



# **Die visco-elastischen Eigenschaften von Kautschuk und glatten Muskeln, kontrolliert am Stoffwechsel des Helixfusses**

<https://hdl.handle.net/1874/324230>

*A. qu. 192. 1938.*

DIE VISCO-ELASTISCHEN EIGENSCHAFTEN VON KAUTSCHUK UND GLATTEN MUSKELN, KONTROLLIERT AM STOFFWECHSEL DES HELIXFUSSSES

BIBLIOTHEEK DER  
RIJKSUNIVERSITEIT  
UTRECHT.

IR. J. A. MAAS L. L.

ss.  
cht  
8







DIE VISCO-ELASTISCHEN EIGENSCHAFTEN VON  
KAUTSCHUK UND GLATTEN MUSKELN,  
KONTROLLIERT AM STOFFWECHSEL  
DES HELIXFUSSES.



*Diss. Utrecht 1938*

DIE VISCO-ELASTISCHEN EIGENSCHAFTEN  
VON KAUTSCHUK UND GLATTEN  
MUSKELN, KONTROLLIERT AM STOFF-  
WECHSEL DES HELIXFUSSSES

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN  
DOCTOR IN DE WIS- EN NATUURKUNDE  
AAN DE RIJKSUNIVERSITEIT TE UTRECHT,  
OP GEZAG VAN DEN RECTOR-MAGNIFICUS  
DR. TH. M. VAN LEEUWEN, HOOGLEERAAR  
IN DE FACULTEIT DER GENEESKUNDE,  
VOLGENS BESLUIT VAN DEN SENAAT DER  
UNIVERSITEIT TEGEN DE BEDENKINGEN  
VAN DE FACULTEIT DER WIS- EN NATUUR-  
KUNDE TE VERDEDIGEN OP MAANDAG  
24 OCTOBER 1938 DES NAMIDDAGS TE 3 UUR

DOOR

JAN ADELBERT MAAS

GEBOREN TE VLISSINGEN



AMSTERDAM 1938  
N. V. NOORD-HOLLANDSCHE UITGEVERS MAATSCHAPPIJ



*Aan de nagedachtenis van mijn Ouders*  
*Aan mijn Vrouw*



## VOORWOORD.

Gaarne maak ik van de gelegenheid, die het verschijnen van mijn proefschrift biedt, gebruik, om mijn erkentelijkheid te be-  
tuigen aan allen, die tot mijn vorming hebben bijgedragen.

In de eerste plaats gedenk ik hierbij mijn, inmiddels overleden, ouders, die mij nà het afsluiten van mijn studie aan de Landbouw-  
hoogeschool te Wageningen, nog in de gelegenheid stelden de studie aan de Utrechtsche Alma Mater voort te zetten.

Voorts geldt deze dank alle Hooggeleerden en overige Docenten, te Utrecht en te Wageningen, wier colleges en practica ik heb gevolgd.

U, Hooggeleerde JORDAN, Hooggeachte Promotor, wil ik in het bijzonder dank brengen voor de groote vrijheid, die U mij bij de bewerking van deze dissertatie hebt gelaten. Juist omdat het onderwerp een gebied betreft, dat Uw speciale interesse heeft, heb ik deze vrijheid in hooge mate op prijs gesteld.

Veel waardeering heb ik voor de wijze, waarop ge in Uw colleges de vergelijkend-physiologische problemen behandelt; de hier verworven kennis blijkt in mijn huidigen werkkkring steeds weer van groot nut te zijn. Daarom betuig ik U ook hiervoor mijn bijzonderen dank.

Hooggeleerde NOYONS, U ben ik eveneens veel dank verschuldigd, niet alleen voor de welwillendheid, dat U mij gedurende mijn hoofdassistentenschap aan Uw laboratorium de gelegenheid gaf dit proefschrift te voltooiën, doch zeer zeker ook, omdat ik hierbij gebruik heb kunnen maken van een door U ontworpen, geheel nieuwe methodiek betreffende micro-stofwisseling. Mogen de resultaten, die ik hiermede heb kunnen bereiken, nog eens de aandacht vestigen op de mogelijkheden, welke door toepassing van Uw methodik op biologische vraagstukken zijn geschapen.

Zeergeleerde VAN ROSSEM, ook aan U mijn welgemeende dank voor de gastvrijheid, die U als Directeur van den Rijksrubber-

dienst te Delft, mij in Uw Instituut hebt verleend. De kennis van rubber-technische problemen is mij bij mijn onderzoek van groot nut geweest.

Zeergeleerde JONGBLOED, voor Uw veelal waardevolle kritiek, die gij mij niet spaarde en die gij mij ook in de toekomst hopelijk niet wilt sparen, betuig ik U mijn hartelijken dank.

Zeergeleerde SCHLEYER, de vele uren, dat gij U, geheel belangeloos, ter beschikking stelde om het grootste gedeelte van het manuscript in het Duitsch te vertalen, heb ik bijzonder geapprecieerd; ik ben U hiervoor zeer erkentelijk.

Zeergeleerde HIRSCH, voor Uw correctiewerk betuig ik U mijn welgemeenden dank.

Voorts breng ik nog hartelijk dank aan het wetenschappelijk, het technisch en ook het administratief personeel van het Laboratorium voor Vergelijkende Physiologie en het Physiologisch Laboratorium voor de in zoo ruime mate verleende hulp.

Tenslotte een woord van oprechten dank aan de Redactie van de „Archives néerlandaises de Physiologie”, die, door toe te staan dat deze dissertatie als artikel werd opgenomen, mij een grooten dienst heeft bewezen.

---

DIE VISCO-ELASTISCHEN EIGENSCHAFTEN VON  
KAUTSCHUK UND GLATTEN MUSKELN, KON-  
TROLLIERT AM STOFFWECHSEL  
DES HELIXFUSSSES

VON

J. A. MAAS,

*Utrecht,*

MIT 22 ABBILDUNGEN.

I N H A L T S V E R Z E I C H N I S

ERSTER TEIL.		Seite
<i>Einführung in die Probleme</i> . . . . .		3
ZWEITER TEIL.		
<i>Plastizitätsbestimmungen an plastiziertem Kautschuk</i> . . . . .		7
A. Einleitung . . . . .		7
B. Theoretische Erwägungen . . . . .		8
C. Eigene Untersuchungen . . . . .		10
1. Apparatur . . . . .		10
2. Material . . . . .		12
3. Temperatur . . . . .		12
4. Untersuchungsweise. Ergebnisse . . . . .		12
5. Erörterung der Befunde . . . . .		14
6. Zusammenfassung . . . . .		18
DRITTER TEIL.		
<i>Visco-elastische Eigenschaften des Fusses von Helix pomatia L., ver- glichen mit plastiziertem Kautschuk</i> . . . . .		18
A. Einleitung . . . . .		18
B. Eigene Untersuchungen . . . . .		19
1. Methodik und Technik . . . . .		19
2. Tonerscheinungen des Fusses ohne Ganglien . . . . .		19
a) Reproduzierbarkeit der Kurven . . . . .		19
b) Einfluss der Temperatur auf die Wiederholungskurve . . . . .		22
c) Einfluss der verminderten Last bei konstanter Temperatur . . . . .		24

	Seite
d) Bestimmung des Schneepflugeffektes bei konstanter Dehnungszeit und Temperatur, aber verschiedener Plastizität . . . . .	25
e) Recovery . . . . .	26
f) Zusammenfassung und Folgerungen . . . . .	32
3. Tonerscheinungen des Fusses mit Ganglien . . . . .	33
a) Ergebnisse . . . . .	33
b) Zusammenfassung und Folgerungen . . . . .	35

#### VIERTER TEIL.

<i>Stoffwechseluntersuchungen am Fusse von Helix pomatia L.</i> . . . .	36
A. Allgemeine Grundlagen und frühere Untersuchungen . . . . .	36
B. Die Zuverlässigkeit der verschiedenen Methoden . . . . .	38
C. Eigene Untersuchungen . . . . .	39
1. Einleitung . . . . .	39
2. Prinzip der verwendeten Methode; das Diaferometer . . . .	40
3. Theoretische Erwägungen . . . . .	42
a) Wärmeleitungskoeffizient von Gasen . . . . .	42
b) Faktoren, welche die Messung beeinflussen . . . . .	42
4. Stoffwechselapparatur und -methodik . . . . .	44
a) Beschreibung des Apparates . . . . .	44
b) Schaltungsschema . . . . .	50
c) Registrierung . . . . .	51
d) Ausführung der Messung . . . . .	51
5. Dehnungsapparatur und -methodik . . . . .	52
6. Stoffwechsel des Fusses bei verschiedenen Tonuszuständen .	54
a) Einleitung und Zweck der Untersuchung . . . . .	54
b) Vorversuche . . . . .	55
c) Endgültige Versuche . . . . .	55
Serie I (Notierung der Kurven, Ergebnisse, Besprechung der Kurven, Zusammenfassung und Folgerungen) . . . .	55
Serie II (Zweck der Untersuchungen, Methodik, Notierung, Ergebnisse und Besprechung der Kurven, Zusammenfassung und Folgerungen) . . . . .	63

#### FÜNFTER TEIL.

<i>Zusammenfassung aller Ergebnisse</i> . . . . .	75
LITERATURVERZEICHNIS . . . . .	76

DIE VISCO-ELASTISCHEN EIGENSCHAFTEN VON  
KAUTSCHUK UND GLATTEN MUSKELN, KON-  
TROLLIERT AM STOFFWECHSEL  
DES HELIXFUSSES

VON

J. A. MAAS,

*Utrecht,*

MIT 22 ABBILDUNGEN.

ERSTER TEIL.

*Einführung in die Probleme.*

In einer Reihe Untersuchungen hat JORDAN (13—26) zu zeigen versucht, dass der Tonus der glatten Hohlmaskeln <sup>1)</sup> bei wirbellosen Tieren auf einer Art Bremsung der beweglichen Elemente in den Muskelfasern beruht. Auf Grund seiner Erfahrungen am Muskel, sowie der Erfahrungen an kolloidalen Modellen wie Gelatine-gel (ARISZ (11)) oder plastiziertem Kautschuk (JORDAN, MAAS, POSTMA (22)), kam er zu der Auffassung, dass auch der Muskel aus, in diesem Falle, kontraktiven Mizellen besteht, die in einer hochviskösen Zwischensubstanz (intermizellarer Stoff) eingebettet liegen und in der Längsrichtung der Fasern durch einen vermutlich noch zäheren Stoff miteinander verbunden sind. Durch die Einbettung in diesen Stoff werden alle Bewegungen der Mizellen gebremst, aber keineswegs dadurch verhindert, sondern nur verlangsamt. Der Zwischenstoff wirkt wie eine seitliche Bremse, durch welche eine bestimmte Länge der Fasern festgehalten wird. Hierdurch würde sich erklären, dass der Tonus ohne Energieausgabe unterhalten werden kann.

Alle Hohlmaskeln haben die Eigenschaft, bei zunehmender Füllung oder unter entsprechenden Umständen passiv, durch Vis-

<sup>1)</sup> Unter den Namen „Hohlmaskeln“ hat JORDAN eine Reihe glatter Maskeln zusammengefasst, die den Inhalt eines hohlen Raumes (der Liebeshöhle, nämlich eines Schizozöls, des Magenraumes u.s.w.) umschliessen.

kosität gebremst und daher träge, nachzugeben. Dieses Nachgeben beruht auf plastischer Deformation der Muskelsubstanz. Hierdurch kommt es, dass sich nach Aufhören des Zuges die ursprüngliche Länge des Muskels nur teilweise wiederherstellt („Recovery“).

Bis 1933, in welchem Jahre wir mit den Untersuchungen über plastizierten Kautschuk begannen, vertrat man jedoch allgemein die Meinung (s.S. 18), dass für einen erst gedehnten und danach entlasteten glatten Muskel das Beibehalten seiner neuen Länge typisch sei. Da wir uns dieser Anschauung nicht anschliessen konnten, haben wir die Versuche mit *Helix pomatia* (Dritter Teil) angestellt, woraus sich ergab, dass *Helix*, ebenso wie plastizierter Kautschuk, Recovery aufweist.

Die erwähnte Wiederverkürzung (Recovery) ist in ihrem Wesen dadurch kompliziert, dass sie nicht einfach auf einer elastischen Zusammenziehung der vorab gedehnten Mizellen, sondern zugleich auf einem passiven Ineinandergeschobenwerden des Zwischenstoffes beruht. Der Zwischenstoff wird sozusagen von den sich verkürzenden Mizellen mitgenommen. Dieses drückt der Kurve des nach Wiederverkürzung aufs neue gedehnten Muskels den Stempel auf. Es ist nämlich, als habe sich der gedehnte und sodann entlastete Muskel aktiv auf ein höheres Tonusniveau verkürzt (22, S. 492). Schon JORDAN hat gezeigt, dass diese Erscheinung vermutlich physikalisch erklärt werden kann, vor allem dadurch, dass er mit POSTMA (20) dieselbe Erscheinung mit plastiziertem Kautschuk hervorrufen konnte.

Es war unsere Aufgabe, die dargetanen physikalischen Erklärungen gewisser Erscheinungsformen des Tonus durch Stoffwechseluntersuchungen einer Kritik zu unterziehen, um festzustellen, ob diese Formen wirklich ohne Mehrverbrauch an Energie stattfinden und sich auch dadurch von andern ähnlichen Erscheinungen, z.B. am quergestreiften Muskel, unterscheiden.

Neben den Stoffwechseluntersuchungen war es aber nötig, die Recovery weiterhin zu untersuchen, da man ja mit ihrer Hilfe einen tieferen Einblick in die Mechanik von Mizellen und Zwischenstoff gewinnen kann. Dies gilt zumal, wenn man die Recovery bei verschiedenen Temperaturen untersucht. Denn Temperaturen wirken auf Muskelviskosität wie auf jede andere Viskosität: der Widerstand gegen Deformierung nimmt mit steigender Temperatur ab, denn höhere Temperaturen setzen den Widerstand des Zwischenstoffes herab. Daher muss bei passiver Dehnung bei höherer Temperatur irreversibles Auseinanderfließen

der Teilchen eintreten („Relaxation“), wodurch die Recovery vermindert wird.

Um nun der Antwort auf die Frage „physikalisch“ oder „biologisch“ näher zu kommen, wurde die Methode einer Vergleichung von Muskel und plastiziertem Kautschuk angewandt.

Wesentliche Hilfe bot uns dabei die durch JORDAN gefundene Veränderung des viskösen Widerstandes bei experimenteller Längenänderung, die der normalen Funktion glatter Hohlmuskeln entspricht. Diese sind, wie gesagt, rein physikalisch zu erklären.

Dabei beschränken wir uns auf den „Schneepflugeffekt“.

### *Schneepflugeffekt*<sup>1)</sup>.

JORDAN versteht unter „Schneepflugeffekt“ Stauungserscheinungen, die auftreten, wenn man einen Hohlmuskel schnell dehnt. Der Widerstand nimmt stark zu, da offenbar der bremsende Zwischenstoff den sich verschiebenden und dehrenden Mizellen nicht schnell genug aus dem Wege gehen kann. Es entstehen Spannungen, die, sobald man dem Muskel einige Ruhe lässt, das heisst dem dehrenden Einfluss des Gewichtes entzieht, durch „Abfluss“ wieder verschwinden, so dass der Muskel seine ursprüngliche Plastizität zurück erhält. Wenn man solch einen Muskel dehnt und dann das dehrende Gewicht vermindert, unterbleibt eine Zeitlage jegliche Weiterdehnung, um erst nach längerer Zeit langsam wieder einzusetzen. Eine Seeanemone, die bei Ebbe die Stütze des umgebenden Wassers verliert, dehnt sich und schützt sich durch Schneepflugeffekt vor übertriebender Dehnung.

Unsere erste Aufgabe war also, zu untersuchen, ob bei Deformation von plastiziertem Kautschuck Schneepflugeffekt nachzuweisen ist. Wir gingen dabei aus von JORDANS Resultaten bei gereizten Muskeln der Aktinie *Metridium dianthus* (17). Wenn man die Muskeln dieser Tiere elektrisch reizt, so verkürzen sie sich und zeigen wenig Neigung zu vollständiger spontaner Erschlaffung. Um den Muskel zur ursprünglichen Länge zurückzubringen, muss man ihn belasten, und es zeigt sich deutlich, dass bei der Belastung der Muskel plastisch gedehnt wird. Und weiter ergab sich folgendes: Die Dehnungskurve A, registriert bei konstanter Belastung ( $G - g$ ) schneidet die Kurve B, entstanden bei

1) Schneepflugeffekt, weil bei einem schnell durch den Schnee gestossenen Schneepflug der Schnee vor dem Pfluge gestaut wird, der Pflug also den Widerstand, den er zu überwinden hat, selbst erhöht.

Dehnung mit anfangs höheren Last ( $G$ ), wobei das Gewicht nach bestimmter Zeit zur Grösse  $G - g$  reduziert wird. Die Kurve B, die der Abzisse am nächsten war, erreicht diese als letzte. Deshalb hat JORDAN diese Erscheinung „Paradoxon der Decreszente“ genannt (s. S. 24 Abb. 7).

Wir haben diesbezügliche Versuche, soweit dies möglich war, bei Kautschuk gemacht, welche im zweiten Teil beschrieben werden. Später hat JORDAN (22) und seine Mitarbeiter diese Untersuchungen weiter ausgebaut, jedoch mit anderer Methodik, wobei er unsere Ergebnisse bestätigte.

#### *Zentraltonus.*

Wie sich die Aktinie durch Schneepflugeffekt vor übermässiger Dehnung schützt, so schützt sich der Schneckenmuskel, bei dem der Schneepflugeffekt nicht die gleiche Rolle spielt wie bei Metridium, durch Eingreifen der Pedalganglien. Die Pedalganglien sind die eigentlichen Tonuszentren. Zu Anfang der Reaktion auf Last beschleunigen sie die Dehnung; bei einem gewissen Grade dieser Dehnung aber erhöhen die Pedalganglien den Widerstand als Reaktion auf diesen Dehnungsgrad, und die Dehnungskurve verläuft in vielen Fällen beinahe horizontal. Zwar haben JORDAN und HARDENBERG (24) versucht zu beweisen, dass dieser gesteigerte Widerstand nicht durch Kontraktion, sondern durch erhöhte Viskosität zuwege gebracht wird (Erhöhung der Temperatur ohne Ueberschreitung des Temperaturoptimums für die Reizung „löst“ den zentral-tonischen Widerstand), allein dies ist keine überzeugende Antwort auf die so wichtige Frage, ob auch dieser, durch Ganglien induzierte, gesteigerte Widerstand reine Bremsung ohne Energieverbrauch ist, oder ob er durch einen energetisch-positiven Prozess unterhalten wird. Diese Frage meinten wir durch Stoffwechselversuche beantworten zu können, ebenso wie das Problem der sog. Kontraktur.

#### *Kontraktur.*

Es gibt nämlich noch eine andere Form gesteigerten Widerstandes gegen Dehnung, bei welchem die Plastizität sehr stark vermindert ist. Man gewinnt den Eindruck, dass man es hierbei mit einem Residuum der eigentlichen („schnellen“) Kontraktion zu tun hat.

In diesem Zusammenhang sei darauf hingewiesen, dass bei einem bestimmten Verkürzungsgrade („Tonusniveau“) der visköse

Zustand, der den Verkürzungsgrad festhält, durch eine besonders geartete Kontraktion erzeugt sein muss, nämlich durch die langsame Kontraktion, an welcher vermutlich vornehmlich der Zwischenstoff beteiligt ist (JORDAN, bei *Aplysia*, 22).

Neben dieser langsamen Kontraktion haben beinahe alle untersuchten Muskeln (Ausnahme: die Cutis der Holothurien) das Vermögen einer schnellen Kontraktion, die (z.B. bei Schnecken) normalerweise nicht in einen Tonus der beschriebenen Art, sondern nach Aufhören des Reizes in eine „schnelle“ Erschlaffung übergeht. Jedoch kann nach sehr starken Reizen diese Erschlaffung ausserordentlich verzögert sein. JORDAN denkt hier an einen stark verzögerten Erschlaffungsprozess innerhalb der Mizellen. Wenn er mit dieser Meinung recht hat, so muss eine solche verzögerte Erschlaffung einen tonusähnlichen Zustand erzeugen, der als Tetanotonus anzusprechen ist. Man hat sich daran gewöhnt, diesen Zustand „Kontraktur“ zu nennen; er dürfte beim normalen Tiere nicht vorkommen.

Es war daher weiterhin unsere Aufgabe, zu untersuchen, ob in der Tat bei einer solchen Kontraktur eine Stoffwechselsteigerung nachzuweisen ist.

## ZWEITER TEIL.

### *Plastizitätsbestimmungen an plastiziertem Kautschuk.*

#### A. Einleitung.

Plastizierten Kautschuk erhält man dadurch, dass man das Koagulationsprodukt von Latex, welches als „Crêpe“ oder „Sheet“ im Handel ist, bei 50° C. zwischen zwei sich mit ungleicher Geschwindigkeit gegeneinander drehenden Walzen knetet. Als Folge dieses „Plastizierens“ macht die Struktur wichtige Veränderungen durch, so dass das anfänglich ziemlich elastische System bei Normalplastizieren in einen visco-elastischen, und bei langem Plastizieren (Überplastizieren) in einen strukturlosen Zustand übergeht, bei welchem die elastischen Eigenschaften stark in den Hintergrund getreten sind.

Dehnung oder Zusammendrücken von normal (d. i. 4 Min. lang) plastiziertem Kautschuk hat sowohl elastische als plastische Deformation zur Folge. Da bei unseren weiteren Betrachtungen

gerade diese Deformation eine wichtige Rolle spielen wird, ist es zweckmässig, diesen Vorgang näher zu analysieren.

### B. Theoretische Erwägungen.

In der Kautschukliteratur wird unterschieden zwischen Plastizität und Elastizität; diese Begriffe haben auch in die Muskelphysiologie Eingang gefunden. Unter Elastizität versteht man die sofortige Formveränderung bei Einwirkung einer Kraft auf das System; das System stellt sich unmittelbar wieder her und nimmt seine ursprüngliche Form an, wenn die Kraft wegfällt. Plastizität dagegen ist die bleibende Formveränderung infolge einer auf das System einwirkenden Kraft.

Wenn nun auf ein visco-elastisches System eine Kraft einwirkt, so tritt nach BINGHAM (3) — s. Abb. 1 — eine unmittelbare

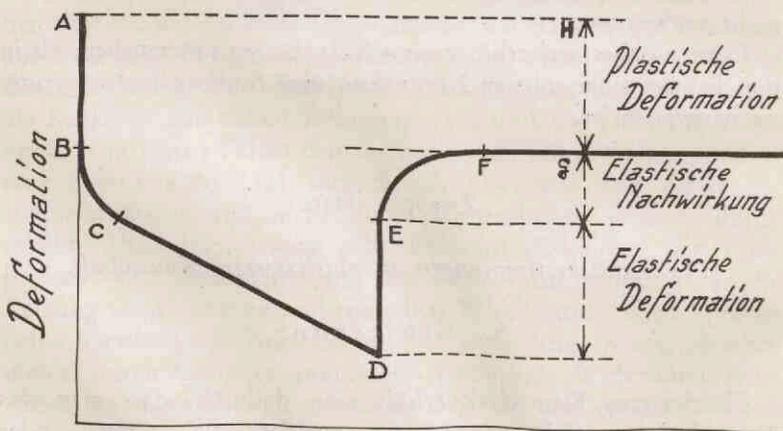


Abb. 1.

Beziehung zwischen Elastizität und Plastizität. (Nach BINGHAM).

elastische Formveränderung AB auf. Bleibt nun diese Kraft bestehen, so entsteht allmählich der sog. „Fluss“. Dabei fließen anfänglich nicht alle Teilchen: „pseudoplastischer Fluss“; dieser ist aufzufassen als gebremste und daher verzögerte elastische Reaktion auf formverändernde Kräfte (BC). Nach und nach geraten jedoch immer mehr Teilchen ins Fließen, bis zum Schluss bei C die „Fließgrenze“ erreicht ist, wobei alle Teilchen gleichmässig fließen: „rein plastischer Fluss“.

Wird nun bei D die Kraft weggenommen, so folgt eine sofortige Veränderung DE (elastische Recovery); danach tritt die Erscheinung der elastischen Nachwirkung (pseudoplastische Recovery) auf, die man als eine durch Viscosität gedämpfte elastische Restitution ansehen kann (EF). Nach F bleibt jede weitere Formveränderung aus; FG verläuft also wagerecht. — Die reine plastische Deformation („permanent set“) liegt zwischen G und H.

In Wirklichkeit ist der Mechanismus bedeutend komplizierter und verläuft auch sicher für plastizierten Kautschuk anders, wie u.a. JORDAN (22, S. 477) dargelegt hat. Für unsere weiteren Betrachtungen genügt jedoch vorläufig die obige Darstellung.

Nun hat sich ferner herausgestellt, dass Plastizität und Recovery stark temperaturabhängig sind. VAN ROSSEM und VAN DER MEYDEN (43) haben dies genau untersucht und fanden, dass bei  $16^{\circ}$  C. eine vollständige Recovery eintrat. Bei  $40^{\circ}$  C. war die Recovery unvollkommen, während erst bei  $70^{\circ}$  C. keine Recovery mehr auftrat. Legt man die obige Begriffsbestimmung zu Grunde, so misst man also bei einer „Plastizitätsbestimmung“ bei  $16^{\circ}$  C. ausschliesslich *Elastizität*, bei  $40^{\circ}$  C. *Elastizität* neben *Plastizität*, und erst bei  $70^{\circ}$  C. die wirkliche *Plastizität*.

Später ergab sich jedoch, dass auch diese Vorstellung zu allgemein ist, und dass auch die Entlastungsstelle für die Grösse der Recovery von Bedeutung ist (HOEKSTRA 12). HOEKSTRA fand nämlich erstens eine grössere Recovery nach kurzdauernder Kraftwirkung. Also spielt der Zeitfaktor bei diesen Erscheinungen eine Rolle. Die von VAN ROSSEM gezogenen Schlüsse gelten daher nur für ein visco-elastisches System, welches lange Zeit deformiert wird. Zweitens fand er, dass, wenn zwei Kautschukstücke von verschiedener Plastizität auf dasselbe Mass zusammen gedrückt werden, eine gleichgrosse Recovery auftritt; das würde bedeuten, dass die Recovery unabhängig von der Plastizität ist.

Über das Vorkommen einer dem Schneepflugeffekt analogen Erscheinung haben wir in der Kautschukliteratur nichts gefunden. Nach unseren heutigen Auffassungen muss man annehmen, dass prinzipiell jedes visco-elastische System Schneepflugeffekt aufweist. Damit dürfte durch JORDAN eine noch nicht bekannte Eigenschaft derartiger Systeme entdeckt worden sein. Erst in einer neuen Mitteilung von FREUNDLICH (8) wird eine Eigenschaft grobkolloidaler Systeme beschrieben, die „dilatency“ genannt wird und möglicherweise mit dem JORDAN'schen Schneepflugeffekt vergleichbar ist.

### C. Eigene Untersuchungen<sup>1)</sup>.

Der Tonus biologischer Objekte wird durch Dehnungsversuche, d.h. durch Belastung mit einem Gewicht, untersucht.

Es schien uns wünschenswert, diese Methode bei plastiziertem Kautschuk nicht anzuwenden, sondern dessen Widerstand durch Zusammenpressen zu bestimmen, d.h. auf die in der Gummitechnik gebräuchliche Weise, und zwar aus folgenden Überlegungen:

- a) grundsätzlich besteht wohl kein Unterschied im Verhalten des Kautschuks bei Dehnung und bei Zusammenpressen. Die Ergebnisse, die man an zusammengedrücktem Material erhält, dürften sich also ohne weiteres mit denen von Dehnungsversuchen an glatten Muskeln vergleichen lassen.
- b) die Versuchsbedingungen sind bei Zusammenpressen so zu wählen, dass pro Durchschnitt stets eine konstante Kraft angreift. Bei Dehnung dagegen wird die ziehende Kraft relativ immer grösser, da der Durchschnitt während der Dehnung ja abnimmt.

Pressversuche werden in der Gummitechnik im Gegensatz zu Dehnungsversuchen nicht fortlaufend registriert. Man beschränkt sich darauf, die Dicke des zusammengepressten Kautschukplättchens mit Hilfe eines *Plastometers* je nach bestimmter Zeit abzulesen.

Die bis vor kurzem verwendeten *Plastometer* (u.a. die von VAN ROSSEM und VAN DER MEYDEN, 43) ermöglichten keine Veränderung des drückenden Gewichtes während des Pressens. Ein von HOEKSTRA (12) angegebener *Plastometer* liess sich jedoch für diesen Zweck leicht umändern.

#### 1. *Apparatur: Wageplastometer von HOEKSTRA.*

Im Prinzip besteht dieser Apparat aus folgenden Teilen (s. Abb. 2): An dem langen Arm (a) einer Wage mit ungleich langen Balken ist ein runder Stab (S) befestigt, dessen Vertikalbewegungen durch eine Verbindungsnadel (na) mit 50-facher Vergrösserung auf einen Zeiger (w), der sich auf einer Skala (Sch) bewegt, übertragen werden. Die glattgeschliffene Unterseite des Stabes ruht auf

<sup>1)</sup> Die Untersuchungen wurden im staatlichen Kautschuk-Institut, Delft, Direktor DR. A. VAN ROSSEM, durchgeführt.

dem Kautchukplättchen ( $r$ ); dieses liegt auf einem flachgeschliffenen runden Stäbchen ( $n$ ). Das ganze ist durch ein Gegengewicht ( $c$ ) am kurzen Arm der Waage ins Gleichgewicht gebracht. Auf den

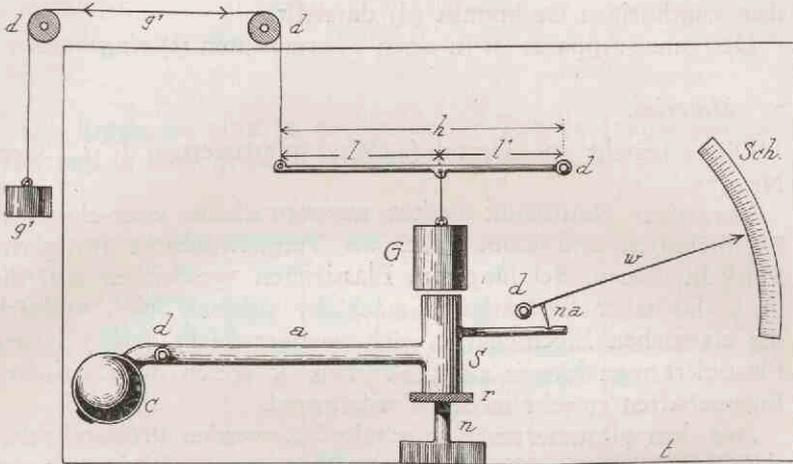


Abb. 2.

Schema des Waageplastometers von HOEKSTRA. Der Apparat ist derart umgeändert, dass Lastvariiierung während des Pressens möglich ist.

- a : langer Arm einer Waage mit ungleich langen Balken.
- c : Gegengewicht
- d : Drehpunkt
- S : dicker Stab
- n : dünner Stab
- r : plastiziertes Kautschukplättchen
- na : Nadel
- Sch : Skala
- G : drückendes Gewicht
- h : Hebelvorrichtung
- g' : Gegengewicht
- l' : Abstand des Gewichtes G zu dem zugehörigen Drehpunkt
- t : Thermostat

Stab (S) kann das drückende Gewicht (G) mittels einer Hebelvorrichtung (h) herabgelassen werden; diese wird auch benutzt, um ein Gegengewicht ( $g'$ ) anzubringen.

Die drückende Last kann also während der Plastizitätsmessung einfach durch Aufhängen und Abnehmen von  $g'$  variiert werden.

Wenn man von der Reibung des Hebelsystems absieht, beträgt der verminderte Druck ( $g$ ) nach Aufhängen von  $g'$ :

$$g = \frac{h \times g'}{l'}$$

wobei  $l'$  den Abstand des angreifenden Gewichtes  $g$  und  $G$  von dem zugehörigen Drehpunkt ( $d$ ) darstellt.

Der ganze Apparat ist in einen Thermostaten ( $t$ ) eingebaut.

## 2. *Material.*

Dieses besteht aus normal (4 Min.) plastiziertem F. L. Sheet Nr. 373.

Derartiger Kautschuk besitzt ausgesprochene visco-elastische Eigenschaften und kann daher als Vergleichsobjekt für glatte Muskeln dienen. Bei längerem Plastizieren verschieben sich die visco-elastischen Eigenschaften nach der viskösen Seite, wodurch die elastischen Eigenschaften sich weniger leicht zeigen lassen. Plastiziert man kürzer als 4 Minuten, so treten die elastischen Eigenschaften zu sehr in den Vordergrund.

Aus dem plastizierten Kautschukstück werden Probezylinderchen von ca. 17 mm Durchmesser und 5—7 mm Stärke gestanzt und diese danach zur Vorwärmung 10 Minuten lang in den Thermostaten gebracht. Weiterhin bringt man ein Probestückchen auf das Stäbchen und presst es bei der erwünschten Temperatur so lange vor, bis eine konstante Beginnstärke von 4 mm erreicht ist. Dann wird der Kautschuk mit dem drückenden Gewicht belastet und die Stärke des Gummistückchens nach bestimmter Zeit abgelesen.

## 3. *Temperatur.*

Aus den erwähnten Versuchen von VAN ROSSEM und VAN DER MEYDEN (s. S. 9) hatte sich ergeben, dass die visco-elastischen Eigenschaften stark temperaturabhängig sind. Als Vergleichsobjekt für glatte Muskeln schien darum eine Temperatur von  $50^{\circ}$  C. die beste, da bei ihr sowohl elastische wie visköse Eigenschaften am besten zu Tage treten. Orientierende Versuche, die hier nicht weiter besprochen werden, erwiesen tatsächlich die Richtigkeit dieser Überlegung.

## 4. *Untersuchungsweise. Ergebnisse.*

Die Plastizitätsbestimmung bei  $50^{\circ}$  wurde nach folgendem Schema vorgenommen:

Drückendes Gewicht G — g während der ganzen Presszeit

" " " " G während 5 Sek; danach G — g während der weiteren Presszeit

" " " " 10 " " " " " " " "

" " " " 15 " " " " " " " "

" " " " 20 " " " " " " " "

" " " " 30 " " " " " " " "

G = 5 kg

g = 2,7 kg

Die Ergebnisse sind in nachstehender Tabelle I zusammengefasst und in Abb. 3, S. 16, graphisch dargestellt.

TABELLE I.

Einwirkungszeit des Gewichtes G; dann reduziert auf G—g.	0 Sek.	5 Sek.	10 Sek.	15 Sek.	20 Sek.	30 Sek.	Gesamtdauer des Versuches
	Stärke in mm	Stärke in mm	Stärke in mm	Stärke in mm	Stärke in mm	Stärke in mm	Stärke in mm
Ablesungszeit nach 0''	4.00	4.00	4.00	4.00	4.00	4.00	4.00
10''	—	2.38	—	—	—	—	1.67
15''	2.90	2.36	2.09 <sup>5</sup>	—	—	—	1.50
20''	—	—	—	1.89 <sup>5</sup>	—	—	1.35
25''	—	—	—	—	1.69	—	—
30''	2.70	2.26 <sup>5</sup>	2.05 <sup>5</sup>	1.90	1.71 <sup>5</sup>	—	1.15
35''	—	—	—	—	—	1.41	—
45''	2.55	2.17	1.99 <sup>5</sup>	1.87	1.70 <sup>5</sup>	1.41	0.96
50''	—	—	—	—	—	1.40 <sup>5</sup>	—
55''	—	—	—	—	—	1.40 <sup>5</sup>	—
1'	2.44	2.10	1.93 <sup>5</sup>	1.83	1.68 <sup>5</sup>	1.40 <sup>5</sup>	—
1'15''	—	—	—	—	—	1.39 <sup>5</sup>	—
1'30''	2.25	1.97 <sup>5</sup>	1.82	1.75 <sup>5</sup>	1.63	1.38	—
2'	2.11	1.88 <sup>5</sup>	1.73	1.69 <sup>5</sup>	1.58	1.34	—
3'	1.89	1.72	1.57 <sup>5</sup>	1.57 <sup>5</sup>	1.49 <sup>5</sup>	1.27 <sup>5</sup>	—
4'	1.73	1.58 <sup>5</sup>	1.46 <sup>5</sup>	1.49	1.42	1.22	—
5'	1.59	1.48	1.37	1.41 <sup>5</sup>	1.35 <sup>5</sup>	1.16 <sup>5</sup>	—
6'	1.48	1.39 <sup>5</sup>	1.28 <sup>5</sup>	1.35	1.29 <sup>5</sup>	1.11 <sup>5</sup>	—
8'	1.31	1.26	1.16 <sup>5</sup>	1.24	1.20 <sup>5</sup>	1.04 <sup>5</sup>	—
10'	1.18	1.15	1.06 <sup>5</sup>	1.16	1.13	0.98 <sup>5</sup>	—
12'	1.08	1.06	0.98 <sup>5</sup>	1.09	1.06 <sup>5</sup>	0.94	—
15'	0.98	0.97 <sup>5</sup>	0.91	1.00	0.99	0.87 <sup>5</sup>	—

### 5. Erörterung der Befunde.

Die Plastizitätszahlen und diesbezüglichen Kurven geben ein Bild der Deformation, welches qualitativ vollkommen mit den Dehnungskurven des analog angestellten Versuches von JORDAN mit *Metridium dianthus* übereinstimmt. Kurve 4 schneidet Kurve 1, so dass die Kurve, welche anfänglich der Abzisse am nächsten war, diese erst später erreicht. Auch an „nichtbiologischem“ Material kann man somit das „Paradoxon der Decreszente“ demonstrieren.

Damit wäre eigentlich die Aufgabe des Biologen beendet, und es wäre nun Sache des Physikers eine Erklärung dieser Erscheinungen zu geben.

Doch besteht nach der Fachliteratur noch keine befriedigende Erklärung; dazu kommt, dass, wie gesagt, der Schneepflugeffekt in der Kautschukliteratur unbekannt ist.

Wir wollen deshalb versuchen, unsere eigene, in einigen Punkten von JORDAN abweichende Interpretation der an visco-elastischen Systemen wahrgenommenen Erscheinungen zu geben:

Die Deformation eines visco-elastischen Systems durch ein konstant wirkendes Gewicht hängt u.a. von zwei, voneinander unabhängigen Faktoren ab: 1.) der sog. Verfestigung und 2.) dem Schneepflugeffekt. 3.) tritt bei teilweiser Entlastung eine teilweise Recovery auf.

1. Unter Verfestigung versteht HOUWINK die Erscheinung dass „mit der Deformation eine zunehmende Strukturänderung gepaart geht, welche in vielen Fällen einen grösseren Widerstand gegen Formveränderung mit sich bringt“<sup>1)</sup>. Die Verfestigung beruht wahrscheinlich auf einem Verkleben der Teilchen, da sie bei Temperaturerhöhung aufgehoben wird (Schrumpfeffekt). Diese Verklebung führt schliesslich zu einer während der weiteren Deformation stets zunehmenden Viskosität des Materials. Da diese Viskositätszunahme mit Elastizitätsverminderung einhergeht (s. HOEKSTRA) — zwischen Viskosität und Elastizität besteht deshalb eine komplizierte Wechselwirkung —, kann man dies sicherlich nicht an einem einfachen Modell — Feder und Kolben in Serie, JORDAN (19) — deutlich machen. Denn bei solch einem Modell muss jede Erhöhung der Viskosität zwangsweise zu

<sup>1)</sup> Zitiert nach JORDAN (22, S. 479).

einer vermehrten Spannkraft der Feder führen, während, wenigstens bei Kautschuk, die Elastizität nach langdauernder Deformation gerade vollständig verschwunden ist.

2. Das Auftreten des Schneepflugeffektes ist im Gegensatz zur Verfestigung nicht abhängig von der Deformationsgrösse, sondern eine Funktion der Deformationsgeschwindigkeit.

Eine notwendige Folgerung aus dieser Annahme ist, dass bei Geschwindigkeitsverminderung auch weniger Schneepflugeffekt entsteht. Da, wie JORDAN gezeigt hat, während der Belastungspause (durch Bremsung), d. h. bei einer Deformationsgeschwindigkeit null, Abfluss von Schneepflugeffekt stattfindet, muss auch während der Dehnung Schneepflugeffekt abfliessen.

Als Folge der immer geringeren Deformationsgeschwindigkeit (s. unter 1), muss also mehr Schneepflugeffekt abfliessen als produziert wird; m.a.W. muss auch der „Abfall“ nach Pause (19), — welche stets ausreichend für totalen Abfluss ist, — eine Funktion der der Pause unmittelbar vorausgegangenen Deformationsgeschwindigkeit sein. Da als Mass für die Geschwindigkeit an einer bestimmten Stelle der Winkel  $\alpha$  gelten kann, welchen die Tangente dort mit der Abszisse bildet, muss also letzten Endes tangens  $\alpha$  eine Funktion der Grösse des Abfalls nach der Pause sein.

Diese Erscheinungen, die also als logische Folge von Aufbau und Abfluss des Schneepflugeffektes auftreten müssen, sind noch nicht an Kautschuk <sup>1)</sup>, wohl aber an Helix (s. Dritter Teil) nachgewiesen worden.

3. Recovery. Wird während der Deformation das Gewicht  $G$  zu  $G-g$  reduziert, so sieht man einen deutlichen Rückgang (s. Abb. 3), welcher bei unseren Versuchen 5 Sek. nach der Gewichtsverminderung stets seinen grössten Wert erreicht hatte. Danach tritt bei allen Kurven (1 bis 6) ein Umschlag auf, welcher am stärksten bei Kurve 2 und am geringsten bei Kurve 6 ist. Je kürzer also das grössere Gewicht eingewirkt hat, desto ausgeprägter ist der Umschlag, um danach allmählich in die weitere Dehnungskurve überzugehen.

Wie kann dieser Verlauf gedeutet werden? Hier weicht unsere Auffassung von JORDAN ab. JORDANS Interpretation für Metridium lautet (22, S. 499):

<sup>1)</sup> Wir hoffen, in kurzem darüber berichten zu können.

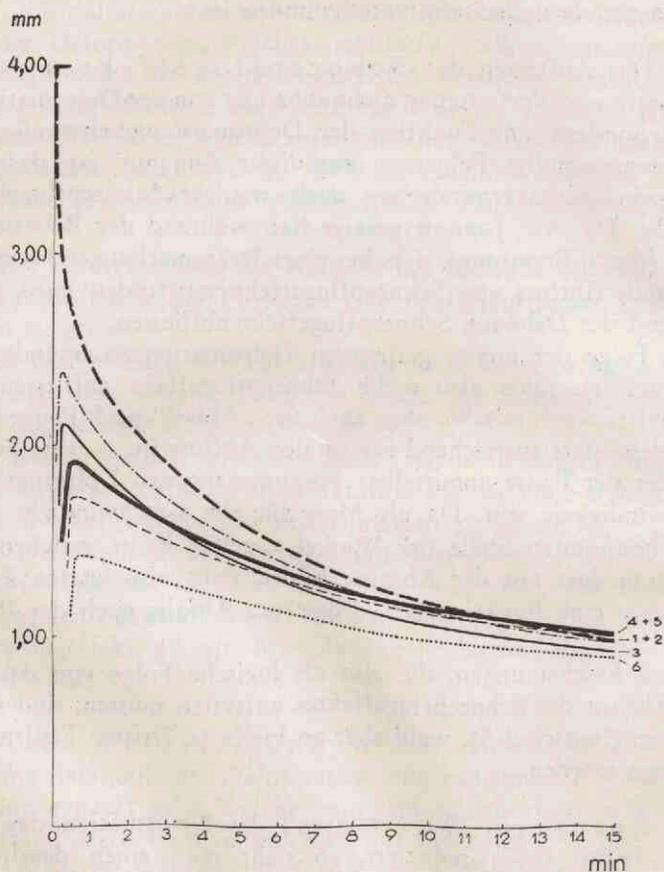


Abb. 3.

Plastometerkurven von plastischem Kautschuk bei  $50^{\circ}$  C. Abszisse: Zeitlinie; Ordinate: Stärke des Kautschukplättchen. Im Falle von Kurve 1 betrug das konstante Gewicht 2,3 kg; im Falle von Kurve 4 erst 5 kg, deren Einfluss 15 Sek. dauert, sodann wurden 2,7 kg entfernt: Recovery mit darauffolgendem neuem Zusammendrücken bei gleicher Last, welche bei Kurve 1 dauernd einwirkt. Die Kurven 1 und 4 schneiden einander: „Paradoxon der Dekreszente“.

„Der Schneepflugeffekt verursacht einen stationären Zustand, der sich erst als solcher offenbaren kann, wenn das Gewicht vermindert wird, so dass weitere Dehnung und Nachstauung von Intermicellarflüssigkeit nicht mehr stattfindet. Drei Faktoren befinden sich nunmehr in *statischem* Gleichgewicht. Das neue (kleinere) Gewicht und die abfließende Menge des Intermicellarstoffes streben nach Dehnung, die elastische Spannung nach Verkürzung. Der Zustand wird offenbar beherrscht durch die Wechselwirkung zwischen der Spannung und dem Abfluss, und da der Abfluss durch die Spannung verursacht wird, und somit die Bedingungen für Kürzer- und Längerwerden von gleicher Grössenordnung sein müssen, ist die rein *wagerechte* Strecke von oft grosser Länge verständlich“.

Und weiter schreibt er:

„Wir verfolgen die Dekreszente, die durch die schwere Last verursacht wird. Sie verläuft erst steil nach unten. Bald aber vermindert sich die steile Dehnung stark. Es tritt Schneepflugeffekt auf, und in diesem Zustand entfernen wir 37 g, so dass der Muskel nur mehr 25,9 g trägt. Den Gesetzen des Schneepflugeffektes entsprechend, tritt eine *horizontale* Kurvenstrecke auf, die erst später in geringe allmählich zunehmende Dehnung übergeht“ (24, S. 514).

Wir sind vollkommen damit einverstanden, dass in dem Moment der Gewichtsreduktion die Spannung (im Modell die Federspannung) gleich der des belastenden Gewichtes ist. Indes hat gerade diese Gewichtsverminderung eine Störung des Gleichgewichtes zwischen Spannung und Gewicht zur Folge; unmittelbar nach der Reduktion ist die elastische Spannung grösser als das nun einwirkende Gewicht, m.a.W. muss ein Zurückgang auftreten, bis die Spannung mit  $G - g$  im Gleichgewicht ist.

Auf diesen Zurückgang superponiert sich die zu dem Gewicht  $G - g$  gehörende Dehnungskurve, denn dieses strebt nach weiterer Deformation, doch wird in dieser Deformation durch den von  $G$  erzeugten und jetzt abfließenden Schneepflugeffekt behindert. Es ist also unseres Erachtens keine Rede von einem *statischen Gleichgewicht* im Sinne JORDANS. *Nur in einem einzigen Augenblick* befinden sich die drei genannten Faktoren in Gleichgewicht mit einander. Ist dieser Augenblick erreicht — höchster Punkt der Kurve —, so folgt Umschlag und allmähliche Senkung der Linie. Die bei Metridium beschriebene wagerechte Strecke ist daher ein sehr flacher Gipfel.

Quantitativ hat JORDAN aber vollständig recht, so dass seine Schlussfolgerung, dass Metridium dianthus sich durch Schneepflugeffekt vor weiterer Dehnung schütze, durchaus in Kraft bleibt. (Vgl. auch Kurve 6, wo ebenfalls ein derartiger horizontaler Verlauf vorgetäuscht wird).

## 6. Zusammenfassung.

Bei Plastizitätsmessungen an nichtbiologischen Objekten ergab sich, dass „Schneepflugeffekt“ und „Paradoxon der Decreszente“ — welche von JORDAN an *Metridium dianthus* beobachtet wurden — auch an plastiziertem Kautschuk nachzuweisen sind.

Aus diesen Versuchen konnte JORDAN folgern, dass die Dekreszente bei Aktinien auf ähnlichen visco-elastischen Verschiebungen, wie sie in plastischem Kautschuk hervorgerufen werden können, beruht.

## DRITTER TEIL.

*Visco-elastische Eigenschaften des Fusses von Helix pomatia L.,  
verglichen mit plastiziertem Kautschuk.*

### A. Einleitung.

Im zweiten Teil konnten wir die Analogie zwischen der Deformation plastizierten Kautschuks unter Einfluss eines drückenden Gewichtes und den von JORDAN bei *Metridium dianthus* beobachtete Erscheinungen zeigen. Hierbei wurde besonderer Nachdruck auf den Schneepflugeffekt gelegt.

Umgekehrt schien es uns unwahrscheinlich, dass die für Kautschuk so typische Recovery bei Hohlmuskeln fehlen soll, wie dies u.a. in folgenden Zitaten behauptet wird:

RIESSER (40, S. 193): „...der glatte Muskel bleibt nach Verkürzung verkürzt und nach Dehnung behält er die neue Länge bei“.

JORDAN (25, S. 229): „Wenn man nach einiger Zeit das Gewicht entfernt, so tritt eine ganz geringfügige Wiederverkürzung auf. Der Muskel behält seine passiv erlangte grössere Dehnung bei“.

JORDAN (19, S. 15): „When a plastic muscle after having been subjected to a considerable extension, is unloaded, there appears only a very small re-shortening“.

POSTMA (36): „The results obtained by JORDAN have shown that the foot loaded with a weight, lengthens against a plastic resistance and nearly maintains its new length after the removal of the weight“.

B. Eigene Untersuchungen<sup>1)</sup>.1. *Methodik und Technik.*

Die technischen Einzelheiten der Fusspräparation sind aus JORDAN—VAN DER FEEN (Abderhalden's Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden) (23) zu ersehen.

Für die Dehnung wurde der Tonusapparat von VAN SWINDEREN (44) benutzt, welcher besteht aus: a) der eigentlichen Dehnungsvorrichtung und b) einem Wassermantel, der über a geschoben werden kann; hierdurch kann man die Temperatur regeln.

Für die Aufzeichnung der Längenunterschiede des Objektes wurde der Ordinatenschreiber von POSTMA (37) verwendet, welcher eine 3,7-fache Vergrößerung der eigentlichen Dehnungskurve direkt auf ein berusstes Kymographion ohne Verzeichnung ermöglichte.

Untersuchungsobjekt war der Fuss von *Helix pomatia*. Die Tiere stammten von der Firma Denis Meert et Fils in Brüssel; die Präparation geschah stets an kriechenden, vorher gut gefütterten Schnecken (vgl. POSTMA, 39).

2. *Tonuserscheinungen des Fusses ohne Ganglien.*a) *Die Reproduzierbarkeit der Kurven.*

POSTMA (37) hatte sich u.a. die Aufgabe gestellt, den Schneckenfuss nach Dehnung so zur Kontraktion zu bringen, dass er danach über dasselbe Tonus„niveau“ verfügte, wie vor der Dehnung; m.a.W., er suchte die ursprüngliche Kurve (weiter angedeutet als U. K.) mehrfach zu reproduzieren.

Auf S. 46 seiner Dissertation schreibt er: „Das ist in der Tat geglückt“, aber er fährt auf S. 49 fort: „Es ergaben sich andere Untersuchungsreihen, bei denen die aufeinander folgenden Wiederholungskurven (weiter abgekürzt als W. K.) entweder niedriger oder höher als die vorhergehende Kurve zu liegen kamen“.

Da wir es für unsere weiteren Untersuchungen sehr wichtig erachteten, mehrmals hintereinander die U. K. reproduzieren zu können, sahen wir uns vor dieselben Schwierigkeiten wie POSTMA gestellt.

Als wir anfangs seine Methodik der faradischen Reizung des nicht völlig entlasteten Helixfusses übernahmen, stellte sich

<sup>1)</sup> Die Untersuchungen wurden im Institut für Vergleichende Physiologie, Direktor Prof. Dr. H. J. JORDAN, durchgeführt.

heraus, dass u.a. folgende Faktoren dabei eine Rolle spielten: 1. die Reizstärke (Stromstärke), 2. die Reizdauer und 3. die Ruhepause nach der Kontraktion.

Wir wollen uns lediglich auf den Ruhefaktor beschränken, da wir, wie gesagt, diese Methodik später verliessen.

In Abb. 4 sind die U. K. und zugehörigen Wiederholungskurven

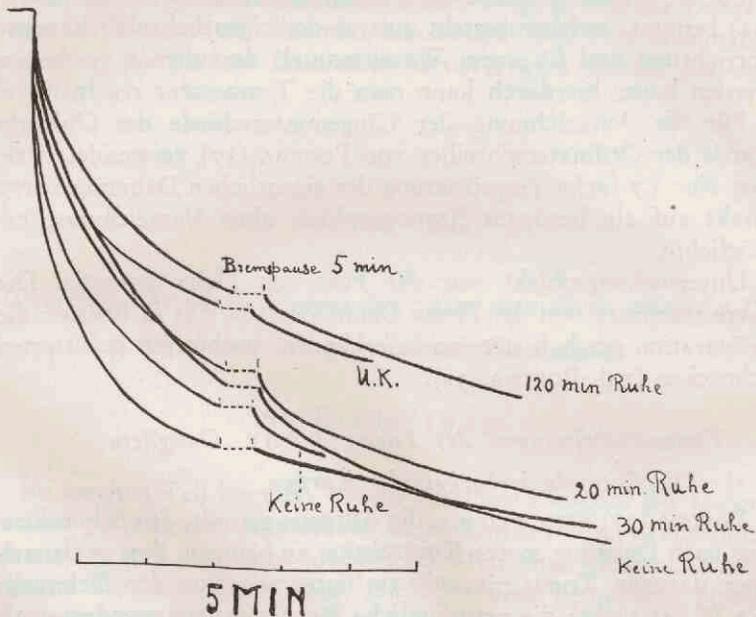


Abb. 4.

Fuss von *Helix pomatia* ohne Ganglien. Wiederholungskurven. Der Fuss hat beim Zusammenziehen nach faradischer Reizung die Reibung des Schreibhebels überwinden müssen: keine Tonuswiederherstellung und keine Proportionalität zwischen Tonuswiederherstellung und Ruhepause nach der Kontraktion. Der „Abfall“ nach Pause während der Dehnung zeigt sich der Neigung der Kurve vor der Pause direkt proportional.

U. K. Ursprüngliche Kurve

zusammengefasst. (Bremspause und Abfall werden später (s. S. 25) besprochen). Hieraus ergibt sich, dass die W. Kurven sicherlich nicht kongruent mit der U. K. sind; ferner besteht auch kein Zusammenhang zwischen den W. Kurven und den vorhergehenden Ruhepausen, deren Länge variiert wurde. Zwar führt augenscheinlich längere Ruhe (120 Minuten) zur einer vollkommeneren

Tonusregeneration, d.h. die betr. W.K. fällt mit U.K. zusammen; doch konnten diese Befunde nicht immer durch weitere Versuche bestätigt werden. Jedenfalls erreichten wir niemals eine solche Gleichförmigkeit der Kurven wie POSTMA sie beschreibt.

Daher haben wir diese Methodik verlassen und einige Zeit lang, ebenso wie HERTER (9, 10), JORDAN (u.a. 14), DE MAREES VAN SWINDEREN (44) und Andere mit stets neuen, unter Standardbedingungen präparierten und gedehnten Objekten experimentiert. Auch diese Untersuchungsweise gab jedoch keine völlig befriedigenden Resultate, denn quantitativ ergaben sich auch hier noch zu grosse Unterschiede.

Die Lösung des Problems lag also noch in ebenso weiter Ferne wie zu Anfang; es mussten aufs Neue Umstände gesucht werden, welche eine reproduzierbare U.K. ermöglichten.

Nach einiger Zeit stellte sich heraus, dass die Reibung des Registrierapparates schuld an den genannten Divergenzen war, ebenso wie auch schon JORDAN (17) bei *Metridium* beobachtet hatte, dass jeder äussere Widerstand die Wiederverkürzung stört. Wir haben, ihm folgend, nach jeder Dehnung zuerst den zum Schreiber führenden Faden zurückgezogen und dadurch den Schreiber in den Anfangsstand zurückgebracht. Der Faden mitsamt dem Schreiber wurden sodann durch die Bremse fixiert. Danach wurde der Fuss

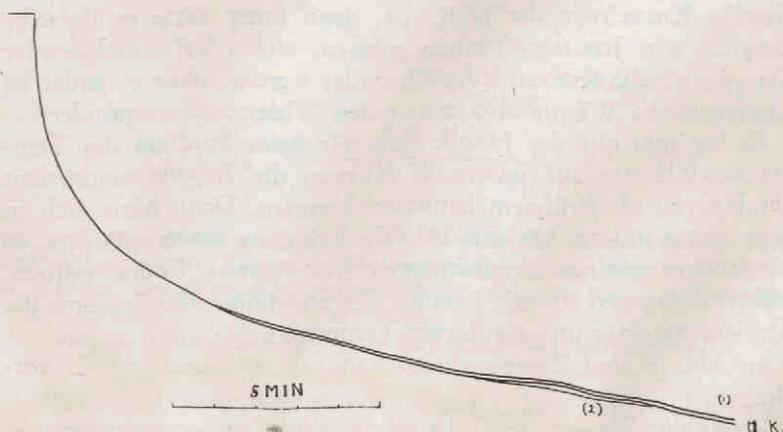


Abb. 5.

Fuss von *Helix pomatia* ohne Ganglien. Wiederholungskurven nach mechanischer Reizung und völliger Entlastung des Fusses. Vollkommene Wiederherstellung des ursprünglichen Tonuszustandes.

*mechanisch* (d.h. reflektorisch<sup>1)</sup>), nicht faradisch, gereizt, bis die anfängliche Länge wieder erreicht war. Wenn jetzt aufs Neue mit demselben Gewichte belastet wurde, konnte eine vollkommen reproduzierbare (kongruente) Kurve erhalten werden. (s. Abb. 5: U. K. und W. Kurven 1 und 2.)

Weiterhin ergab sich, dass bei dieser Methodik die Ruhepause zwischen zwei Dehnungen nur wenig Einfluss auf der Kurvenverlauf hatte. Sicherheitshalber wurde jedoch vor jeder neuen W.K. mindestens 15 Minuten gewartet.

b) *Einfluss der Temperatur bei konstanter Belastung auf die Wiederholungskurve.*

JORDAN (14) hatte die Viskosität des Tonus u.a. durch den Einfluss der Temperatur beweisen können. Jedoch hatte er dabei mit verschiedenen Objekten gearbeitet.

POSTMA prüfte diese Resultate an seinen Wiederholungskurven nach, wobei also jedesmal der Fuss durch faradische Reizung zur ursprünglichen Länge zurückgebracht wurde. Er fand, dass „der erste Teil der Kurve steiler wird, wenn die Temperatur steigt; später verläuft die Kurve bei höherer Temperatur flacher, so dass die Kurven einander schneiden“.

Daraus geht unzweideutig hervor, dass POSTMAS W. K. nicht dieselbe Kurve wie die U. K. ist, denn sonst hätte er dasselbe Resultat wie JORDAN erhalten müssen, wobei bei zunehmender Temperatur die Kurven lediglich steiler werden, ohne einander zu schneiden, die Wärme also immer den Widerstand vermindert.

Es lag nun auf der Hand, dass wir beim Studium des Temperatureinflusses auf unsere W. Kurven die Reproduzierbarkeit der Kurven als Prüfstein benutzen konnten. Denn hätte sich in dem Tonus unserer Objekte bei Wiederholung etwas geändert, so hätten wir analoge Erscheinungen wie POSTMA finden müssen, während dagegen ein mit JORDAN übereinstimmendes Ergebnis die Bestätigung eines unveränderten Tonus wäre.

In Abb. 6 sind Temperaturen von 13°, 28° und 40° C. verglichen.

Wenn der Wassermantel die gewünschte Temperatur angenommen hatte, wurde stets vor dem Beginn einer neuen Dehnung eine

<sup>1)</sup> d.h. Reizung der Hautsinnesorgane und Übertragung der Erregung durch Biedermanns Nervenetze auf die Fussmuskulatur.

Stunde gewartet. Dann hatte wohl auch das Innere des Präparates die Umgebungstemperatur angenommen (14).

Die U. K. wurde, wie W. K. 1, bei  $13^{\circ}$  aufgenommen, W. K. 2 bei  $28^{\circ}$ ; W. K. 3 bei  $40^{\circ}$ ; W. K. 4 wieder bei  $28^{\circ}$  und W. K. 5 wieder bei  $13^{\circ}$ .

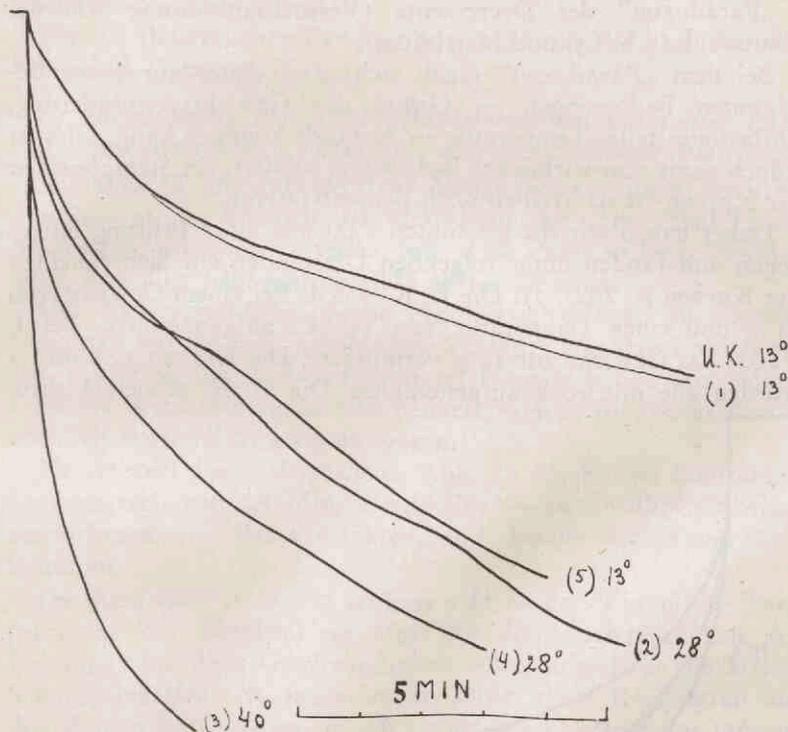


Abb. 6.

Fuss von *Helix pomatia* ohne Ganglien. Einfluss der Temperatur auf die Wiederholungskurven. Temperaturerhöhung bedingt einen steileren Verlauf der Kurven. Der Temperatureinfluss erweist sich als nicht vollkommen reversibel.

Ziffern in Klammern geben die Reihenfolge der Versuche an.

*Folgerung: Temperaturerhöhung bedingt einen steileren Verlauf der W. K.*

Dieses Ergebnis stimmt also mit dem von JORDAN überein.

*Die angewandte Methodik ermöglicht also die Erzeugung reproduzierbarer Wiederholungskurven.*

Aus der Figur geht weiter hervor, dass die Kurven 4 und 5

unterhalb der entsprechenden Kurven 2 und 1 verlaufen. Der Temperatureinfluss erweist sich also als nicht vollkommen reversibel.

c) *Einfluss der verminderten Last bei konstanter Temperatur.*

„Paradoxon“ der Decreszente (Versuchsordnung wie bei Kautschuk (s. S. 13) und Metridium):

Bei dem „Paradoxon“ ergab sich, dass dieses nur unter bestimmten Bedingungen — Grösse der Gewichtsverminderung, Entlastungsstelle, Temperatur — zustande kommen kann. Dies ist jedoch nicht von wirklicher Bedeutung, sondern ein *Sichschneiden* der Kurven ist schliesslich doch demonstrativer.

Daher haben wir die genannten Faktoren einer Prüfung unterzogen und fanden unter folgenden Umständen ein *Sichschneiden* der Kurven (s. Abb. 7): Die U. K. wurde bei einem Gewicht von 15 g und einer Temperatur von 15° C. aufgenommen. Bei E wurde das Gewicht auf 10 g vermindert. Die Kurven 1, 2 und 3 wurden alle mit 10 g aufgenommen. Die U. K. schneidet diese

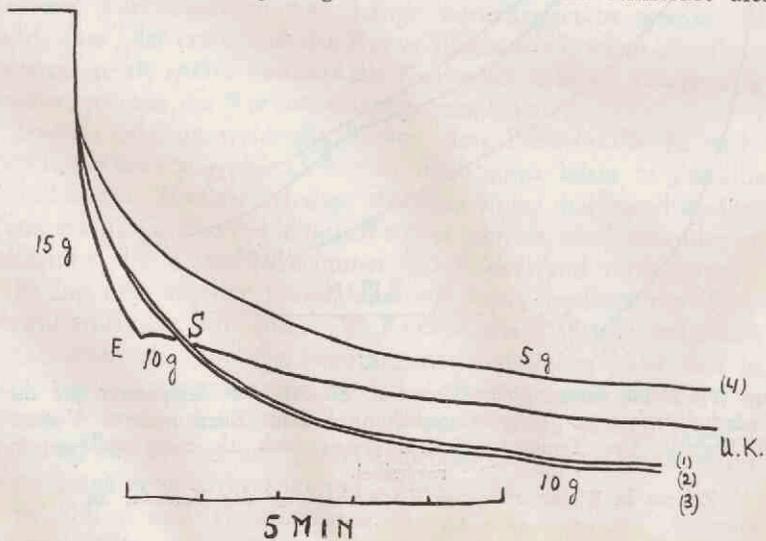


Abb. 7.

Fuss von *Helix pomatia* ohne Ganglien. Die W.K. wurde anfangs mit 15 g Belastung aufgenommen. Bei E wurde das Zusatzgewicht von 5 g entfernt, so dass nunmehr der Fuss 10 g trägt. Die Kurven 1, 2 und 3 wurden mit einem konstanten Gewicht von 10 g aufgenommen. Schneidung der Kurven 1, 2 und 3 mit der U. K. in S: „Paradoxon der Dekreszente“. Die Kurve 4, welche mit nur 5 g aufgenommen wurde, verläuft stets oberhalb der U. K.

in S. Zum Schluss wurde Kurve (4) mit nur 5 g Belastung aufgenommen. Wie zu erwarten war, blieb diese oberhalb der Kurven 1, 2 und 3 jedoch auch oberhalb der U.K. Die durch 15 g angehäuften Menge Schneepflugeffekt ist also bei Gewichtsverminderung auf 10 g nicht so gross, dass die 5 g-Kurve später geschnitten werden würde.

Für die theoretischen Erwägungen verweisen wir nach dem bei Kautschuk Gesagten. (S. 14).

d) *Bestimmung des Schneepflugeffektes bei konstanter Dehnungszeit und Temperatur, aber verschiedener Plastizität.*

Als Mass für die aufgeworfene Menge Schneepflugeffekt kann mit JORDAN in Analogie zu Metridium der „freie Fall“ nach Bremspause genommen werden, falls diese Pause so lange gewählt wird, dass aller Schneepflugeffekt abfliessen kann.

Um über verschieden grosse Plastizität verfügen zu können, benutzten wir anfangs verschiedene Füsse; es war dabei abzuwarten, inwiefern ihr Tonus differierte. Danach haben wir jedoch POSTMAS Wiederholungskurven benützt, welche für diesen Zweck wirklich vortrefflich geeignet waren.

Ein Beispiel dieser Versuche (s. Abb. 4): Nach einer konstanten Dehnungszeit von 2,5 Min. wurde eine — zum völligen Abfluss ausreichende — Pause gemacht, und danach der „freie Fall“ bestimmt.

Da theoretisch (s. S. 15) tangens  $\alpha$  ( $\alpha$  ist der Winkel der Tangente mit der Abszisse) ein Mass für die Geschwindigkeit der Dehnung, und diese Geschwindigkeit entscheidend für die Menge Schneepflugeffekt ist, muss letzten Endes diese Korrelation aus den Zahlen hervorgehen; m.a.W. muss der Quotient aus tangens  $\alpha$  und Fallhöhe  $h$  konstant ( $k$ ) sein. Also:

$$\frac{\text{tangens } \alpha}{h} = k$$

In nachstehender Tabelle sind diese Werte zusammengefasst:

TABELLE II.

tangens $\alpha$	Fallhöhe in mm	k
0.55	1.1	0.50
0.70	1.3	0.54
0.44	0.8	0.55
0.92	1.8	0.51
0.28	0.4	0.70

Da erstens  $\alpha$  und  $h$  nur sehr ungenau messbar sind und zweitens kleine Veränderungen von  $h$ , zumal wenn  $h$  im Vergleich zu  $\tan \alpha$  klein ist, grossen Einfluss auf den Endwert  $k$  haben, so ist die abweichende Ziffer 0.70 leicht begreiflich. Dennoch ist das Ergebnis sehr befriedigend zu nennen.

e) *Recovery.*

*Technik:* Da jede, auch die kleinste Last die Recovery beeinflusst, musste für eine vollkommen „freie“ Wiederverkürzung nach passiver Dehnung gesorgt werden. Zu diesem Zweck wurde, wie auf Seite 21 beschrieben, der Faden nach Entlastung zurückgezogen. Nun wurde nach bestimmter Zeit mit einem Minimumgewicht belastet, so dass der Faden sich eben straffte, und bei diesem Stande des Objektes der Faden mit einer Bremse fixiert. Danach wurde die zugehörige Recovery registriert, sodann vollkommen entlastet, die Bremse gelöst und der Faden wieder aufgezogen u.s.w.

Auf diese Weise wurden verschiedene „Recoverypunkte“ bestimmt; an Hand dieser Aufzeichnungen wurde die Recoverykurve konstruiert.

Die angewandte Methodik ist nicht ideal, da das Objekt bei jeder Messung fixiert ist, es sich also in einem Zustand, den wir „isometrische Recovery“ genannt haben befindet. (s. S. 32). Die Dauer einer solchen Messung beträgt jedoch höchstens 15 Sekunden, so dass der Einfluss des Fixierens gering geachtet werden kann.

I. *Nachweis der Helix-Recovery.*

In Analogie zu Kautschuk (s. S. 9) war zu erwarten, dass, falls überhaupt Recovery nach Entlastung bei Helix auftreten sollte, diese sich am deutlichsten bei niedriger Temperatur zeigen würde. Deshalb wurde zuerst bei 3° C. experimentiert.

Versuchsordnung: Versuchsserie bei konstanter Temperatur von 3° C.; übliche Belastung von 10 g. Variiert wurde in jeder der drei Gruppen die Zeit der Vordehnung. Nach Registrierung der Recovery, wurde der Fuss nicht wie bisher durch mechanische Reizung zur Anfangslänge zurückgebracht, sondern sofort neu belastet.

Die Resultate sind in untenstehender Tabelle vereinigt und graphisch in Abb. 8 dargestellt.

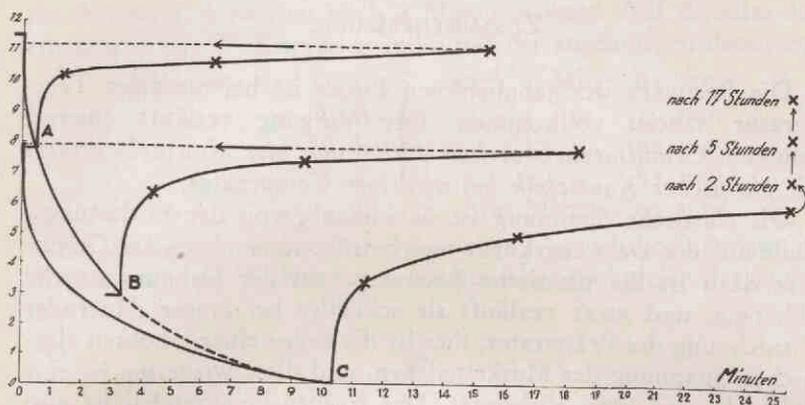


Abb. 8.

„Recovery“ des Fusses von *Helix pomatia* ohne Ganglien bei  $3^{\circ}$  C. nach Dehnung mit 10 g Last. Rückfederungskurve konstruiert nach den während 15 Min. gemessenen Ordinaten. Ordinate: Längenänderungen. Abszisse: Zeit in Minuten bis 15 Minuten „Recovery“ von Punkt C an. Sodann sind die Wahrnehmungspunkte nach 2, 5 und 17 Stunden nur auf fester Ordinate angegeben. Nähere Beschreibung im Text.

TABELLE III.

1. Vordehnung während 24 Sek., Dehnungsstrecke bis A: 27 mm.  
Elastische Rückfederung: 3 mm.  
Visco-elastische Rückfederung:  
nach 1 Min. 24 mm oder ungefähr 70 % der Dehnung  
„ 6 „ 27.5 „ „ „ 74 % „ „  
„ 15 „ 34 „ „ „ 92 % „ „
2. Vordehnung während 3 Min. 24 Sek., Dehnungsstrecke bis B: 85.5 mm.  
Elastische Rückfederung: 3 mm.  
Visco-elastische Rückfederung:  
nach 1 Min. 35 mm oder ungefähr 40 % der Dehnung  
„ 6 „ 46 „ „ „ 54 % „ „  
„ 15 „ 50 „ „ „ 58 % „ „
3. Vordehnung während 10 Min. 24 Sek., Dehnungsstrecke bis C: 115 mm.  
Elastische Rückfederung: 3 mm.  
Visco-elastische Rückfederung:  
nach 1 Min. 33.5 mm oder ungefähr 30 % der Dehnung  
„ 6 „ 50 „ „ „ 43.5 % „ „  
„ 15 „ 60 „ „ „ 52 % „ „  
„ 2 Stunden 69 „ „ „ 60 % „ „  
„ 5 „ 83 „ „ „ 72 % „ „  
„ 17 „ 97.5 „ „ „ 84 % „ „

## ZUSAMMENFASSUNG.

Die Recovery des ganglienlosen Fusses ist bei niedriger Temperatur nahezu vollkommen. Der Vorgang verläuft äusserst langsam. *Grundsätzlich verhält Helix sich hier also nicht anders als plastischer Kautschuk bei niedriger Temperatur.*

Die elastische Spannung ist unabhängig von der Entlastungsstelle auf der Dehnungskurve und beträgt stets 3 mm. Im Gegensatz dazu ist die plastische Recovery von der Dehnungsstrecke abhängig, und zwar verläuft sie schneller bei länger dauernder Vordehnung des Präparates; dies ist die Folge einer erhöhten elastischen Spannung der Muskelteilchen, und diese wiederum ist eine Folge der grösseren Viskosität. Das Kolben-Federmodell ist also hier gut zu verwenden, (die Zahlen für die Verlängerung des Fusses und die zugehörige Recovery nach 15 Minuten waren: 37 resp. 33 mm; 85.5 resp. 50 mm; 115 resp. 60 mm).

Wenn man dem Recoveryvorgang nur eine kurze Zeit lässt, könnte man den Eindruck gewinnen, dass die Spannung durch Relaxation während der Vordehnung vermindert wird und zwar um so mehr, je länger die Vordehnung dauert (92 0/0, 58 0/0 und 52 0/0 Wiederverkürzung in 15 Minuten, resp. nach 24 Sek., 3 Min. 24 Sek. und 10 Min. 24 Sek. Vordehnung). Doch ist dieser Schluss nicht richtig, denn wird lange genug (17 Stunden) gewartet, so ergibt sich noch eine Recovery von 82 0/0. Auch dies ist ein Beweis dafür, *dass während der Dehnung die elastische Spannung immer grösser wird, und bei so niedriger Temperatur bestehen bleibt.* Offenbar drücken sich bei langer Vordehnung die Teilchen immer fester in die plastische Substanz und müssen daher bei Rückfederung immer mehr Widerstand überwinden, wodurch die Recovery so viel langsamer vor sich geht.

## II. Reproduzierbarkeit der Recovery (s. Abb. 9).

Es war wichtig nachzugehen, inwieweit auch die Recovery an Wiederholungskurven (W. Kurven) zu reproduzieren war.

Versuchsanordnung: Die U. K. wurde bei 12° C. aufgenommen; Belastung: 10 g. An einer beliebigen Stelle der Dehnungskurve wurde entlastet, und die Recovery während 4 Min. registriert. Danach wurde nicht mechanisch gereizt, bis die ursprüngliche Länge erreicht war, sondern sofort nach beendigter Recovery aufs Neue belastet, bis die Länge der U. K. (87 mm) erreicht war und

die Recovery wiederum nach 4 Min. bestimmt. Auf dieselbe Art entstanden die W. Kurven 2 und 3 mit der zugehörigen Recovery.

Recovery der U. K.	nach 4 Min.	65 mm
„ „ W. K. I	„ 4 „	59 mm
„ „ W. K. II	„ 4 „	64 mm
„ „ W. K. III	„ 4 „	65 mm
	Im Mittel:	63 mm

*Folgerung:* Unter im übrigen gleichen Versuchsbedingungen ist die Recovery an W. Kurven reproduzierbar und gleich derjenigen der U. K.

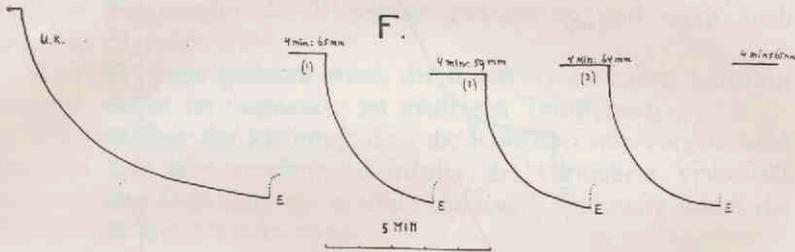


Abb. 9.

Fuss von *Helix pomatia* ohne Ganglien. Reproduzierbarkeit der Recovery. Die U. K. und die drei Wiederholungskurven geben eine gleichgrosse Recovery von 63 mm im Mittel.

### III. Einfluss der Temperatur.

Die Temperaturwirkung ist kompliziert, da die Wärme das Fließen (Relaxation) begünstigt, wodurch die Teilchenspannung sich zum Teil ausgleicht, ohne Recovery zu verursachen. Infolge der geringeren Viskosität wird somit auch die elastische Spannung geringer sein. Aus dieser Überlegung heraus dürften wir also eine verminderte Recovery bei erhöhten Temperatur erwarten, wie sich auch VAN ROSSEM und VAN DER MEYDEN bei plastischem Kautschuk fanden, (s. S. 9). Andererseits aber wird die Recovery sich zufolge der verminderten Viskosität besser geltend machen.

Die diesbezüglichen Untersuchungen sind noch nicht abgeschlossen <sup>1)</sup>. Wir können daher nur einen einzigen Versuch und sein vorläufiges Ergebnis besprechen.

Ergebnis: (s. Fig. A und B in Abb. 10).

<sup>1)</sup> Wir hoffen in einer besonderen Veröffentlichung darauf zurückzukommen.

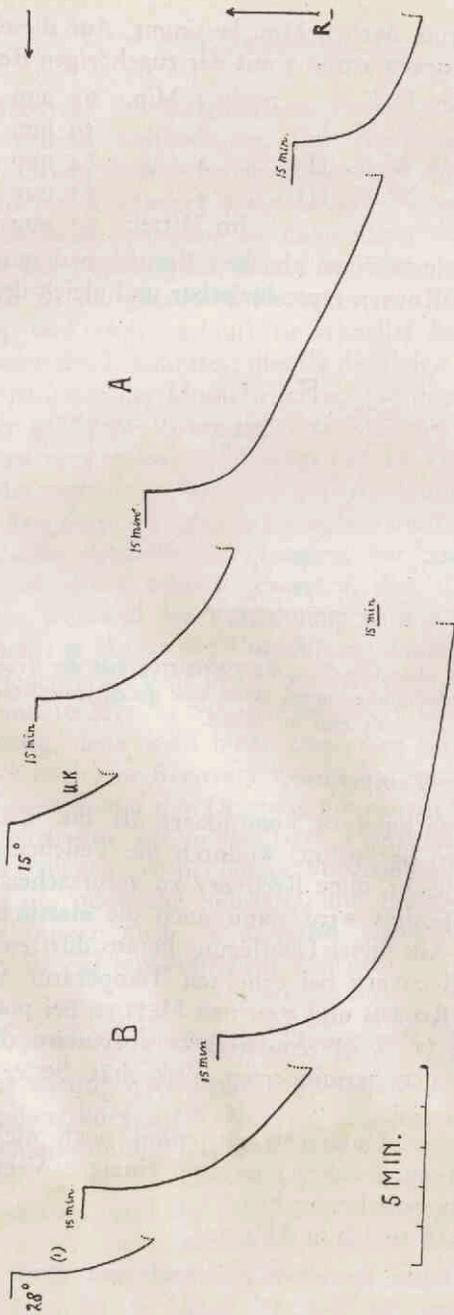


Abb. 10.

Fuss von *Helix pomatia* ohne Ganglien. Einfluss der Temperatur auf die Recovery. Verglichen werden Temperaturen von  $15^{\circ}$  und  $28^{\circ}$ . Höhere Temperatur führt zu geringer Wiederverkürzung.

Verglichen werden Temperaturen von  $15^{\circ}$  und  $28^{\circ}$  C. Die Versuchsanordnung ist die gleiche wie unter II beschrieben. An beliebigen Stellen der Kurve wurde entlastet und bei  $15^{\circ}$  eine Recovery (nach 15 Min.) von 33, 35, 34, und 34 mm gefunden; diese Werten änderten sich auch nach längerer Zeit nicht; der Recoveryvorgang ist somit zu Ende.

Werden diese Zahlen mit denen von I (niedrige Temperatur) verglichen, so stellt sich heraus, dass:

1. der Recoveryvorgang bei höherer Temperatur ( $15^{\circ}$ ) sehr viel schneller abläuft. Bereits nach 15 Minuten ist die maximale Recovery erreicht. Dies ist leicht einzusehen, da wie gesagt bei höherer Temperatur die Viskosität geringer ist und somit auch weniger dämpfen wird.

2. falls länger gedehnt wird, die Recovery trotzdem konstant zu sein scheint im Gegensatz zu niedrigen Temperatur.

Wir sind aber der Meinung, dass die Konstanz nur vorgetäuscht ist, und dass hier anscheinend infolge der vermehrte Viskosität während der Dehnung, die erhöhte elastische Spannung durch die Relaxation kompensiert wird.

Die W. K. 1 wurde auf dieselbe Weise bei  $28^{\circ}$  aufgenommen. Theoretisch sollte man, wie gesagt, eine geringere Recovery erwarten. Die gefundenen Zahlen sind jedoch weniger zutreffend: es wurde eine Recovery von 28, 37 und 29 mm registriert.

Es wäre nicht unmöglich, dass bei der Recovery von 37 mm eine tonische Kontraktion im Spiel gewesen ist, wodurch dieser zu hohe Wert erklärt werden könnte. Jedenfalls liegt der Mittelwert (31 mm) noch 3 mm unter dem von  $15^{\circ}$  C. (34 mm).

Folgerung: die Recovery ist am vollständigsten bei niedriger Temperatur ( $3^{\circ}$  C. vgl. Abb. 8) und nimmt wahrscheinlich bei höher Temperatur allmählich ab. Diese Erscheinung ist jedoch wohl weniger deutlich als bei Kautschuk, wobei indes nicht vergessen werden darf, dass bei diesem Stoff grössere Temperaturdifferenzen ( $15^{\circ}$ ,  $40^{\circ}$ ,  $70^{\circ}$  C.) zur Anwendung kamen.

Eine damit übereinstimmende Wahrnehmung hat JORDAN (22) an Metridium gemacht, wobei die Recovery bei niedriger Temperatur deutlich nachzuweisen war und schon bei  $28^{\circ}$  C. völlig verschwunden ist.

#### IV. Einfluss der vorbergehenden Bremspause (Relaxation) auf die Recovery.

Es war zu erwarten, dass eine Bremspause, die zu bestimmten

Zeitpunkten in die Dehnung eingeschaltet wurde, den Verlauf der Recovery beeinflussen müsste. Denn der Zustand des nach Dehnung fixierten Muskels kann als „isometrische Recovery“ aufgefasst werden. Auch hier wird die Grösse des Nachfliessens (Relaxation) der Teilchen ihren Einfluss geltend machen. Ist dieses Fliessen vollkommen, dann sind auch alle Spannungen im Präparat aufgehoben und die Recovery muss notwendigerweise null sein.

Diesbezügliche Versuche hat JORDAN schon ausführlich in den Erg. Physiol. 1938 S. 523 beschrieben. Seine Resultate stimmen mit unseren Beobachtungen, dass in der Tat kürzere Bremspausen die Recovery praktisch zu null reduzieren. Unsere Versuchsreihe kann deswegen unbesprochen bleiben.

#### f) Zusammenfassung und Folgerungen.

Es erhebt sich die Frage: berechtigen die bis jetzt beschriebenen Versuche über Lastvariierung, Temperatur und Recovery, um mit POSTMA (37) anzunehmen, dass bei diesen Vorgängen ausser einem statischen auch ein dynamischer Faktor wirksam ist, oder, wie er auf S. 74 seiner Dissertation (37) nachdrücklich behauptet, dass „der statische Tonus bei Helix nicht alle Veränderungen des Widerstandes auf befriedigende Weise erklären kann“<sup>1)</sup>.

Wir sind jedoch der Meinung, dass unsere Versuche gerade das Gegenteil beweisen. Angesichts der grossen Analogie mit plastischem Kautschuk muss vielmehr angenommen werden, dass *die Dehnung eines ganglienlosen Präparates ausschliesslich auf Grund physischer Vorgänge verläuft*; dass daneben ein physiologisch-dynamischer Prozess stattfinden soll, lässt sich aus unseren Versuchen sicher nicht ableiten.

Die Erscheinungen werden erst dann „biologisch“, wenn durch Reizung des Fusses eine tonische Kontraktion erzeugt wird. Diese tonische Kontraktion führt nicht nur zu Wiederherstellung der ursprünglichen Fusslänge, sondern *aus der Kongruenz der W. Kurven, dem Temperatureinfluss und der Reproduzierbarkeit der Recovery geht unzweideutig hervor, dass auch der ursprüngliche Tonuszustand sich vollkommen wiederherstellen kann!*

Diese typisch „biologische“ Reversibilität, welche auch beim intakten Tier an den Kriecherscheinungen (= Längeveränderungen

<sup>1)</sup> Von uns ins Deutsche übersetzt.

des Fusses) beteiligt ist, ist vorläufig noch nicht befriedigend zu interpretieren.

### 3. Tonuserscheinungen des Fusses mit Ganglien.

Dieser Abschnitt sei nur kurz, da dieses Gebiet bereits durch andere Untersucher (JORDAN, POSTMA, DE MAREES VAN SWINDEREN) bearbeitet worden ist.

Wir wollen deshalb nur die Recovery beschreiben und uns dabei auf eine einzige Versuchsreihe beschränken, um einen Vergleich mit dem ganglienlosen Fuss anstellen zu können.

#### a) Ergebnisse.

Wichtig ist vor allem die Entlastungsstelle. Es hat sich nämlich ein Unterschied darin gezeigt, ob man im steilen Teil der Dehnungskurve entlastet (s. Erster Teil unter Zentraltonus), oder dort, wo bereits der Zentraltonus eingegriffen hat, also im horizontalen Teil der Kurve. Im ersten Fall tritt eine Recovery auf, deren Ablauf vollständig und ziemlich regelmässig ist und an den Recoveryvorgang im periferen Tonus erinnert. Die Recovery ist auch hier recht gut reproduzierbar. Bei Entlastung im horizontalen Teil ist die Recovery ebenfalls vollkommen, jedoch mit sehr ungleichmässigem Verlauf. Die Recoverykurve lässt sich daher niemals reproduzieren (s. Abb. 11: U.K., W.K. 1 und 2).

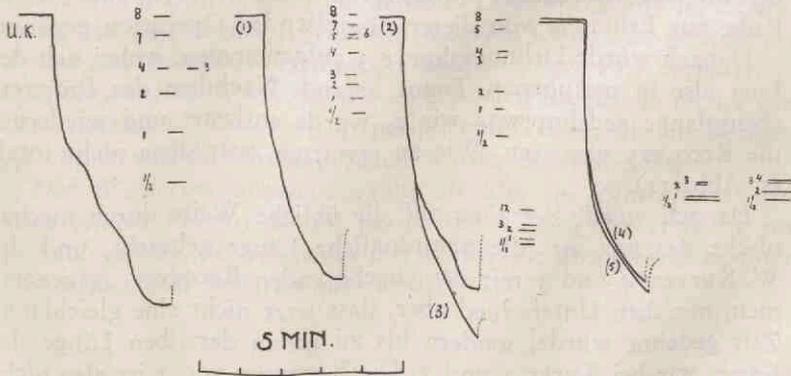


Abb. 11.

Fuss von Helix mit und ohne Ganglien. Recoveryversuche. Die Ziffer bei den horizontalen Strichen beziehen sich auf die Minutenzahl, nach welcher die Recovery bestimmt wurde. Die U. K. und Wiederholungskurven 1 und 2 wurden am Fuss mit Ganglien aufgenommen: sehr unregelmässige und nicht reproduzierbare Recovery. Die Kurven 3, 4 und 5 wurden aufgenommen am selben Fuss, dessen Ganglien extirpiert worden waren: Recovery verläuft regelmässig und ist reproduzierbar.

Die Kurven wurden im Zentraltonus des Präparates aufgenommen. Belastung 20 g, Recovery gemessen unmittelbar nach Eingreifen des Zentraltonus. Die Resultate sind in nachstehender Tabelle IV zusammengefasst:

TABELLE IV.

	U. K.	W. K. 1	W. K. 2
Zeit nach $\frac{1}{2}$ Min.	44	62	55
1 "	59	68	66
2 "	74	73	72
3 "	88	78	85
4 "	88	80	87
5 "	—	89	95
6 "	—	90	—
7 "	100	93	—
8 "	107 (vollkommen)	99 (vollkommen)	102 (vollkommen)

Nach Aufnahme der W. K. 2 mit zugehöriger Recovery wurden die Ganglien heraus präpariert und den Objekten eine Stunde Ruhe zur Erholung von dieser eingreifenden Operation gegönnt.

Danach wurde Dehnungskurve 3 aufgenommen, wobei sich der Fuss also in peripherem Tonus befand. Nachdem das Präparat ebensolange gedehnt war wie 2, wurde entlastet und wiederum die Recovery gemessen. Wie zu erwarten, war diese nicht total, (s. Abb. 11).

Danach wurde der Fuss auf die übliche Weise durch mechanische Reizung auf die ursprüngliche Länge gebracht, und die W. Kurven 4 und 5 mit der zugehörigen Recovery aufgenommen, mit dem Unterschied aber, dass jetzt nicht eine gleichlange Zeit gedehnt wurde, sondern bis zu genau derselben Länge des Fusses wie bei Kurve 1 und 2. Die Recovery von 3 ist also nicht ganz mit 4 und 5 zu vergleichen.

Es ergaben sich folgende Zahlen: (s. Tabelle V).

TABELLE V.

	W. K. 3	W. K. 4	W. K. 5
Zeit nach $\frac{1}{2}$ Min.	35 mm	32 mm	32 mm
1 „	37 „	33 „	36 „
2 „	42 „	38 „	38 „
3 „	44 „	38 „	—
4 „	—	38 „	38 „
12 „	47 „ konstant	39 „ konstant	38 „ konstant
Dehnung des Fusses . . . . .	119 mm	98 mm	98 mm

Folgerung: Die Recovery in peripherem Tonus ist konstant reproduzierbar.

b) Zusammenfassung und Folgerungen.

Aus dem beschriebenen, an demselben Fuss mit und ohne Ganglien erhaltenen Recoveryresultaten geht hervor, dass die Recovery im Zentraltonus vollkommen, aber unregelmässig ist und in kurzer Zeit verläuft, während dasselbe Objekt in peripherem Tonus eine teilweise, regelmässige und in langer Zeit verlaufende Recovery aufweist, welche, wie zu erwarten ist, sich in nichts von der „normalen“ Recovery in peripherem Tonus, die im vorigen Abschnitt ausführlich besprochen wurde, unterscheidet.

Der Wiederverkürzungsvorgang ist also im Zentraltonus ein ganz andere Prozess als im peripheren Tonus; der erste ist ein physiologischer, der letzte ein physikalischer, dem Gesetz von der Visco-elastizität gehorchender Prozess!

VIERTER TEIL <sup>1)</sup>).*Stoffwechseluntersuchung am Fuss von Helix pomatia L.*

## A. Allgemeine Grundlagen und frühere Untersuchungen.

Man kann die Frage nach dem Energieumsatz bei Kontraktion glatter Muskeln auf zweierlei Weise entscheiden:

- 1) durch thermometrische resp. calorimetrische Untersuchung des Energieumsatzes.
- 2) durch Untersuchung des respiratorischen Stoffumsatzes bei verschiedener Verkürzung und Belastung.

Wir wollen uns besonders mit dem zweiten Untersuchungswege beschäftigen.

1903 hat schon BETHE die These aufgestellt, dass gewisse glatte Muskeln, nämlich die typischen Tonusmuskeln, ihre Verkürzungszustände auch gegen grosse Kräfte aufrecht erhalten, ohne dabei in höherem Masse innere Arbeit zu leisten, als im Zustand grösster spannungsloser Länge. Erst 1911, also 8 Jahre später, erschienen „um seine Hypothese weiter zu stützen und durch quantitative Experimente zu sichern“ seine grundlegenden Untersuchungen über „die Dauerverkürzung der Muskeln“. BETHE (2) wies nach, dass beim glatten Muskel durchaus jene gesetzmässigen Beziehungen zwischen dem Energieverbrauche und der Last, der Zeit und endlich der Länge des Muskels fehlen, die beim statische Arbeit leistenden quergestreiften Muskel festzustellen sind. Er arbeitete mit Süswassermuscheln (u.a. *Anodonta cygnea* und *Unio pictorum*), deren Adduktoren <sup>2)</sup> viele Tage lang dauernd einem Zuge von 500 g entgegenwirkten. Obwohl jede Nahrungszufuhr fehlte, nahmen die Tiere nicht an Gewicht ab.

Für eine ähnliche Trageleistung müsste der tetanisch kontrahierte Skelettmuskel neunmal mehr Zucker verbrennen, als die ganze Trockensubstanz der untersuchten Muscheln betrug. Die Tragezeit erwies sich unabhängig von der Last. Auch die Ermüdung fehlte vollkommen. Schliesslich wies BETHE noch nach,

<sup>1)</sup> Die Untersuchungen wurden im Physiologischen Institut der Reichsuniversität Utrecht, Direktor: Prof. Dr. A. K. M. NOYONS, durchgeführt.

<sup>2)</sup> Man beachte, dass die Physiologie dieser Adduktoren nicht mit derjenigen glatter Hohlmuskeln verglichen werden kann.

dass der andauernd kontrahierte Hautmuskelschlauch von *Aplysia* keinen höheren  $O_2$ -Verbrauch hat, als in erschlafftem Zustande.

Inzwischen hat 1910 PARNAS (34) seine Untersuchungen „Über Energetik glatter Muskeln“ veröffentlicht. Er fand ebenso wie BETHE, dass bei der Dauerspannungsleistung der Schliessmuskeln der Teichmuschel kein Mehrverbrauch an Sauerstoff gegenüber dem unbelasteten Zustand nachzuweisen ist, und dass die  $CO_2$ -Abgabe ebensowenig steigt; es entspricht also solchen Kontraktionszuständen keine Erhöhung des Energieumsatzes. Der beobachtete Stoffwechsel ist so gering, dass der gesammte Energieumsatz eines solchen glatten Muskels einen Bruchteil von der Grössenordnung  $10^{-4}$  bis  $10^{-5}$  desjenigen Betrages ausmacht, welchen die Erhöhung des Energieumsatzes eines quergestreiften Muskels bei gleicher Belastung darstellt.

Dass bei glatten Muskeln der Vertebraten ganz analoge Verhältnisse bestehen, hat BETHE für die Gefässmuskeln hervorgehoben. Er hat berechnet, dass, wenn diese Muskeln dieselbe Energieverwertung hätten wie die Skelettmuskeln, sie zur Aufrechterhaltung des normalen Druckes im Gefässsystem etwa  $\frac{1}{5}$  des Gesamtenergieverbrauches des Menschen in Anspruch nehmen müssten.

Doch muss man dabei im Auge behalten, dass die glatten Muskeln bei verschiedenen Tiergruppen bestimmt nicht die gleichen Eigenschaften haben. Dabei sind verschiedene Stufen in der Entwicklung vom beweglichen Protoplasma etwa der Protozoen bis zu den quergestreiften Muskeln zu beobachten, und es ist daher nicht verwunderlich, dass auch hinsichtlich des Energieverbrauches bei der Spannungsleistung sich Verschiedenheiten innerhalb der Klasse der glatten Muskeln finden.

So mag es sich erklären, dass COHNHEIM (5) bei *Sipunculus* eine bedeutende Erhöhung des Gaswechsels bei vermehrter Spannung festgestellt hat, und COHNHEIM und VON UEXKÜLL (6) bei der Dauerverkürzung der Blutegelmuskulatur eine merkliche Steigerung des  $O_2$ -Verbrauchs und der  $CO_2$ -Abgabe gefunden haben, und dass der Umsatz mit der Last wächst.

Von den späteren Literaturangaben, die allerdings sehr spärlich sind, nennen wir die Arbeiten von PARKER (32, 33) und EVANS (7). Wir wollen etwas ausführlicher über diese Untersuchungen berichten. PARKER benutzte als Versuchsobjekt *Metridium marginatum* und führte eine neue Methodik ein, die gestattete, eine für die damalige Technik genaue  $CO_2$ -Analyse in wenigen Minuten zu

beendigen. Er kommt zu dem wichtigen Schluss: „from the observations on the excretion of carbondioxide, it is apparent, that of the four states, that of contracting, of remaining contracted, of relaxing and of remaining relaxed, the only one that calls for increased metabolism is that of contracting”.

Und weiter schreibt er: „we are justified in concluding that the contracting state is the only strikingly expensive operation which the sea anemone has to perform from the standpoint of its muscular activities”.

Diese Befunde stimmen also gut überein mit den genannten Versuchen von BETHE und PARNAS.

EVANS experimentierte mit Uterus- und Darmmuskulatur von Kaninchen und Meerschweinchen, wobei die Sauerstoffabgabe mit zwei durchaus verschiedenen Methoden gemessen wurde. Er kommt zu dem gleichen Ergebnis wie PARKER: „in tonus the muscle uses no more oxygen than when relaxed”.

## B. Die Zuverlässigkeit der verschiedenen Methoden.

Es ist wichtig, sich Rechenschaft davon zu geben, inwieweit die Ergebnisse der Gasanalysen solche bedeutungsvollen Schlussfolgerungen, wie sie oben wiedergegeben wurden, rechtfertigen.

Die älteren Untersuchungen von BETHE und PARNAS wurden mit recht einfachen Mitteln durchgeführt; es ist daher diesen Forschern sicher nicht übel zu nehmen, dass ihre Analysezahlen nicht sehr genau sind. Es wäre darum der Mühe wert, ihre Untersuchungen mit modernen gasanalytischen Methoden zu wiederholen.

Die Methode von PARKER beruht auf einer kolorimetrischen  $\text{CO}_2$ -Bestimmung, die bereits 1918 von OSTERHOUT (31) angegeben worden war und von PARKER 1922 (32) zum Zwecke der Messung absoluter Mengen  $\text{CO}_2$  weiter ausgearbeitet wurde. Als Mass für die  $\text{CO}_2$ -Konzentration wurde die Zeit gemessen, die nötig war, um die Farbe eines Indikators in eine Standardfarbe umschlagen zu lassen. Es handelt sich also um eine  $\text{p}_\text{H}$ -Messung. Aus höchstens fünf hintereinander folgenden Kohlensäureanalysen wird der durchschnittliche Endwert berechnet.

Eine solche Serie von Respirationszeiten, gemessen in Sekunden, ist z.B.: 484, 372, 466, 420, 382; Mittelwert 424.8 woraus die Abgabe einer  $\text{CO}_2$ -Menge von 0.00006 mg pro Sekunde und gr

Tier berechnet wird. Dabei fällt sofort die erhebliche Streuung der Zahlen auf. Und wenn wir nun den folgenden Versuch PARKERS als Beispiel erwähnen:

contracting	248	214	196	
relaxing	252	290		
relaxed	270	252	243	240,

dann sind wir der Meinung, dass die Methode OSTERHOUT—PARKER nicht sehr zuverlässig ist, da sie nicht im Stande ist, geringe Unterschiede in der energetischen Beziehung zwischen Leistung und Stoffverbrauch mit genügender Sicherheit anzugeben. Theoretischen Schlüssen aus diesen Analysezahlen dürfte daher kein grosser Wert zukommen.

Auch die Methode von EVANS ist, wie dieser Forscher selbst zugibt, nicht einwandfrei. EVANS bestimmt ausschliesslich den Sauerstoff, und zwar erstens mit Hilfe des Mikrospirometers von WINTERSTEIN—KROGH (26) — diese Methode gibt Schwankungen von 5.5 % — und zweitens mit einer auf der Methode von WINKLER (45) beruhenden Mikrotitration des Sauerstoffs, welche Schwankungen von durchschnittlich 10.5 % liefert. Obendrein hat die Methode von KROGH noch den Nachteil, dass das Präparat durch die während des Versuches entstehenden Stoffwechselprodukte, die nicht ausgewaschen werden können, im Sinne einer Kontraktion beeinflusst wird.

### C. Eigene Untersuchungen.

#### I. Einleitung.

Die Stoffwechselgrösse  $M$  eines lebenden Objektes wird, wie NOYONS (29) einleuchtend dargelegt hat, bestimmt durch einen Quantitätsfaktor  $Q$  und einen Konzentrationsfaktor  $C$ . Daher ist:

$$M = Q \times C$$

Bestimmt man den Stoffwechsel in einem geschlossenen System, so ist  $Q$  die in dem System befindliche Luft, während  $C$  die Vermehrung der  $\text{CO}_2$  oder auch die Verminderung von  $\text{O}_2$  darstellt. Ist das Stoffwechselobjekt klein, so wird im allgemeinen auch  $C$  klein sein. Da die Genauigkeitsgrenze von  $C$  bedeutend unter der von  $Q$  liegt, muss man also  $Q$  für diese Objekte so klein wie möglich halten.

In einem offenen Stoffwechselsystem ist  $Q$  eine Funktion der Geschwindigkeit  $V$ , mit welcher die Luft über das Objekt gesogen wird, während  $C$  den Unterschied zwischen  $\text{CO}_2$ - und  $\text{O}_2$ -Gehalt der Ein- und Ausströmungsluft bedeutet. Bei kleinen Stoffwechselwerten wird man also in Prinzip  $V$  so klein wie möglich wählen.

Es war vor kurzem gebräuchlich, den Faktor  $C$  mit volumetrischen Methoden zu bestimmen (HALDANE, BENEDICT, CARPENTER, WARBURG, KROGH u. a.). Gegen diese Methoden lassen sich folgende Einwände erheben:

1. Die gasanalytische Bestimmung nimmt viel Zeit in Anspruch, wodurch man nur über eine geringe Zahl von Punkten der Stoffwechselkurve verfügt. Spontane Änderungen des Stoffwechsels von kurzer Dauer entziehen sich daher der Wahrnehmung.

2. Die Methode ist für Objekte mit geringem Stoffwechsel nicht empfindlich genug, so dass kleine Unterschiede nicht wahrgenommen werden können.

3. Die Methode erfordert eine ausserordentliche Konstanz von Temperatur und Druck, besonders dann, wenn mit offenem Manometer gemessen wird (WARBURG).

Es ist das Verdienst von NOYONS (27, 28, 29) gewesen, eine Methode auszuarbeiten, bei welcher die genannten Einwände wegfallen. Mit Hilfe seines „thermischen Diaferometers“ ist es möglich,  $C$  *fortlaufend* und mit einer *Genauigkeit* zu registrieren, welche um ein Vielfaches grösser ist als die der genannten volumetrischen Methoden, und auf Grund einer *Differentialmessung* praktisch unabhängig von Temperatur und Druck ist.

## 2. Prinzip der verwendeten Methoden; das Diaferometer.

Wenn durch einen Metalldraht ein Strom geleitet wird, so erwärmt sich dieser Draht; diese Wärme ist u. a. abhängig von:

- 1) der Stromstärke,
- 2) dem elektrischen Widerstand,
- 3) dem Wärmeleitungsvermögen des den Draht umgebenden Gases.

Jedes Gas und jedes Gasgemisch hat sein spezifisches Wärmeleitungsvermögen. Verändert man die Zusammensetzung eines den Draht umgebenden Gasgemisches, so wird sich im Allgemeinen auch sein Wärmeleitungsvermögen ändern. Damit ändert sich

die Temperatur des Drahtes und somit auch sein Widerstand. Diese Widerstandsänderung nun ist elektrisch genau messbar dadurch, dass man den Draht in eine Brücke von WHEATSTONE einschaltet, wobei jede Widerstandsänderung mit Hilfe eines Galvanometers gemessen werden kann.

Der eigentliche Messblock, das sog. *Thermische Diaferometer* ist daher wie folgt konstruiert: durch die Platindrähte AC und BC (s. Abb. 12), die zwei Widerstandszweige der Wheatstoneschen

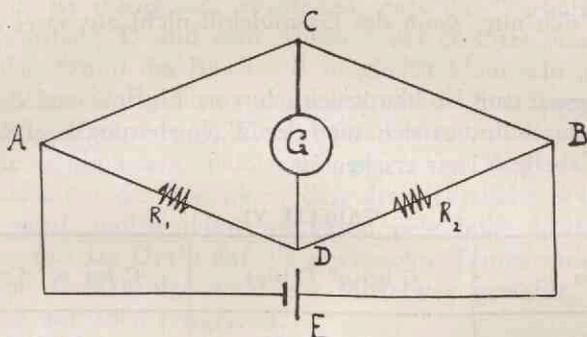


Abb. 12.

Diaferometer. Prinzip der Schaltung: Wheatston'sche Brücke. AC und BC: Platindrähte des Blocks; AD und BD sind die beiden anderen Zweige der Brücke mit regelbarem Widerstand  $R_1$  und  $R_2$ . E ist Stromquelle.

Brücke bilden, wird ein konstanter Strom geschickt; diese Drähte sind von einem Kupfermantel („Block“) umschlossen, durch den das zu analysierende Gas geleitet wird. (s. auch S. 48). Die beiden anderen Zweigen der Brücke werden durch die Drähte AD und BD mit regelbaren Widerständen  $R_1$  und  $R_2$  dargestellt. Die Punkte B und C sind durch ein zwischengeschaltetes Galvanometer G verbunden. Die Brücke wird nun mit Hilfe der regelbaren Widerstände stromlos gemacht; das Galvanometer befindet sich also im Nullstand. Eine Veränderung in der Zusammensetzung des Gasgemisches um AC herum ändert, wie gesagt, die thermische Leitfähigkeit, damit die Temperatur und damit auch den Widerstand des Drahtes: das Galvanometer schlägt aus.

Es hat sich herausgestellt, dass die Grösse dieses Ausschlages den Konzentrationsänderungen des Gasgemisches *direkt proportional* ist.

3. *Theoretische Erwägungen.*a) *Die Wärmeleitungskoeffizient von Gasen.*

Der Wärmeleitungskoeffizient  $C$  von Gasen wird ausgedrückt durch die Formel:

$$C = k C_v Q$$

$C_v$  = spezifische Wärme  
 $Q$  = Viskositätsfaktor  
 $k$  = Konstante

( $k$  ändert sich nur, wenn das Gasmolekül nicht aus zwei Atomen besteht).

Die Temperatur ist hauptsächlich von Einfluss auf den Faktor  $Q$ . Dadurch ändert sich auch der Wärmeleitungskoeffizient  $C$ , wie aus Tabelle VI zu ersehen ist.

TABELLE VI.

Gas	$C$ bei $0^\circ$ Celsius	$C$ bei $10^\circ$ Celsius
CO <sub>2</sub>	0.000040784	0.000042009
O <sub>2</sub>	0.000055160	0.000056680
N <sub>2</sub>	0.000055076	0.000056547

Aus diesen Zahlen geht hervor:

- 1)  $C$  von O<sub>2</sub> und N<sub>2</sub> differiert nur wenig;  $C$  von CO<sub>2</sub> zeigt einen ziemlich grossen Differenz.

In einem Luftgemisch, welches aus N<sub>2</sub>, O<sub>2</sub> und CO<sub>2</sub> besteht, wird demzufolge eine Veränderung des CO<sub>2</sub>-Gehaltes einen viel grösseren Einfluss auf den Widerstand des Erwärmungsdrahtes ausüben, als die gleiche Veränderung des O<sub>2</sub>-Gehaltes, m.a.W. der Messapparat ist viel empfindlicher für CO<sub>2</sub> als für O<sub>2</sub>.

- 2) Eine höhere Temperatur verursacht eine Vergrösserung von  $C$ ; grosse Temperaturunterschiede müssen daher vermieden werden.

b) *Faktoren, welche die Messung beeinflussen.*1. *Temperatur des Erwärmungsdrahtes.*

Theoretisch ist abzuleiten, dass der Apparat um so empfindlicher ist, je grösser der Temperaturunterschied zwischen Draht

und Kupferblock ist. Bei einem zu grossen Temperaturunterschied beginnt jedoch ausser der Leitung auch die Strahlung eine Rolle zu spielen. Experimentell muss man also die ideale Stromstärke dadurch finden, dass man den Draht nur so stark erwärmt, dass die Strahlung praktisch keinen Einfluss hat; dann misst man so empfindlich wie möglich. Die richtige Stromstärke lag bei unseren Versuchen bei 70 milli-Amp (s. auch S. 50).

## II. Drahtdicke und Abstand Draht—Block.

Ebenfalls ist theoretisch abzuleiten, dass das Verhältnis zwischen Drahtdicke  $D$  und dem Abstand des Drahtes von der ihn umgebenden Wand des Blockes  $R$  möglichst klein sein muss. Da man zur Vermeidung eines zu grossen schädlichen Raumes auch das absolute Mass von  $R$  klein halten wird, muss auch  $D$  so gering wie möglich sein. Jedoch gilt gegen eine zu geringe Dicke des Platindrahtes das Bedenken, dass der elektrische Widerstand zu hoch wird, wofür dann wiederum eine hohe Voltage notwendig ist, um den Draht auf die gewünschte Temperatur bringen zu können. Demzufolge wird ein Mittelweg gewählt, und die Drahtdicke auf  $20 \mu$  festgesetzt.

## III. Wärmeleitungskoeffizient (Wlk.) und Wanddicke.

Es ist wichtig, dass die Temperatur des Blockes konstant bleibt, m.a.W. muss das Material, woraus er konstruiert ist, eine grosse Wlk. besitzen. Diese Forderung erfüllt Kupfer mit einem Wlk. 1,108.

Dieselben Überlegungen leiteten dazu, die Wand des Blockes dick zu machen.

## IV. Richtung und Geschwindigkeit des durchströmenden Gases.

Natürlich ist nur dann eine fortgesetzte Registrierung möglich, wenn das Gas um den Erwärmungsdraht kontinuierlich abgesaugt und durch neues ersetzt wird. Störende Konvektionsströmungen konnten praktisch dadurch vermieden werden, dass das Gas in einer Richtung senkrecht auf den Erwärmungsdraht mit einer Geschwindigkeit von 3 cm pro Minute durchgeführt wird.

Daher ist der Block durch drei parallel laufenden Kanäle durchbohrt, welche durch zwei enge Spalte mit einem Durchmesser von je  $50 \mu$  miteinander in Verbindung stehen. Das Gas

tritt nun durch einen der beiden Seitenkanäle ein, passiert den engen Spalt, streicht danach über den zentral im Mittelkanal ausgedehnten Erwärmungsdraht und verlässt diesen Raum durch den gegenüberliegenden Spalt und den anderen Seitenkanal.

#### V. Wasserdampf.

Wasserdampf hat einen sehr störenden Einfluss auf die Messung, da sein Wärmeleitkoeffizient sehr verschieden von der der Luftgase ist. Diese Störung kann man dadurch umgehen, dass man entweder das Gasgemisch von vornherein intensiv trocknet oder es vollkommen mit Wasserdampf sättigt. Aus praktischen Gründen wird das letztgenannte Verfahren angewandt. Zu diesem Zweck wird das Gas durch ein in schwachsaurem (Weinsteinsäure 2 Proz.) Lösung liegendes poröses Steinchen (sog. Aquariumsteinchen) geleitet, (sauer zur Verhinderung einer  $\text{CO}_2$ -Bindung).

#### 4. Stoffwechselapparatur und Methodik im Einzelnen.

##### a) Beschreibung des Apparates.

Der  $\text{O}_2$ - und  $\text{CO}_2$ -Gehalt der Zimmerluft wechselt stark, besonders wenn im Dunkeln experimentiert werden muss und die Ventilation deswegen zu wünschen übrig lässt. Deswegen wurde dem Stoffwechselobjekt Aussenluft angeboten, welche vom Dach des Laboratoriums durch ein Rohr angesogen wurde. Man darf annehmen, dass ihre Zusammensetzung während des Versuches konstant bleibt.

Diese Aussenluft wird in dem Natronkalkgefäß N (Abb. 13)  $\text{CO}_2$ -frei gemacht und danach vermittels eines in einem T-Stück endigenden Glasröhrchens in die Stoffwechselkammer Ka und über das Objekt geführt. Die Luft verlässt das Stoffwechselobjekt  $\text{O}_2$ -ärmer und  $\text{CO}_2$ - und wasserdampfreicher, während die Stickstoffmenge sich nicht geändert hat. Dieses Gasgemisch wird durch die Pumpe P angesogen und weiter in die Richtung des eigentlichen Messapparats gepresst.

Wie dies geschieht, ist aus Abb. 14 zu ersehen, die rechts anschliessend an Abb. 13 zu denken ist.

Da die  $\text{CO}_2$ -Bestimmung auf einer Differentialmessung beruht, wird die Luft sofort nach Verlassen der Stoffwechselkammer längs der Röhrchen  $b_3$  und  $b_4$  in zwei gleiche Teile verteilt, deren einer durch die linke, der andere durch die rechte Hälfte des

Apparates gepumpt wird. Diese beiden Hälften des Apparates sind einander vollkommen gleich und werden im Schema mit Index 1 und 2, bezw. 3 und 4 angedeutet. Bei der weiteren Beschreibung wurde dieser Index fortgelassen.

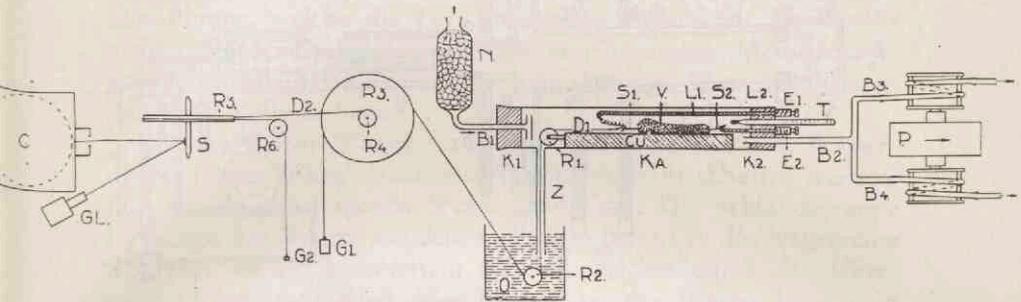


Abb. 13.

Schema der Stoffwechsel- und Dehnungsapparatur.

- Ka : Stoffwechsel-Dehnungskammer
- K : Gummipfropfen
- Cu : Dehnungsvorrichtung
- S<sub>1-2</sub>: Elektrode
- T : Thermometer
- B : Glasrohr
- N : Natronkalkgefäß
- V : Fuss von Helix pomatia
- L : Kupferstab
- P : Pumpe
- R : Rad
- G : Gewicht
- G<sub>1</sub> : Lichtquelle
- S : Spiegelchen
- C : Aufnahmecamera mit lichtempfindlichem Kymographionpapier
- D : Dehnungsfaden
- Z : Glasrohr, durch welchen der Dehnungsfaden geleitet wird.
- O : Parafinölgefäß.

Die Pumpe P ist eine synchron laufende Saja-Schlauchpumpe, geeignet um die Luft mit ziemlich konstanter Geschwindigkeit durchzupressen.

Mit den Präzisionshähnen K ist die Luftdurchströmungsgeschwindigkeit genau regulierbar.

Mit Hilfe von 3 Hähnen kann jetzt die Luft entweder direkt weiter geführt, oder durch das mit Natronkalk gefüllte Röhrrchen

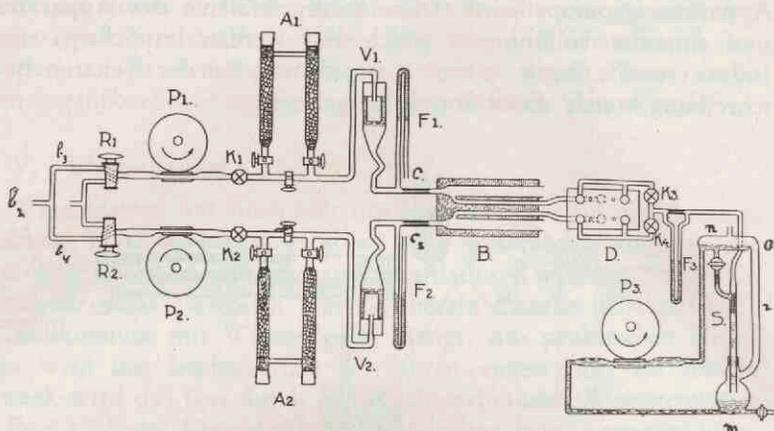


Abb. 14.

Schema des Analyseapparates.

R	:	Hahn
P	:	Saugpumpe
A	:	CO <sub>2</sub> -Absorptionsgefäss
K	:	Präzisionshahn
V	:	Gefäss, in welchem die Luft mit Wasserdampf gesättigt wird
D	:	Diaferometer
S	:	Wasserstrahlsaugpumpe
C	:	Kapillarröhrchen
B	:	Glasrohr
N	:	„
S	:	„
m	:	Glaskolben
O	:	Uebersturz

A geleitet werden; danach wird sie in V mit Wasserdampf (s. auch S. 44) gesättigt.

Die austretende feuchte Luft passiert das „Flowmeter“ F und gelang jetzt in das offene Röhrchen B um danach (s. S. 47) in den Messblock zu gelangen.

Ein „Flowmeter“ besteht aus einem kapillaren Röhrchen C und einem offenen Wassermanometer. Abhängig von der durch die Pumpe pro Zeiteinheit angeführte Luftmenge, entsteht von der Kapillare ein Überdruck, dessen Grösse aus dem Niveauunterschied der Manometerflüssigkeit unmittelbar abzulesen ist. Hierbei wird also die Luftmenge als eine Funktion des Druckes gemessen.

Dieses Flowmeter dient zur fortlaufenden Kontrolle der Pumpe P und wurde vorher mit einem Spirometer geeicht.

*Das Durchsaugen der Luft durch das Diaferometer.* Es ist, wie bereits oben gesagt, unbedingt notwendig, dass die Luft mit *konstanter* Geschwindigkeit durch den Messblock gesogen wird. Eine Saja-Pumpe, welche die Luft stossweise weitertreibt, ist hierfür nicht geeignet. Deshalb wurde hierfür eine andere Methode verwendet, welcher das Prinzip der umgekehrten Wasserstrahlsaugpumpe zu Grunde liegt.

Die Kraft einer Wasserstrahlpumpe hängt ab von dem Wasserdruck. Dieser Wasserdruck muss somit konstant gehalten werden. Dies wurde auf folgende Weise ermöglicht: Die Schlauchpumpe  $P_3$  pumpt das Wasser aus dem Kolben m herauf in das wagerechte Röhrchen N mit konstantem Niveau, welches durch den Übersturz O bestimmt wird. Von hier fließt das Wasser längs r in den Kolben zurück. An der Unterseite von N ist ein Nebenröhrchen angebracht, welches anfänglich durch einen Hahn geschlossen ist. Hat das heraufgepumpte Wasser einmal den Übersturz erreicht, so öffnet man diesen Hahn, woraufhin das Wasser jetzt durch das Röhrchen S auf einem kürzeren Wege in den Kolben zurückfließen kann. Nun befindet sich in S eine Kapillare, die durch das Diaferometer mit B in Verbindung steht. Das aus S abströmende Wasser nimmt nun fortlaufend Luftbläschen aus der Kapillare mit, wodurch ein sehr konstanter Saugstrom entsteht. Hiermit wird erreicht, dass kontinuierlich Stoffwechselluft aus B durch das Diaferometer gesogen wird. Die Gasbläschen können durch das breite Röhrchen R, auf welchem Wege gleichzeitig das überflüssige Wasser aus N abströmt, durch eine Öffnung in N entweichen.

Mit Hilfe der Präzisionshähne  $K_3$  und  $K_4$  ist die Luftgeschwindigkeit genau regelbar und am Flowmeter  $F_3$  zu kontrollieren. Natürlich muss diese Geschwindigkeit kleiner gewählt werden als die, mit welcher die Stoffwechselluft in B geblasen wird, da sonst gleichzeitig Zimmerluft durch des Diaferometer angesogen würde. Jetzt ist auch verständlich, warum B eine offene Ausmündung für das Zuviel an eingepresster Luft haben muss.

*Das Diaferometer.* Die aus B angesogene Luft passiert den Messblock, in dem die Veränderungen im thermischen Leistungsvermögen gemessen werden.

Die theoretischen Erörterungen (s. S. 40) behandelten bereits das Prinzip, so dass wir uns jetzt kurz fassen können:

In Abb. 15 ist der Block in drei Durchschnitten schematisch gezeichnet. Das Gas strömt in der Mitte bei E ein und passiert rechts und links durch zwei 0,050 mm breite Spalte (siehe die Pfeile) den Platindraht, wonach es längs S wieder entweicht.

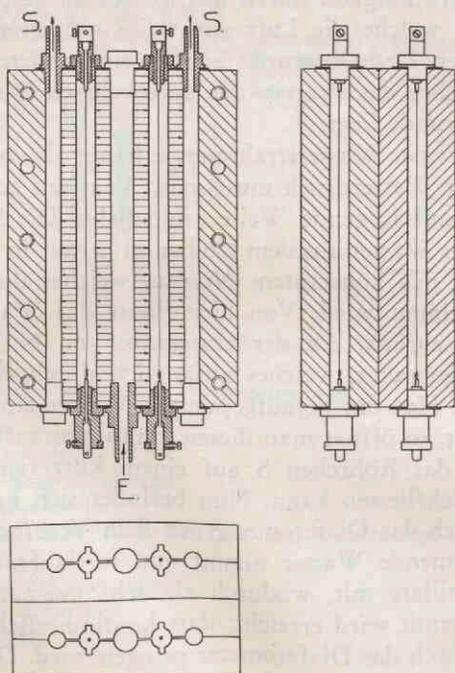


Abb. 15.

Durchschnittszeichnungen des Diaferometers. Quer- und zwei Längsdurchschnitte. Bei E wird das Gas eingeführt und passiert rechts und links durch zwei 0,050 mm breite Spalte (siehe Pfeile) den Platindraht, wonach es längs der Oeffnung S entweicht.

Durch diese Konstruktion ist die Empfindlichkeit des Blockes um das zweifache vermehrt, da der Platindraht gleichsam doppelt so lang geworden ist <sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Bei den neueren Konstruktionen wird das Gas nicht links und rechts auf die Drähte verteilt, sondern passiert nur nach einer Seite und zwar nacheinander über mehrere Drähte. Damit ist auch das Problem der gleichmässigen Verteilung gelöst. (s. S. 64 das polyfiläre Diaferometer).

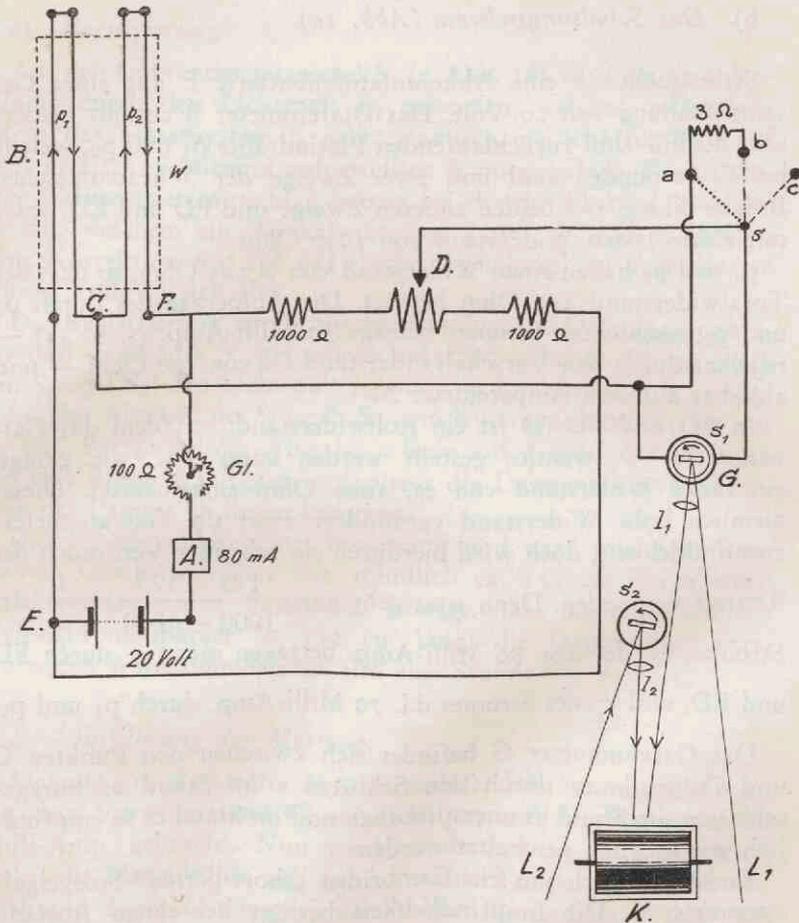


Abb. 16.

Schaltungsschema der Versuchsanordnung.

- B : Block
- p : Platindraht
- D : Rollwiderstand
- G : Galvanometer
- s : Spiegelchen
- l : Linse
- K : Kymographion
- L : Lichtspalt
- S : Schlüssel
- A : Ampèremeter
- Gl : Regelwiderstand
- E : Stromquelle

b) *Das Schaltungsschema (Abb. 16).*

Stromquelle ist eine Akkumulatorenbatterie E mit einer Gesamtspannung von 20 Volt. Das Diaferometer B enthält beiderseits die hin- und zurücklaufenden Platindrähte  $p_1$  und  $p_2$ , welche bei C verbunden sind und zwei Zweige der Wheatstoneschen Brücke bilden. Die beiden anderen Zweige sind FD und ED, jeder mit einem festen Widerstand von 1000 Ohm.

$p_1$  und  $p_2$  haben einen Widerstand von je 125 Ohm, so dass der Totalwiderstand 250 Ohm beträgt. Die Amperage des durch  $p_1$  und  $p_2$  geschickten Stromes beträgt 70 Milli-Amp. (s. S. 43) — regelbar durch den Vorschaltwiderstand G1 von 100 Ohm — und ablesbar auf dem Ampèremeter A.

In FD und ED (D ist ein Rollwiderstand, mit dem das Galvanometer G stromlos gestellt werden kann) ist, wie gesagt, ein fester Widerstand von ca. 1000 Ohm eingeschaltet. Dieser ziemlich hohe Widerstand vermindert zwar die Galvanometerempfindlichkeit, doch wird hierdurch ein schneller Verbrauch der Batterie vermieden. Denn jetzt geht nur  $\frac{125 + 125}{1000 + 1000} = \frac{1}{8}$  des Stromes, — der also 80 Milli-Amp. betragen muss — durch FD und ED, und  $\frac{7}{8}$  des Stromes d.i. 70 Milli-Amp. durch  $p_1$  und  $p_2$ .

Das Galvanometer G befindet sich zwischen den Punkten C und D. Es kann durch den Schlüssel s im Stand as kurzgeschlossen, im Stand bs unempfindlich und im Stand cs so empfindlich wie möglich geschaltet werden.

Es handelt sich um ein Cambridge „short-period“-Spiegelgalvanometer <sup>1)</sup>. Die Empfindlichkeit beträgt bei einem Abstand Galvanometer—Scala von 1 m, 700 mm für 1 Milli-Ampère. Eine so grosse Empfindlichkeit ist im allgemeinen bei Stoffwechsellmessungen nicht wünschenswert, weil schon geringe unabsichtliche aber unvermeidliche Widerstandsänderungen einen ziemlich grossen „Verlauf“ des Galvanometers erzeugen. Falls dieser Verlauf regelmässig ist, wie auf S. 52 näher ausgeführt wird, ist die Benutzung eines solchen Galvanometers zulässig, welches dann den Vorteil hat, grosse Empfindlichkeit mit schneller Einstellzeit zu verbinden.

<sup>1)</sup> Später erwiesen sich die speziell ausbalanzierten Spiegelgalvanometer der Firma Kipp, Delft, als mehr geeignet.

c) *Registrierung.*

Auf den Galvanometerspiegel  $S_1$  (s. Abb. 16) wird ein Strahlenbündel durch den Lichtspalt  $L_1$  geworfen, welches, reflektiert, durch das Linsensystem  $I_1$  geht, wodurch ein scharfes Bild auf dem in 2.50 m Abstand aufgestellten Kymographion K entsteht. Der Galvanometerausschlag betrug bei diesem Abstand maximal 15 cm, welchem ein Winkelwert von kaum 3 Grad entspricht. Eine Korrektur der auf das flache Kymographion gezeichneten Kurve, erübrigt sich also.

Die Registrierung der Schneckenfuslänge (s. Dehnungsapparat und -methodik S. 52) wurde auf entsprechende Weise durch den Spiegel  $S_2$ , den Lichtspalt  $L_2$  und das Linsensystem  $I_2$  ermöglicht. Der Abstand des Spiegels  $S_2$  zum Kymographion beträgt nur 40 cm. Bei grösserem Abstand würde auf Grund der geringen (20 cm) Breite des Registrierpapiere die Dehnungskurve ausserhalb des Papiers zu liegen kommen.

Das Kymographion liegt horizontal und wird mit einer konstanten Geschwindigkeit von stündlich ca. 130 cm durch einen synchron laufenden Sajamotor bewegt. Das lichtempfindliche Kymographionpapier ist 132 cm lang; die Dauer einer fortlaufenden Aufnahme beträgt also eine Stunde.

d) *Ausführung der Messung.*

*Eichung des Apparates auf Aussenluft:* Die Stromquelle wird mit dem Vorwiderstand G1 eingeschaltet, und der Strom auf 80 Milli-Amp. gebracht. Nun wird mindestens 20 Min. gewartet, wobei die Platindrähte sich auf konstante Temperatur erwärmen. Während dieser Zeit werden die Pumpen  $P_1$  und  $P_2$  (s. Abb. 14, wenn nicht anders angegeben) in Betrieb gesetzt, und es wird mit den Präzisionshähnen  $K_1$  und  $K_2$  und den Flowmetern  $F_1$  und  $F_2$  die Durchpressgeschwindigkeit geregelt. Die Hähne  $R_1$  und  $R_2$  sind auf Freiluft eingestellt. Die Luft wird an beiden Seiten durch die  $CO_2$ -Absorptionsgefässe  $A_1$  und  $A_2$  geführt. Die Pumpe  $P_3$  wird eingeschaltet; der Hahn bei N wird geöffnet, so dass die Luft durch den Block mit einer Geschwindigkeit von ca. 2 L. pro Stunde — zu regulieren mit den Präzisionshähnen  $K_3$  und  $K_4$  — gesogen wird. Danach wird das Galvanometer auf „empfindlich“ gestellt und mit dem Rollwiderstand D in seinen „Shunt“stand (Nullstand) gebracht (s. Abb. 16).

Zur Kontrolle der Gleichheit der Luftströmung an beiden Seiten

des Blockes muss beim Ausschalten des Luftdurchsaugens (Schliessung des Hahnes bei N), das Bild des Galvanometers auf dieser Nullmarke bleiben. Falls dies nicht der Fall ist, muss die Strömungsgeschwindigkeit durch das Diaferometer mit den Hähnen  $K_3$  und  $K_4$  korrigiert werden. Sodann werden die Flowmeter  $F_1$  und  $F_2$  nochmals kontrolliert, wonach die drei Hähne von  $A_2$  so umgestellt werden, dass jetzt die Luft direkt durchstreichen kann, ohne also das Absorbionsgefäss zu passieren.

Die Differentialmessung beginnt!

Die rechte Seite des Blocks (rechts von der Richtung des Lufttransportes) empfängt Luft mit 0.03 Proz.  $CO_2$ . Das Galvanometerbild läuft langsam „herauf“ bis es nach ca. 2 Min. den endgültigen Stand erreicht hat.

Zurückschaltung auf das Absorbionsgefäss stellt den alten Zustand wieder her, wobei auch das Galvanometer wieder in seinen Nullstand zurückkommen muss. Falls dies nicht der Fall ist, ist die Ursache öfters darin zu suchen, dass die Platindrähte im Messblock noch nicht vollkommen aufgeheizt waren. Meistens ist einem, wenn auch regelmässigen „Verlauf“ des Galvanometers bei einer so grossen Empfindlichkeit nicht vorzubeugen. Dies soll immer an der Nulllinie kontrolliert werden. (s. a. Abb. 17, S. 55).

*Analyse der Stoffwechselluft:* Dem Stoffwechselobjekt wird  $CO_2$ -freie Freiluft angeboten, und die Hähne  $R_1$  und  $R_2$  auf die zu analysierende Stoffwechselluft, die von dem Stoffwechselobjekt kommt, umgestellt. Dabei muss dafür gesorgt werden, dass eventuell in der Stoffwechselkammer angehäuftes  $CO_2$  erst vollständig abgesogen wird. Weiter handelt man genau wie oben.

### 5. Dehnungsapparatur und -methodik.

Für die Dehnung muss eine spezielle Versuchsanordnung gewählt werden, weil das Stoffwechselgefäss gleichzeitig als Dehnungskammer dienen muss. Deshalb war es notwendig, das Gefäss vollständig abzuschliessen; dies erschwert natürlich die Registrierung der Dehnung. Nach einigen orientierenden Versuchen ist es jedoch gelungen, eine Technik zu finden, die der obigen Forderung genügt, und wobei es zugleich möglich war, Dehnung und Stoffwechsel gleichzeitig auf demselben Kymographion zu registrieren. Die dafür benötigte Apparatur ist schematisch in Abb. 13 wiedergegeben:

Die Stoffwechselungs-Dehnungskammer  $K_a$  — ein einfaches

Glasrohr — ist durch zwei durchbohrte Gummipfropfen  $K_1$  und  $K_2$  abgeschlossen. In dieses Rohr kann die eigentliche Dehnungsvorrichtung  $Cu$  eingeschoben werden. Diese besteht aus einem der Länge nach halbierten Kupferrohr, welches an beiden offenen Enden mit Kupferplättchen abgedichtet ist. Die Oberseite ist also flach, die Unterseite zylinderförmig. Auf die flache Seite ist zwecks Isolierung ein Glimmerplättchen aufgeleimt.

Durch die zwei Enden des präparierten Helixfusses werden die umgebogenen Stecknadeln  $S_1$  und  $S_2$  gesteckt. Der Fuss wird auf das Glimmerplättchen gelegt und die Dehnungsvorrichtung in das Glasrohr  $Ka$  eingeschoben.  $S_2$  ist fixiert;  $S_1$  wird bei der Dehnung mittels des Dehnungsfadens  $D_1$  (feines Garn) bewegt.

$D_1$  verläuft über ein Rädchen  $R_1$  senkrecht durch die Seitenausmündung  $Z$  von  $Ka$  nach unten und dann über das Rädchen  $R_2$  und die grosse Scheibe  $R_3$ , wo am Ende des Fadens das dehnende Gewicht  $G_1$  befestigt ist. Die Öffnung von  $Z$  ist mittels eines Parafinölgefässes  $O$  von der Luft abgeschlossen, wodurch zugleich auch der Abschluss der Stoffwechselkammer garantiert ist. Die Reibung im ganzen System ist so gering wie möglich gehalten. Auch das Trägheitsmoment ist ziemlich klein:  $< 500$  mg.

Fest auf der Achse von  $R_3$  ist ein kleines Scheibchen  $R_4$  montiert. Von hier führt ein zweiter Faden  $D_2$  dessen Ende an der Felge fixiert ist, nach der Vorderseite eines horizontalen Rades  $R_5$ , biegt auf dessen Felge um  $180$  Grad um und verläuft längs der Hinterseite nach dem kleinen senkrechten Rädchen  $R_6$ .  $D_2$  wird stets durch ein Gegengewicht  $G_2$  gespannt gehalten.

Auf der vertikalen Achse von  $R_5$  ist ein Planspiegel  $S$  montiert. Das System ist also so konstruiert, dass, wenn  $G_1$  sich senkt, d.h. der Schneckenfuss gedehnt wird,  $R_5$  und damit das Spiegelchen  $S$  sich dreht. Diese Drehung wird optisch registriert mit Hilfe einer Lichtquelle  $GL$ , deren Strahlenbündel via ein Linsensystem durch den Spiegel  $S$  auf das lichtempfindliche Kymographionpapier  $C$  reflektiert wird. (Zugleich wird auf diesem Papier das Lichtbildchen des Galvanometers projiziert. (s. S. 51)).

Bei dieser Registrierungsart werden die Längenunterschiede des Fusses in etwa dreifacher Vergrößerung angegeben. Es kommt jedoch durch die Projektion auf das plane Papier zu einer Verzeichnung der Kurve. Man braucht aber weder die Vergrößerung, noch die Verzeichnung genau zu bestimmen und die Kurve dementsprechend zu korrigieren, da der Schwerpunkt unserer

Untersuchung in der Bestimmung der Stoffwechselgrösse und nicht im Dehnungsbild liegt.

Um den Fuss zur Kontraktion zu bringen, wurde faradisch gereizt. Die Versuchsanordnung war die folgende: Ein Wechselstrom wurde in die Primärspule eines Induktionsapparates (DUBOIS-REYMOND) geleitet. Der Strom der Sekundärspule wurde mit Zwischenschaltung eines „Shunt“schlüssels nach den Punkten  $E_1$  und  $E_2$  geführt. Bei Niederdrücken des Schlüssels wurde der Nebenschluss aufgehoben. Der weitere Stromweg verlief via zwei durch den Gummipfropfen  $K_2$  geführte Kupferstäbe  $L_1$  und  $L_2$  nach den Elektroden (den Nickelnadeln)  $S_1$  und  $S_2$ , zwischen denen das Präparat fixiert war. Um  $S_1$  bei der Dehnung leicht beweglich mitgehen zu lassen, wurde zwischen  $S_1$  und  $S_2$  ein spiralförmig-gewundener Platin-iridium-draht von nur wenigen  $\mu$  Dicke angebracht. Diese Spirale gab vollkommen spannungslos nach, sodass angenommen werden darf, dass auf diese Weise weder die Dehnung, noch die Kontraktion des Fusses beeinflusst wurde.

Die Temperatur wurde auf dem Thermometer T abgelesen.

## 6. Stoffwechsel des Helixfusses bei verschiedenen Tonuszuständen.

### a) Einleitung und Zweck der Untersuchung.

Der ursprüngliche Gedanke war, den Stoffwechsel des Helixfusses, dessen Ganglien extirpiert waren, zu untersuchen, um hieraus schliessen zu können, ob die sog. „Recovery“, d.h. die Wiederverkürzung nach Entlastung, passiv oder aktiv verläuft. Aus früheren Untersuchungen konnte zwar (in Analogie mit plastiziertem Kautschuk) der passive Charakter dieses Vorganges wahrscheinlich gemacht werden, jedoch den überzeugenden Beweis dafür konnten nur Stoffwechseluntersuchungen liefern. Wir haben deshalb solche Versuche angestellt. Es war aber sehr fraglich, ob die geringe Erhöhung der  $CO_2$ -Produktion bei einer tonischen Kontraktion des Fusses, d.h. bei einem aktiv-physiologischen Prozess, nachgewiesen werden könnte. Den Ergebnissen vorgehend, können wir sagen, dass diese vermehrte  $CO_2$ -Produktion sich in der Tat als messbar heraus stellte. Danach musste also die  $CO_2$ -Abgabe des ganglienlosen Fusses bei der Recovery bestimmt werden.

Bei diesen Versuchen wurden einige Einzelheiten beob-

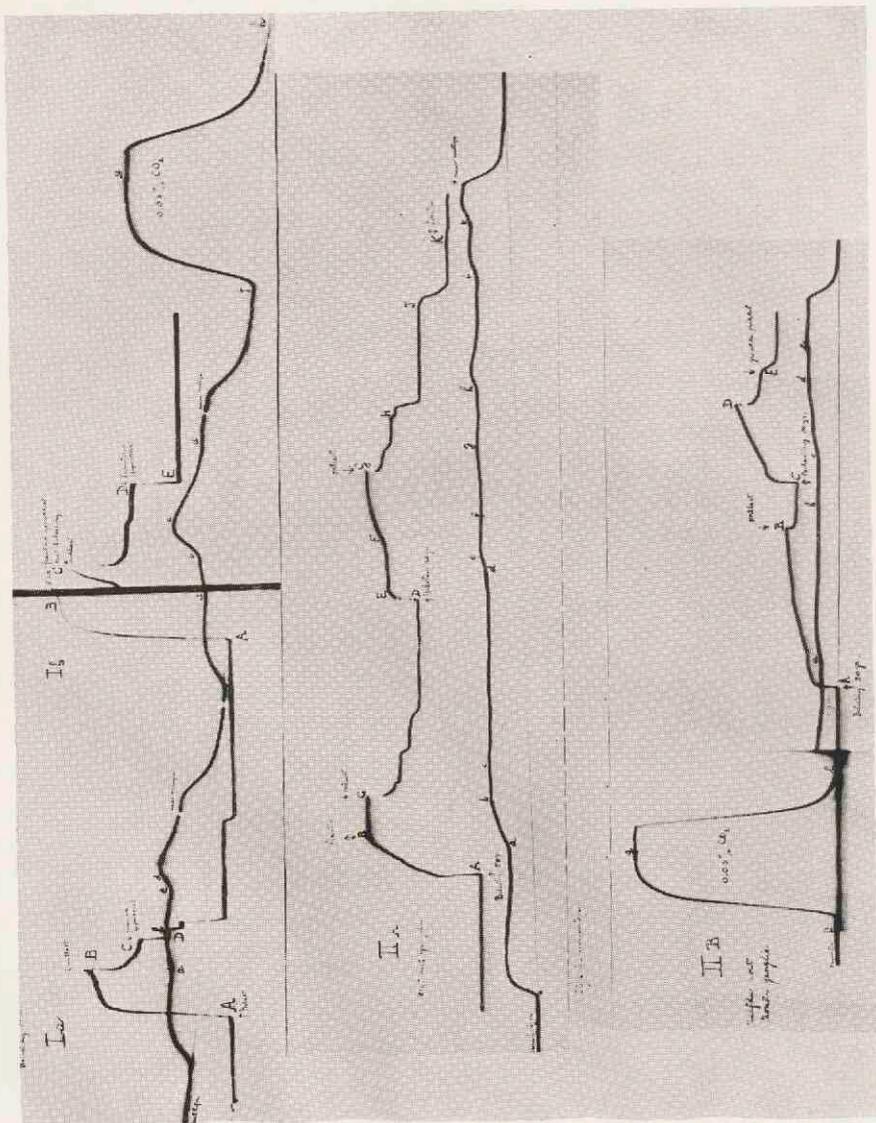


Abb. 17.  
Gleichzeitige Registrierung von Stoffwechsel und Drehung des Helixfusses. Die Zeitlinie (Abb. IIa) in Minuten angegeben. Man beachte, dass die Nulllinie in Ia, Ib und IIa nicht parallel der Abszisse läuft. Solch einem regelmässigen „Verlauf“ ist meistens nicht vorzubeugen. Nähere Beschreibung im Text.

achtet, welche nicht unmittelbar mit dem oben beschriebenen Zweck der Untersuchungen im Zusammenhang standen, jedoch wichtig genug waren, um erwähnt zu werden. Infolgedessen wurde die Zahl der Versuche viel grösser als anfänglich geplant. Dadurch ist diese Arbeit zu einer ziemlich vollständigen Bearbeitung des Stoffwechsels des Helixfusses ausgewachsen. Im Zusammenhang mit dem ursprünglichen Ziel unserer Untersuchungen, geben wir in Serie I den Stoffwechsel des Helixfusses während Dehnung und Recovery wieder, während wir in Serie II den Normalstoffwechsel des intakten Tieres und den Stoffwechsel nach verschiedenen operativen Eingriffen behandeln.

b) *Vorversuche.*

Anfangs wurde bei den Vorversuchen der Stoffwechsel des Fusses im geschlossenen System (s. S. 39) bestimmt, bei welchem die allmähliche Steigerung des Kohlensäuregehaltes als steigende, mehr oder weniger gerade Linie registriert wurde. Es stellte sich heraus, dass die Kohlensäureproduktion auch mittels eines offenen Systems gut bestimmt werden konnte. Diese Methodik bietet den grossen Vorteil, dass der Abstand jedes Punktes der Kurve zur Abszisse („Nullinie“) ein direktes Mass für die Kohlensäureproduktion ist. So wird also eine Atmung mit einer konstanten CO<sub>2</sub>-Produktion die Registrierung einer der Nullinie parallel laufenden Kohlensäurelinie ergeben: eine Mehrproduktion bedingt ein Ansteigen der Linie; eine Produktions-Abnahme bedingt Senkung der Linie.

c) *Endgültige Versuche.*

Serie I.

1. *Notierung der Kurven.* Die Notierung der Stoffwechsel- und Dehnungskurven war derart, dass korrespondierende Punkte mit grossen bzw. kleinen Buchstaben angegeben wurden. Wenn also z.B. von A bis B gedehnt wurde, findet man die zugehörige CO<sub>2</sub>-Produktion auf der Kohlensäurelinie zwischen den Punkten a und b.

Die Zeitlinie ist in Minuten angegeben.

2. *Ergebnisse.* Die Serie I bestand aus 12 Versuchen. Die Ergebnisse stimmten gut überein; es ist deshalb nicht nötig, sie alle zu beschreiben. Als Beispiel dienen die Experimente Ia, Ib, IIA und IIB mit den zugehörigen Kurven. (Abb. 17).

Exp. Ia und Ib. (Abb. 17).

Ia. Einzelheiten: Fuss mit Pedalganglien.

Belastung 50 g.

Temp. 19° C.

Stoffwechsel 2 Std. nach Präparation.

Luftstrom 145 ccm pro Minute.

Eichung für Ia und Ib:

0.03 % CO<sub>2</sub> (Freiluft) → 79 mm Galvanometerausschlag.

1 mm → 0.00038 % CO<sub>2</sub>.

Kohlensäureproduktion für 1 mm Ausschlag pro Minute = Q × C (S. Einleitung S. 39).

$$= \frac{0.00038}{100} \times 145000 \text{ cmm}$$

$$= 0.551 \text{ cmm}$$

Ia.

Besonderheiten des Fusses	Galvanometerausschlag in mm	Kohlensäureproduktion pro Minute in cmm
Bis A, horizontaler Teil: in Ruhe	bis a 17	9.367
A Belastung 50 g	a 17	9.367
B entlastet	b 22	12.122
C faradisch gereizt	c 20	11.020
Kontraktion CD	d 27	14.877
D spontane Kontraktion	d 29	15.979

Ib. Einzelheiten: S. Ia.

Besonderheiten des Fusses	Galvanometerausschlag in mm	Kohlensäureproduktion pro Minute in cmm
Bis A, horizontaler Teil: in Ruhe	bis a 14	7.714
A Belastung 50 g	a 14	7.714
B faradisch gereizt	b 19	10.469
C entlastet	c 36	19.836
D faradisch gereizt	d 22	12.122

Exp. IIA und IIB. (Abb. 17).

IIA. Einzelheiten: Fuss mit Ganglien.

Belastung 20 und 50 g.

Temp. 19.5° C.

Stoffwechsel 2 Std. nach Präparation.

Luftstrom 160 ccm pro Minute.

Eichung (s. Abb. 17 IIB) für IIA und IIB.

0.03 % Kohlensäure → 120 mm.

1 mm → 0.00025 % Kohlensäure.

Kohlensäureproduktion für 1 mm.

pro Minute =

$$= \frac{0.00025}{100} \times 160000$$

$$= 0.400 \text{ cmm}$$

## IIA

Besonderheiten des Fusses	Galvanometerausschlag in mm	Kohlensäureproduktion pro Minute in ccm
Bis A, horizontaler Teil: in Ruhe	bis a 14	5.600
A Belastung 50 g	a 14	5.600
B Fixation	b 24	9.600
C entlastet	c 24	9.600
D Belastung 20 g	d 21	8.400
E Zentraltonus greift ein	e 24	9.600
F Senkung in Zentraltonus	f 23	9.200
G entlastet	g 24	9.600
H spontane Kontraktion	h 23—26	9.200—10.400
I spontane Kontraktion	i 20—25	8.000—10.000
K Fixation	k 24—29	9.600—11.600

IIB. Einzelheiten: Derselbe Fuss wie unter IIA, Ganglien exstirpiert.

Belastung 20 und 50 g.

Temp. 19.7° C.

Stoffwechsel eine Stunde nach Exstirpation

Luftstrom 160 ccm pro Minute.

## IIB.

Besonderheiten des Fusses	Galvanometerausschlag in mm	Kohlensäureproduktion pro Minute in cmm
Bis A, horizontaler Teil: in Ruhe	bis a 10	4.000
A Belastung 20 g	a 10	4.000
B entlastet	b 13	5.200
C Belastung 50 g	c 12	4.800
D entlastet	d 18	7.200
E schwacher Reiz durch Klopfen gegen die Wand der Stoffwechsellammer	e 18—20	7.200—8.000

3. *Besprechung der Kurven.*

Exp. Ia.: Während 10 Minuten wurde die Nulllinie aufgenommen. Danach der Stoffwechsel des Fusses mit Ganglien bestimmt. Der Galvanometerausschlag betrug 17 mm; dies stimmt mit einer CO<sub>2</sub>-Produktion von 9.367 cmm pro Min. überein. Bei A mit 50 g belastet. Die Dehnung AB ergibt eine CO<sub>2</sub>-Produktion von 22 mm Ausschlag des Galvanometers, d.i. 12,122 cmm pro Minute; die Vermehrung beträgt also 2,755 cmm pro Min. d.i. ca. 13 %. Dieser Vermehrung liegt die Vergrößerung der Oberfläche des Fusses, als Folge der Dehnung, zu Grunde; sie ist *nicht* die Folge eines Eingreifens der Pedalganglien in den Zentraltonus.

\* Dass wir mit dieser Behauptung recht haben, lehrt uns ein Vergleich mit Exp. IIB, in welchem Dehnung des ganglienlosen Fusses ebenso eine allmähliche CO<sub>2</sub>-Vermehrung zur Folge hat.

Es ist bemerkenswert, dass das Einsetzen und Andauern des Zentraltonus keine vermehrte, mindestens keine messbar vermehrte CO<sub>2</sub>-Produktion verursacht; dies wurde in Exp. Ib und IIa bestätigt.

Bei B wird entlastet. Es ergibt sich eine Recovery bis C. Die Kohlensäurestrecke bc sinkt von 12,122 cmm auf 11,020 cmm pro Minute; dies ist 9 %. Diese Verminderung muss ausschliesslich einer Verkleinerung der Oberfläche des Fusses zugeschrieben werden.

Bei C wurde faradisch während einer Sek. gereizt, wobei der Fuss sich bis D kontrahierte; es folgen einige Spontankontraktionen, bei welchen die ursprüngliche „Ruhelänge“ eben

wieder erreicht wird. Die Kohlensäurelinie cd zeigt einen deutlich steigenden Verlauf; die CO<sub>2</sub>-Produktion steigt von 11,020 cmm auf 14,877 cmm pro Min. (bd) und erreicht ein Maximum von 15,979 cmm pro Min. Trotz der Verkürzung (d.h. trotz der verkleinerten Oberfläche des Fusses) zeigt sich eine vermehrte CO<sub>2</sub>-Produktion von 45 % als Folge einer aktiven Muskelkontraktion.

Der erhöhte Stoffwechsel als Folge der Reizkontraktion konnte hier nicht von dem der Spontankontraktion getrennt werden, weil die Spontankontraktionen zu schnell aufeinander folgten.

Exp. Ib.: Derselbe Fuss in Ruhe hat jetzt nach einigen Stunden eine CO<sub>2</sub>-Produktion von 7,714 cmm pro Min.; verglichen mit der von Ia also eine Verminderung um ca. 18 %. Woher diese Verminderung, die man auch in Exp. IIA und IIB wiederfindet, kommt, wollen wir in Serie II besprechen.

Bei A wurde belastet mit 50 g, welche die CO<sub>2</sub>-Produktion auf 10,469 pro Min. bringen, also um 14 % vermehren. Es sei darauf hingewiesen, dass das Zentraltonusniveau sich, verglichen mit Ia, tiefer einstellt, m.a.W. die Oberfläche des Fusses ist auch grösser. (Ia ergab eine CO<sub>2</sub>-Produktionsvermehrung von nur 13 %). Damit findet die Behauptung, dass die CO<sub>2</sub>-Produktion bei der Dehnung des Fusses einzig und allein eine Funktion der Grösse der Fussoberfläche ist, wiederum ihre Bestätigung.

Bei B wurde während 5 Sek. faradisch gereizt; der Fuss muss sich also gegen ein Gewicht von 50 g zusammenziehen. Nach Aufhören des Reizes folgt — wie zu erwarten — eine schnelle Erschlaffung.

Die bei der Kontraktion geleistete innere Arbeit äussert sich in einer schnellen Steigerung der CO<sub>2</sub>-Produktion: bei b 10,469 cmm, bei c 19,836 cmm pro Min.; also eine Steigerung von ca. 90 %.

Bei C wurde entlastet; dies hat eine Wiederverkürzung bis D zur Folge. Auch die CO<sub>2</sub>-Produktion nimmt nun allmählich ab bis 12,122 cmm pro Min. bei d.

Bei D wird der unbelastete Fuss noch einmal faradisch gereizt, doch wird hierbei leider zu schnell nach der Nulllinie umgeschaltet, so dass die erwartete Vermehrung der CO<sub>2</sub>-Produktion nicht registriert werden konnte.

Exp. IIA.: Der unbelastete Fuss mit Ganglien hat eine CO<sub>2</sub>-Produktion von 5,600 cmm pro Min. Bei A wurde belastet mit

50 g. Trotz des Vorhandenseins der Pedalganglien verhält sich dieser Fuss etwa wie ein ganglienloser Fuss: der Zentraltonus greift nicht ein, möglicherweise eine Folge der ziemlich hohen Temperatur ( $19,5^{\circ}$  C.).

Bei B stiess die Nadel gegen die feste Wand der Stoffwechsellammer, so dass hier eine Fixation des Fusses stattfand (von B bis C). Bei C wurde entlastet.

Die Stoffwechsellinie verläuft ganz wie erwartet: während der Dehnung, d.h. also während einer Vergrösserung der Oberfläche des Fusses, tritt eine allmähliche Zunahme der  $\text{CO}_2$ -Produktion (a-b) auf; die Linie bc verläuft parallel der Nulllinie; die  $\text{CO}_2$ -Produktion während dieser Strecke beträgt 9,600 cmm pro Min. Das entspricht einer Erhöhung von 4,000 cmm pro Min., verglichen mit dem Stoffwechsel des unbelasteten ruhenden Fusses. Bei C wurde entlastet. Während der Recovery traten einige kaum sichtbare Kontraktionen auf, so gering, dass diese nicht im Stoffwechsel zum Ausdruck kamen. Die Linie cd verläuft also allmählich abwärts, so dass der Stoffwechsel bei d 8,400 cmm pro Min. beträgt, eine Verminderung also von 12,5 %, übereinstimmend mit der verminderten Oberfläche des Fusses.

Bei D wurde wiederum mit einem geringeren Gewicht (20 g) belastet. Der Zentraltonus griff jetzt ein (bei E) und blieb bis F bestehen, worauf eine weitere Senkung der Linie stattfand. Die Stoffwechsellinie d-e-f-g verlief erwartungsgemäss: bei d 8,400 cmm, bei e 9,600 cmm, bei f 9,200 cmm, bei g 9,600 cmm pro Min.

Entlastung bei G verursacht eine Recovery GH, rein passiv, angesichts der Stoffwechselverminderung bis 9,200 cmm.

Bei H findet eine aktive Kontraktion statt; dies hat eine deutliche Ausbuchtung der Kohlensäurelinie zur Folge: die  $\text{CO}_2$ -Produktion steigt von 9,200 cmm bis auf 10,400 cm pro Min.

Bis I behält der Fuss seine Länge bei, wobei bei I wieder eine neue Kontraktion stattfindet: Vermehrung der  $\text{CO}_2$ -Produktion von 8,000—9,600 cmm pro Min.

Bei K wird der Fuss fixiert. Es war nämlich zu erwarten, dass der Fuss nach einiger Zeit sich wieder spontan kontrahieren würde, da die ursprüngliche Ruhöhe noch nicht erreicht war. Durch diese Fixation war jetzt eine weitere Wiederverkürzung des Fusses nicht mehr möglich.

An der Stoffwechsellinie lässt sich nun ableiten, dass der Fuss eine oder mehrere isometrische Kontraktionen ausgeführt hat. Die

CO<sub>2</sub>-Produktion steigt bei K in kurzer Zeit von 9,600 bis auf 11,600 cmm pro Min.

Nachdem die Kohlensäurelinie nach der Nulllinie umgeschaltet war, wurden die Ganglien des Fusses vorsichtig entfernt. Die Ruhezeit von einer Stunde, die nun dem Präparat gegönnt werden musste, wurde zur Eichung des Apparates auf Kohlensäure der Aussenluft benutzt. Für 0,03 % CO<sub>2</sub> wurde ein Galvanometerausschlag von 120 mm (s. Exp. II B), registriert. 1 mm Ausschlag entspricht daher 0,00025 % CO<sub>2</sub>. Auf S. 39 wurde schon besprochen, dass der Stoffwechsel M bestimmt wurde durch die Faktoren C und Q. Im vorliegenden Fall beträgt also die Kohlensäureproduktion pro Min. für 1 mm Ausschlag:

$$M = \frac{0,00025}{100} \times 160000 \text{ cmm} = 0,400 \text{ cmm}$$

(Eine entsprechende Berechnung wurde selbstverständlich auch für die Exp. Ia und Ib ausgeführt).

Exp. II B.: Eine Stunde nach der Ganglienexstirpation wurde aufs Neue die CO<sub>2</sub>-Produktion des Fusses in Ruhe gemessen: diese betrug jetzt nur 4,000 cmm pro Min. (anfänglich II A: 5,600 cmm). Auch hier, wie in Exp. Ib, zeigt sich eine beträchtliche Verminderung.

Eine Belastung mit 20 g bei A ergibt eine allmähliche Zunahme der Fusslänge; die Stoffwechsellinie verhält sich dementsprechend: bei a 4,000 cmm, bei b 5,200 cmm pro Min.

Bei B wurde entlastet; die geringe Recovery kommt nicht im Stoffwechsel zum Ausdruck; die Kohlensäurelinie bc verläuft parallel der Nulllinie.

Bei C wurde aufs Neue belastet, jetzt mit 50 g, bis D. Als Folge des im Verhältnis zu A 2½ mal grösseren Gewichtes, wurde der Fuss schneller gedehnt. Dementsprechend verläuft auch die Kohlensäurelinie cd steiler als ab. In absoluten Zahlen ausgedrückt beträgt die CO<sub>2</sub>-Produktion bei c 4,800 cmm, bei d 7,200 cmm pro Min.; d.i. 50 % Vermehrung.

Bei D wurde der Fuss entlastet: sofort biegt auch die Stoffwechsellinie bei d um und verläuft weiter mehr oder weniger horizontal.

Bei E wird dem Fuss einen schwachen Reiz gegeben dadurch, dass wir mit dem Finger gegen die Wand der Stoffwechsellammer klopfen. Nachdem einige Mahle vergeblich geklopft wurde, kontrahierte der Fuss sich ein wenig (bei E), was in der kleinen Ausbuchtung bei e zum Ausdruck kam: Steigerung von 7,200 cmm bis 8,000 cmm pro Min. Es wurde ein absteigender Verlauf der Kohlensäurelinie nach e erwartet, doch blieb diese Senkung aus. Dies war das einzige Mal, dass die Stoffwechsellinie nicht mit dem Verlauf der Dehnungskurve übereinstimmte. Möglicherweise haben wir hier mit einem Fall von „Kontraktur“ (s. Serie II S. 70 Exp. B) zu tun.

#### 4. Zusammenfassung und Folgerungen.

1. Dehnung des Fusses mittels eines ziehenden Gewichtes führt zur allmählichen Vermehrung der Kohlensäureproduktion. Höchstwahrscheinlich ist diese Vermehrung ausschliesslich der allmählichen Oberflächenvergrößerung des Fusses zuzuschreiben: *die Dehnung verläuft daher rein passiv*. Diese Behauptung gründet sich auf folgende Beobachtungen:

a) Bei Fixation des ziehenden Gewichtes während der Dehnung bleibt die Kohlensäureproduktion auf der Höhenlage, die bei dieser Fixation schon erreicht war, also: obwohl kein Gewicht mehr getragen wird, kommt es zu keiner Abnahme der Kohlensäureproduktion.

b) Bei verschiedener Belastung richtet sich die Menge der abgegebenen Kohlensäure nur nach der Fusslänge.

2. Bei Einsetzen und Andauern des Zentraltonus tritt keine Vermehrung der Kohlensäure auf. (Ausdrücklich sei hier betont, dass die Methodik, so empfindlich sie im übrigen auch ist, eine sehr kurz andauernde Erhöhung des Stoffwechsels nicht anzugeben vermag). Folgerung: Die Erhaltung des Zentraltonus, wobei ein Gewicht von 50 g, — d.h. das Vielfache des Eigengewichtes des Fusses — getragen wird, geschieht ohne innere Arbeitsleistung, also ohne Energieverbrauch. *Der Zustand im Zentraltonus muss also als ein Sperrtonus aufgefasst werden.*

3. Die unmittelbar nach Entlastung des Fusses auftretende Wiederverkürzung verläuft ohne Erhöhung der Kohlensäureabgabe; im Gegenteil, es wird auf Grund der Oberflächenver-

kleinerung des Fusses eine Verminderung der  $\text{CO}_2$ -Produktion beobachtet.

Folgerung: *Die Wiederverkürzung nach Entlastung verläuft rein passiv und ist als eine Recovery aufzufassen.*

4. Jede aktive Kontraktion führt zu Erhöhung der Kohlen säureproduktion. Dies gilt sowohl für den belasteten, wie für den unbelasteten Fuss.

5. Aus 3 und 4 geht hervor, dass aus dem Verlauf des Stoffwechsels im Allgemeinen geschlossen werden kann: erstens, ob eine Wiederverkürzung passiv verläuft — elastische oder pseudoplastische Recovery (vgl. S. 9) — und zweitens, ob ein aktives Geschehen vorliegt, sei es eine langsam tonische, sei es eine schnell verlaufende Kontraktion.

## Serie II.

### 1. Zweck der Untersuchungen.

Diese Versuchsreihe wurde angestellt mit der Absicht, einen Eindruck des Normalstoffwechsels des intakten Tieres und des Stoffwechsels nach verschiedenen operativen Eingriffen zu bekommen und schliesslich, um den Einfluss des Zeitfaktors auf die Stoffwechselprozesse zu studieren.

### 2. Methodik.

Bei dieser Versuchsreihe wird der Fuss nicht gedehnt, so dass darum die Registrierung der Fusslänge unterlassen werden kann. Es war jetzt möglich, die Empfindlichkeit des Stoffwechselapparates dadurch erheblich zu vergrössern, dass wir die relativ grosse Stoffwechsel-Dehnungskammer aus der obigen Versuchsserie durch ein einfaches Respirationskammerchen R mit kleinerem Volumen — ca. 60 cmm — ersetzen (s. Abb. 18).

Mit Hilfe eines Glasstäbchens S und eines Gummischlauches G, der dazu diente die Kammer vollkommen luftdicht abzuschliessen, konnten wir das Präparat mechanisch reizen, und so abhängig von den Versuchsumständen eine isotonische, oder eine isometrische Kontraktion hervorrufen. Auch konnte durch intensive Reizung der Fuss zur Kontraktur gebracht werden.

Die  $\text{CO}_2$ -Bestimmung war genau dieselbe wie in Serie I. Allein die Empfindlichkeit des Blocks war dadurch noch erheblich ver-

grössert, weil wir die neueste Konstruktion, das *polyfiläre Diaferometer* <sup>1)</sup>, benutzen.

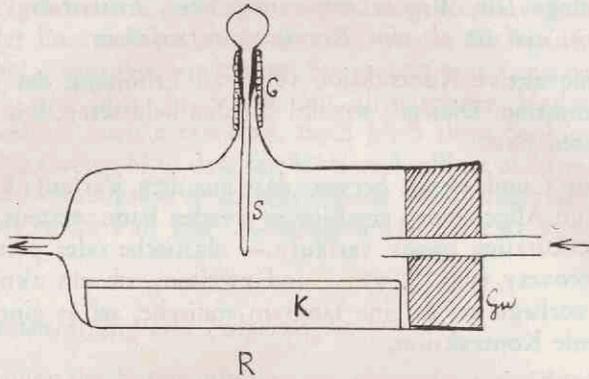


Abb. 18.

Schema der Respirationenkammer.

- R : Respirationenkammer.  
 S : Glasstab, mit welchem der Fuss mechanisch gereizt wird.  
 G : Gummischlauch zur Abschliessung der Kammer.  
 K : Korkplatte, auf welcher das Objekt in die Kammer eingeschoben wird.  
 Gu : Gummipfropfen.

Die Geschwindigkeit, mit welcher die Luft durch die Respirationenkammer gesogen wird, beträgt 1,918 Liter pro Stunde, oder 1,70 m, berechnet für den Durchschnittswert der Kammer. Man darf annehmen, dass eine solche geringe Luftgeschwindigkeit niemals als Reiz auf das Stoffwechselobjekt wirken wird.

### 3. Notierung. (s. Abb. 19—22).

Im Anfang der Kurven steht immer eine römische Ziffer, welche die Nummer des Versuches angibt. Direkt unter oder neben ihr findet man mit einer arabischen Ziffer die Anzahl der Minuten angegeben, welche nach der Präparierung des Objektes verstrichen sind.

Alle Kurven, welche von demselben Präparat aufgenommen wurden, sind in einer einzigen graphischen Darstellung vereinigt. Sie müssen also hintereinander geschaltet gedacht werden.

<sup>1)</sup> Wie in dem Wort polyfiläres Diaferometer schon zum Ausdruck kommt, sind im Block viele Platindrähte hintereinander geschaltet. Für eine genaue Beschreibung des Apparates siehe NOYONS, Acta brev. neerl. 1938.

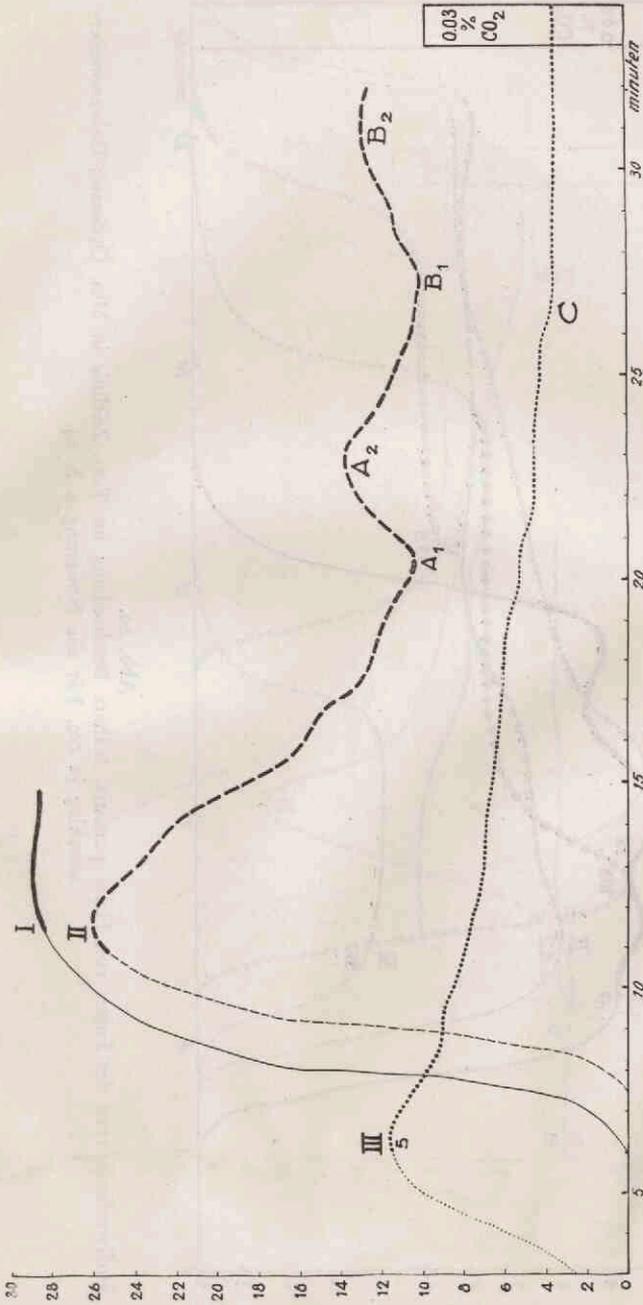


Abb. 19.

Stoffwechselkurven des Fusses von *Helix pomatia*. Nähere Beschreibung im Text. Zeitlinie in Minuten. Ordinate: Galvanometerausschlag in cm. Für die Notierung s. S. 64.

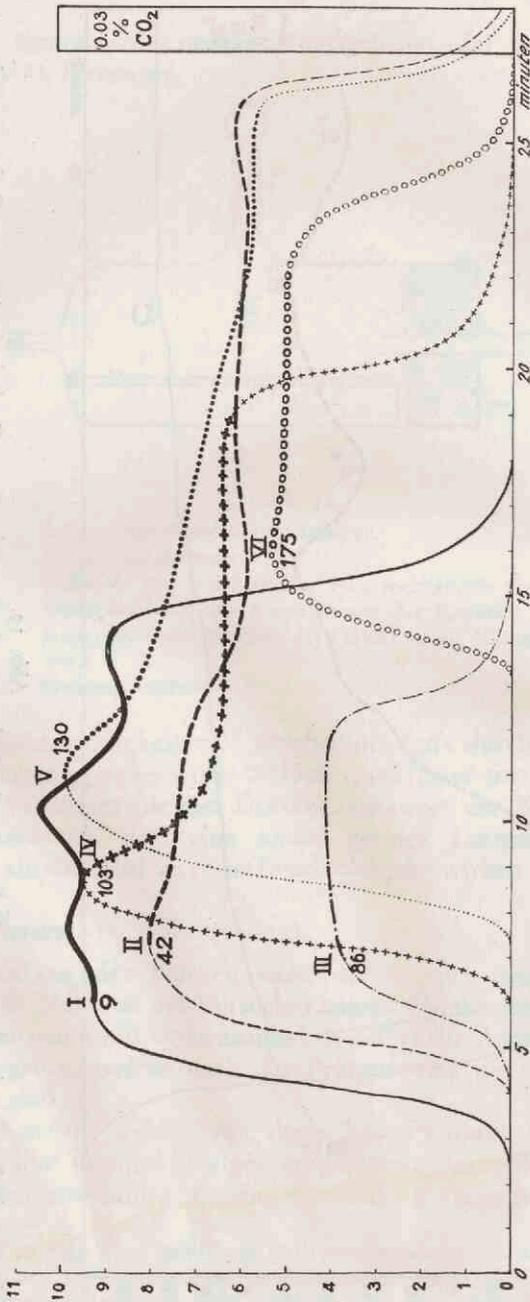


Abb. 20.

Stoffwechselkurven des Fusses von *Helix pomatia*. Nähere Beschreibung im Text. Zeitlinie in Min. Ordinate: Galvanometerausschlag in cm. Für die Notierung s. S. 64.

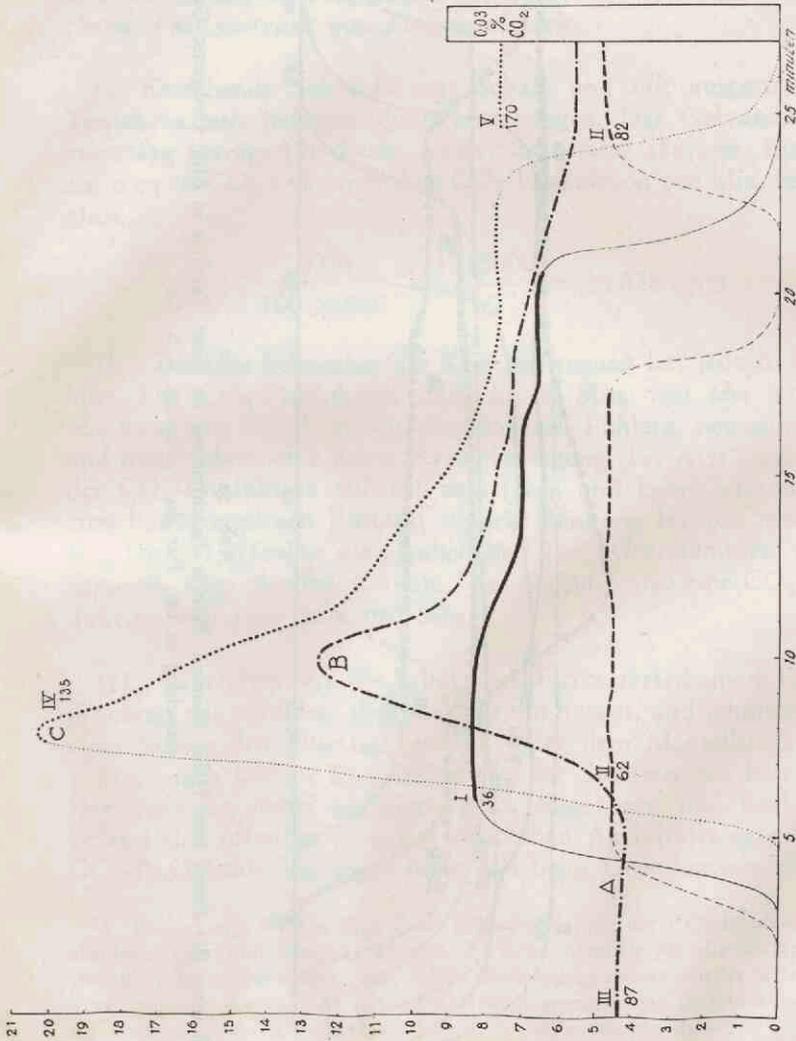


Abb. 21.

Stoffwechselkurven des Fusses von *Helix pomatia*. Nähere Beschreibung im Text. Zeitlinie in Min. Ordinate: Galvanometerausschlag in cm. Für die Notierung s. S. 64.

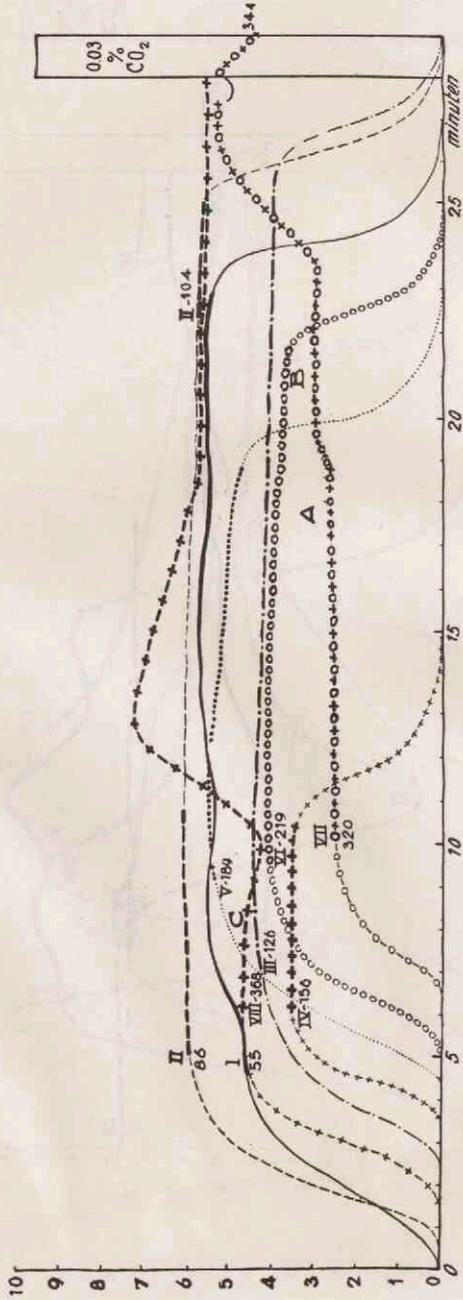


Abb. 22.

Stoffwechselkurven des Fusses von *Helix pomatia*. Nähere Beschreibung im Text. Zeitlinie in Min. Ordinate: Galvanometerauschlag in cm. Für die Notierung s. S. 64.

4. Ergebnisse und Besprechung der Kurven<sup>1)</sup>.

Exp. A, Abb. 19. Kriechende Schnecke (*Helix pomatia*) mit ihrer Schale auf dem Rücken. Diesselbe Schnecke, aber nicht kriechend. Fuss getrennt von Eingeweidesack.

I. Kriechende Schnecke mit Schale und mit ausgestreckten Tentakeln, mit heftigen Fühlerbewegungen. Der Galvanometerausschlag beträgt für diesen Aktivitätszustand 288 mm. Eichung auf 0,03 % CO<sub>2</sub> : 960 mm. Die CO<sub>2</sub>-Produktion pro Min. beträgt also:

$$288 \times \frac{0,03}{100 \times 960} \times \frac{1918000}{60} = 28,828 \text{ cmm}$$

II. Dieselbe Schnecke; die Kriechbewegung hat jedoch aufgehört. Die CO<sub>2</sub>-Produktion sinkt in 10 Min. von 260 mm bis 104 mm. Das Tier liegt mit eingezogenen Fühlern, bewegungslos, und macht dann eine kurze Kriechbewegung (bei A<sub>1</sub>): Steigerung der CO<sub>2</sub>-Produktion auf 136 mm (A<sub>2</sub>), und kehrt jetzt wieder zum bewegungslosen Zustand zurück: Senkung bis 100 mm (bei B<sub>1</sub>). Dies ist offenbar die „Ruhehöhe“. Der „Grundumsatz“ dieser Schnecke liegt also bei 100 mm., das bedeutet also eine CO<sub>2</sub>-Produktion von 10,0 cmm pro Min.

III. Nachdem wir die Schale des Tieres zertrümmert hatten, drückten wir von oben den Fuss aus ihn heraus, und schnitten mit einer Schere den Fuss unmittelbar unter dem Mantelkragen ab. 5 Min. nach diesem Eingriff wurde der Stoffwechsel bestimmt. Der Fuss lag dabei unfixiert, ganz eingezogen und hoch und befand sich offenbar in einem deutlichen Aktivitätszustand. Die CO<sub>2</sub>-Produktion lag sogar höher als beim Grundumsatz des in-

<sup>1)</sup> Bemerkung: Nur in Exp. A ist eine Berechnung der CO<sub>2</sub>-Produktion in absoluter Quantität gemacht worden. Es hatte nämlich für die übrigen Experimente keine Bedeutung, eine solche Berechnung immer wieder aufs Neue durchzuführen. Deshalb ist nur der Galvanometerausschlag in mm angegeben, da dieser doch ein direktes Mass für die CO<sub>2</sub>-Produktion darstellt.

Die absolute Menge CO<sub>2</sub> ist gleich aus dem Galvanometerausschlag abzuleiten, da die Luftstromgeschwindigkeit für alle Experimente dieselbe ist, sie beträgt 1,918 L pro Stunde. Rechts in der graphischen Darstellung findet man immer die Eichung des Apparates, d.h. den Galvanometerausschlag für 0,03 % CO<sub>2</sub>.

takten Tieres, (s. II A<sub>1</sub> und B<sub>1</sub>). Mit regelmässigen Wellen sinkt jetzt die Kohlensäurelinie, bis nach 26 Min. eine konstante Höhe von 34 mm bei C erreicht wird. Das Präparat befindet sich nun in einem vollkommenen Ruhezustand. Der Fuss liegt sehr flach und fast kreisförmig ausgebreitet. Die CO<sub>2</sub>-Produktion beträgt in diesem Zustand 3,403 cmm pro Min.

*Exp. B. Abb. 20. Fuss getrennt von Eingeweesack. Fuss mit Ganglien. Reizkontraktion. (Teilweise) Kontraktur.*

I. Der Fuss mit Kopf ist vom Eingewandesack getrennt und wird unfixiert auf einem Korkplättchen in das Respirationsgefäss geschoben.

Anfänglich liegt das Präparat ruhig, jedoch nach einigen Minuten zeigen sich deutliche Kontraktionen mit Kriechbewegungen. Die Fühler werden dabei weit ausgestreckt.

Diese Kontraktionen äussern sich in der wellenförmigen Stoffwechsellinie, welche sich zwischen 85—105 mm Galvanometerausschlag bewegt.

II. Der Fuss auf übliche Weise weiter präpariert; Ganglien intakt. 5 Minuten nach dieser Präparation, d.i. 42 Minuten nachdem der Fuss zum ersten Mal in das Respirationskammerchen eingeschoben wurde, wird der Stoffwechsel bestimmt. Es tritt eine deutliche Abnahme der Kohlensäurelinie auf, welche auch hier wiederum wellenförmig verläuft und in neun Minuten sinkt von 80 mm bis 60 mm. Danach tritt wiederum eine geringfügige Erhöhung bis 62 mm auf.

III. Diese Abnahme der CO<sub>2</sub>-Produktion geht noch immer weiter, bis zu einer konstanten Höhe von 40—41 mm.

IV. Nach 100 Minuten wurde das Präparat isometrisch intensiv gereizt und 3 Minuten später der Stoffwechsel abgelesen. Wir sehen eine sehr deutliche Zacke, welche bei 95 mm anfängt, und in wenigen Minuten sinkt bis 65 mm. Der weitere Verlauf der Linie ist parallel zur Nulllinie. Das Präparat macht den Eindruck, als befände es sich in einem Kontrakturzustande.

V. Auch hier ist der Fuss wiederum stark gereizt worden; es zeigt sich eine starke Zacke in der Kohlensäurelinie mit wieder

einer schnellen Senkung bis auf eine konstante Höhe von 58 mm. Es ist zu bemerken, dass dieses Niveau um 50 % höher liegt als dasjenige von III.

VI. Jetzt löst sich allmählich der Kontrakturzustand des Fusses. Die anfänglich stark eingezogenen Flanken des Tieres buchten sich langsam aus. Damit senkt sich auch die CO<sub>2</sub>-Produktion. Nach 175 Min. liegt die Kohlensäurelinie bei 50 mm.

*Exp. C. Abb. 21. Fuss mit Ganglien. Reizkontraktion. Fuss ohne Ganglien. Kontraktur.*

I. Fuss mit Ganglien, 36 Min. nach der Präparation. Die Stoffwechselkurve ist vollkommen mit der Kurve des Experimentes B II zu vergleichen. Auch hier tritt wieder die charakteristische Senkung der Kohlensäurelinie auf, welche auch hier wieder wellenförmig verläuft und in nur 12 Min. sinkt von 83 mm bis 66 mm.

II. Nach 62 Min. ist die CO<sub>2</sub>-Produktion noch weiter heruntergegangen, bis 45 mm, und bleibt mit nur geringen Schwankungen auf diesem Ruhenniveau.

III. So ist die CO<sub>2</sub>-Produktion nach 87 Min. noch immer 43 mm. Nach 90 Min. (bei A) wurde der Fuss so intensiv gereizt, dass das distale Ende sich von der Fixation freimachte, der Fuss sich nach oben krümmte, und sich bis zur Hälfte der ursprünglichen Fixationslänge kontrahierte. Für diese enorme Kontraktion war offenbar ein grosses Energiequantum nötig. Dies äusserte sich in der sehr starken Spitze B der Kohlensäurelinie, welche bei 125 mm liegt. Unmittelbar folgte hierauf eine scharfe Senkung, bis nach 114 Min. eine Kohlensäureabgabe von 56 mm erreicht wird. Während dieser Zeit hat das Präparat sich teilweise aus seinem Kontraktionszustand freigemacht und liegt jetzt flach ausgebreitet mit breiten Flanken auf der Korkplatte.

IV. Nach 128 Min. wurde das Präparat aus der Kammer entfernt und die Cerebral- und Pedalganglien wurden exstirpiert. Mit Absicht wurde dabei die Operation sehr roh vorgenommen, so dass der Fuss deutliche Kontraktur aufwies. Danach wurde der Fuss wieder in die Respirationskammer eingeschoben, und die Luft während 5 Minuten durchgesogen und dann auf Stoffwechsel um-

geschaltet. Die eventuell bei der Öffnung der Kammer hineindiffundierte Kohlensäure der Zimmerluft ist dann völlig abgesogen und vermag also keinen störenden Fehler mehr zu geben. Nach 135 Min. wird eine sehr starke Zacke — 203 mm — der Kohlensäurelinie registriert, mit wiederum einer allmählichen Senkung der Linie, um dann asymptotisch auf einem Abstand von 76 mm von der Nulllinie zu verlaufen. Dieser Zustand setzt schon nach 146 Min. ein, also 11 Min. nachdem der höchste Wert beobachtet worden war. Wie gesagt, befindet sich das Präparat in einem Kontrakturzustand und bleibt auf diesem hohen konstanten Niveau, das wir „Kontrakturniveau“ genannt haben, auch noch nach 170 Min. (V).

*Exp. D. Abb. 22. Fuss mit und ohne Ganglien. Reizkontraktion.*

Dieser Versuch wurde beschrieben, weil in einigen Punkten ein abweichender Verlauf der CO<sub>2</sub>-Produktion beobachtet wurde. Wir haben, wie sich unten zeigen wird, es mit einem sehr empfindlichen Präparat zu tun, welches sich spontan während des Versuches kontrahiert.

I. Fuss mit intakten Ganglien. Der Objekt liegt ganz ausgebreitet und ziemlich flach. Erste Bestimmung nach 55 Min. Auch jetzt tritt wieder eine wellenförmige Linie auf, doch merkwürdigerweise ansteigend! Beobachten wir jetzt das Präparat, so sehen wir, dass die Flanken sich um 2 mm eingezogen haben, während der Fuss auch beträchtlich höher liegt. Der Galvanometeraussschlag wechselte in dieser Periode von 47 mm—57 mm.

II. Hier zeigt sich ein deutlicher Aktivitätszustand des Präparates. Erste Beobachtung nach 86 Min.: die CO<sub>2</sub>-Produktion liegt sogar noch höher, und zwar bei 60—61 mm. Dies ist offenbar der Maximalwert, denn nun tritt eine allmähliche Senkung der Linie auf; nach 104 Min. 57 mm.

III. Weitere Senkung von 45 mm nach 126 Min. bis 40 mm nach 142 Min.

IV. Ebenso weitere Senkung der Linie bis 37 mm nach 156 Min.

V. Nach 170 Min. werden die Ganglien entfernt und nach 189 Min. wurde aufs Neue der Stoffwechsel bestimmt. Auch hier

tritt wiederum eine erhebliche Erhöhung auf: 54 mm mit Senkung in nur 8 Min. bis 48 mm. Jetzt verläuft aber die weitere Senkung viel träger:

VI. nach 219 Min. 43 mm.

VII. nach 320 Min. 26 mm.

Bei A wird das Präparat nur wenig den Flanken entlang mechanisch gereizt. Es folgte eine geringfügige seitliche Kontraktion; diese war auch in der Kohlensäurelinie in einer kleinen Ausbuchtung 26—30 mm zu sehen. Bei B wird jetzt stark gereizt, jedoch nicht stark genug um das Präparat in Kontraktur zu bringen. Die CO<sub>2</sub>-Produktion steigt in 3 Min. bis auf 53 mm und senkt sich dann wieder allmählich. Nach 344 Min. ist ein Wert von 45 mm erreicht.

VIII. Nun wird das distale Ende des Fusses freigemacht. Demzufolge kontrahierte sich das Präparat von 5,7 cm bis auf 4,2 cm. Danach wurde wieder auf Stoffwechsel umgeschaltet. Wir sehen wieder eine Erhöhung und allmähliche Senkung der Stoffwechselkurve. Bei C wird der Fuss intensiv einige Male gereizt: Steigerung der Linie in wenigen Minuten bis 73 mm und danach allmählich Senkung bis auf ein konstantes Kontrakturniveau von 56 mm.

##### 5. Zusammenfassung und Folgerungen.

1. Die Kohlensäureproduktion der kriechenden Schnecke ist ungefähr dreimal so gross, wie die des Tieres im Ruhezustand.

2. Nach jedem operativen Eingriff ist der Stoffwechsel erheblich erhöht, sinkt dann anfänglich ziemlich schnell und nähert sich danach asymptotisch einem konstanten Endwert. *Diese Endwert gibt also einen Eindruck vom Grundumsatz des Präparates.* Jedoch können die energetischen Verhältnissen auch ein ganz anderes Bild der postoperativen Kohlensäurelinie ergeben. So kann z.B. das Stoffwechsellniveau nach der Operation noch immer steigen, um dann erst ergelmässig abzunehmen. Wir haben es in diesem Fall mit einem überempfindlichen Präparat zu tun. (s. Exp. D).

Die Analyseziffern bestätigen den Eindruck, dass die *postoperative vermehrte Kohlensäureproduktion ihre Ursache in*

einer Reizung und daher in erhöhtem Aktivitätszustand des Objektes findet. Die hierauf folgende Abnahme der  $\text{CO}_2$ -Abgabe muss als eine allmähliche Rückkehr zum Ruhezustand aufgefasst werden und ist nicht als ein Absterben des Gewebes anzusehen.

3. Eine Reizkontraktion, gleichgültig ob sie isotonisch oder isometrisch ist, führt zu einer starken Erhöhung der Kohlensäureabgabe; auch hier tritt, obgleich weniger deutlich, eine von der Reizintensität abhängige Nachwirkung auf.

4. Bei sehr heftiger mechanischer Reizung des Schneckenfusses kommt es zur Erscheinung der *Kontraktur*. Die Kohlensäurelinie zeigt erst eine deutliche spitze Zacke, um danach ziemlich schnell auf ein konstantes Niveau herabzusinken. Dieses „*Kontraktur*“-niveau liegt immer beträchtlich höher als das „*Ruhe*“-niveau, obwohl die Oberfläche des Fusses kleiner geworden ist, und somit auch eine verminderte Kohlensäureproduktion erwartet werden könnte. Folgerung: *Bei Kontraktur tritt ein anhaltender Aktivitätszustand des Nervenmuskelpräparates auf.* (Als Beispiel dienen Exp. D VII und D VIII, bei welchen das Ruhenniveau des Fusses bei 26 mm, das Kontrakturniveau bei 56 mm liegt). Das Andauern eines solchen Tonuszustandes berechtigt also zu der Annahme, dass hierbei kontinuierlich Impulse nach den Muskelfasern geleitet werden, m.a.W. *die Kontraktur ist als eine besondere Form eines Tetanotonus aufzufassen.* Diesem Zustand ist eine äusserst heftige und intensive Kontraktion mit einer grossen, kurzdauernden Kohlensäurevermehrung vorausgegangen. Hieraus könnte man schliessen, dass der Kontrakturzustand längst nicht das maximale Energievermögen des Muskels verlangt, woraus wieder abzuleiten wäre, dass entweder längst nicht alle Muskelelemente Arbeit liefern, also gespannt sind, oder aber nicht die ganze Arbeit liefern, zu der sie eigentlich imstande wären.

5. Ein Fuss, im Besitz von Pedal- und Cerebralganglien, lässt sich weniger leicht in einen bleibenden Kontrakturzustand bringen als ein Fuss, dessen Ganglien extirpiert sind. Dies gilt vor allem für Sommertiere, mit denen die vorliegenden Versuche angestellt wurden.

6. Nach intensiver Reizung kann aus dem Verlauf der Stoffwechsellinie auf das Ausmass der Kontraktur geschlossen werden.

## FÜNFTER TEIL.

*Zusammenfassung aller Ergebnisse.*

1. Der Zentraltonus des Helixfusses muss als ein Sperrtonus aufgefasst werden. (Kein gesteigerter Stoffumsatz).

2. Kontraktur ist eine Form von Tetanotonus (gesteigerter Stoffwechsel).

3. Die von JORDAN an *Metridium dianthus* gefundenen Erscheinungen: „Schneepflugeffekt“ und „Paradoxon der Decreszente“ sind nicht nur am Fuss von *Helix pomatia*, sondern auch an nicht-biologischem Material, nämlich an plastiziertem Kautschuk festgestellt worden.

4. Der Widerstand und das Nachgeben bei Belastung des Fusses von *Helix pomatia* ohne Ganglien ist weder Tetanus, noch eine langsame Decreszente einer tonischen Kontraktion, sondern beruht auf statischen Eigenschaften visco-elastischer Art.

5. Ein solcher Fuss behält nach vollkommener Entlastung seine Länge nicht bei, sondern verkürzt sich. Diese Wiederverkürzung (Recovery) ist keineswegs tonischer, sondern vielmehr auch hier rein statischer gebremst-elastischer Natur.

6. Die Recovery des Helixfusses ohne Ganglien ist, wie bei plastiziertem Kautschuk, temperaturabhängig, und zwar scheint sie umgekehrt proportional der Temperaturerhöhung zu sein. Bei 30° C. hat JORDAN schon überhaupt keine Recovery mehr gefunden. Bei normaler Kriechtemperatur (20° C.) zeigt sich noch eine, wenn auch unvollständige Recovery; diese geht langsam vor sich, und dürfte somit für die Tonuswiederherstellung des Tieres keine biologische Bedeutung haben, wohl aber für die Umschließung der Leibeshöhle.

Wichtig ist es aber, festzustellen, dass auch unter diesen biologischen Umständen wegen der unvollständigen Recovery ein „Fließen“ der kolloidalen Muskelteilchen stattfinden muss.

7. An dem gedehnten und danach vollkommen entlasteten Fuss lässt sich durch schwache mechanische Reizung eine toni-

sche Kontraktion erzeugen; nach Beendigung dieser Kontraktion und genügender Ruhepause hat sich das ursprüngliche Tonus-„niveau“ wiederhergestellt; dieser Vorgang ist an Wiederholungskurven kontrolliert worden. Ebenso lässt sich an diesen Kurven die Recovery beliebig oft reproduzieren.

Der Mechanismus, der zur genannten Wiederherstellung des Tonusniveaus führt, ist unbekannt; leider lassen sich derartige Versuche nicht an plastiziertem Kautschuk durchführen.

8. Der gedehnte Fuss mit Ganglien zeigt nach Entlastung eine unregelmässige und nichtreproduzierbare Recovery. Dieser Vorgang ist somit ein physiologischer Prozess dynamischer Natur.

#### LITERATURVERZEICHNIS.

1. ARISZ, L., Sol-gel toestand van gelatineoplossingen. Diss. Utrecht, 1914.
2. BETHE, A., Die Dauerverkürzung der Muskeln. Pflügers Arch. 141, 291, 1911.
3. BINGHAM, E. C., J. Franklin Inst., 197, 99, 1924.
4. BURGERS, J. M., First report on viscosity and plasticity. Verh. Akad. Wetensch. Amsterdam, natuurk. Afd. I, 15, Nr 3, 1935.
5. COHNHEIM, O., Ueber den Gaswechsel von Tieren mit glatter und quergestreifter Muskulatur. Z. physiol. Chem. 76, 298, 1912.
6. COHNHEIM, O. u. J. v. UEXKÜLL, Die Dauerkontraktion der glatten Muskeln. Z. physiol. Chem. 76, 314, 1912.
7. EVANS, C., The oxygen usage of the plain muscle and its relation to tonus. J. Physiol. 58, 22, 1923—1924.
8. FREUNDLICH, H. u. A. JONES, J. physic. Chem. 40, 1217, 1936.
9. HERTER, K., Untersuchungen über den Muskeltonus des Schneckenfusses. Z. vergl. Physiol. 13, 709, 1931.
10. HERTER, K., Galvanometrische Untersuchungen am Schneckenfuss. Z. vergl. Physiol. 14, 261, 1931.
11. HOCK, L., Artikel in *Karl Memmlers Handb. d. Kautschuk Wiss.* Leipzig, S. Hirzel, 1930.
12. HOEKSTRA, J., Balance plastometer, a simple instrument for measuring plasticity and recovery of soft materials. Kautschuk 9, 150, 1933.
13. JORDAN, H. J., Ueber die Physiologie der Muskulatur und des Zentralen Nervensystems bei hohlorganartigen Wirbellosen, besonders bei Schnecken. Erg. Physiol. 16, 87, 1918.
14. JORDAN, H. J., Der Tonus glatter Muskeln bei wirbellosen (hohlorganartigen) Tieren. Arch. Néerl. Physiol. 7, 314, 1922.
15. JORDAN, H. J., Der Tonus glatter Muskeln als Funktion der Muskelfluidität. Tonus, tonische Kontraktion, Tonus im Verhältnis zum Tetanus. Proc. Akad. Wetensch. Amsterdam, 33, 788, 1930.
16. JORDAN, H. J., Die Funktion der glatten Muskeln bei Schnecken, ver-

- glichen mit den Funktionen des Protoplasmas bei Sarkodinen. Tijdschr. Nederl. Dierk. Vereeniging III, 2, 128, 1931.
17. JORDAN, H. J., Die Muskulatur der Aktinie *Metridium dianthus*, ihr Tonus und ihre Kontraktion. Arch. Néerl. Zool. 1, 1, 1934.
  18. JORDAN, H. J., Der Tonus glatter Muskeln als kolloid-chemische Eigenschaft des Muskelgewebes. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 175, 1934.
  19. JORDAN, H. J., Viscosity effects in the living protoplasm and in muscles. First report on viscosity and plasticity. Verh. Akad. Wetensch. Amsterdam I, 15, 214, 1935.
  20. JORDAN, H. J., Die Eigenschaften glatter Tonusmuskeln, verglichen mit den Eigenschaften von unvulkanisiertem, plastiziertem Kautschuk. Proc. Akad. Wetensch. Amsterdam, 39, 706, 1936.
  21. JORDAN, H. J., Untersuchungen über Reaktionsverzögerung im Schneckenmuskel und ihre Bedeutung für die Wechselwirkung zwischen Kontraktion und viskösem Tonus. Proc. Akad. Wetensch. Amsterdam 39, 1040, 1936.
  22. JORDAN, H. J., Die Physiologie des Tonus der Hohlmuskeln, vornehmlich der Bewegungsmuskulatur „hohlorganartiger“ wirbelloser Tiere. Erg. Physiol. 40, 437, 1938.
  23. JORDAN, H. J. u. P. J. v. D. FEEN, Methoden und Technik der Nerven- und Muskelphysiologie bei wirbellosten Tieren. Abderhaldens Hdb. biol. Arb.-Meth. IX, 4, 295, u. 357.
  24. JORDAN, H. J. u. J. D. F. HARDENBERG, Die dynamischen Erscheinungen des Tonus bei den Muskeln hohlorganartiger Tiere. Z. vergl. Physiol. IV, 4, 545, 1926.
  25. JORDAN, H. J. u. G. CHR. HIRSCH, Uebungen aus der vergleichenden Physiologie, S. 237, Berlin, Julius Springer 1927.
  26. KROGH, A. Bioch. Z. 62, 266, 1914.
  27. NOYONS, A. K. M., Eine Methode zur kontinuierlichen Registrierung des Stoffwechsels von Mensch und Tier, Acta brevia neerl. Physiol. 5, 23, 1935.
  28. NOYONS, A. K. M., Eine Methode zur fortwährenden Registrierung des Mikrostoffwechsels. Acta brevia neerl. 5, 174, 1935.
  29. NOYONS, A. K. M., Methode d'enregistrement continu de la teneur en CO<sub>2</sub> et en O<sub>2</sub> des gaz respiratoires au moyen du diaféromètre thermique, servant à l'étude du métabolisme des tissus des animaux et de l'homme. Ann. Physiol. 13, 909, 1937.
  30. NOYONS, A. K. M. u. J. v. UEXKÜLL, Die Härte der Muskeln. Z. Biol. 56, 139, 1911.
  31. OSTERHOUT, W., A method of studying respiration. J. gen. Physiol. 1, 17, 1918.
  32. PARKER, G. H., The calibration of the OSTERHOUT respiratory apparatus for quantities of carbon dioxide. J. gen. Physiol. 4, 689, 1922.
  33. PARKER, G. H., The excretion of carbon dioxide by relaxed and contracted sea anemones. J. gen. Physiol. 5, 45, 1923.
  34. PARNAS, J. Energetik glatter Muskeln. Pflügers Arch. 134, 441, 1910.
  35. POSTMA, N., Recherches sur l'allongement du pied de l'escargot. Proc. Akad. Wetensch. Amsterdam, 36, 360, 1933.
  36. POSTMA, N., Interaction between viscous and tetanic function in the foot of the snail. Proc. Akad. Wetensch. Amsterdam 37, No. 6, 1934.

37. POSTMA, N., Onderzoekingen betreffende het herstel van de tonus bij de slakkevoet (*Helix pomatia*) door prikkeling en betreffende de invloed van het centrale zenuwstelsel daarop. Diss. Utrecht, 1935.
38. POSTMA, N., Tonus phenomena in the foot of the snail (*Helix pomatia*). Proc. Akad. Wetensch. Amsterdam 38, 1036, 1935.
39. POSTMA, N., Shape and slope of rest curves of the stretched foot of the snail (*Helix pomatia*) in relation to its water content. Proc. Akad. Wetensch. Amsterdam 39, 891, 1936.
40. RIESSER, O., Artikel in BETHES Hdb. d. norm. u. path. Physiol. 8, I, 192, 1925.
41. RIESSER, O., Vergleichende Muskelphysiologie. Erg. Physiol. 38, 133, 1936.
42. ROSSEM, A. VAN, Plastische en elastische verschijnselen bij rubber. Ingenieur (Haag) 1934.
43. ROSSEM, A. VAN and H. VAN DER MEYDEN, Plasticity and Elasticity of Rubber. India-Rubber J. 76, 360, 1928.
44. SWINDEREN, J. W. DE MAREES VAN, De regeling van de tonus in de spieren van *Helix pomatia* L. Diss. Utrecht, 1927.
45. WINKLER, H. Abderhaldens Hdb. biol. Arb. Meth. IV, 10, 93, 1926

## STELLINGEN.

### I.

Tegen de methode NEUBAUER ter bepaling van de hoeveelheid plantenvoedende stoffen in den grond, zijn bedenkingen zoowel van plantenphysiologischen als van bodemkundigen aard aan te voeren.

NEUBAUER u. SCHNEIDER, Pflz. Ern. u. Düng. A, II, 5, 229, 1923.

### II.

De opvatting, dat de „phosphatidehuid” aan het protoplasmaoppervlak of aan meer inwendig gelegen scheidingsmembranen van een wortelcel vergelijkbaar is met een auto-complex-coacervaat van phosphatiden met natrium- en calciumionen en met de natuurlijke begeleiders der phosphatiden als sensibilisatoren, is een bruikbare hypothese ter verklaring van de voedselopname van de plant.

### III.

Modificatie moet waarschijnlijk worden opgevat als een bijzondere vorm van gen-mutatie.

### IV.

Voor een rationeele selectie is cytologisch onderzoek naar de gedragingen van het genencomplex ten zeerste gewenscht.

### V.

Bij de beoordeeling van de betrouwbaarheid van proefveld-resultaten, is toepassing van waarschijnlijkheidsrekening op de opbrengstcijfers der vakken in verband met het geringe aantal parallellen, niet juist te achten.

## VI.

De vasoconstrictorische werking van serumvrije, in RINGER-LOCKE-oplossing gesuspendeerde erythrocyten op de coronairvaten van het geïsoleerde zoogdierhart, kan worden beschouwd als een reactie van den endotheelwand op een mechanischen prikkel.

J. A. MAAS en A. K. M. NOYONS, Acta neerld. Physiol. VII, 166, 1937.

## VII.

Bij klinische aanwending van een Arabische gominfusie dient men rekening te houden met de mogelijkheid, dat de calciumspiegel in het bloed beneden een critische waarde zal kunnen dalen.

J. A. MAAS, Acta neerld. Physiol. VIII, 93, 1938.

## VIII.

De huidige meening, dat een actieve longventilatie bij *Helix pomatia* L. ontbreekt, is onjuist.

## IX.

De contractuurtoestand van den voet van *Helix pomatia* L. is een tetanotonus; de centraaltonus moet daarentegen als grendeltonus worden opgevat.

## X.

De „paradox van de decrescente” door JORDAN voor het eerst bij *Metridium dianthus* gevonden, is niet aan de levende stof gebonden.

H. J. JORDAN, Arch. neerld. Zoöl. I, 1, 1934.

## XI.

GREIL heeft niet bewezen, dat het foramen Panizzae van den krokodil een anatomische vorming is, die veroorzaakt, dat gedurende het duiken van het dier, de bloedstroom zoodanig geregeld is, dat de darmtractus slechts gereduceerd bloed krijgt toegevoerd.

A. GREIL, Morph. Jahrb. 31, 123, 1903.

## XII.

Alvorens tot de constructie van het stratosfeer-vliegtuig over te gaan, verdient het aanbeveling oriënteerende proeven met het door JONGBLOED voorgestelde semi-hoogte-vliegtuig te nemen, waarbij in de zuurstofbehoefte van de bemanning en passagiers door compressie van de lucht in de cabine wordt voorzien.

---













Ut  
19