

DIE VERKÜRZUNGSGESCHWINDIGKEIT UND DER NUTZEFFEKT DER ATP-SPALTUNG WÄHREND DER KONTRAKTION DES FASERMODELLS*

I. MITTEILUNG

von

G. ULBRECHT UND M. ULBRECHT

Physiologisches Institut der Universität Tübingen (Deutschland)

Es hat sich gezeigt, dass Actomyosinsysteme erschlaft sind, wenn sie mit Adenosintriphosphat (ATP) verbunden sind, und dass sie sich kontrahieren, sobald sie das gebundene ATP spalten¹⁻⁵. Dies gilt in gleicher Weise für Aktomyosin aus Skelettmuskeln und aus glatten Muskeln⁵. Also ist die Energie der ATP-Spaltung die Energiequelle der Kontraktionsphase des Arbeitszyklus.

I

Infolgedessen fragen wir, wie gross der Nutzeffekt bei der Verwertung der ATP-Spaltungsenergie ist? Wird dieser Nutzeffekt ausserdem bei verschiedenen Temperaturen gemessen, so gestattet seine Kenntnis die Entscheidung folgender Streitfrage: Die Leistung der Aktomyosinsysteme ist temperaturabhängig; denn diese Systeme entwickeln bei niedriger Temperatur weniger Spannung als bei höherer Temperatur¹⁻¹². Das gleiche gilt für die Verkürzungsgeschwindigkeit. Die Temperaturabhängigkeit der Spannung ist nun einerseits von SZENT GYÖRGYI und seinem Arbeitskreis^{7, 9, 11, 13, 14} als Ausdruck eines reversiblen thermodynamischen Gleichgewichts angesehen worden, während andere Autoren^{15, 16} diese Temperaturabhängigkeit als Ausdruck eines temperaturabhängigen stationären Zustandes der ATP-Spaltung ansehen. Die mechanische Leistung bei tiefer Temperatur sei kleiner, weil die Spaltungsrate des ATP kleiner ist. Und ein Faktor dieser verkleinerten mechanischen Leistung wäre die verkleinerte Spannung. Die zweite Vorstellung wäre quantitativ bewiesen, wenn die mechanische Leistung mit fallender Temperatur in gleichem Masse abnimmt wie die Geschwindigkeit der ATP-Spaltung, d.h. wenn der Nutzeffekt der ATP-Spaltung temperaturunabhängig ist.

II

Die mechanische Leistung ergibt sich aus der Grösse der Spannung und der Geschwindigkeit der Verkürzung. Die richtige Messung beider Grössen setzt voraus, dass die Präparate im ganzen Querschnitt mit ATP durchtränkt sind und ATP spalten. Denn ein ATP-freier Kern nimmt an der Spannung nicht teil und bremst die Verkürzung der aktiven Randschichten, weil er starr ist und bei der Verkürzung gestaucht werden muss.

Die Verkürzungsgeschwindigkeit hängt von der relativen Spannung ab. Die relative Spannung gibt die Spannung (P), unter der die isotonische Verkürzung erfolgt, als Bruchteil der maximalen isometrischen Spannung (P_0), die unter den gleichen Versuchsbedingungen erreicht werden kann.

* Mit Unterstützung des Unitarian Service Committee und des Oberlaender Trust, Philadelphia.

Wenn die isotonische Spannung den Wert der maximalen Spannung erreicht, d.h. wenn $P/P_0 = 1$ wird, wird die isotonische Verkürzungsgeschwindigkeit = 0.

Da die maximale Spannung P_0 von Aktomyosinpräparat zu Aktomyosinpräparat schwankt — je nach dem Grad der Denaturierung — muss P_0 für jede Messung der isotonischen Verkürzungsgeschwindigkeit bestimmt werden. Infolgedessen muss das Aktomyosinpräparat so gewählt werden, dass es sich nicht durch die Entwicklung maximaler Spannung selbst zerreisst.

Aus allen diesen Gründen wird als Präparat ein sehr dünnes, Wasser-Glycerin-extrahiertes Faserpräparat aus dem gelben Adductor von *Anodonta* gewählt. Die Spaltungsrate für ATP ist etwa 5 mal kleiner als die Spaltungsrate des Skelettmuskels: das bedeutet, die Grenzschichtdicke für das Eindringen des ATP ist entsprechend ($1/\sqrt{5}$ mal) grösser⁵. Es können leicht sehr dünne Fasern ($25\ \mu$ – $50\ \mu$) präpariert werden, und diese Fasern zerreißen auch unter maximaler Spannung (bis zu $5\ \text{kg cm}^{-2}$) nicht. Für solche Präparate beträgt die optimale ATP-Konzentration ($[ATP]$) $3 \cdot 10^{-3}\ \text{m}^5$. Für diese $[ATP]$ errechnet sich nach der Formel von MEYERHOF UND SCHULZ¹⁷ ein Grenzdurchmesser von über $60\ \mu$ bei 0°C und von $40\ \mu$ bei 20°C auf Grund der gefundenen Spaltungsrate des ATP. Die Versuche zeigen, dass auch bei 20°C $50\ \mu$ dicke Fasern dieselbe Verkürzungsgeschwindigkeit haben wie $30\ \mu$ dicke Fasern, d.h., dass auch $50\ \mu$ dicke Fasern offenbar bei 20°C noch vollständig mit ATP durchtränkt werden. Die wirkliche Grenzschichtdicke ist also etwas grösser als die berechnete, wahrscheinlich, weil die Diffusionskonstante des ATP in dem vielzelligen Faserpräparat des Anodonta-Muskels etwas grösser ist als in der einheitlichen Faser des Skelettmuskels. Zur Berechnung aber wurde die Diffusionskonstante in der Skelettmuskelfaser verwendet¹⁸.

Infolgedessen ist folgende Versuchsanordnung möglich:

1. In der Ausgangslänge des Versuchs wird isometrisch die Maximalspannung (P_{0A}) gemessen.

2. Diese Maximalspannung wird durch ein elektromagnetisches Release von 3–5% der Faserlänge vernichtet. Wenn die Spannung hiernach wieder bis zu dem Wert gestiegen ist, für den die isotonische Verkürzungsgeschwindigkeit gemessen werden soll, wird

3. die isotonische Verkürzung erlaubt — und zwar von 97%–90% auf 75%–70%. Es wird dabei die Zeit registriert, die für je $250\ \mu$ der Verkürzung benötigt wird (Fig. 1; zur Methodik siehe Anhang). Diese Zeit wird mit fortschreitender Verkürzung immer grösser, d.h. die Geschwindigkeit dl/dt wird kleiner (Fig. 1).

4. Bei der Endlänge von 75–70% wird noch einmal die maximale isometrische Spannung P_{0E} gemessen.

Die aus den Weg-Zeit-Kurven der Verkürzung sich ergebenden Werte für die Verkürzungsgeschwindigkeiten werden dann reproduzierbar, wenn nicht nur die Spannung als relative Spannung, sondern auch die Verkürzungsstrecke als relative Verkürzungs-

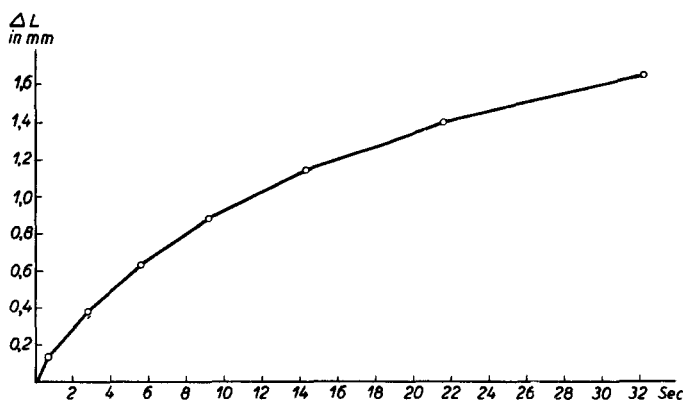


Fig. 1. Die Verkürzungsstrecke als Function der Verkürzungszeit bei 0°C . Zusammensetzung des Bades siehe experimenteller Teil.

strecke gemessen wird. Es wird also nicht angegeben, um wieviel μ sondern um wieviel Prozent ihrer Standardlänge* sich die Faser in der Sekunde verkürzt.

Die Verkürzungsgeschwindigkeit der Faser nimmt mit fortschreitender Verkürzung ab. Ihre relative Spannung nimmt aber zu, weil die isotonische Spannung gleich bleibt, während die maximal erreichbare Spannung P_o mit zunehmender Verkürzung kleiner wird. Soll also für eine bestimmte bei der Verkürzung durchlaufene Länge des Präparates die Momentangeschwindigkeit mit der relativen Spannung verglichen werden, so muss auch für diese Zwischenlänge die relative Spannung, oder mit anderen Worten P_o , bekannt sein. Die Ermittlung der Zwischenwerte von P_o erfolgt durch Interpolation zwischen dem Anfangswert (P_{oA}) und dem Endwert (P_{oE}). Da das isometrische Maximum mit der Verkürzung annähernd geradlinig absinkt, kann diese Interpolation sehr einfach graphisch vorgenommen werden.

Die Verkürzungsgeschwindigkeit ergibt sich aus der unmittelbar registrierten Weg-Zeit-Kurve so, dass für jeden der aufeinanderfolgenden Verkürzungsschritte von 250μ die durchschnittliche Geschwindigkeit berechnet wird. Diese durchschnittliche Geschwindigkeit wird dann als die Geschwindigkeit angesehen, die das Präparat tatsächlich in der Mitte des betreffenden Verkürzungsschrittes hat: z.B. die mittlere Geschwindigkeit bei einer Verkürzung von 91 % auf 89 % der Länge wird als die Geschwindigkeit angesehen, die das Präparat tatsächlich bei der Länge 90 % hat. Für die verwendeten Faserlängen bedeutet ein Verkürzungsintervall von 250μ etwa 2-4 % der Standardlänge.

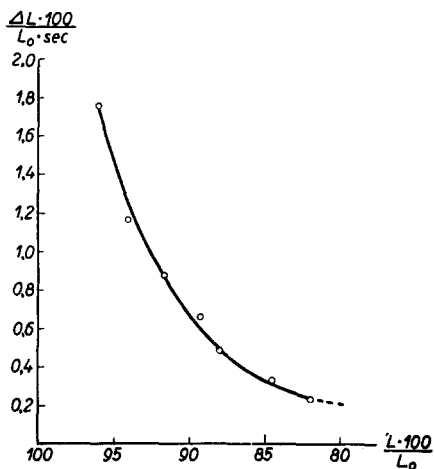


Fig. 2. Isotonische Verkürzungsgeschwindigkeit ($100 \Delta L \cdot L_o^{-1} \cdot \text{sec}^{-1}$) in Abhängigkeit von der relativen Länge ($100 L \cdot L_o^{-1}$) bei 0°C . Sonst wie Fig. 1. (ΔL = Verkürzungsstrecke, L_o = Standardlänge, L = Länge im gegebenen Augenblick des Versuchs.)

Diese Momentangeschwindigkeiten werden aus den geglätteten Geschwindigkeitskurven der einzelnen Präparate (Fig. 2) entnommen.

III

Werden die Momentangeschwindigkeiten von Präparaten verschiedener relativer Spannung, aber gleicher relativer Länge, als Funktion der relativen Spannung aufge-

* Die Standardlänge ist die Länge des durch Narkose erschlafften Muskels in situ.

Die so ermittelten Momentangeschwindigkeiten fügen sich für das einzelne Präparat zu einer recht glatten Kurve der Geschwindigkeit in Abhängigkeit von der relativen Länge zusammen (Fig. 2). Die Geschwindigkeitskurven verschiedener Präparate sind ausserdem — bei gleicher relativer Spannung (P/P_o) untereinander sehr ähnlich. Infolgedessen kann die Abhängigkeit der Geschwindigkeit von der relativen Spannung durch Vergleich der Geschwindigkeiten *mehrerer* Präparate ermittelt werden, deren relative Spannung verschieden hoch gewählt wird. Dies ist wichtig, weil jedes Präparat nur zu einem einzigen einwandfreien Verkürzungsversuch brauchbar ist. Die Geschwindigkeiten der verschieden gespannten Präparate sind aber nur dann vergleichbar (s.u.), wenn sie die gleiche relative Länge besitzen. Wir nennen weiterhin solche vergleichbaren Geschwindigkeiten, die Momentangeschwindigkeiten bei einer relativen Länge von 95 %, 90 %, 85 % usw.

tragen, so zeigt sich, dass die Geschwindigkeit mit zunehmender relativer Last annähernd exponentiell abfällt (Fig. 3a). Es zeigt sich weiter, dass ceteris paribus die Momentangeschwindigkeiten um so kleiner sind, je kleiner die relative Länge ist. Infolgedessen erhält man nicht eine, sondern eine Schar von Exponentialkurven (Fig. 3a). Dass die Versuchspunkte den einzelnen Kurven verhältnismässig eng anliegen, obwohl jeder Versuchspunkt von einem anderen Präparat stammt, ist ein Beweis für die gute Reproduzierbarkeit der angegebenen Geschwindigkeiten (Fig. 3b).

Werden die Kurven der Fig. 3a halblogarithmisch transformiert (Fig. 3b), so zeigt sich, dass die Geschwindigkeit mit der Belastung bis zu einer Spannung P/P_0 von etwa 30%–35% recht genau der Exponentialfunktion

$$\ln v = -k \cdot P/P_0 + B \quad \text{oder} \quad v = B' e^{-kP/P_0}$$

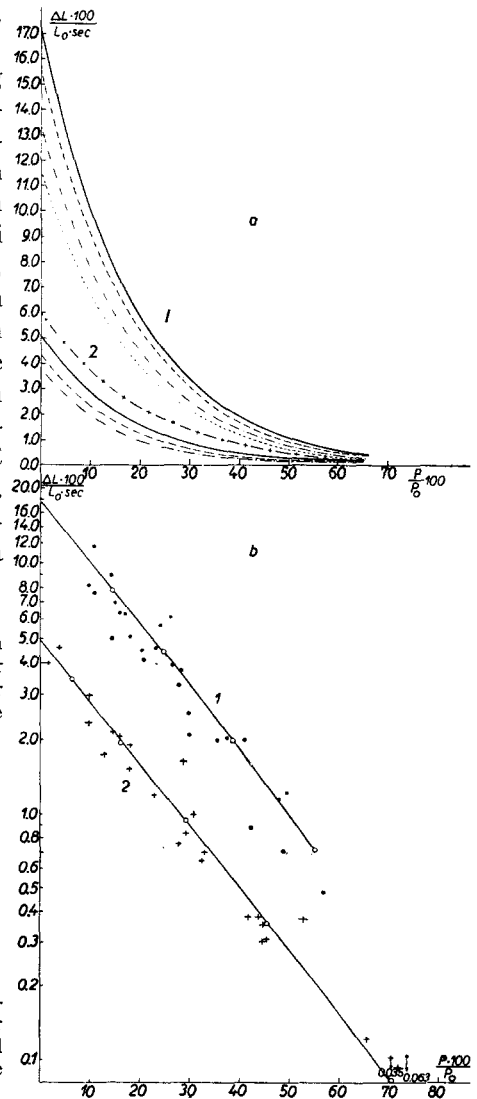
folgt. Wenn die relative Spannung grösser wird, fällt $\ln v$ stärker ab.

Mit Hilfe der logarithmischen Gleichung kann infolgedessen auch die Verkürzungsgeschwindigkeit bei der Spannung $P/P_0 = 0$ extrapoliert werden, die aus technischen Gründen experimentell nicht genau bestimmt werden kann (vgl. methodischer Teil). Sie beträgt bei der Länge von 90% in der Sekunde etwa 18% der Standardlänge bei einer Temperatur von 20° C und etwa 5% bei einer Temperatur von 0° C (vergleiche Fig. 3a, 3b, 4). Werden die Kurven der Fig. 4 auf die relative Länge von 100% extrapoliert, so beträgt die Momentangeschwindigkeit bei 20° C circa 22% und bei 0° C etwa 7% der standardlänge (für $P/P_0 = 0$). Der Vergleichswert für den lebenden Skelettmuskel des Frosches bei 0° C beträgt etwa

Fig. 3. Momentane Verkürzungsgeschwindigkeit ($100 \cdot \Delta L \cdot L_0^{-1} \cdot \text{sec}^{-1}$) in Abhängigkeit von der relativen Spannung ($100 \cdot P \cdot P_0^{-1}$) P = Spannung während der Verkürzung, P_0 maximale isometrische Spannung für die betreffende relative Länge. Fig. 3a: Kurvengruppe 1 bei 20° C, Kurvengruppe 2 bei 0° C

Symbol	Relative Länge bei	
	0° C	20° C
—+—+—	95 %	
— — —	90 %	90 %
— · — · —	85 %	85 %
— · — · —	80 %	80 %
.....		75 %

Die Kurven geben die Mittelwerte der Verkürzungsgeschwindigkeiten. Fig. 3b: Dasselbe mit logarithmischer Ordinate für die relative Länge 90%. Kurve 1 und Versuchspunkte für 20° C, Kurve 2 und Versuchskreuze für 0° C.



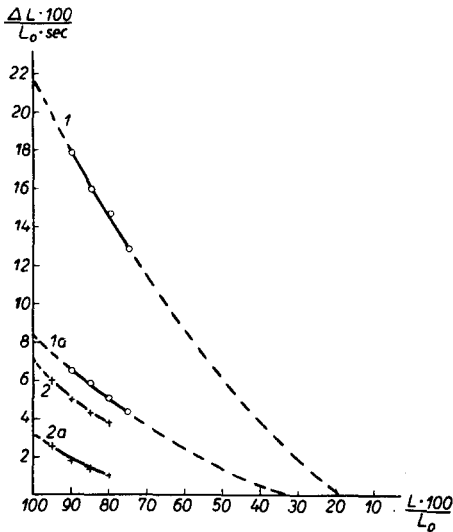


Fig. 4. Verkürzungsgeschwindigkeit in Abhängigkeit von der relativen Länge. Kurve 1 und 1a: bei 20° C, Kurven 2 und 2a: bei 0° C, Kurven 1 und 2: Für $P/P_0 = 0$. Kurven 1a und 2a: Für $P/P_0 = 0.18$.

200% seiner Standardlänge¹⁹. Die Verkürzungsgeschwindigkeit des lebenden Froschmuskels bleibt ausserdem bis zur relativen Länge von etwa 80% konstant²⁰, während die Verkürzungsgeschwindigkeit des Anodonta-Modells mit abnehmender Länge abfällt. Das gleiche gilt auch für das Modell unter Spannung (Fig. 4). Die Abnahme der Verkürzungsgeschwindigkeit mit der Verkürzung kann nicht auf eine Zunahme der relativen Spannung bezogen werden wie in den Versuchen von A. V. HILL am lebenden Muskel²¹. Denn bei dem hier angewendeten Rechenverfahren bleibt P/P_0 über die ganze Verkürzungsstrecke tatsächlich konstant (vgl. Abschnitt II). Die Verkürzungsgeschwindigkeit hängt also nicht nur von der relativen Last, sondern auch von der relativen Länge ab. Dies mag beim lebenden Skelettmuskel des Frosches ähnlich sein, wenn der Verkürzungsbetrag gross wird.

IV

Aus der Verkürzungsgeschwindigkeit und der Spannung ergibt sich die Leistung während der Kontraktion. Sie wird zunächst berechnet, indem angenommen wird, dass die isometrischen Maxima der jeweiligen Längen ($P_{0.95} - P_{0.75}$) einheitlich 1000 g cm⁻² betragen. Ferner wird die Verkürzungsgeschwindigkeit einheitlich in Prozenten einer Standardlänge von 1 cm ausgedrückt. Man erhält so die Leistung eines Würfels von 1 ml Volumen, ausgedrückt in g cm sec⁻¹.

Dann variiert die Leistung mit der Spannung so, dass die maximale Leistung erreicht wird, wenn $P/P_0 = 0.15-0.2$ ist, d.h. in der hier gewählten Darstellung, wenn der Würfel von 1 ml mit 150-200 g belastet wird. Dies gilt für jede relative Länge zwischen 95% und 75% der Standardlänge und ebenso für die Temperaturen 20° C und 0° C. Die so berechneten maximalen Leistungen sind um so höher, je grösser die Verkürzungsgeschwindigkeiten sind. Sie sind infolgedessen bei einer relativen Länge von 95% etwa doppelt so hoch wie bei einer relativen Länge von 80%. Sie sind ferner ceteris paribus bei 20° C etwa 3 mal so hoch wie bei 0° C (vergleiche die Kurvenschar in Fig. 5). Aus den so berechneten Leistungen ergeben sich die tatsächlichen Leistungen durch Multiplikation mit einem Faktor. Dieser ist das Verhältnis der maximalen Spannung, die unter den jeweiligen Versuchsbedingungen tatsächlich beobachtet wird zu der Spannung 1000 g cm⁻², die der Darstellung zunächst willkürlich zu Grunde gelegt ist. Da die tatsächlich beobachtete maximale isometrische Spannung mit abnehmender Länge und mit abnehmender Temperatur kleiner wird, sind die beobachteten Leistungsmaxima noch stärker voneinander verschieden, als die Leistungsmaxima der Fig. 5. Infolgedessen ist das tatsächlich beobachtete Leistungsmaximum bei 20° C — genau wie die ATP-Spaltungsrate — etwa 6-7 mal so gross wie das Leistungsmaximum bei 0° C, falls die Länge des Präparats die Standardlänge ist. Für kleinere Längen wird der

Temperaturkoeffizient der Leistung noch grösser als 2.6 ($=\sqrt{7}$), weil die Leistungsmaxima bei 0° C mit der Verkürzung stärker abfallen als bei 20° C. Die Spannung von 1000 g cm⁻² entspricht ungefähr der isometrischen Maximalspannung bei 0° C (Tabelle I). Bei 20° C sind die Spannungen wesentlich grösser. Da die maximale isometrische Spannung P_0 mit fortschreitender Denaturierung der Präparate abnimmt, erscheint es wünschenswert, die Präparate mit der höchsten maximalen Spannung P_0 gesondert zu mitteln (vergleiche die Säulen 4, 5, 8, 9 der Tab. I). Denn diese Präparate (10% der Gesamtversuchszahl) dürften die Spannung des undenaturierten Aktomyosins am besten repräsentieren. Die Einzelangaben finden sich in Tab. I.

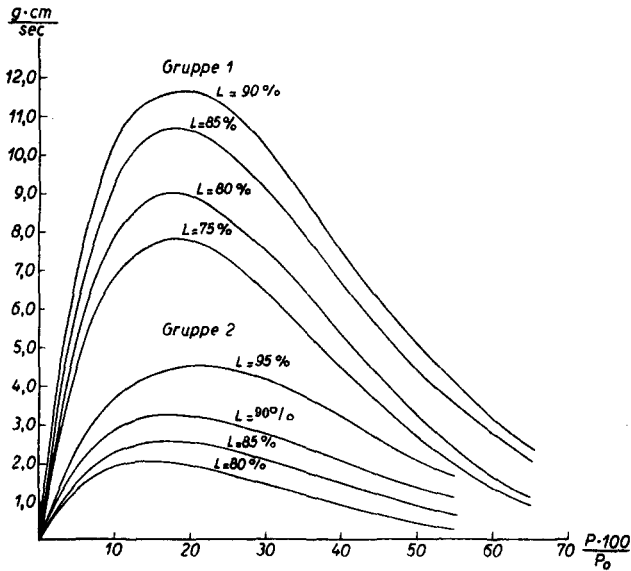


Fig. 5. Mechanische Leistung als Funktion der Belastung. Kurvengruppe 1: für 20° C, Kurvengruppe 2: für 0° C. Die relativen Längen finden sich neben den einzelnen Kurven. Die Leistung bezieht sich auf ein Präparatvolumen von 1 ml und auf eine — willkürlich angenommene — Maximalspannung (P_0) von 1000 g/cm⁻².

TABELLE I

BEOBACHTETE MAXIMALSPANNUNGEN UND MULTIPLIKATIONSFAKTOREN
FÜR DIE LEISTUNGSKURVEN D. FIG. 5

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Relative Faserlänge $\frac{L \cdot 100}{L_0}$	0° Celsius				20° Celsius			
	Durchschnittswert aus 33 Versuchen		Durchschnittswert der besten 3 Versuche (= 10% d. Gesamtzahl)		Durchschnittswert aus 45 Versuchen		Durchschnittswert der besten 4 Versuche (= 10% d. Gesamtzahl)	
	g/cm ²	Faktor	g/cm ²	Faktor	g/cm ²	Faktor	g/cm ²	Faktor
100	1000	1.0	1600	1.6	2300	2.3	4000	4.0
95	880	0.88	1400	1.4	2180	2.18	3780	3.78
90	760	0.76	1220	1.22	2040	2.04	3580	3.58
85	660	0.66	1050	1.05	1900	1.9	3300	3.3
80	560	0.56	900	0.9	1760	1.76	3060	3.09
75	480	0.48	760	0.76	1630	1.63	2820	2.82
70	390	0.39	630	0.63	1500	1.5	2600	2.6

V

Aus der mechanischen Leistung und der Energie der ATP-Spaltung ergibt sich der Nutzeffekt. Die Spaltungsenergie wird aus der Spaltungsrate und der Wärmetönung der Spaltung berechnet. Als Wärmetönung der Spaltung ist der Wert von 12000 cal/Mol-Phosphat eingesetzt^{22, 23}, als Spaltungsrate bei 20° C der Wert von $0.19 \cdot 10^{-6}$ Mol/ml des Präparates, bei 0° C $0.028 \cdot 10^{-6}$ Mol/ml des Präparates.

Die Spaltungsraten sind bestimmt an Suspensionen von Modellfasern. Die gefundenen Werte geben den richtigen Nutzeffekt nur dann, wenn die Spaltungsrate durch den Verkürzungsvorgang selbst nicht erhöht wird. Dass sie doch erhöht wird, scheint möglich, weil die Energieproduktion des lebenden tetanisierten Muskels unter den Bedingungen maximaler Arbeit 4–5 mal grösser ist als im isometrischen Tetanus^{21, 24, 25, 26, 27}. Es ist aber nicht so sehr wahrscheinlich, weil das Modell ohne MARSH-BENDALL-Faktor im allgemeinen die Fähigkeit verloren hat, seine ATP-Spaltungsrate zu regulieren²⁸. Sollte die Annahme über die Konstanz der Spaltungsrate aber unzutreffend sein, dann wären die Werte für den Nutzeffekt (s.u.) zu hoch.

Fig. 6 zeigt, dass der Nutzeffekt bei 0° C und bei 20° C für die Standardlänge gleich ist. Er liegt zwischen 60% und 70%, wenn die mechanische Leistung der besten Versuchsgruppen zu Grunde gelegt wird und ist grösser als 40%, wenn über alle überhaupt ausgeführten Versuche gemittelt wird. Mit der Verkürzung nimmt der Nutzeffekt stark ab. So beträgt er bei 20° C zwischen 75% und 80% der Standardlänge nur noch $\leq \frac{1}{2}$ des Standardwertes (Fig. 6). Bei 0° C ist dieser Abfall noch steiler: Hier ist der Nutzeffekt schon bei 90% der Standardlänge nur noch halb so hoch wie bei der Standardlänge selbst.

Der Abfall des Nutzeffektes mit steigender Verkürzung beruht darauf, dass mit abnehmender relativer Länge sowohl die maximale isometrische Spannung als auch die Verkürzungsgeschwindigkeit abnehmen. Dass dieser Abfall bei 0° C steiler ist als bei 20° C, hat seine Ursache darin, dass bei tiefer Temperatur auch die maximale Verkürzung

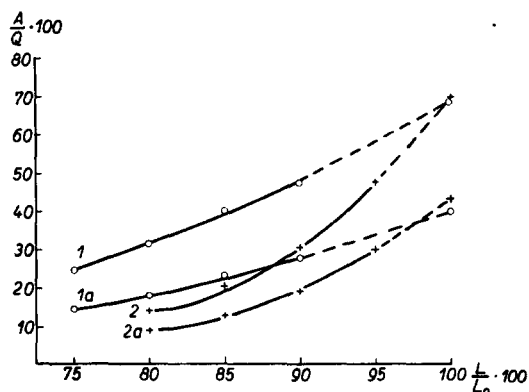


Fig. 6. Maximaler Nutzeffekt in Procenten in Abhängigkeit von der relativen Länge. Kurven 1 und 1a: bei 20° C, Kurven 2 und 2a: bei 0° C. Die maximalen Spannungen für Kurve 1 sind aus Säule 8, für Kurve 2 aus Säule 4, für Kurve 1a aus Säule 6 und Kurve 2a aus Säule 2 der Tab. I entnommen.

des Modells kleiner wird. Infolgedessen bedeutet bei 0° C schon eine kleine Verkürzung einen relativ grossen Anteil der Gesamtverkürzung und führt zu entsprechend beträchtlicher Abnahme der Maximalspannung P_0 und der Verkürzungsgeschwindigkeit.

Der maximale Nutzeffekt bei Standardlänge ist höher als der maximale Nutzeffekt der anaeroben Phase des lebenden Froschmuskels²¹. Dass der maximale Nutzeffekt des isolierten Kontraktionszyklus höher ist als der Nutzeffekt der ganzen anaeroben Phase, ist zu fordern. Denn die mechanische Arbeit wird nur während der Kontraktionsphase geleistet. Während der anaeroben Restitutionsprozesse aber dürften

noch weitere Wärmeverluste auftreten. Ein Beweis dafür ist die anaerobe Erholungswärme, durch die der Nutzeffekt der Kontraktionsphase verkleinert wird.

Doch könnte der ungewöhnlich hohe Nutzeffekt unter Umständen auch auf der Art der Berechnung (s.o.) beruhen oder darauf, dass auch der lebende Adductor-Muskel von *Anodonta* einen höheren Nutzeffekt haben könnte als der lebende Skelettmuskel des Frosches.

Die Tatsache, dass der Nutzeffekt des Modells bei Standardlänge temperatur-unabhängig ist, obwohl Spannung und Verkürzungsgeschwindigkeit bei 0°C beträchtlich kleiner sind als bei 20°C , macht es äusserst wahrscheinlich, dass die temperaturabhängigen Verschiedenheiten der Kontraktion ausschliesslich auf der temperaturabhängigen Verschiedenheit der ATP-Spaltung beruhen.

EXPERIMENTELLER TEIL

Die Herstellung der Präparate sowie die Messung des Querschnittes und der Spannungsentwicklung ist bereits früher beschrieben⁵.

Für die Messung der Verkürzungsgeschwindigkeit ist der früher beschriebene Spannungsmesser⁶ in folgender Weise modifiziert:

Die in Fig. 7 der zitierten Arbeit eingezeichnete Mikrometer-Spindel M_2 ist so mit elektrischen Kontakten versehen, dass bei der Drehung der Spindel elektrische Signale auf einem Russ-Kymographion aufgezeichnet werden — und zwar immer dann, wenn durch die Drehung der Spindel sich das Präparate um $250\ \mu$ verkürzt hat. Gleichzeitige Registrierung von Zeitmarken (0.2 Sekunden) auf demselben Kymographion gestattet die Bestimmung der Zeit, die für die Verkürzung um je $250\ \mu$ benötigt ist. Die elektrische "Release-Einrichtung" (l.c. Fig. 7) EM gestattet ausserdem ein anfängliches Release ohne Drehung der Spindel.

Die Isotonie während der Geschwindigkeitsmessung wird dadurch gewahrt, dass der Experimentator die Verkürzungsspindel gerade so schnell dreht, dass die abgelesene Spannung während der Verkürzung konstant bleibt. Infolgedessen kann die Verkürzungsgeschwindigkeit spannungs-freier Präparate nicht gemessen werden. Es ist recht genau möglich, die Spannung konstant zu halten, weil die Verkürzungsgeschwindigkeit des *Anodonta*-Präparates selbst bei 20°C nicht sehr gross ist. Die Gesamtlänge der Faser wird bestimmt, indem mit Hilfe der Spindel am Schluss des Versuchs der Gegenarm an den isometrischen Hebel vollständig herangeschraubt wird. Die Zahl der $250\ \mu$ -Schritte, die hierbei markiert werden, wird gezählt.

Es wird immer dieselbe Versuchslösung benutzt: ATP: $3 \cdot 10^{-3}\ \text{m}$; Cystein: $1 \cdot 10^{-2}\ \text{m}$; KCl: $2\text{--}3 \cdot 10^{-2}\ \text{m}$; MgCl_2 : $8 \cdot 10^{-4}\ \text{m}$; Phosphatpuffer (1:1): $1 \cdot 10^{-2}\ \text{m}$; Ionenstärke: 0.07–0.08; pH: 6.8–7.0.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Die Verkürzungsgeschwindigkeit des Fasermodells aus dem gelben Adductor von *Anodonta* wird bei gleicher Belastung umso kleiner, je mehr sich das Präparat verkürzt. Bei 20°C und Standardlänge beträgt die Verkürzungsgeschwindigkeit etwa 22 % der Standardlänge pro Sekunde, bei 0°C beträgt sie 7 %/Sek. Geschwindigkeiten für andere Verkürzungsgrade und Belastungen sind in den Fig. 3–5 gegeben.

2. Die Leistung hat bei 0°C wie bei 20°C und bei Verkürzungsgraden zwischen 95 % und 75 % der Standardlänge ihr Maximum bei der relativen Belastung $P/P_0 = 0.18$.

3. Das Maximum der Leistung für Präparate von Standardlänge ist bei 20°C etwa 7 mal so gross wie bei 0°C . Das gleiche Verhältnis gilt für die Rate der ATP-Spaltung durch das Präparat. Der Temperaturkoeffizient der mechanischen Leistung scheint demnach durch den Temperaturkoeffizienten der Spaltungsgeschwindigkeit bestimmt zu sein.

4. Der maximale Nutzeffekt der Präparate von Standardlänge ist von der Temperatur unabhängig. Wird angenommen, dass die Spaltungsrate während des Verkürzungsvorganges selbst ebenso gross ist wie die bisher allein im Zustand maximaler Verkürzung gemessene Spaltungsrate, gelten folgende Werte: Der Nutzeffekt beträgt 60 %–70 % für die besten Präparate. Im Durchschnitt aller Versuche beträgt er nur 40 %, weil die maximale Spannung durch Denaturierung der Präparate stark absinkt. Infolgedessen dürfte der höhere Wert den Verhältnissen im lebenden Muskel eher entsprechen.

SUMMARY

1. The rate of shortening of a fibre model of yellow adductor muscle of *Anodonta* becomes — at equal load — proportionally smaller as the fibre shortens. At 20°C and at standard length, the rate of shortening is about 22 % of the standard length per second, at 0°C , 7 % per sec. The values of the rate that correspond to the other degrees of shortening and to other loads are given in Figs. 3–5.

Literatur S. 146.

2. At 0° C as well as at 20° C and with degrees of shortening between 95 and 75 % of the standard length, the power attains its maximum value when the relative load $P/P_0 = 0.18$.

3. For the preparations of standard length the maximum power at 20° C. is 7 times greater than at 0° C. The same ratio exists for the rate of splitting of ATP in the preparation. It seems then that the temperature coefficient of the mechanical power is determined by the temperature coefficient of the rate of splitting of ATP.

4. The maximal efficiency of the fibres of standard length is independent of temperature. It has been assumed that the rate of splitting is the same both while the shortening is in progress and at the state of maximal shortening, where it has alone been measured hitherto. Then the efficiency is 60–70 % for the best preparations; however only 40 % as mean value of all experiments, because the maximal tension falls rapidly owing to the denaturation of the preparations. Hence the higher value might more accurately correspond to the conditions existing in the living muscle.

RÉSUMÉ

1. La vitesse de raccourcissement d'un modèle de fibre du muscle adducteur jaune d'*Anodonta* devient — à charge égale — d'autant plus petite que la préparation est plus raccourcie. A 20° C et à la longueur standard, la vitesse de raccourcissement est d'environ 22 % de la longueur standard par seconde, à 0° C, 7 % par seconde. Les valeurs de la vitesse qui correspondent à d'autres degrés de raccourcissement et à d'autres charges se trouvent dans les Figs. 3–5.

2. A 0° C aussi bien qu'à 20° C et à des degrés de raccourcissement compris entre 95 et 75 % de la longueur standard, la puissance atteint sa valeur maxima pour une charge relative $P/P_0 = 0.18$.

3. Pour des préparations de longueur standard la puissance maximum est, à 20° C, 7 fois plus grande qu'à 0° C. Le même rapport existe pour la vitesse de dégradation d'ATP par la préparation. Il semble donc que le coefficient de température de la puissance mécanique soit déterminé par le coefficient de température de la vitesse de dégradation d'ATP.

4. Le rendement énergétique maximum des préparations de longueur standard est indépendant de la température. Si l'on admet que la vitesse de scission de l'ATP pendant le processus même de raccourcissement est ainsi grande que la vitesse de scission à l'état de raccourcissement maximum, seule mesurée jusqu'à maintenant, on obtient les valeurs suivantes: le rendement énergétique est de 60–70 % pour les meilleures préparations; pour la moyenne de toutes les expériences il n'est que de 40 %, car la tension maximum diminue fortement par suite de la dénaturation des préparations. En conséquence la valeur la plus élevée doit mieux correspondre aux conditions qui existent dans le muscle vivant.

LITERATUR

- ¹ H. H. WEBER, *Advances in Protein Chem.*, 7 (1952) 161.
- ² H. H. WEBER, *Ergeb. Physiol.*, 47 (1952) 369.
- ³ H. H. WEBER, *Progr. Biophys. and Biophys. Chem.*, 4 (1953) im Druck.
- ⁴ H. PORTZEHL, *Z. Naturforsch.*, 7b (1952) 1.
- ⁵ G. UND M. ULBRECHT, *Z. Naturforsch.*, 7b (1952) 434.
- ⁶ A. WEBER, *Biochim. Biophys. Acta*, 7 (1951) 214.
- ⁷ A. SZENT GYÖRGYI, *Chem. Musc. Contraction*, Academic Press, New York, 2nd Ed., 1951.
- ⁸ L. VARGA, *Hung. Acta Physiol.*, 1 (1946) 1.
- ⁹ L. VARGA, *Enzymologia*, 14 (1950) 196.
- ¹⁰ ST. HAJDU UND O'SULLIVAN, *Enzymologia*, 14 (1950) 182.
- ¹¹ ST. HAJDU, *Enzymologia*, 14 (1950) 187.
- ¹² A. V. HILL, *Nature*, 167 (1951) 377.
- ¹³ A. SZENT GYÖRGYI, *Enzymologia*, 14 (1950) 177.
- ¹⁴ A. SZENT GYÖRGYI, *Nature*, 167 (1951) 380.
- ¹⁵ A. UND H. H. WEBER, *Biochim. Biophys. Acta*, 7 (1951) 381.
- ¹⁶ H. H. WEBER, *Nature*, 167 (1951) 381.
- ¹⁷ O. MEYERHOF UND W. SCHULZ, *Pflügers Arch. ges. Physiol.*, 217 (1927) 547.
- ¹⁸ W. HASSELBACH, *Z. Naturforsch.*, 7b (1952) 334.
- ¹⁹ A. V. HILL, *Proc. Roy. Soc., B*, 138 (1951) 329.
- ²⁰ B. C. ABBOT UND J. M. RITCHIE, *J. Physiol.*, 113 (1951) 336.
- ²¹ A. V. HILL, *Proc. Roy. Soc., B*, 127 (1939) 434.
- ²² P. OHLMEYER, *Z. Naturforsch.*, 1 (1946) 30.
- ²³ O. MEYERHOF UND LOHMANN, *Biochem. Z.*, 253 (1932) 431.
- ²⁴ W. HARTREE UND A. V. HILL, *J. Physiol.*, 55 (1921) 389.
- ²⁵ B. C. ABBOT, *J. Physiol.*, 112 (1951) 438.
- ²⁶ B. C. ABBOT, X. M. AUBERT UND A. V. HILL, *Proc. Roy. Soc., B*, 139 (1951) 86.
- ²⁷ B. C. ABBOT UND X. M. AUBERT, *Proc. Roy. Soc., B*, 139 (1951) 104.
- ²⁸ W. HASSELBACH, *Biochim. Biophys. Acta*, im Druck.

Eingegangen den 4. Januar 1953