Wir müssen also zur Erklärung die vorhandenen physikalischen Untersuchungen über die Geschwindigkeit des osmotischen Wasserübertrittes heranziehen.

Wir können uns diesbezüglich an die Untersuchungen von Vegard¹⁾ halten. Derselbe beobachtete an seinem Osmometer für vier verschieden konzentrierte Saccharoselösungen, mit welcher Geschwindigkeit das Wasser in den ersten 2 bis 5 Stunden in die Zuckerlösung übertritt. Die Geschwindigkeit nahm im Verlaufe der Versuche ab, erreichte dann einen konstanten Wert und zwar desto früher, je verdünnter die Lösung war. Die konstant gewordene Geschwindigkeit des osmotischen Wasserübertrittes nimmt nicht proportional der Konzentration zu, sondern langsamer und nähert sich so einem Maximum, welches Vegard weiterhin für einige Werte berechnet und ziemlich konstant findet. Auch Berkeley und Hartley²⁾ geben an, daß die Geschwindigkeit des osmotischen Wasserübertrittes bei konzentrierteren Saccharoselösungen rasch abnimmt; die Geschwindigkeit ist nach ihnen im Augenblicke des Versuchsbeginnes, wenigstens bei verdünnten Lösungen, der Konzentration proportional.

Vegards Versuche lassen sich nicht ohne weiteres auf den Muskel anwenden, wo sich der Saccharoselösung gegenüber nicht destilliertes Wasser, sondern der Muskelinhalt befindet. Die Verhältnisse würden sich besonders für den hypotonischen Teil der Kurve kompliziert gestalten. Des Vergleiches halber wurden die Gewichtsabnahmen der Muskeln in der ersten Viertelstunde und in der ersten Stunde für die drei von Vegard beobachteten Konzentrationen³⁾ an den Kurven abgelesen; dem osmotischen Drucke des Muskelinhaltes entsprechend mußte zu den von Vegard beobachteten Konzentrationen 0,23 addiert werden. Vegards Wert für 0,44-n und die Muskelwerte für 0,67-n wurden = 100 gesetzt. Die Übereinstimmung ist sehr gut (s. Tab. 9). Wir sehen also jedenfalls die Richtung, in der die Erklärung der wesentlichsten Abweichung vom Avogadro'schen Gesetze zu suchen ist.

Je kürzer wir die Versuchszeit nehmen, desto näher kommen die Werte dem theoretisch zu erwartenden Verlaufe (s. Tab. 8),

¹⁾ Vegard, L., Proc. Cambr. philos. soc., Bd. 15, S. 13 (1908).

²⁾ Berkeley, Earl of, und Hartley, E. G. J., Proc. roy. soc. A., Bd. 82, S. 271 (1909).

³⁾ Für 1,75 n erhielt Vegard keine konstante Geschwindigkeit.

Tabelle 9.

Konzentration	Vegard	Muskel 1/4 Stunde	Muskel 1 Stunde
0,44	100	100	100
0,88	161	164	164
1,32	216	200	206

desto besser stimmen die Werte für die verschiedenen Substanzen, wie wir vorhin sahen, überein; so können wir also schließen, daß für den lebenden Muskel das Avogadrosche Gesetz volle Gültigkeit besitzt.

3. Quellungsversuche mit Leimplatten.

Loeb beobachtete, daß der Muskel nach längerer Zeit selbst in konzentrierten NaCl-Lösungen an Gewicht zunimmt¹⁾ und in isotonischen Lösungen verschiedener Salze bei langer Versuchszeit sehr verschiedene Wassermengen aufnimmt²⁾; er wies als Erklärung darauf hin, daß sich der Muskel nach Zerstörung seiner Membranen «kolloidal» verhält.³⁾ Zu demselben Schlusse kam auch Beutner⁴⁾ auf Grund seiner Säureschwellungsversuche. Um die Beziehungen zur kolloidalen Quellung zu verfolgen, untersuchte ich die Gewichtsveränderungen von Leimstücken unter denselben Bedingungen, wie diejenigen der Muskeln, wie dies auch v. Fürth und Lenk⁵⁾ gelegentlich ihrer Versuche über Muskelstarre taten. Es wurden hierzu 20 g Gelatine in ca. 100 ccm Wasser gelöst — ungefähr dem Eiweißgehalte des Muskels entsprechend —, in eine ca. 3 bis 5 mm hohe Schichte gegossen und hieraus kreisrunde Stücke von 25 mm Durchmesser gestochen; mit denselben wurde dann ebenso verfahren, wie mit den Muskeln. Die Resultate sind in der folgenden Tabelle 10 und in Fig. 5—7 wiedergegeben. Auch die Leimplatten schwammen in den konzentrierten Zuckerlösungen auf der Oberfläche der Lösung.

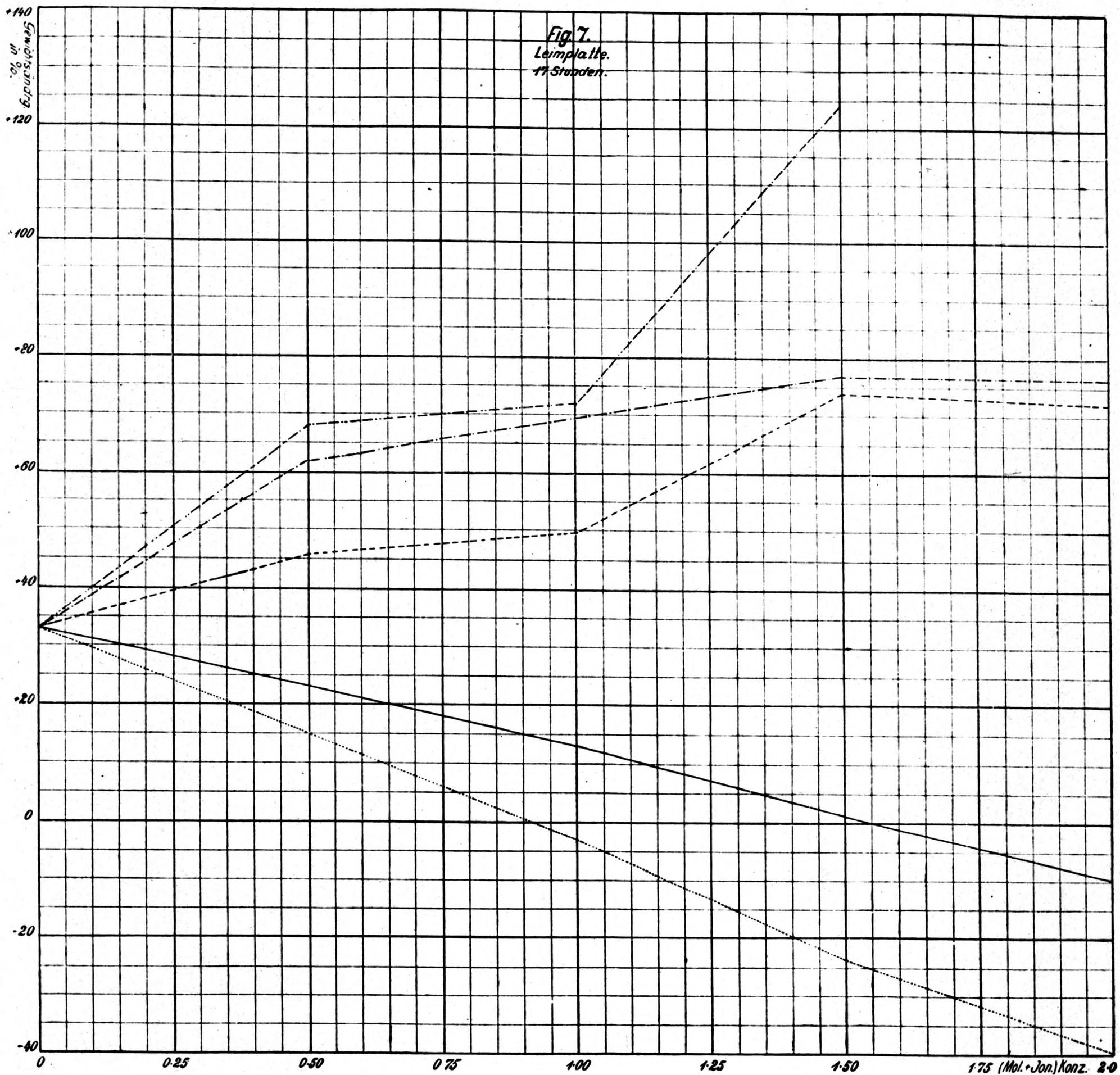
¹⁾ Loeb, J., Pflügers Arch., Bd. 71, S. 462 (1898).

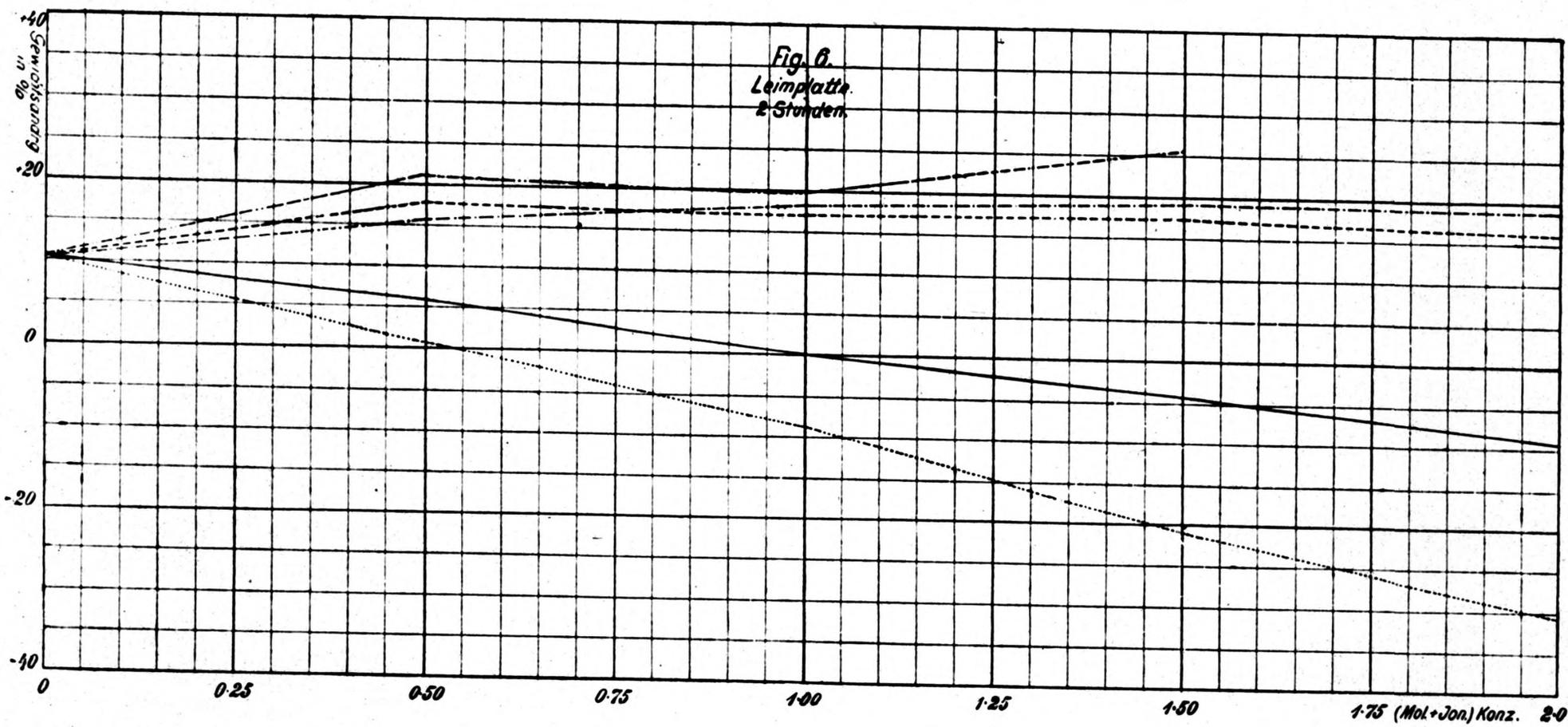
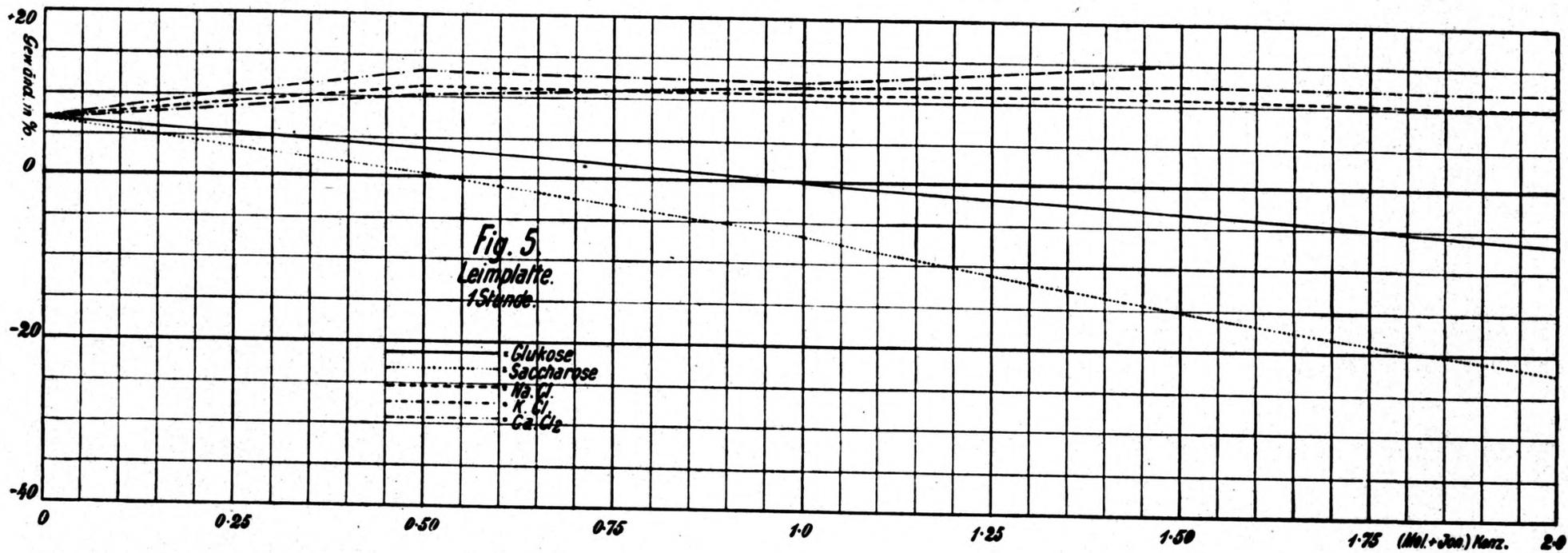
²⁾ Derselbe, ebenda, Bd. 75, S. 304 (1899).

³⁾ Derselbe, Science New ser., Bd. 37, S. 427 (1913).

⁴⁾ Beutner, K., Bioch. Zeitschr., Bd. 39, S. 280 (1912).

⁵⁾ v. Fürth, O., und Lenk, E., ebenda, Bd. 33, S. 341 (1911).





Leimplattenversuche.

Tabelle 10.

Konz. norm. ¹⁾	(Molek. + Ion)- Konz.	Gewichtsänderungen in ‰				
		¼ Stunde	½ Stunde	1 Stunde	2 Stunden	17 Stund.
Glukose.						
0	—	+ 2,9	+ 4,3	+ 6,9	+ 10,0	+ 28,6
0,5	—	+ 1,6	+ 2,4	+ 3,8	+ 5,8	+ 23,6
1,0	—	- 0,1	+ 0,1	- 0,2	+ 0,1	+ 13,5
1,5	—	- 1,6	- 2,1	- 2,9	- 3,9	+ 1,0
2,0	—	- 3,0	- 4,9	- 6,7	- 9,0	- 9,5
Saccharose.						
0	—	+ 4,3	+ 6,3	+ 8,9	+ 12,5	+ 33,2
0,5	—	+ 0,5	+ 0,2	+ 0,6	+ 1,0	+ 15,3
1,0	—	- 2,8	- 4,5	- 6,5	- 8,7	- 3,2
1,5	—	- 6,4	- 10,9	- 15,2	- 20,8	- 23,6
2,0	—	- 8,6	- 15,9	- 22,2	- 30,6	- 39,4
Na Cl.						
0	0	+ 3,0	+ 4,6	+ 6,7	+ 10,0	+ 46,7
0,282	0,5	+ 4,5	+ 7,1	+ 11,2	+ 17,8	+ 45,6
0,582	1,0	+ 4,2	+ 7,0	+ 11,1	+ 17,2	+ 49,6
0,891	1,5	+ 4,2	+ 6,9	+ 11,0	+ 17,5	+ 73,8
1,215	2,0	+ 3,8	+ 6,3	+ 10,2	+ 16,4	+ 72,1
K Cl.						
0	0	+ 2,4	+ 3,9	+ 6,0	+ 9,0	+ 28,6
0,275	0,5	+ 0,6	+ 6,7	+ 10,3	+ 16,4	+ 61,6
0,562	1,0	+ 4,8	+ 7,6	+ 11,9	+ 18,2	+ 69,4
0,850	1,5	+ 5,0	+ 7,6	+ 12,6	+ 19,3	+ 77,0
1,147	2,0	+ 4,6	+ 7,5	+ 12,1	+ 19,0	+ 76,4
Ca Cl ₂ .						
0	0	+ 3,3	+ 4,9	+ 7,4	+ 10,8	+ 33,3
0,433	0,5	+ 4,9	+ 7,8	+ 13,3	+ 20,7	+ 68,2
0,915	1,0	+ 4,8	+ 11,4	+ 12,4	+ 19,8	+ 71,9 †
1,448	1,5	+ 3,8	+ 8,4	+ 15,1	+ 25,5 †	+ 124,7 †
1,993	2,0	+ 4,6	+ 8,4	— *	—	— Δ

¹⁾ Bezw. bei CaCl₂ aeq. norm.

* Beginnende Auflösung. — Δ Aufgelöst. — † Verlust beim Abtrocknen.

In den starken Glukose- und Saccharoselösungen schrumpft die Leimplatte wie dies schon Spiro beobachtete.¹⁾ Bei der Erklärung der Tatsache, daß die Muskeln in hypertonischen Zuckerlösungen fortgesetzt schrumpfen, muß neben der von Overton²⁾ betonten Undurchlässigkeit der Membranen für Zucker dieser Umstand mit in Betracht gezogen werden. Es kann also die Schwellung oder Schrumpfung eines Muskels nach längerer Zeit (im Zustande der Maximalquellung) nicht ohne weiteres als Maß der Durchlässigkeit oder Undurchlässigkeit seiner Membranen für die betreffende Substanz betrachtet werden, da doch Schwellung oder Schrumpfen auch ein kolloidaler Vorgang sein kann.

In den NaCl- und KCl-Lösungen jeder Konzentration schollen die Muskeln nach 17 Stunden mehr oder weniger, und zwar in KCl stärker als in NaCl. Ähnliches sehen wir bei den Leimplatten, wobei oberhalb 0,5-n selbst die Formen der betreffenden Kurven einander ähnlich sind. In den CaCl₂-Lösungen sahen wir alle Muskeln nach 17 Stunden schrumpfen, aber trotzdem eine Erhebung der Kurve gegen die höheren Konzentrationen zu: auch der Leim schwillt mit zunehmender Konzentration stärker, bevor er in Lösung geht.

Es finden sich also bei langer Versuchszeit gewisse Analogieen im Verhalten des Muskels und der Leimplatte, während die anfänglichen Gewichtsänderungen derselben ganz verschieden verlaufen.

4. Versuche mit ausgeschnittenen Muskelstücken.

Bezüglich der Frage über den Sitz der sich als semi-permeable Membran verhaltenden Oberfläche liegen bisher keine experimentellen Untersuchungen vor. Es kann dies entweder die äußere Muskeloberfläche sein, oder diejenige der einzelnen Muskelfasern, wahrscheinlich beide. Für die experimentelle Behandlung der Muskelschwellung mußte aber der Muskel in vereinfachender Weise als eine homogene mit einer

¹⁾ Spiro, K., Beitr. z. physiol. u. pathol. Chem., Bd. 5, S. 276 (1904).

²⁾ Overton, E., Pflügers Arch., Bd. 92, S. 162 (1902).

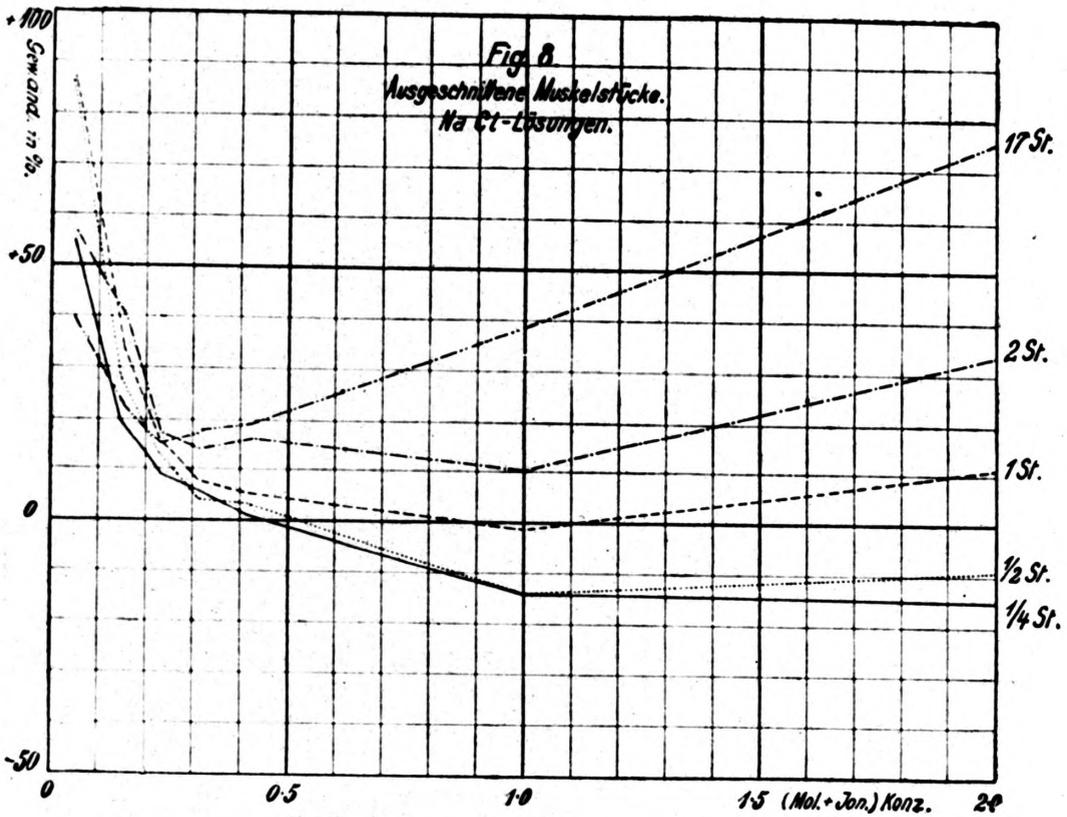
Versuche mit ausgeschnittenen Muskelstücken.

Tabelle 11. — NaCl.

Konz. norm.	(Molek. + Ion)- Konz.	Gewichtsänderung in %					
			1/4 Std.	1/2 Std.	1 Stunde	2 Std.	17 Std.
0,027	0,05	1. Muskel .	+ 42,6	+ 61,8	+ 71,3	+ 48,9	+ 36,3
		2. » .	+ 66,8	+ 109,6	+ 101,3	+ 67,6	+ 42,5
		Mittel . . .	+ 55	+ 86	+ 86	+ 58	+ 39
0,082	0,15	1. Muskel .	+ 20,1	+ 27,9	+ 36,7	+ 39,6	+ 36,2
		2. » .	+ 20,1	+ 27,5	+ 31,8	—	+ 9,6
		Mittel . . .	+ 20	+ 28	+ 34	+ 40	+ 23
0,127	0,23	1. Muskel .	+ 7,5	+ 11,4	+ 12,7	+ 14,8	+ 8,3
		2. » .	+ 10,9	+ 14,3	+ 16,8	+ 19,0	+ 22,4
		Mittel . . .	+ 9	+ 13	+ 15	+ 17	+ 15
0,169	0,31	1. Muskel .	+ 4,2	+ 3,9	+ 6,0	+ 10,1	+ 18,2
		2. » .	+ 7,3	+ 6,7	+ 9,1	+ 17,3	+ 18,2
		Mittel . . .	+ 6	+ 5	+ 8	+ 14	+ 18
0,229	0,41	1. Muskel .	— 1,2	+ 3,1	+ 3,5	+ 11,9	+ 15,8
		2. » .	+ 3,6	+ 4,7	+ 9,5	+ 19,7	+ 21,9
		Mittel . . .	+ 1	+ 4	+ 6	+ 16	+ 19
0,582	1,0	1. Muskel .	— 19,9	— 20,2	— 8,0	+ 10,7	+ 46,2
		2. » .	— 8,2	— 8,8	+ 5,7	+ 9,3	+ 32,4
		Mittel . . .	— 14	— 15	— 1	+ 10	+ 39
1,215	2,0	1. Muskel .	— 14,4	— 7,5	+ 15,5	+ 38,4	+ 74,7
		2. » .	— 16,2	— 10,9	+ 6,2	+ 27,1	+ 76,3
		Mittel . . .	— 15	— 9	+ 11	+ 33	+ 76

semipermeablen Membran umgebenen Masse betrachtet werden, obgleich die Membranen sicher nicht ideal semipermeabel sind. Tatsächlich liegt allen Experimentaluntersuchungen über Muskelschwellung seit Loeb's erster Arbeit diese Auffassung zugrunde. Overton's¹⁾ Hypothese, daß die äußere Muskelmembran permeabel und nur die einzelnen Fasermembranen semipermeabel wären, ist experimentell unbegründet; aus den interessanten

¹⁾ Derselbe, ebenda, Bd. 92, S. 134 (1902).



Beobachtungen von Urano¹⁾ und Fahr²⁾ läßt sich diesbezüglich, wie auch Bottazzi³⁾ hervorhebt, kein Schluß ziehen.

Um die Rolle der äußeren Muskelumhüllung zu untersuchen, entfernte ich dieselbe, indem ich die äußere Schichte des Froschgastrocnemius durch mehrfaches Auflegen eines Rasiermessers spaltete und dann rundherum wegschnitt. Mit diesen herausgeschnittenen Muskelstücken führte ich eine Versuchsreihe mit verschiedenen konzentrierten NaCl-Lösungen aus; die Methodik ist dieselbe wie für den intakten Muskel, die Versuchsfehler aber selbstverständlich größer.

Tabelle 11 und Figur 8 zeigen, daß sich die herausgeschnittenen Muskelstücke bei ganz kurzen Versuchszeiten ($\frac{1}{4}$ und $\frac{1}{2}$ Stunde) dem intakten Muskel ähnlich verhalten, indem sie in verdünnten Lösungen schwellen, in konzentrierten

¹⁾ Urano, F., Zeitschr. f. Biol., Bd. 50, S. 212 (1908); Bd. 51, S. 483 (1908).

²⁾ Fahr, G., ebenda, Bd. 52, S. 72 (1909).

³⁾ Bottazzi, Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol., 1. Bd., 1. Hälfte, S. 417.

schrumpfen; die Fasermembranen benehmen sich also als semipermeable Membranen. Der Isotoniepunkt verschiebt sich aber viel schneller gegen die höhere Konzentration zu als bei dem intakten Muskel, so daß schon nach einer Stunde alle Muskelstücke im Schwellungsstadium sind. Nach diesen Versuchen scheint es also die verhältnismäßig große Widerstandsfähigkeit der äußeren Umhüllung des Muskels gegenüber dem Einflusse der umgebenden Lösung möglich gemacht zu haben, die osmotischen Verhältnisse der Muskelquellung aufzuklären. Über die Frage, ob sich auch die äußere Muskeloberfläche wie eine semipermeable Membran verhält, sagen die Versuche nichts aus. Möglicherweise liegt der Isotoniepunkt für die Fasermembranen bei einer höheren Konzentration als für die äußere Muskelmembran.

Meigs¹⁾ beobachtete, daß die glatte Magenmuskulatur des Frosches und der Schließmuskel der Schnecke sich in verschiedenen Lösungen ganz anders verhalten als die quergestreiften Muskeln des Frosches, und meint dieses abweichende Verhalten auf kolloidale Vorgänge zurückführen zu müssen. Diese Muskeln werden aber aus einer größeren Muskelmasse herausgeschnitten, sie können also viel richtiger mit dem herausgeschnittenen Muskelstück, als mit dem intakten Muskel verglichen werden. Ich untersuchte das Verhalten des herausgeschnittenen Gastrocnemiusstückes in einigen der Lösungen mit welchen Meigs die auffallendsten Resultate erhielt (s. Tab. 12; dieselbe enthält auch den Parallelversuch mit intakten Muskeln für NaCl [Mol. + Ion] Konz. = 3,0).

Der zeitliche Verlauf der Gewichtsveränderung des ausgeschnittenen Muskelstückes ist von dem des intakten Muskels, mit Ausnahme der 1-n Saccharoselösung, ganz verschieden (vgl. Tab. 2 und 7 dieser Arbeit). Ein Vergleich der Ergebnisse mit denjenigen von Meigs²⁾ zeigt, daß die Abwesenheit

¹⁾ Meigs, E. B., Journ. of exp. Zool., Bd. 13, S. 497 (1912); Journ. of biol. chem., Bd. 17, S. 81 (1914).

²⁾ Vergl. Meigs, E. B., Journ. of exp. Zool., Bd. 13, S. 497 (1912): Vers. 3, 7, 13, 15, 60; Journ. of biol. chem., Bd. 17, S. 81 (1914): Vers. 1, 5, 17.

Tabelle 12.

	Gewichtsänderung in %				
	¼ Stunde	½ Stunde	1 Stunde	2 Stunden	17 Stunden
Versuche mit ausgeschnittenen Muskelstücken.					
Destilliertes Wasser.					
1. Muskel . . .	+ 108,4	+ 126,1	+ 120,6	+ 92,0	+ 51,1
2. „ . . .	+ 122,2	+ 96,7	+ 83,8	+ 55,1	+ 38,9
Mittel	+ 115	+ 111	+ 102	+ 74	+ 45
0,23-n-Saccharose.					
1. Muskel * . . .	+ 13,6	+ 25,8	+ 37,1	+ 46,6	+ 40,2
2. „ * . . .	+ 12,2	+ 20,3	+ 33,9	+ 50,7	+ 51,0
Mittel	+ 13	+ 23	+ 36	+ 49	+ 46
1,0-n-Saccharose.					
1. Muskel . . .	- 15,1	- 19,0	- 21,5	- 32,0	- 23,2
2. „ . . .	- 15,5	- 18,1	- 20,1	- 23,1	- 5,5
Mittel	- 15	- 19	- 21	- 28	- 14
1,880-n-NaCl ([Molek. + Ion]-Konz. = 3,0).					
1. Muskel . . .	- 13,0	- 6,8	+ 6,7	+ 23,6	+ 66,7
2. „ . . .	- 11,0	- 2,2	+ 9,5	+ 25,9	+ 76,9
Mittel	- 12	- 5	+ 8	+ 25	+ 72
Versuch mit intakten Muskeln.					
1,880-n-NaCl ([Molek. + Ion]-Konz. = 3,0).					
1. Muskel . . .	- 14,2	- 19,0	- 17,3	- 16,1	+ 13,3
2. „ . . .	- 16,1	- 20,6	- 19,5	- 18,0	+ 8,7
Mittel	- 15	- 20	- 18	- 17	+ 11

* Zwei Muskeln desselben Frosches.

einer natürlichen Oberfläche die von Meigs beobachteten Abweichungen teilweise erklärt; so nehmen z. B. sowohl der glatte Muskel¹⁾ wie das herausgeschnittene Muskelstück in der isotonischen Saccharoselösung stetig an Gewicht zu. Es ist aber auch

¹⁾ Vgl. Meigs, E. B., Journ. of exp. Zool., Bd. 13, S. 497 (1912): Vers. 15 u. 60.

möglich, daß Meigs' Muskeln eine saure Reaktion besaßen bzw. während der Präparation durch den Mageninhalt sauer wurden. Ein richtiges Urteil ließe sich nur dann fällen, wenn der Verlauf der Gewichtsänderung der glatten Muskel in kurzer Zeit nach den verschiedenen Konzentrationen der Lösungen bekannt wäre. Dann würde sich eventuell superponiert über eine allgemeine Neigung zur Schwellung eine Abhängigkeit vom osmotischen Drucke ergeben, ähnlich wie dies Schwarz¹⁾ für den tätig gewesenen Muskel fand.

Diese Untersuchungen wurden auf Veranlassung von J. Loeb unternommen, dem ich für sein freundliches Interesse meinen aufrichtigsten Dank sage.

Zusammenfassung.

1. Die Gewichtsänderungen des Froschgastrocnemius zeigen nach einstündigem Verweilen der Muskeln in Reihen verschieden konzentrierter Lösungen von fünf Stoffen — Glukose, Saccharose, NaCl, KCl, CaCl₂ — einen nahezu identischen Verlauf. Das Avogadro'sche Gesetz gilt also nicht nur für den Isotoniepunkt, sondern für alle Konzentrationen.

2. Die bedeutendste scheinbare Abweichung von der Gültigkeit des Avogadro'schen Gesetzes bildet der Umstand, daß die Volumänderung des Muskels in verdünnteren Lösungen verhältnismäßig stärker ist als in konzentrierten. Diese Abweichung ist bei viertelstündiger Versuchsdauer geringer, als bei einstündiger. Die Gewichtsänderungen des Muskels sind ferner bei kurzer Versuchsdauer nicht von dem osmotischen Druckunterschiede, sondern von der Geschwindigkeit des osmotischen Wasserübertrittes abhängig; diese ist nach den vorhandenen physikalischen Untersuchungen dem osmotischen Druckunterschiede nicht proportional, sondern nimmt langsamer zu als derselbe. Es zeigt sich ein gewisser Grad von Übereinstimmung zwischen der Volumenänderung des Muskels bei kurzer Versuchszeit und der Geschwindigkeit des osmotischen Wasserübertrittes im osmometrischen Versuche.

¹⁾ Schwarz, G., Bioch. Zeitschr., Bd. 37, S. 34 (1911).

3. Nach 17stündigem Verweilen der Muskeln in den verschiedenen Lösungen zeigt sich gar keine Übereinstimmung mehr mit dem Avogadroschen Gesetze. Die Gewichtsveränderungen von Leimplatten zeigen aber in denselben Lösungen nach derselben Zeit mehrfache Ähnlichkeiten mit dem Muskel. Es handelt sich also hierbei teilweise um kolloidale Schwellung.

4. Herausgeschnittene Muskelstücke zeigen bei viertelstündiger Versuchsdauer ein dem Avogadroschen Gesetze entsprechendes Verhalten; dieses Verhalten verändert sich aber viel schneller als bei dem intakten Muskel. Die äußere Muskelumhüllung beschützt also das Muskelgewebe vor der Beeinträchtigung durch die umgebende Lösung.
