Zur Thermodynamik der ATP-Kontraktion am Fasermodell

Von Annemarie Weber und H. H. Weber

Physiologisches Institut der Universität Tübingen

(Z. Naturforschg. 5b, 124 [1950]; eingeg. am 5. Jan. 1950)

Aus dem Arbeitskreis von Szent Györgyi stammen die drei wichtigen Feststellungen, daß glycerin- und wasserextrahierte Bündel von Muskelfasern sich auf Zusatz von Adenosintriphosphat (ATP) auf etwa $\frac{1}{4}$ ihrer Länge verkürzen¹, dabei eine Spannung von 1–2 kg/cm² entwickeln², und daß diese Kontraktion sehr stark von der Temperatur abhängt³.

Zur Definition der Versuchsbedingungen gehört die Kenntnis der ATP-Konzentration im Innern der Faser. Diese ist undefiniert bei Faserbündeln infolge der ATP-Spaltung. Sie ist dagegen praktisch der Außenkonzentration gleich bei den sehr dünnen Einzelfasern ($2r = 45 \mu$) des Kaninchenpoas: aus den Daten von Korey³ über die ATP-ase-Wirkung ausgelaugter Muskelfasern berechnet sich eine Konzentrationsabnahme von 10^{-4} molar. Das aber ist nur $\frac{1}{30}$ der angewendeten Außenkonzentration.

An der Einzelfaser tritt unter ATP bei etwa 20°C eine Spannung auf, die bei 75% Verkürzung 2,5–3 kg/cm², bei 45% Verkürzung etwa 2 kg/cm² und bei einer Verkürzung auf etwa 20–30% der Ausgangslänge auf Null absinkt.

Für die Ruhelänge sind Werte schwer zu erhalten, weil dann Zerreißfestigkeit und Spannung annähernd gleich sind, so daß sich die Fasern durch ihre Kontraktion meist selbst zerreißen.

Wird einer durch ATP gespannten Faser plötzlich eine Verkürzung um nur wenige Prozent erlaubt, so fällt die Spannung schlagartig auf sehr kleine Werte und steigt dann in wenigen Sekunden wieder auf einen Wert, der fast so groß ist wie vor der Verkürzung. Das Phänomen gleicht frappant dem „quick release“-Phänomen des tetanischen Muskels von Gasser und Hill⁴.

Die große phänomenologische Ähnlichkeit der geschilderten Erscheinungen mit der Anspannungsphase der Muskelkontraktion läßt eine Analyse lohnend erscheinen. Der thermodynamische Ansatzpunkt ist die exorbitante Temperaturabhängigkeit der Kontraktion. Szent Györgyi hat diesen Ansatzpunkt so benutzt, als wenn es sich dabei um eine *reversible chemische* Reaktion handelt, d. h. er hat die van'tHoffsche Isochoren-Gleichung angewendet. Die Reaktion zwischen ATP und Faser ist aber irreversibel: Wird die ATP-haltige Salzlösung durch die reine Salzlösung (10^{-3} -m. MgCl₂, 10^{-2} -m. Phosphatpuffer p_{H} 7,2, 0,05-m. KCl) ersetzt, so friert die Spannung auf der Höhe ein, die sie gerade hat — d. h. auf einem hohen Betrag bei 20°C, auf einem niedrigen Wert bei 0°C. Gleichzeitig geht die Verkürzungsfähigkeit bei 0°C vollständig verloren, während bei 20°C bisweilen Reste erhalten bleiben. Wird nach der voraussetzungslosen Gleichung von Wiegand und Snyder⁵

$$K = \left(\frac{\partial U}{\partial L} \right)_T + \left(\frac{\partial K}{\partial T} \right)_L \cdot T$$

(K = Spannung, U = innere Energie, L = Länge der Faser, T = absolute Temperatur) die Spannung in ihre thermokinetische und potentielle Komponente aufgespalten, so zeigt sich, daß die thermokinetische Komponente der Spannung etwa 10–50-mal so groß ist wie die Gesamtspannung. Das heißt die thermokinetische Spannung wird zum größten Teil verbraucht, um Affinitätskräfte zu überwinden, die die Faser in gestreckter Form erhalten wollen, während der Überschuß die Ursache der Kontraktionsspannung ist. Dieser Überschuß nimmt mit wachsender Verkürzung ab und wird Null am Punkt der maximalen Verkürzung. Hier stehen thermokinetische Kontraktionskräfte von ungefähr 3–5 kg Spannung/cm² potentiellen Streckkräften derselben Größe gegenüber.

Der Schritt von den Kräften zur Energie erfolgt durch Multiplikation der Spannung mit der Verkürzungsstrecke. Das so gewonnene Arbeitsintegral von der Ausgangslänge bis zum Punkt maximaler Verkürzung ergibt größenordnungsmäßig für das Entropieglied 0,6 cal für einen Querschnitt von 1 cm² und eine Faserlänge von 1 cm. Da

$$\frac{\partial K}{\partial T} T \cdot \delta L = Q_{\text{rev}} \quad (Q_{\text{rev}} = \text{ausgetauschte Wärme})$$

ist, so ist dies der Betrag der Wärme, die das Faserpaket bei der ATP-Kontraktion infolge Abkühlung von außen aufnehmen würde. Eine analoge Berechnung für die mechanische Arbeit ergibt einen Wert von 0,03–0,04 cal. Die Differenz beider Werte erhöht die innere Energie des Muskelstückes.

Bei der ATP-Kontraktion arbeitet die ausgelaugte Muskelfaser also als Entropiemaschine. Infolgedessen ist die Spaltungswärme des ATP — wenigstens für die Energiebilanz — nicht nötig. Die einfachste Form, in der die kinetische Energie der Molekularbewegung in fibrillärem Material in mechanische Arbeit überführt werden kann, ist die statistische Knäuelung von Fadenmolekülen nach E. Wöhlisch und K. H. Meyer⁶. Hierzu müßte ATP die Elementarfibrillen beweglich machen, d. h. die Kohäsionskräfte gestreckter Strukturen reversibel herabsetzen. Diese Annahme ist bestechend, weil sie gestattet, alle bisherigen Beobachtungen über ATP-Wirkungen auf Aktomyosin — von der Dissoziation des Aktomyosinkomplexes in Lösung über die Schrumpfung ungeordneter Gele bis zur Kontraktion der ausgelaugten Muskelfaser und ihrem Wiedereinfrieren in kontrahiertem Zustand bei Entfernung des ATP — einheitlich als Minderung von Kohäsionskräften zu erklären.

Man sollte aber vorläufig im Auge behalten, daß die Umformung auch sehr viel weniger direkt sein kann: kinetische Energie könnte auch verbraucht werden, um eine endotherme chemische Reaktion über eine hohe Potentialschwelle hinweg zu ermöglichen, die dann ihrerseits statt einer statistischen Knäuelung eine wohlgeordnete Kontraktion der Fadenmoleküle zur Folge hätte — etwa in der Art der Überfaltungstheorie von Astbury oder der verwandten Vorstellungen von H. H. Weber.

¹ L. Varga, Hung. Acta Physiol. 1, 1 [1946].

² Szent Györgyi, Biologic. Bull. 96, 140 [1949].

³ Korey, Biochim. Biophys. Acta 4, 58 [1950].

⁴ Gasser u. Hill, Proc. Roy. Soc. [London], Ser. B 96, 398 [1924].

⁵ Wiegand u. Snyder, Trans. Instn. Rubber Ind. 10, 234 [1934].

⁶ E. Wöhlisch, Naturwiss. 28, 305 [1940]; K. H. Meyer, Susich u. Valko, Kolloid-Z. 59, 208 [1932].

Die Primärreaktion zwischen ATP und Aktomyosin scheint allerdings nicht endotherm zu sein. Sie hat nämlich ein ausgesprochenes Konzentrationsoptimum, nach dessen Überschreitung die Spannung wieder abnimmt — und zwar reversibel! Dieses Optimum liegt bei 0°C bei etwa $1,0 \cdot 10^{-3} m$. ATP und bei 17°C bei $3 \cdot 10^{-3} m$. ATP. Nimmt man an, daß das Optimum einem ganz bestimmten Assoziationsgrad von ATP und Protein entspricht, so würde das bedeuten, daß dieser Assoziationsgrad bei tiefer Temperatur früher erreicht wird als bei hoher, d. h. daß die Reaktion endotherm ist.

Der Übertragung dieser Modellergebnisse auf die Vitalkontraktion des Muskels stehen die großen thermodynamischen Schwierigkeiten gegenüber, die sich aus den Eigentümlichkeiten der Hillschen⁷ „Extrawärme“ ergeben.

⁷ A. V. Hill, Proc. Roy. Soc. [London], Ser. B 136, 195 [1949].

Bemerkungen über Besonderheiten des Samens von Phaseolus

Von Hanna Schwartz-Kraepelin*

(Z. Naturforschg. 5b, 125 [1950]; eingegangen am 3. Dez. 1949)

Eine recht eigenartige Gestaltung, die m. E. erwähnt zu werden verdient, besitzt die Wurzelspitze von *Phaseolus multiflorus* und *vulgaris* während der Quellung des Samens, die der Keimung vorangeht. Wegen der kurzen Zeitspanne, während der die hier beschriebenen Vorgänge zu beobachten sind, haben sie wohl bisher keine Beachtung gefunden.

Im ruhenden, nicht keimbereiten Samen ist die Wurzelspitze durch einige dickwandige Zellen mit der Testa verbunden. Durch diese Verbindung wird vermutlich das zur Keimung nötige Wasser unmittelbar der Wurzel zugeleitet, um diese zum Wachstum anzuregen. Abb. 1 zeigt die Wurzelspitze eines Bohnensamens, der 5 Stdn. im Wasser gelegen hatte. Der Zusammenhang mit der Testa ist nur noch sehr locker. An der Basis der Spitzenzelle sieht man noch verbindende Schleimreste, die bei der Auflösung einiger der jetzt stark aufgeblähten Riesenzellen zurückgeblieben sind. Wir haben es bei dieser Erscheinung wohl mit der ersten Funktion der Wurzelhaube zu tun. In beiden Fällen sind es Zellen des Zentralzylinders, die durch Verschleimung aufgelöst werden.

Schon im unreifen Samen sind bereits die Riesenzellen der Embryowurzel vorhanden. Bei der Reife schrumpfen sie zusammen, was eine Verdickung der Zellwände zur

* Karlsruhe-Durlach, Pfinztalstr. 24.

Folge hat, um bei der Keimung wieder anzuschwellen.

Ob noch andere Samen ähnliche Verhältnisse aufweisen, konnte nicht eingehend untersucht werden; doch wurden auch bei Embryonen von *Mercurialis annua* vergrößerte Zellen an der Wurzelspitze gefunden, so daß vermutlich Phaseolus keinen einzelstehenden Fall darstellen dürfte.

Außer den erwähnten Riesenzellen fällt auf, daß sich an der Stelle, an welcher die Wurzelspitze angeheftet ist, in der Testa auffallend große Zellräume befinden, deren Protoplasma sich teilweise an die Zellwände zurück-

Abb. 1. Wurzelspitze eines Bohnensamens nach 5-stdg. Liegen im Wasser.

Abb. 2. Zellräume an der vorgebildeten Durchtrittsstelle der Wurzel.

gezogen hat (Abb. 2). Sie sind ebenfalls schon im unreifen Samen vorhanden und entstehen offenbar durch Auflösung von Zellwänden. Der Sinn des so gebildeten „Testasacks“ ist selbstverständlich darin zu suchen, daß durch sein Vorhandensein der Durchtritt der Wurzel durch die Samenschale erleichtert wird. Dieser Testasack ist infolge seiner Entstehungsweise bei den einzelnen Samen etwas verschieden gestaltet. Außer den großen Zellräumen kann man eine Schicht zartwandiger, kleiner Zellen erkennen, welche die vorgebildete Durchtrittsstelle trichterförmig auskleiden. Sie scheinen erst sekundär zu entstehen.

BESPRECHUNGEN

Chemie-Lexikon. Von Hermann Römpf. Franck'sche Verlagshandlung, Stuttgart 1949. 2., verb. u. erw. Aufl. Erscheint in voraussichtlich 17 Lieferungen (Gesamtumfang über 1600 S.); Preis je Lieferung DM 6.—.

Das Werk gibt bei erträglichem Umfang in alphabetischer Anordnung praktisch erschöpfende Auskunft über

das riesige Gebiet der Chemie im weiteren Sinn. Esörtert einmal in klarer, ansprechender Form alle wichtigeren Begriffe der wissenschaftlichen und technischen Chemie und Metallurgie. Es führt eine sehr große Zahl von Trivialnamen und Arzneimittelbezeichnungen auf und gibt ihre Bedeutung, Zusammensetzung, Hersteller und Bezugsquellen an.