Werk

Titel: Die Kräfte der Bewegung in der lebenden Substanz

Autor: Bernstein, Julius

Ort: Braunschweig

Jahr: 1901

PURL: https://resolver.sub.uni-goettingen.de/purl?385489110_0016|LOG_0481

Kontakt/Contact

Digizeitschriften e.V.
SUB Göttingen
Platz der Göttinger Sieben 1
37073 Göttingen

info@digizeitschriften.de

Naturwissenschaftliche Rundschau.

Wöchentliche Berichte
über die
Fortschritte auf dem Gesammtgebiete der Naturwissenschaften.

XVI. Jahrg. 22. August 1901. Nr. 34.

Die Kräfte der Bewegung in der lebenden Substanz.

Von Professor **Julius Bernstein** (Halle a. S.).

(Fortsetzung.)

Eine andere Frage blieb aber bisher noch zu lösen übrig, nämlich die Frage, durch welche Mechanik in dem Muskel die Umsetzung der chemischen Energie in die mechanischen Leistungen desselben, also in die kinetische Energie bewegter Massen, in Erzeugung mechanischer Arbeit oder bei gehemmter Bewegung in die potentielle Energie der Muskelspannung hervorgebracht wird. Bei unseren künstlichen Maschinen, z. B. der Dampfmaschine, ist dieser Vorgang der Umwandlungen der Energie klar und durchsichtig. Die chemische Energie des verbrennenden Kohlenstoffs verwandelt sich in Wärme und diese, dem Wasser und Dampfe mitgetheilt, verwandelt sich vermöge der elastischen Energie des Dampfes in mechanische Arbeit. Mafsgebend ist für die Theorie dieses Vorganges der von Clausius aufgestellte zweite Hauptsatz der mechanischen Wärmetheorie, welcher aussagt, dafs Wärme nur dann mechanische Arbeit erzeugen kann, wenn sie aus einem wärmeren in einen kälteren Körper übergeht. Eine solche Maschine, welche nach diesem Princip Arbeit leistet, nennt man eine thermodynamische Maschine.

Es ist einleuchtend, dafs in der Muskelfaser die Mechanik der Energieverwandlung eine ganz andere sein mufs als in irgend einer unserer thermodynamischen Maschinen. In allen diesen Maschinen, der Dampfmaschine oder dem Explosionsgasmotor, findet eine Umsetzung der chemischen Energie in Wärme und der Wärme in Volumsenergie der Gase (Dämpfe) statt, welche eine Ausdehnung oder Spannung derselben zur Folge hat. Der Muskel zeichnet sich aber gerade dadurch aus, dafs er bei seiner Contraction sein Volumen nicht ändert. Dies ist eine schon von dem Physiker Ermann gefundene und in neuerer Zeit von R. Ewald sicher festgestellte Thatsache. Die Muskelenergie kann also unmöglich die Form der Volumsenergie annehmen. Vielmehr erscheint diese Energie als eine Formenergie, durch welche der arbeitende Körper bei gleichbleibendem Volumen nur seine Gestalt ändert. Eduard Weber (1846) dachte sich, dafs die in dem Muskel hervorgerufene Kraft eine elastische sei, wodurch sich die Faser plötzlich in einen Körper von geringerer Länge verwandle. An dieser Vorstellung hat man auch bis in die neuere Zeit vielfach festgehalten oder hat sich die wirkende Kraft wenigstens unter dem Bilde einer elastischen gedacht, wodurch man mancherlei zu erklären imstande war. Indessen geben uns die bisherigen physikalischen Untersuchungen über Elasticität der Körper keine sicheren Grundlagen zur Entwickelung einer Elasticitätstheorie der Contraction. Dagegen gewährt nunmehr die Hypothese, dafs die in dem Muskel wirksame Formenergie aus der Kraft der Oberflächenspannung der in ihm enthaltenen verschiedenartigen Substanzen stamme, grofse Aussicht auf Erfolg und besitzt, wie sich zeigen wird, einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit.

Ueberlegen wir nun, durch welche Mechanik die Bedingung erfüllt werden kann, dafs in der Muskelfaser Oberflächenenergie zur Erscheinung kommt. Wir gehen dabei von dem schon oben begründeten Satze aus, dafs lebendes Protoplasma, wenn es durch Reizung in den Zustand der Erregung versetzt wird, infolge der chemischen Veränderung gegen das umgebende Medium eine stärkere Oberflächenspannung annimmt. Es ist daher sehr wahrscheinlich, dafs die embryonalen protoplasmatischen Zellen, aus denen Muskelfasern hervorgehen, diese Eigenschaft, welche wir den amöboiden Zellen zuschreiben, auch besitzen und behalten. Denken wir uns eine solche Zelle durch Längenwachsthum in die Form einer Faser gebracht, so ist klar, dafs sie sich in der Längsrichtung zusammenziehen wird, sobald durch Reizung ihre Oberflächenspannung gegen die umgebende Gewebsflüssigkeit wächst, indem sie sich der Kugelgestalt zu nähern sucht, wie ein in einer Flüssigkeit schwebender Oeltropfen. Würde sich auf diese Weise durch Aneinanderlagerung vieler solcher Zellen schon ein dem Muskel ähnliches Organ zusammensetzen, so sehen wir doch, dafs in den Muskelfasern noch bestimmte Elemente, die oben genannten Fibrillen, enthalten sind, in welche wir den Sitz der Energie zu verlegen haben. Diese Thatsache und die genauere Berechnung führt zu dem Ergebnifs, dafs die Oberflächenspannung zwischen Oberfläche der Faser und der umgebenden Flüssigkeit nicht ausreichen würde, um die Leistung der Muskeln zu erklären. Es bedarf vielmehr einer bedeutenden Vergröfserung der Oberfläche, um diejenige Energie hervorzubringen,

welche der Muskel thatsächlich entwickelt. Eine solche Oberfläche bietet aber die grofse Zahl der Fibrillen dar, welche in dem Sarkoplasma eingebettet die ganze Faser erfüllen. Dafs die Fibrille das contractile Element der Muskelfaser ist, geht aus der Beobachtung der einfachsten Muskelzellen hervor, z. B. am Stiel der Vorticella und im Körper von Stentor u. s. w. Indem die Natur demnach dasselbe Princip der Bewegung wie bei dem nackten Protoplasma auch in der Muskelzelle zur Anwendung bringt, hat sie zum Behufe gröfserer Energieerzeugung eine starke Vergröfserung der wirksamen Oberfläche in das Innere der lebenden Zelle hineinverlegt. Die weitere Untersuchung wird vermittels der Rechnung nachweisen müssen, ob der thatsächlichen Muskelleistung durch geeignete Annahmen Genüge geschehen kann. Diese Aufgabe hat sich der Verf. weiterhin gestellt.

Berücksichtigt man die schon oben dargestellte Structur der Muskelfasern und geht in der Betrachtung derselben von den einfachsten Formen zu der glatten Muskelfaser und endlich zur quergestreiften Faser über, so sind verschiedene Möglichkeiten denkbar, nach denen die Natur das Problem der Contraction verwirklicht haben kann. Erstens könnte die wirksame Oberfläche schon durch die Oberfläche der Gesammtheit aller Fibrillen gebildet sein, und zweitens wäre es möglich, dafs in den Fibrillen selbst noch wirksame Oberflächen enthalten seien, wenn wir annehmen, dafs diese aus verschiedenartigen Stoffen zusammengesetzt seien. Die zweite Möglichkeit erscheint besonders naheliegend, wenn man den geschichteten und segmentirten Bau der quergestreiften Faser inbetracht zieht. Indessen wird es nützlich sein, vorerst von dem letzteren Falle abzusehen, und zuerst wenigstens bei den einfachsten und den glatten Muskelfasern die Fibrille als eine ganz homogene Masse anzusehen, welche annähernd die Gestalt eines cylindrischen Fadens besitzen möge. In diesem Falle würde einzig und allein die Oberflächenspannung zwischen der Oberfläche der Fibrillen und dem umgebenden Sarkoplasma inbetracht zu ziehen sein. Aber bevor wir diesen Fall eingehender behandeln, werden wir erst angeben müssen, welche Constitution wir den Fibrillen zuertheilen müssen, um in ihrer Gestaltsveränderung Wirkungen einer Oberflächenspannung zu erblicken.

In den bisher angeführten physikalischen Untersuchungen über Bewegungserscheinungen, die durch Oberflächenspannung erzeugt werden, handelte es sich nur um den Contact von Flüssigkeiten, wie Hg, verdünnte Säuren, Oel usw. Auch das contractile Protoplasma der niederen Organismen und verschiedener Zellen können wir seinem wesentlichen Verhalten nach als eine Flüssigkeit betrachten, insofern seine kleinsten Theilchen frei verschieblich sind und daher auch Theilchen der Oberfläche werden können. Es besitzt diese Flüssigkeit allerdings eine grofse Zähigkeit und eine starke innere Reibung, wodurch die Bewegungen sehr verlangsamt werden, etwa wie in einer concentrirten Eiweifslösung, aber nach Ueberwindung der inneren Reibung mufsten sich auch in solchen Flüssigkeiten dieselben Gleichgewichtsfiguren herstellen wie in vollkommenen Flüssigkeiten, in denen man die Reibung vernachlässigen kann. Eine solche Beschaffenheit können wir auch dem Sarkoplasma der Muskelfaser zuschreiben. Anders dagegen die Fibrille. Die Fibrille können wir nicht als einen einfachen Flüssigkeitsfaden ansehen, der etwa aus einer zähen Flüssigkeit bestände. Denn wenn wir in eine zähe Flüssigkeit einen Glasstab eintauchen, z. B. in Honig, und, indem wir ihn herausheben, einen langen Honigfaden ziehen, so bleibt dieser Faden nur kurze Zeit beständig. Sehr schnell folgt die untere Hälfte der Schwere und, nachdem sie abgerissen, zieht sich der obere Theil des Fadens vermöge der Oberflächenspannung, oft unter mehrmaligem Reifsen, zu einem Tropfen am Ende des Glasstabes zusammen. Dasselbe ist auch der Fall, wenn wir einen solchen Faden einer zähen Flüssigkeit, z. B. Schellacklösung in Terpentin, in Wasser hineinsinken lassen. Beständen also die Fibrillen der Faser nur aus einer sehr zähen Flüssigkeit, so könnten sie nicht beständig sein und würden sehr bald in einzelne Tropfen zerfallen. Wir müssen vielmehr annehmen, dafs sie sich in einem Aggregatzustande befinden, welcher gewissermafsen einen Uebergang vom flüssigen zum festen Zustande bildet. Ein solcher Zustand ist z. B. der gallertartige, den wir an gelatinirten Lösungen des Leimes und anderer Körper beobachten. In einem ähnlichen Zustande der Imbibition und Quellung befinden sich viele Gebilde des lebenden Organismus. Da nun auch zwischen Flüssigkeiten und festen Körpern eine Oberflächenspannung nachzuweisen ist, so mufs sie auch zwischen Sarkoplasma und der Substanz der Fibrillen vorhanden sein. Dafs leicht deformirbare, feste Körper, dünne Plättchen von Papier, Goldblatt, Gelatine und andere in Berührung mit Flüssigkeiten und Luft durch die Einwirkung der Oberflächenspannung sich leicht krümmen und Falten bilden, ist durch Untersuchungen von G. Quincke gezeigt worden. Daher ist es sehr wohl denkbar, dafs die dünnen Fibrillen der Einwirkung der Oberflächenspannung nachzugeben vermögen und unter ihrem Einflufs sich zu verkürzen imstande sein werden.

Denken wir uns demnach, dafs durch den Einflufs der Reizung eine chemische Veränderung im Sarkoplasma oder in den Fibrillen oder auch, was dahingestellt bleiben mag, in beiden Bestandtheilen der Faser zu gleicher Zeit eintrete, durch welche die Oberflächenspannung zwischen Sarkoplasma und Fibrillensubstanz sich erhöht, so mufs dadurch das vorher bestehende Gleichgewicht zwischen der Kraft dieser und den herrschenden Kräften der Elasticität und Schwere gestört werden, und die Faser mufs sich verkürzen, bis der Zustand des Gleichgewichts wieder erreicht ist.

IV. Um zu entscheiden, ob eine solche Theorie der

Contraction, nach welcher die aus der chemischen Energie erzeugte Leistung des Muskels durch Oberflächenenergie entsteht, sich bewahrheiten lasse, ist es nothwendig, Berechnungen über die möglichen Werthe der Oberflächenspannung anzustellen, welche erforderlich sein würden, um die Leistungen des Muskels hervorzubringen. Wir kennen schon seit den Untersuchungen von Ed. Weber die Gröfse der absoluten Muskelkraft (von 1 cm² Querschnitt bei natürlicher Länge des Muskels), sowie die Gröfse der mechanischen Arbeit eines Muskels unter verschiedenen Bedingungen. Es wird also zu untersuchen sein, ob wir aus diesen Gröfsen mit Hülfe einer Rechnung zu solchen Werthen der Oberflächenspannung gelangen, wie sie zwischen Substanzen des lebenden Körpers vorkommen können.

Um eine solche Berechnung durchzuführen, müssen wir uns an die Messungen halten, welche an dem quergestreiften Muskel der Wirbelthiere (insbesondere am Froschmuskel) gemacht worden sind. Wir wollen deshalb auch für die quergestreifte Fibrille die vereinfachende Annahme machen, dafs sie aus einer im Mittel gleichförmigen Substanz bestehe, und dafs bei der Contraction daher nur die Oberflächenspannung an ihrer Oberfläche gegen das Sarkoplasma inbetracht käme. In diesem Falle würden demnach die contractilen Elemente der Faser lange dünne Cylinder bilden. Nennen wir den Radius einer cylindrischen Fibrille r und die bei der Contraction herrschende Oberflächenspannung derselben α, so können wir die Kraft, mit welcher sie sich zu verkürzen strebt, nach einer einfachen Rechnung gleich $\alpha . r . \pi$ setzen, und nehmen wir an, dafs in 1 cm² Querschnitt n Fibrillen enthalten sind, so ist die Kraft, mit der ein Muskel von 1 cm² Querschnitt sich zusammenzuziehen strebt, gleich $n . \alpha . r . \pi$. Messen wir nun die Kraft eines Muskels von 1 cm² Querschnitt, während er bei der Contraction gerade seine natürliche Länge annimmt, durch ein Gewicht K, so kommt für das Gleichgewicht der Kräfte in diesem speciellen Falle die Elasticität des Muskels nicht inbetracht und wir haben die Gleichungen:

$$K = n . \alpha_K . r . \pi, \text{ und } \alpha_K = \frac{K}{n . r . \pi} \quad . \quad . \quad . \quad (1)$$

Betrachten wir ferner den Vorgang der Arbeitsleistung eines mit einem Gewichte belasteten Muskels, so drücken wir diese Gröfse durch das Product $p . h$ aus, wenn p das Gewicht und h die Hubhöhe bedeutet. Nehmen wir an, dafs die Kraft der Verkürzung aus der Oberflächenspannung stammt, so mufs sich zu dieser eine elastische Kraft hinzugesellen, solange der Muskel während der Zusammenziehung länger ist als im unbelasteten, ruhenden Zustande („natürliche Länge"), und es mufs der Verkürzungskraft eine elastische Kraft entgegenwirken, sobald der Muskel kürzer wird als seine „natürliche Länge". Wir wollen unter den verschiedenen Fällen dieser Art nur denjenigen hier herausnehmen, in welchem der mit dem Gewichte K belastete Muskel dasselbe so hoch hebt, dafs er in der Contraction gerade seine „natürliche Länge" annimmt, so ist dieses Gewicht K, abgesehen von etwaiger Ermüdung, eben dasselbe, welches wir bei der oben betrachteten Kraftmessung gefunden haben. Messen wir nun durch das Experiment die Hubhöhe h, so ist die geleistete Arbeit $h . K$ eine Gröfse, welche aus der Zunahme der Oberflächenspannung und der Abnahme der Oberfläche der Fibrillen berechnet werden kann. Bezeichnen wir die natürliche Länge des Muskels mit L, die Länge bei der Belastung mit dem Gewichte K mit L_K, die Oberfläche einer Fibrille bei natürlicher Länge mit U_L und bei der Belastung mit dem Gewichte K mit U_{LK}, nennen wir ferner die Oberflächenspannung der Fibrille in der Ruhe α_r und im Maximum der Contraction α_K und endlich n die Zahl der Fibrillen in der Querschnittseinheit, so erhalten wir unter vereinfachenden Annahmen der Rechnung nach dem oben behandelten physikalischen Princip über die Arbeit der Oberflächenspannung die Formel:

$$\alpha_r + \alpha_K = \frac{K(L_p - L)}{n(U_{LK} - U_L)} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (2)$$

Da nun die Oberflächenspannung α_K bei der Kraftmessung dieselbe sein mufs wie die Spannung α_K bei der Arbeitsmessung und da es sehr wahrscheinlich ist, dafs die Oberflächenspannung α_r in der Ruhe des Muskels verhältnifsmäfsig sehr klein ist gegenüber der bei einer starken Zusammenziehung, so wäre zu erwarten, dafs die Werthe für beide Gröfsen α_K und $\alpha_p + \alpha_K$ aus den Gleichungen (1) und (2) nahezu übereinstimmen müfsten, wenn die Oberflächenspannungstheorie richtig ist. Diese Uebereinstimmung hat sich nun aus mehreren Versuchen und Berechnungen in der That ergeben.

Was die absoluten Werthe für α_K anbetrifft, welche man aus Gleichung (1) erhält, nachdem man die Zahl für n und die Gröfse des Fibrillenradius r durch Messung bestimmt hat, so befriedigen allerdings diese Werthe nicht, wenn man sich nur darauf beschränkt, die Oberfläche der mikroskopisch wahrnehmbaren Fibrillen als die allein wirksamen anzusehen. Für Hg-Wasser ist $\alpha = 0{,}421$ g pro Centimeter, für Olivenöl-Wasser ist $\alpha = 0{,}021$. Bei einem Fibrillenradius r von $9{,}579 . 10^{-5}$ cm und bei einer maximalen Zahl von $n = 31460000$ in 1 cm² Querschnitt würde man bei einer Kraft $K = 3000$ g für den Froschmuskel für α_K den Werth 0,304 g pro Centimeter erhalten. Dieser Werth ist viel zu grofs, als dafs wir ihn für Substanzen des thierischen Körpers als annehmbar ansehen könnten. Es ist aber sehr wahrscheinlich, dafs die mikroskopisch darstellbaren Fibrillen in noch feinere Elemente gespalten werden können, wofür auch manche histologische Beobachtungen sprechen. Nimmt man an, dafs der Radius einer Fibrilleneinheit etwa nur 10^{-6} cm, die Zahl n daher 2617000000 betrüge, so erhielte man für α_K den Werth 0,036 g pro Centimeter. Aus der Gleichung (2) würden wir aber unter denselben Voraussetzungen für die Summe $\alpha_K + \alpha_r$ den Werth