Neue Beiträge zur Kenntniss von der Wärme- entwicklung im Muskel.

Von
A. Fick.

Mit 7 Holzschnitten.

An die grundlegende Thatsache, dass der chemische Process im Muskel mitbestimmt wird durch die äusseren Umstände, unter denen er sich während der Erregung befindet, knüpft sich eine Fülle von Problemen, deren Lösung tiefere Einsicht in den inneren Mechanismus der Muskelmaschine verspricht. In verschiedenen früher veröffentlichten Untersuchungen habe ich schon Probleme dieser Art in Angriff genommen und es bildet ein solches auch wieder den Gegenstand der nachstehend beschriebenen Versuche. Es wird in ihnen dem Muskel ein für jede Reihe konstant bleibender maximal tetanisirender Reiz zugeführt und es werden in verschiedener Weise die äusseren Umstände verändert, unter denen der Muskel sich zusammenzieht oder gedehnt wird, endlich wird die Wärmemenge bestimmt, die während des Vorganges im Muskel entsteht.

Zur Herstellung der verschiedenen äusseren Umstände, unter denen jedesmal der Tetanus des Muskels verlaufen sollte, diente bei dieser Untersuchung das Blix'sche Myographion. Da dieser sinnreiche Apparat in Deutschland noch wenig bekannt ist, setze ich eine schematische Abbildung davon nebst Beschreibung hierher, [die ich früher ¹⁾ gegeben habe. *SS* (siehe Fig. 1) ist ein Schlitten, der sich zwischen den Schienen *RR* und *R'R'* hin- und herschieben lässt. Der Schlitten trägt bei *a* die Axe des Hebels *ab* und auf einem seitlichen Ansatzstücke *A* den Muskelhalter *h*. Das andere Ende des Muskels ist bei *b* mit dem Hebel

1) Mechanische Arbeit- und Wärmeentwicklung bei der Muskelthätigkeit, von A. Fick. Leipzig 1882. S. 23.

verknüpft. Die Belastung bildet das Gewicht P , das mittels des Rähmchens r auf den Hebel drückt. Dies Rähmchen läuft nach oben und nach unten in die steifen Stäbchen ff aus, die durch zwei Paare von Stiften tt und t^1t^1 so geführt werden, dass das System frf sich nur auf und ab, nicht aber nach rechts oder links bewegen kann. Ist der Schlitten soweit als möglich nach links geschoben, so dass die Axe a gerade im Rähmchen r steht — dies ist nämlich durch eine eigenthümliche Knickung der Axe ermöglicht — so ist die Spannung des Muskels offenbar Null, und wenn man jetzt den Schlitten nach rechts zieht, so dass immer weiter von a entfernte Punkte des Hebels den Druck von P aufnehmen, so wächst die Spannung des Muskels stetig an. Bei irgend einer

Fig. 1.

Stellung des Schlittens ist die Spannung $= \frac{ra}{ba} \cdot P$, sie wird also gleich P , wenn $ra = ba$ geworden, d. h. wenn der Anknüpfungspunkt b gerade an das Rähmchen getreten ist. Die an der Verlängerung des Hebels angebrachte Zeichenspitze p zeichnet also auf der mit den Schienen RR und R^1R^1 im Raume fest bleibenden Tafel T die Dehnungskurve des Muskels in stetigem Zuge. Die Ordinaten der gezeichneten Curve, die den Verlängerungen resp. Verkürzungen für die durch die Verschiebungen des Schlittens hervorgebrachten Aenderungen der Spannung entsprechen, sind allerdings nicht gerade Linien, sondern Bögen eines Kreises vom Halbmesser ap . Da aber bei den gewählten Abmessungen des Apparates der Hebel stets nur unbedeutende Drehungen ausführt, so können die Ordinaten als zur Abscissenaxe rechtwinklige

Gerade betrachtet werden. Man hat also in der vom Blix'schen Myographion verzeichneten Curve hinlänglich genau die Dehnungcurve oder das Arbeitsdiagramm vor sich, d. h. eine Curve, deren Abscissen die Spannungen, deren Ordinaten die zugehörigen Verlängerungen resp. Verkürzungen des Muskels bedeuten, so dass der Flächenraum zwischen der Curve der Abscissenaxe und der Grenzordinate die während des Schlittenschubes vom Muskel geleistete positive oder negative Arbeit darstellt.

In der wirklichen Ausführung liegt der Apparat (Tafel, Schienen etc.) horizontal, das Gewicht P kann also nicht direkt an f ziehen, sondern der Faden, der es mit dem Stäbchen f verknüpft, muss über eine Rolle laufen, was in der Zeichnung nicht angedeutet ist.

Soll bei einem Versuche mit diesem Apparate die im Muskel entwickelte Wärmemenge gemessen werden, so muss man noch eine kleine Modifikation anbringen. Es geht nämlich nicht wohl an, die Thermosäule mit der erforderlichen, gegen Abkühlung und Erwärmung von aussen schützenden Hülle auf dem beweglichen Schieber des Apparates anzubringen. Blix selbst hat dies vor mehreren Jahren in meinem Laboratorium einmal versucht, jedoch ohne befriedigenden Erfolg. Ich habe deshalb eine andere Einrichtung getroffen. An den Hebel ist bei b ein über 2,5 m langer gerader steifer Kupferdraht befestigt, der horizontal schwebt, indem er an langen, an der Decke angeknüpften Fäden hängt. An das andere Ende des Drahtes ist ein starker Zwirnfaden befestigt, der um ein um eine wagerechte Axe drehbares Röllchen herumläuft, so dass er von da an senkrecht aufsteigt. Dieser Faden ist durch geeignete Zwischenstücke mit dem freien Ende des Muskelspräparates verknüpft, das nun in der gewöhnlichen senkrechten Lage an einem unbeweglichem Träger hängen kann, ohne dass die Verschiebung des Angriffspunktes b am Myographionhebel die Zugrichtung des Muskels wesentlich änderte; denn die äussersten Richtungen, in die der sehr lange Draht bei der Verschiebung des Schlittens kommt, sind untereinander nahezu parallel. Der Muskelhalter ist wie gewöhnlich auf ein messingnes Tischchen geschraubt. Durch ein Loch in diesem Tischchen geht das Zwischenstück hindurch, das den Muskel mit dem um das Röllchen geschlungenen Faden verbindet, und es ist natürlich das Tischchen so angeordnet, dass der hintere Rand des Röllchens

gerade senkrecht unter dem Loche steht. Auf dem Tischchen ist auch der Träger der Thermosäule befestigt und ihre Zuleitungsdrähte sowie die den Reizstrom zuführenden Drähte sind isolirt durch das Tischchen durchgeführt. Darauf wird nun die den Muskel und die Thermosäule schützende Wasserhülle aufgesetzt, die ich schon bei Gelegenheit anderer Versuche beschrieben habe.

Gereizt wurde der Muskel direkt durch die Schläge der secundären Spule eines Schlitteninduktoriums, dessen Hammerwerk in raschem Tempo spielte. Der primäre Strom wurde in der Regel von zwei Gröve'schen Elementen geliefert und die Rollenstellung war so gewählt, dass jedesfalls maximaler Tetanus erzielt wurde.

Um in den Versuchen einer Reihe genau gleich lange Zeit zu tetanisiren diente ein Apparat, den ich schon seit vielen Jahren im Gebrauch habe. Da das Bedürfniss, einem Muskel oder Nerven während einer bestimmten, genau bekannten Zeit tetanisirende Ströme zuzuführen, bei Untersuchungen über Muskel- und Nervenphysiologie sich sehr oft geltend macht, will ich das Princip dieses Apparates kurz darstellen. Er löst die Aufgabe, dass ein Drahtbügel genau während eines Intervalles zwischen zwei aufeinanderfolgenden Unterbrechungen der bekannten Ludwig'schen Unterbrechungsuhr zwei Quecksilbernäpfchen verbindet, dann während des nächsten Intervalles frei über denselben schwebt, dann wieder während eines Intervalles eintaucht u. s. f. Fig. 2 zeigt die Einrichtung des Apparates. Der Drahtbügel B ist an dem federnen Stahlstreif F angebracht, der bei A am Stativ des ganzen Apparates befestigt ist. Dieser Stahlstreif trägt bei S einen oben und unten hervorragenden weichen Eisenstift. In einer kleinen Entfernung von seinen beiden Enden befinden sich zwei Elektromagnete E und E_1 fest mit dem Stative des Apparates verbunden. Ihre Spulen bilden hintereinander geschaltete Theile des Stromkreises, der die Unterbrechungsuhr enthält. Nehmen wir zunächst den Strom als geschlossen an und die Feder niedergedrückt, so dass das untere Ende von s an E_1 anhängt. Jetzt kommt die nächste momentane Unterbrechung durch die Uhr. Der Magnetismus in E_1 hört auf und die Feder schnellt aufwärts. Wenn sich nun der Strom wieder herstellt, so entsteht sowohl in E als E_1 der Magnetismus wieder; da aber jetzt bei der Schwingung der Feder das obere Ende von S dem oberen Elektromagneten E

näher ist als das untere Ende von S an E_1 , so bleibt S am oberen Magnet hängen, bis die nächste Unterbrechung kommt. Nun löst sich S von E , die Abwärtsschwingung der Feder beginnt und wenn der Magnetismus in E und E_1 wieder entsteht, ist das untere Ende von S näher an E_1 und bleibt also beim nächsten Intervalle wieder hier hängen und so fort. Die Quecksilbernäpfehen N und N_1 stehen so unter dem Bügel B , dass seine Enden eintauchen, so lange S an E_1 hängt, und dass sie frei darüber schweben, so lange S an E hängt. Mit den Quecksilbernäpfehen sind einerseits verknüpft die Enden der sekundären Spule des Induktors, andererseits die Enden des Muskels. Der Bügel bildet also, so

Fig. 2.

lange seine Enden eintauchen, eine Nebenschliessung für den Muskel. In dem Kreise der sekundären Spule ist ausserdem noch ein Vorreiberschlüssel als Nebenschliessung angebracht, den der Experimentator bequem zur Hand hat. Soll eine Tetanisierung ausgeführt werden, so öffnet der Experimentator den eben erwähnten Schlüssel, während der Bügel in die Quecksilbernäpfehen eintaucht, so dass die reizenden Inductionsschläge den Muskel zu durchfliessen beginnen sowie der Bügel auftaucht. Dies dauert bis er wieder eintaucht, also genau während eines Intervalles der Unterbrechungsuhr. Sowie der Bügel wieder eingetaucht ist, schliesst der Experimentator den Schlüssel wieder, und es können nun keine Inductionsschläge mehr den Muskel erreichen. Es mag noch erwähnt

werden, dass die beiden Elektromagneten E und E_1 des Apparates auf Schlitten durch Schrauben verschiebbar sind, um sie genau so einstellen zu können, dass der Apparat richtig arbeitet.

Mit den beschriebenen Vorrichtungen wurden 3 Arten von Versuchen ausgeführt. In den Versuchen der ersten Art steht der Schlitten des Myographions zu Anfang in der äussersten Stellung rechts. Das Gewicht greift also den Hebel weit von seiner Axe entfernt an. Dieser ist jedoch an einer am Schlitten S befestigten Nase angelehnt, so dass das Gewicht den ruhenden Muskel nicht dehnen und spannen kann. Der ruhende Muskel hat vielmehr seine natürliche Länge ohne Spannung. Nun wird der Muskel tetanisirt und zugleich der Schlitten nach links vorgeschoben. In den ersten Augenblicken der Verschiebung findet (wenn das Gewicht richtig bemessen ist) noch keine Zusammenziehung und Bewegung des Hebels statt, weil der im Anknüpfungspunkte des Muskels (b Fig. 1) wirksame Theil des Gewichts noch zu gross ist, grösser als die Spannung des tetanisirten Muskels bei seiner natürlichen Ruhelänge. Bei weiterer Verschiebung des Schlittens, die den Hebelarm des Gewichts verkleinert, während der Hebelarm der Muskelspannung (a b Fig. 1) konstant bleibt, kommt ein Augenblick, wo das Moment der Muskelspannung dem sich verkleinernden Momente des Gewichtes gleich ist. Von diesem Augenblicke an zieht sich der Muskel zusammen und seine Spannung sinkt dabei stetig bis auf Null, welcher Werth erreicht ist, wenn der Schlitten soweit nach links verschoben ist, dass die Zugrichtung des Gewichtes durch die Axe a geht, also das Moment des Gewichtes Null geworden ist. Der Muskel hat jetzt seine natürliche Länge im Tetanus erreicht durch eine Verkürzung, die aus dem Hube des Hebels leicht zu berechnen ist. Jetzt bleibt der Schlitten stehen, bis der tetanisirende Reiz aufhört, und sofort wird der Schlitten wieder nach rechts zurückgezogen. Dabei kehrt der Hebel sehr rasch in seine Anfangslage zurück. Streng genommen sollte er momentan zurückkehren und schon wieder an seinem Anschlag liegen, sowie die Entfernung des Rähmchens r , an dem das Gewicht hängt, von der Axe einen noch so kleinen von Null verschiedenen Werth erreicht hat, denn das geringste positive Moment des Gewichtes muss den in seinen Ruhezustand zurückgekehrten Muskel wieder zu der Länge strecken, die er beim Anliegen des Hebels an der Nase hat, die ja eben von vornherein

so bemessen war, dass sie der natürlichen Ruhelänge entspricht. Es ist also nun der Kreisprocess durchlaufen, indem der Muskel in seinen Anfangszustand zurückgekehrt ist. Faktisch kehrt freilich der Hebel beim Zurückziehen des Schlittens nicht so momentan zu seiner ursprünglichen Lage zurück. Dies rührt einerseits her von der Trägheit des Hebels, der sich unter dem Einflusse des anfangs sehr kleinen Momentes des Gewichtes nicht mit sehr grosser Geschwindigkeit bewegen kann, andererseits davon, dass der Muskel nach Aufhören des tetanisirenden Reizes sich nicht momentan zu seiner natürlichen Ruhelänge ausdehnt, hierzu vielmehr doch eine merkliche, wenn auch kleine Spannung erforderlich ist.

Fig. 3¹⁾ giebt ein Beispiel eines in der beschriebenen Art gewonnenen Myogrammes. *ab* ist die während der Schlittenschiebung von rechts nach links, also bei Entlastung des tetanisirten Muskels gezogene Curve. Der von ihr, der Abscissenaxe *ca* und der Grenzordinate *bc* (für Spannung Null) eingeschlossene Flächenraum *abc* misst die beim Akte der Zusammenziehung des Muskels geleistete positive Arbeit und zwar bei richtiger Wahl des Maassstabes in Grammillimetern. *de* ist die beim Zurückziehen des Schlittens gezeichnete Curve; dass ihr Anfang *d* meist über dem Endpunkte *b* der ersten Curve *ab* liegt, ist begreiflich, da der Hebel bei der äussersten Stellung links von gar keiner Kraft mehr angegriffen wird, also immer etwas über *b* hinausgeht. Es scheint nach dieser Zeichnung, als hätte während des Zurückziehens des Schlittens der nun nicht mehr gereizte Muskel eine dem Flächenraume *cde* entsprechende negative Arbeit geleistet. Dies ist aber in Wirklichkeit wohl nicht anzunehmen, da, wie schon gesagt, die Verzögerung der Abwärtsbewegung des Hebels, mithin die erhebliche Breite *ce* des Flächenstreifes *cde*, wohl wesentlich durch die Trägheit des Hebels und nicht durch entgegenwirkende

Fig. 3.

1) Die sämtlichen mitgetheilten Myogramme sind in $\frac{1}{2}$ der natürlichen Grösse gegeben.

Muskelspannung bedingt ist. Wäre der Hebel ganz ohne Trägheit, so würde sich die absteigende Curve wohl etwa so ausnehmen, wie die punktirte Linie bf und der von ihr abgegrenzte Flächenraum cbf würde immer gegen den Flächenraum abc verschwindend klein sein.

Die Versuche der zweiten Art verlaufen folgendermaassen. Der Schlitten steht zu Anfang in seiner Grenzlage links. Die Zugrichtung des Gewichts geht also durch die Axe des Hebels und übt kein merkliches Drehungsmoment aus. Der Hebel liegt an die Nase angestützt, und diese ist wieder so gestellt, dass der Muskel bei seiner natürlichen Ruhelänge gerade gestreckt ist. Nun wird der Muskel tetanisirt. Er zieht sich sofort auf das Minimum der Länge zusammen, die dem tetanisirten Muskel ohne Spannung zukommt. Nun wird der Schlitten von links nach rechts gezogen, wobei das Moment der Last zunimmt und dem entsprechend der tetanisirte Muskel gedehnt wird, bis der Hebel sich gegen den Anschlag anstemmt, und eine weitere Dehnung nicht mehr erfolgen kann, selbst wenn durch weiteres Schieben des Schlittens das Moment der Last noch weiter vergrössert wird. Sein Ueberschuss über die Spannung des gedehnten Muskels wird eben jetzt durch den absoluten Widerstand der starren Nase im Gleichgewicht gehalten. In der äussersten Stellung rechts wird der Schlitten solange stehen gelassen, bis der tetanisirende Reiz aufhört. Alsdann wird der Schlitten wieder in seine ursprüngliche Stellung links zurückgeschoben. Dabei bleibt der Hebel ruhig an der Nase liegen, oder hebt sich allesfalls am Ende der Bewegung, wo das Moment der Last sehr annähernd Null ist, ein klein wenig, wenn nämlich ursprünglich die Spannung des ruhenden Muskels für die Lage des Hebels an der Nase nicht ganz genau Null gewesen ist. Fig. 4 giebt ein Beispiel eines nach dieser Versuchsreihe gewonnenen Myogrammes, ba ist die Curve der Dehnung des tetanisirten Muskels, die Buckel bei f entsprechen einigen Schwingungen, welche der Hebel vermöge seiner Trägheit beim ersten Rucke des Schlittens ausführt, wo Kraft und Last noch sehr klein im Verhältniss zur Trägheit des Hebels sind. Die kleine Curve ed entspricht der Zusammenziehung des ruhenden Muskels am Ende. Der Flächenraum cba misst bei diesen Versuchen die negative Arbeit, die der Muskel im Tetanus bei seiner Dehnung geleistet hat, oder die Arbeit, die die Schwere am tetanisirten

verrichtet hat. Der Flächenraum *cde* misst die positive Arbeit, die im letzten Akte des Versuches der nicht mehr gereizte Muskel bei seiner Zusammenziehung auf seine ursprüngliche Länge geleistet hat. Dieser Flächenraum ist indessen, wo er nicht geradezu Null ist, so klein, dass er niemals in Rechnung zu setzen ist.

Ueber die Versuche dieser Art ist noch zu bemerken, dass häufig der Hebel während der Reizdauer selbst bei der äussersten Lage des Schlittens rechts nicht bis an dem Anschlag herunterging, d. h. mit anderen Worten, dass die Belastung nicht ausreichte den Muskel im tetanisirten Zustande bis auf seine natürliche Ruhelänge zu dehnen. Er kam zu dieser erst zurück, nachdem der tetanisirende Reiz aufgehört hatte zu wirken und das Myogramm nahm sich dann so aus wie Fig. 5. Hier ist nicht etwa der ganze Flächenraum *cbaa* als Maass für die von der Muskelspannung geleistete negative Arbeit anzusehen, sondern bloss das Flächenstück *γba*, denn nur während die Curve *ba* vom Zeichenstift beschrieben wurde, bei Dehnung des tetanisirten Muskels bestand Gleichgewicht zwischen der Muskelspannung und dem wachsenden Zuge des Gewichtes; während der Zeichenstift von *α* nach *a* herabsank, war der Muskel nicht mehr gespannt, diese Strecke ist so zu sagen vom Hebel frei durchgefallen, und es kann die dabei geleistete positive Arbeit des Gewichtes im Muskel keine Wirkung ausgeübt haben.

Bei der dritten Art von Versuchen wurde, während der tet-

Fig. 4.

Fig. 5.

nisirende Reiz wirkte, der Schlitten hin- und hergeschoben, so dass der Muskel im tetanisirten Zustande sowohl die Zusammenziehung als die Dehnung erlitt. Bei dieser Art von Versuchen sind natürlich zwei Fälle zu unterscheiden. Es kann erstens zu Anfang des Versuches der Schlitten rechts stehen. Nun fängt, wie in einem Versuche der ersten Art die Reizung an, der Muskel kann aber noch nicht das Moment der Last überwinden. Erst wenn die Schlittenschiebung nach links bis zu einem gewissen Punkte gekommen ist, beginnt die Zusammenziehung und bringt den Muskel bei der äussersten Stellung links mit Spannung Null auf das Minimum seiner Länge. Jetzt wird, während der Reiz fort dauert, der Schlitten wieder nach rechts gezogen, wobei mit wachsendem Momente der Last der Muskel gedehnt wird und der Hebel wieder sinkt. Es zeigt sich bei solchen Versuchen ganz regelmässig (was auch schon Blix beobachtet hat), dass der Hebel auf seine ursprüngliche Stellung erst wieder zurücksinkt, wenn der Schlitten viel weiter rechts steht als in dem Augenblicke, wo der Hebel beim Hinschieben nach links sich zu erheben begann; oft reichte in meinen Versuchen die Verschiebung bis ans Ende der Bahn noch nicht aus, um den Hebel auf seinen ursprünglichen Stand zu bringen. Die ganze Curve der Dehnung liegt oberhalb der Curve der Zusammenziehung oder mit andern Worten: einen und denselben bestimmten Betrag von Spannung übt der Muskel während des Aktes der Dehnung bei kleinerer Länge

aus, als während des Aktes der Zusammenziehung. Fig. 6 giebt ein Beispiel eines solchen Versuches. ab ist die Curve der Zusammenziehung, gezeichnet, während der Schlitten von rechts nach links geschoben wurde, $b_1 a_1$ ist die Curve der Dehnung gezeichnet beim Zurückziehen des Schlittens.

Fig. 6.

Ein Versuch dieser dritten Art kann aber zweitens auch so ausgeführt werden: Der Schlitten steht zu Anfang am äussersten Ende der Bahn links. Der Muskel wird gereizt, er zieht sich ohne Spannung ad minimum

zusammen. Nun wird der Schlitten nach rechts geschoben, die Spannung wächst, der Muskel wird gedehnt und kommt bei einer gewissen Stellung des Schlittens zu seiner natürlichen Ruhelänge, so dass der Zeichenhebel an der Nase anliegt; nun wird der Schlitten bei Andauer des Reizes zurückgeschoben nach links, bis der Muskel wieder mit der Spannung Null ad minimum zusammengezogen ist, dann hört der Reiz auf. Die Myogramme sind denen des anderen Falles so ähnlich, dass es überflüssig ist, eines als Beispiel vorzuführen. Auch bei diesen Versuchen liegt stets die Curve der Zusammenziehung unter der Curve der Dehnung, d. h. es übt der tetanisirte Muskel einen und denselben Betrag der Spannung im Akte der Dehnung bei kleinerer Länge aus, als im Akte der Zusammenziehung. Das hat in diesem Falle auch gar nichts Auffälliges, da der Akt der Zusammenziehung auf den der Dehnung folgt und mithin bei weiter vorgeschrittener Ermüdung ausgeführt wird als der Akt der Dehnung. Höchst befremdlich ist dagegen die Erscheinung im ersten Falle, wo der Akt der Dehnung an dem durch die Zusammenziehung schon mehr oder weniger ermüdeten Muskel vollzogen wird, denn man ist nach den bekannten Erfahrungen gewöhnt zu sehen, dass ein ermüdeter Muskel im Tetanus durch einen bestimmten Spannungsbetrag mehr gedehnt wird als derselbe Muskel im unermüdeten Zustande oder, was dasselbe sagt, dass er im ermüdeten Zustande dieselbe Spannung erst bei grösserer Länge ausübt, als im frischen. Ich will hier gelegentlich bemerken, dass ich bei besonders zu diesem Zwecke angestellten Versuchen allerdings gesehen habe, dass die beim nachträglichen Dehnungsakte gezeichnete Curve unter der Zusammenziehungscurve liegt, wenn man nach vollendeter Zusammenziehung den Reiz sehr lange fortwähren lässt, und so einen besonders hohen Grad von Ermüdung herbeiführt, und dann erst den Schlitten zum Zwecke der Dehnung nach rechts zurückzieht.

Bei den Versuchen der dritten Art (wenigstens wenn beide Curven bis zur Abscissenaxe herabgehen), giebt das Maass der Arbeit — die hier im Ganzen stets negativ ist — der Flächenraum zwischen den beiden Curven und den betreffenden Stücken der Coordinatenaxen (*abde* Fig. 6). Wenn bei einem Versuche, wo die Zusammenziehung der Dehnung vorausgeht, diese nicht bis zur natürlichen Ruhelänge geht, so muss als negativer Theil der

Arbeit nur die in Rechnung gezogen werden, die bei der Dehnung während der Dauer des Tetanus verrichtet wurde; die nachträgliche Dehnung bis zur natürlichen Ruhelänge nach Beendigung der Reizung kommt nicht in Betracht, da sie keine nennenswerthe Arbeit kostete, sofern sie ohne merkliche Spannung erfolgte. Es findet hier die schon vorhin für die Versuche der zweiten Art gemachte Bemerkung Anwendung. Die Flächenräume der Arbeitsdiagramme sind sämmtlich mit Amsler's Polarplanimeter ausgemessen.

Bei allen Versuchen befanden sich die vorderen Löthstellen der Thermosäule zwischen den Muskeln und es wurden ausser der Gleichgewichtslage der Bussole die äussersten Lagen des Magnetes während der 4 ersten Schwingungen notirt. Aus den beiden äussersten Lagen einer Schwingung kann man nach einer bekannten Formel, in die noch das Dämpfungsverhältniss des Magnetsystemes eingeht, die Lage berechnen, wo der Magnet still stehen würde, wenn die während dieser Schwingung vorhanden gewesene Stromstärke dauernd den Multiplikator durchflosse. Ich habe indessen bei dieser Untersuchung als diese Lage einfach die Mitte zwischen den äussersten Lagen der Schwingung genommen, da die allen myothermischen Versuchen anhaftende Ungenauigkeit eine genauere Berechnung der Mittellage als einen werthlosen Zierrath erscheinen lässt. Der Abstand der Mittellage einer Schwingung von der ursprünglichen Gleichgewichtslage ist die der Stromstärke und mithin der Temperaturerhöhung proportionale Ablenkung. Durch vorläufige und nachfolgende Graduirung der Bussole war festgestellt, dass ein Scalentheil Ablenkung einer Temperaturerhöhung der vorderen Lothstellen der Thermosäule um $0,00036^\circ$ der 100theiligen Scala entspricht. Die Berechnungen der Resultate aus den Originaldaten sind mit dem Rechenschieber ausgeführt, wobei schon die dritte Stelle auf Schätzung beruht. Es erscheinen daher alle Zahlen grösser als 1000 auf Nullen gerundet.

Ich will nun die Zahlendata für 4 Versuche ausführlich besprechen, die als Beispiele der verschiedenen Versuchsreihen dienen können. Zu der Versuchsreihe (13. XII. 1890) dienten die beiden semimembranosi eines Frosches der grossen in Ungarn heimischen Rasse. Die natürliche Ruhelänge eines Muskels betrug 50 mm; ihr Gesamtgewicht 3,45 gr.

1. Versuch der ersten Art.

Die Ablenkungen bei den 4 ersten Schwingungen betrugen 110—119—125—124.

Man sieht, dass erst während der dritten Schwingung die höchste Temperatur erreicht war; natürlich muss diese den weiteren Rechnungen zu Grunde gelegt werden. Die Ablenkung um 125 Seth. entspricht einer Temperaturerhöhung von $0,045^{\circ}$. Diese multiplicirt mit dem Wasserwerth der Muskelmasse entspricht einer Wärmeentwicklung im Muskel von 123,4 Mikrokalorien.

Der Flächenraum des Diagrammes von 892 mm^2 entspricht unter den Bedingungen des Versuches einer Arbeit von 7800 Grammillimeter und zwar ist die Arbeit für den Muskel positiv da er in der Zusammenziehung die Gegenkraft überwunden hat. Das thermische Aequivalent dieser Arbeit beträgt 18,3 Mikrokalorien. Diese sind der im Muskel als solche entwickelten Wärme zuzufügen, wenn man berechnen will, wie viele potentielle chemische Energie der Muskel zu dem Akte verbraucht hat, denn auf Kosten dieser chemischen Energie ist einerseits Wärme, andererseits Arbeit entstanden.

Die Summe beträgt in Mikrokalorien $123,4 + 18,3 = 132$.

2. Versuch der zweiten Art.

Die Ablenkungen bei den 4 ersten Schwingungen betragen 108—113—120—119. Auch hier war die Ablenkung in der dritten Schwingung am grössten und entspricht einer Erwärmung um $0,0433^{\circ}$. Dazu gehören 118,3 Mikrokalorien.

Diese Wärmemenge ist aber nicht ausschliesslich durch Aufwand von potentieller chemischer Energie erzeugt, sondern zum Theil durch mechanische Arbeit, welche am Muskel durch die Schwere des Gewichtes verrichtet wurde, da ja bei diesem Versuche der zweiten Art die Spannkkräfte des Muskels durch die Schwere überwunden wurden. Die von der Schwere verrichtete Arbeit betrug nach Ausweis des Arbeitsdiagrammes 13750 Grammillimeter, was einer Wärmemenge von 32,3 meal. aequivalent ist. Diese Wärmemenge von der ganzen im Muskel entstandenen Wärme abgezogen, giebt $(118,5 - 32,3 =) 86,2$ meal. Dies ist also das Maass für die während des Muskelaktes aufgewendete chemische Energie.

3. Versuch der dritten Art erster Fall. (Arbeitsdiagramm Fig. 6.)

Die Ablenkungen während der vier ersten Schwingungen be-

tragen 125—132—139—137. Die grösste Ablenkung während der dritten Schwingung (139 Seth.) bedeutet eine Erwärmung um $0,0501^\circ$, die einer Wärmemenge von 137,5 mcal. entspricht. Der Ueberschuss der negativen über die positive Arbeit des Muskels beträgt nach Maassgabe des Arbeitsdiagrammes 8410 Grammillemeter, äquivalent 19,3 mcal. Soviel Wärme ist also durch mechanische, am Muskel geleistete Arbeit entstanden und muss von der ganzen beobachteten Wärmemenge abgezogen werden, um das Maass der bei dem Muskelakte aufgewandten chemischen Energie zu erhalten. Das giebt in Wärmemaass gemessen ($137,5 - 19,3 =$) 118,2 mcal.

4. Versuch der dritten Art, zweiter Fall.

Ablenkungen während der 4 ersten Schwingungen 74—79—83—81. Die grösste davon — während der dritten Schwingung — bedeutet eine Erwärmung von $0,0299^\circ$ oder eine Wärmeentwicklung von 82 mcal. Will man wissen, wieviel chemische Energie während des Muskelaktes im Versuche aufgewendet ist, so muss man von dieser Wärmemenge wiederum diejenige abziehen, welche durch mechanische Arbeit erzeugt ist. Wie viel dies ist, lehrt das Arbeitsdiagramm, in welchem der Ueberschuss der negativen Arbeit über die positive 8380 Grammillemeter beträgt, was einer Wärmemenge von 19,2 mcal. äquivalent ist. Der Aufwand an chemischer Energie beträgt also ($82 - 19,2 =$) 62,8.

Wir wollen nun aus diesen Versuchen einige Sätze ableiten, zu deren Bestätigung dann das Material meiner zahlreichen übrigen Versuche, die in derselben Weise zum Theil mit kleinen Abänderungen angestellt sind, nach Bedürfniss heranzuziehen ist.

Die Vergleichung des ersten und zweiten der ausführlich mitgetheilten Versuche lässt sehen, dass bei dem Versuche, in welchem der tetanisirte Muskel sich mit positiver Arbeitsleistung von seiner natürlichen Ruhelänge zu seiner natürlichen Tetanuslänge verkürzt hat, sehr erheblich viel mehr chemische Energie verbraucht ist, als in dem Versuche, in welchem der Muskel durch Aufwand äusserer Arbeit von seiner natürlichen Tetanuslänge zu seiner natürlichen Ruhelänge gedehnt worden ist. In der Versuchsreihe, der die Beispiele entnommen sind, war der Versuch mit Dehnung auf den mit Zusammenziehung gefolgt und man könnte daher daran denken, dass beim erstgenannten in Folge von Ermüdung weniger Wärme entwickelt sei. Es ist aber der Unterschied so

gross, dass er auf diesen Umstand allein schwerlich bezogen werden kann.

Dass die in Rede stehende Erscheinung nicht eine zufällige, durch die zeitliche Aufeinanderfolge der Versuche in der einzelnen Reihe bedingte ist, lässt sich auch streng beweisen durch zahlreiche Versuche anderer Reihen, wo die zeitliche Reihenfolge wechselt. In den meisten Versuchsreihen zeigt sich schon bei der Vergleichung der wirklich im Muskel frei gewordenen Wärmemengen ein Ueberwiegen in den Versuchen mit Entlastung und Zusammenziehung über die mit Dehnung, obwohl in den Versuchen dieser letzteren Art ein Theil der Wärme durch äussere Arbeit erzeugt ist. Als Beispiel mag eine Versuchsreihe vom 18. X. 90 dienen. Als Maass der Wärmemenge ist hier die grösste Ablenkung der Bussole ohne weitere Umrechnung gegeben.

Art des Versuches.	Ablenkung.
1. Entlastet	95
2. Gedeht	81
3. Entlastet	82
4. Gedeht	70
5. Entlastet	79
6. Gedeht	80
7. Entlastet	110
8. Gedeht	62.

Die Reizzeit betrug 1,9", die Reihenfolge in der Tabelle entspricht der zeitlichen Aufeinanderfolge der Versuche. Der sechste Versuch macht eine Ausnahme. Dem oben für die aufgewandte chemische Energie ausgesprochenen Satze würde auch er entsprechen und überdies bleibt die Ablenkung in Versuch 6 bedeutend zurück hinter dem Mittelwerthe aus dem vorausgegangenen und nachfolgenden Entlastungsversuche.

Ein zweites Beispiel mögen noch die 7 ersten Versuche einer am 23. X. 90 ausgeführten Reihe bilden (Reizzeit 2"):

Art des Versuches.	Ablenkung.
1. Gedeht	190
2. Entlastet	228
3. Gedeht	125
4. Entlastet	182
5. Gedeht	146
6. Entlastet	143
7. Gedeht	107.

Von Versuch 6 dieser Reihe gilt das soeben über Versuch 6 der vorigen Reihe Bemerkte.

Viel grösser zeigen sich natürlich die Unterschiede, wenn man in der früher beschriebenen Weise die beim Muskelakte aufgewendete chemische Energie berechnet. Auf diese Grösse bezog sich die oben gezogene Folgerung, und es mögen daher noch einige Beispiele, in denen sie berechnet ist, hier Platz finden. Ich gebe zunächst eine Versuchsreihe, wo wie bei den zuletzt erwähnten schon die als solche beobachtete Wärmemenge bei den Entlastungsversuchen die bei den Dehnungsversuchen entwickelte übertrifft.

Versuchsreihe vom 13. VII. 91. Reizzeit 1,33'', gereizt mit dem Kries'schen Induktor.

Art des Versuches.	Wärme mcal.	Aufwand chemischer Energie mcal.
Entlastet	53,5	57,3
Gedehnt	42,5	31,6
Entlastet	52,4	56,2
Gedehnt	22,5	10,5
Entlastet	37,6	41,1
Gedehnt	31,5	22,8
Entlastet	31,8	34,8.

Ich lasse nun ein Beispiel folgen, wo die als solche auftretende Wärmemenge bei den Dehnungsversuchen grösser erschien, wo aber bei Berücksichtigung der negativen und positiven Arbeit sich herausstellte, dass die Entlastungsversuche doch mehr chemische Energie verbraucht haben.

Versuchsreihe vom 4. VII. 91. Reizzeit 1,33''.

Art des Versuches.	Wärme in mcal.	Aufwand chemischer Energie in mcal.
Gedehnt	115	85,7
Entlastet	88	97,9
Gedehnt	94	66,9
Entlastet	81	93,1
Gedehnt	84	67,2
Entlastet	47	52,4
Gedehnt	44	35,6
Entlastet	20	22,2.

In den drei letzten Versuchen dieser Reihe folgen auch die

Werthe der aufgewendeten chemischen Energie nicht der aufgestellten Regel. Man sieht aber an der Kleinheit dieser Werthe schon, dass die Reizbarkeit des Muskels in raschem Sinken begriffen war.

Offenbar kann bei Versuchen, wo eine bestimmte Zeit hindurch gereizt wird, von welcher die Schlittenschiebung nur einen Theil und zwar in der Regel den ersten Theil bildet, das Verhältniss der Beträge chemischer Energie, welche eine Dehnung und eine Zusammenziehung erfordert, nicht rein zur Erscheinung kommen, denn während eines Theiles der Reizzzeit steht der Schlitten still und es findet weder Dehnung noch Entlastung statt. Wärme wird aber in diesen Theilen der Reizzzeit natürlich immer noch entwickelt. Diese Wärmemenge würde, selbst wenn sie in beiden Versuchsarten dieselbe wäre, das Verhältniss der beiden Energiemengen der Gleichheit nähern. Wenn aber diese Wärmemenge im Versuche der zweiten Art sogar grösser wäre als in einem der ersten Art, so würde das Ueberwiegen des Energieverbrauches im Entlastungsversuche ganz verdeckt werden können. In der That ist nun zu vermuthen, dass im Versuche der zweiten Art diese Wärmemenge grösser ist, denn in einem solchen Versuche steht der Schlitten noch eine Zeit lang still in der Lage rechts, wo die Last den Muskel spannt. Im Versuche der ersten Art steht der Schlitten links still, wo der Muskel zwar zusammengezogen, aber ungespannt ist und es ist zu vermuthen, dass in diesem Zustande der Reiz nicht so starken chemischen Process anfacht, als in jenem. Wenn diese Betrachtung richtig ist, so muss das Uebergewicht des Energieverbrauches im Entlastungsakte über den im Dehnungsakte um so weniger gross sein, je länger die Dauer des Reizes ist. Dies hat sich in der That in verschiedenen meiner Versuchsreihen gezeigt. Andererseits muss sich jenes Uebergewicht am auffälligsten zeigen, wenn man die gleichsam unbenützte Reizzzeit ganz unterdrückt. In welchem Maasse dies der Fall ist, mag eine Versuchsreihe lehren, worin der Reiz nicht unter Anwendung der Unterbrechungsuhr während einer bestimmten immer gleichen Zeit andauerte, wo vielmehr dieselbe Person, die den Schlitten handhabte, auch die Nebenschliessung der reizenden Induktionsrolle führte und zwar sie aufhob im Augenblicke, wo der Schlitten in Bewegung gesetzt wurde und sie wieder herstellte, sowie der Schlitten seine Bahn eben durchlaufen hatte; sodann nach Aufhören des Reizes wurde der Schlitten in seine Anfangslage zurückgeführt.

Versuchsreihe vom 3. I. 91.

Art der Versuche.	Wärme in mcal.	Aufwand chemischer Energie in mcal.
1. Entlastet	95,2	108,7
2. Gedeht	64	37,0
6. Gedeht	38,1	28,1
7. Entlastet	52,3	54,7.

Die Versuche 3—5 dieser Reihe waren Versuche der dritten Art, von denen später zu sprechen ist. Nach der von Weber eingeführten Methode, Muskelversuche auf gleiche Ermüdungsstufe zu reduciren, wäre zu vergleichen das Mittel aus Versuch 2 und 6 mit dem Mittel aus Versuch 1 und 7. Man erhält so folgende Zahlen:

	Wärme in mcal.	Aufwand chemischer Arbeit in mcal.
Entlastung	73,7	81,7
Dehnung	51,0	32,5.

Der Aufwand chemischer Energie für die Entlastung mit Arbeit erscheint hier mehr als doppelt so gross als für die Dehnung. Es ergibt sich hieraus, dass die Vermuthung, die ich S. 28 meines Buches über „mech. Arbeit u. Wärmeentwicklung bei der Muskelthätigkeit“ ausgesprochen habe, um die Lage des Dehnungsmyogrammes über dem Zusammenziehungsmyogramme zu erklären, nicht zutreffend war.

Es liegt nahe die Ergebnisse dieser Versuche zu vergleichen mit den Sätzen, die Chauveau in seinem kürzlich erschienenen Werke¹⁾ durch äusserst scharfsinnig geführte Schlussfolgerungen aus seinen und anderer Forscher Versuchen ableitet. Wenn ich mich nicht täusche, schweben sehr vielen Physiologen von diesen Dingen ähnliche Ansichten vor, wie sie in Chauveau's Werke zum klaren genauen Ausdrucke gekommen sind. Man kann den Hauptsatz von Chauveau kurz so formuliren: „Wenn ein Muskel während einer Zeit t die Spannung s ausübt und um den Betrag v verkürzt ist gegen die Länge l , die ihm für die gedachte Spannung s im ruhenden Zustande zukommen würde, so wird eine Menge von potentieller chemischer Energie verbraucht, proportional $\frac{v}{l} \cdot st$. Wenn während dieser Zeit eine kleine

1) Le travail musculaire et l'énergie qu'il représente Paris 1891.

Verkürzung um einen Betrag δ stattgefunden hat, wobei eine Arbeit $= \delta s$ geleistet wird, so müsste nach Chauveau noch eine Energiemenge hinzukommen, die dem Aequivalent dieser Arbeit genau gleich ist — nicht grösser — und wenn während der Zeit t eine kleine Dehnung um einen Betrag δ stattgefunden hat, wobei eine äussere Kraft a am Muskel die Arbeit $s\delta$ leisten muss, so wird die im Muskel entwickelte Wärmemenge die aufgewendete Energie $\frac{v}{t}st$ um das thermische Aequivalent dieser Arbeit übertreffen. Wenn Chauveau verschiedene Verkürzung bei derselben Spannung resp. verschiedene Spannung bei derselben Verkürzung vergleicht, so denkt er sich im Allgemeinen die

Verschiedenheit der Spannung oder Verkürzung hervorgebracht durch Verschiedenheit der Reizstärke, doch meint er, dass seine Folgerungen auch Gültigkeit haben, wenn die Verschiedenheit der Spannung oder Verkürzung auf Unterschieden im Zustande des Muskels bei gleicher Reizintensität beruhen. Es ist daher wohl zulässig zu

fragen, ob meine Versuchsergebnisse dem Chauveau'schen Satze entsprechen oder nicht. Zeichnen wir zu dem Ende (siehe Fig. 7) den Entlastungs- und Dehnungsversuch in dasselbe Coordinatensystem. Die in Fig. 7 verwendeten Myogramme ab und a_1b_1 gehören zu den Versuchen 1 und 2, die als Beispiele zu unseren ersten Erörterungen (S. 553) gedient haben.

Tragen wir in der Ordinatenaxe von a aus nach oben eine Strecke (ag) ab, welche die Länge des tetanisirten bei Zusammenziehung entspannten Muskels in demselben Maassstabe darstellt, in dem der Zeichenstift des Myographion die Verkürzungen auf-

Fig. 7.

schrrieb. Ziehen wir nun durch g eine Parallele zur Abscissenaxe, so stellt diese Gerade gh die eigentliche Abscissenaxe dar für die beiden Dehnungscurven ab und a_1b_1 ; die eine ab gilt für den Zusammenziehungs-, die andere a_1b_1 für den Dehnungsversuch. In der Abscissenaxe gh sind die Spannungswerthe von g an zu messen und die von einem einer bestimmten Spannung entsprechenden Punkte abwärts bis zur Curve errichtete Ordinate misst die zu dieser Spannung gehörige Länge des tetanisirten Muskels — natürlich in dem Maassstabe, in welchem der Stift zeichnet.

Nach der Construction ist klar, dass die Strecke ga_2 die natürliche Ruhelänge des Muskels in dem der ganzen Construction zu Grunde liegenden Ordinatenmaassstabe darstellt. Die Dehnungscurve des ruhenden Muskels würde sich also von dem Punkte a_2 aus nach rechts und abwärts erstrecken und der Abscissenaxe gh die konkave Seite zukehren. Sie dürfte etwa so verlaufen, wie die punktirte Curve a_2b_2 in Fig. 7. Die Ordinaten dieser Curve gemessen von der Linie hg z. B. mn entsprechen dann den Werthen der Grösse l in der obigen Formel; die Differenzen derselben und der Ordinaten von ab resp. a_1b_1 z. B. pn resp. p_1n den Werthen der Grösse v . Wir fassen jetzt einen kleinen Abschnitt des Zusammenziehungsaktes im Versuche der ersten Art ins Auge, bei dem der Schlitten um den Betrag mi verschoben wurde, auf den eine (sehr klein zu denkende) Zeit t verwendet ist. Während derselben übte der Muskel eine Spannung s aus, welche sich nach der Strecke gm bemisst. Allerdings hat, während die kleine Schlittenverschiebung stattfand, die Spannung um ein wenig abgenommen, nämlich von dem Betrage gm auf den Betrag gi . Da jedoch diese Abnahme klein im Verhältniss zu dem Betrage gm ist, können wir s während der Zeit t constant denken. Ebenso ist während derselben v constant $= pn$ zu setzen, da auch diese Grösse nur um einen sehr kleinen Betrag $(= qk - pn)$ abgenommen hat. Nach Chauveau's Princip müsste nun in dem gedachten Abschnitte des Vorganges eine Summe chemischer Energie aufgewandt sein, proportional $\frac{v}{t} \cdot st$ also $= \text{Const.} \frac{v}{t} \cdot st = \text{Const.} \frac{pn}{mn} \cdot gm \cdot t$, vermehrt um das Aequivalent der geleisteten Arbeit $\delta s = (mp - iq)gm$. Aus unzähligen solchen Elementarbeträgen setzt sich die ganze chemische Energie zusammen, welche nach Chauveau's Auffassung die ganze Zusammenziehung kosten sollte. Es ist dabei noch zu

beachten, dass für alle Stücke der Bahnstrecke von b_1 bis b der Spannungswerth gr in Rechnung zu ziehen wäre, da wegen des Anliegens des Hebels am Anschlag bis zum Punkte b der Bahn ein höherer Werth nicht erreicht wurde. Als Werthe von v sind für diese Bahnstrecke die Abstände der Punkte der Curve a_2b_2 von der Geraden bb_1 einzusetzen.

Zergliedern wir nun ganz auf dieselbe Weise den Vorgang der Dehnung nach der Curve a_1b_1 und nehmen nur an, was allerdings in meinen Versuchen vielleicht nicht absolut genau, aber wahrscheinlich doch wohl sehr annähernd der Fall war, dass jeder kleine Abschnitt der Dehnung dieselbe Zeit in Anspruch nahm, wie der entsprechende Abschnitt der Zusammenziehung. Offenbar setzt sich jetzt die aufzuwendende chemische Energie wieder zusammen aus unzähligen Elementen von der Form $\text{Const. } \frac{v}{l} \cdot st$. Die jetzt gültigen Werthe der Grösse v in dieser Formel entsprechen aber in obiger Figur einer andern Strecke. Das dem soeben betrachteten Elemente der Zusammenziehung entsprechende Dehnungselement wäre z. B. $= \text{Const. } \frac{p_1 n}{mn} \cdot gmt$, was ersichtlich grösser ist. Da die ganze Curve a_1b_1 über der Curve ab liegt, so sind alle jene Elemente für den Dehnungsakt grösser, als für den Zusammenziehungsakt. Kurz: nach dem Chauveau'schen Principe müsste der Dehnungsakt mehr chemische Energie erfordern, als der Zusammenziehungsakt, wenn man von der für diesen — den Zusammenziehungsakt — verbrauchten chemischen Energie das Aequivalent der dabei geleisteten Arbeit abzieht, also bloss die Summe der Elemente $\text{Const. } \frac{v}{l} \cdot s.t$ in Betracht zieht.

Diese Summe wäre aber, wenn Chauveau's Anschauungsweise zuträfe, genau gemessen durch die bei einem Zusammenziehungsversuche frei auftretende Wärmemenge. Sie müsste also nothwendig übertroffen werden von der im Wärmemaass ausgedrückten für eine Dehnung erforderten chemischen Energie; wie viel mehr also noch von der bei einer Dehnung wirklich freiwerdenden Wärmemenge, denn diese ist ja um den Betrag des Aequivalentes der am Muskel ausgeübten Arbeit $a_1a_2b_1$ (Fig. 7) grösser, als die aufgewandte chemische Energie.

Diese Folgerung wird nun, wie die vorgelegten Beispiele

zeigen, durch meine Versuche nicht bestätigt. Im Gegentheil bleibt schon die beim Dehnungsversuche thatsächlich entwickelte Wärmemenge regelmässig zurück hinter der bei einem unter möglichst gleichen Umständen angestellten Zusammenziehungsversuche. Der um das Aequivalent der negativen (der am Muskel geleisteten) Arbeit verminderte Betrag der beim Dehnungsversuche entwickelten Wärme ist sogar, wie wir gesehen haben, unter geeigneten Umständen kleiner als die Hälfte von der beim entsprechenden Zusammenziehungsversuche entwickelten Wärme.

Mir scheint dies zu beweisen, dass es gerade der Akt der positiven Arbeitsleistung, d. h. der Zusammenziehung unter Spannung ist, welcher im Muskel den Hauptaufwand chemischer Energie erfordert. Die Aufrechterhaltung einer gewissen Spannung ohne Verkürzung und die Verkürzung des Muskels ohne Spannung erfordern zwar auch einen Aufwand an chemischer Energie, aber einen verhältnissmässig sehr viel kleineren als eben die Leistung positiver Arbeit. In demselben Sinne spricht auch schon die früher¹⁾ von mir gefundene Thatsache, dass bei einer isometrischen Zuckung weniger Wärme entwickelt wird als bei einer nur anfangs isometrisch verlaufenden, bei der auf der Höhe der Spannungsentwicklung dem Muskel gestattet wird, positive Arbeit zu leisten.

Stellen wir uns noch einmal den Elementarabschnitt (s. Fig. 7) eines Zusammenziehungsversuches vor, so wird nach der soeben ausgesprochenen Ansicht die chemische Energie, die während der kleinen Zeit t verbraucht werden würde, wenn es sich blos um Aufrechterhaltung der Spannung gm und der Länge mp handelte, viel kleiner sein als die bei diesem Elementarabschnitte wirklich frei werdende Wärme. Dasselbe wird natürlich von der Summe der Elementarabschnitte, also vom ganzen Vorgange gelten. Die dabei als freie Wärme zu Tage tretende Energie, ganz abgesehen von dem Aequivalente der geleisteten Arbeit, ist schon viel grösser als die Summe chemischer Energie, die das blosse Aufrechterhalten der betreffenden Verkürzungs- und Spannungswerthe in

1) Siehe myothermische Fragen und Versuche. Verhandl. der phys. med. Gesellschaft zu Würzburg N. F. Bd. 18. 1884, wieder abgedruckt in: myothermische Unters. aus den physiol. Laborat. in Zürich und Würzburg, herausgegeben von A. Fick. Wiesbaden 1889.

den einzelnen elementaren Abschnitten des ganzen Aktes kosten würde. Von dieser Energiesumme würde weit eher eine richtige, obwohl gewiss immer noch zu grosse Vorstellung geben die bei dem parallelen Dehnungsversuche entwickelte Wärmemenge, vermindert um das Aequivalent der bei Dehnung am Muskel verrichteten Arbeit. Diese Energiemenge würde also für das Versuchsbeispiel S. 558 kleiner zu denken sein als 32,5 mcal. Der ganze Energieaufwand für den (durch Interpolation konstruirten) Entlastungsversuch des Beispiels betrug 81,7 mcal. Es wären also 49,2 mcal. auf die eigentliche Arbeitsleistung des Muskels bei dem Entlastungsversuche verwendet, was natürlich viel mehr ist als das Aequivalent der wirklich nach aussen geleisteten Arbeit.

Offenbar müssen wir hierin eine sehr zweckmässige Eigenschaft der Muskelmaschinerie erkennen, denn die „Arbeitsleistung“ im eigentlichen Sinne des Wortes ist ja der Zweck des Muskels, und es wäre sehr unzweckmässig, wenn dies Gebilde schon sehr viel Brennmaterial verbrauchen müsste zur blossen Aufrechthaltung einer gewissen Spannung, welche einer Gegenkraft Gleichgewicht zu halten hat. Ein rein physikalisch-elastischer Strang thut ja dies ohne allen Aufwand von Brennmaterial, wenn er zur entsprechenden Länge gedehnt ist. Das allerzweckmässigste wäre es also offenbar, wenn sich ein Muskel jedesmal nach Bedürfniss durch einen einmaligen Verbrauch von Brennmaterial in einen Strang verwandeln könnte von solchen Abmessungen, dass er nun wie ein Kautschukstrang ohne weitere innere Veränderung bei der erforderlichen Länge die erforderliche Spannung ausübte. Es mag ausdrücklich hervorgehoben werden, dass dies keineswegs ein Widerspruch gegen den Satz von der Erhaltung der Energie sein würde, und der Muskel leistet auch wirklich etwas der Art beim Uebergang in den wärmestarren Zustand, und ich glaube, dass auch bei der normalen Tetanisirung in beschränktem Maasse ein solcher Vorgang stattfindet. Wir werden bei Erörterung der Versuche dritter Art noch einmal hierauf zurückkommen. Ganz ohne chemische Arbeit bleibt dabei aber die Spannung nicht aufrecht erhalten. Dies würde wohl eben auch nur unter der Bedingung möglich sein, dass der neue Zustand des Muskels, wo er bei der ursprünglichen Länge stärkere Spannung ausübte oder bei der ursprünglichen Spannung eine kleinere Länge besässe, ein ganz stabiler Zustand wäre — wie das bei der Wärme-

starre der Fall ist. Bei der normalen Tetanisirung während des Lebens darf aber dies natürlich nicht der Fall sein, denn da muss der Muskel jeden Augenblick wieder in seinen ursprünglichen Zustand, wo er für die eben gedachte Länge keine Spannung besitzt, zurücktreten können, um von Neuem zur arbeitenden Zusammenziehung bereit zu sein.

Dass die Aufrechthaltung einer gewissen Spannung über die hinaus, welche der Muskel in seinem Ruhezustande bei der betreffenden Länge als rein elastisches Band ausüben würde, in einem labilen — oscillatorischen — Zustande nicht möglich ist, ohne dass fortwährend Verbrennung von Material stattfindet, ist leicht begreiflich, wenn auch nicht gerade selbstverständlich.

Für den vorhin gefolgerten Satz, dass der Akt der Arbeitsleistung den Hauptaufwand an Brennmaterial erfordert, würden den allerbündigsten Beweis Versuche geben, in welchen die Wärmeentwicklung verglichen würde bei isometrischem Tetanus und bei arbeitender Zusammenziehung im Tetanus. Wenn sich hier zeigen sollte, dass bei Entlastung mit Arbeit mehr Wärme entwickelt wird, als bei isometrischem Tetanus, dann wäre eben erwiesen, dass Erhaltung selbst des höchsten Spannungswerthes noch nicht so viel Brennmaterial beanspruchte wie eine Entspannung mit Arbeit.

Ich habe einige solche Versuche angestellt, aber mit nicht ganz konstantem Ergebnisse. Wo der isometrische Tetanus dem Entlastungsversuche zeitlich folgte, war meist bei gleicher Reizungsdauer der Wärmebetrag im isometrischen Tetanus der kleinere. Bei umgekehrter Reihenfolge aber verhielt es sich umgekehrt. Reihen, in welchen der Ermüdungseinfluss sicher zu eliminiren war, habe ich nicht angestellt. Sie hätten doch mit den technischen Hilfsmitteln ausgeführt, über die ich verfügte, keine sichere Entscheidung herbeiführen können. Zu diesem Zwecke hätte offenbar die Dauer des isometrischen Tetanus der Dauer der Zusammenziehung genau gleich gemacht werden müssen. In meinen Versuchen konnte aber nur die Dauer des Reizes in je 2 Versuchen gleich gemacht werden. Die Schlittenschiebung wurde aus freier Hand ausgeführt und dauerte natürlich nicht genau so lange wie der Reiz. Es ist nun klar, dass bei einem Entlastungsversuche während eines mehr oder weniger langen Restes der Reizdauer der Muskel sich im Zustande maximaler Verkürzung ohne alle Span-

nung befand, ein Zustand, der jedesfalls den geringsten Aufwand von Brennmaterial erfordert. Beim isometrischen Versuche aber besteht während der ganzen Reizzeit, also auch während des jenem Reste entsprechenden Theiles der höchste Spannungsgrad. Wenn also beim isometrischen Tetanus mehr Wärme beobachtet wird als beim Entlastungstetanus, so ist das noch kein Beweis dafür, dass in einem Zeitraume, der dem der Schlittenschiebung gleichkommt, mehr Wärme erzeugt wurde.

In Anbetracht der kleinen Unterschiede, die ich beobachtet habe, möchte ich vermuthen, dass mit Anwendung vollkommenerer Methoden sich wohl beweisen lassen würde, dass bei einer Arbeit leistenden Entlastung unter Umständen mehr Brennmaterial verbraucht wird, als während genau gleich lange dauernder isometrischer Maximalspannung.

Der Satz, dass es die Arbeit ist, der der Aufwand an Brennmaterial wesentlich proportional geht und dass die dauernde Aufrechterhaltung einer Spannung, sowie andererseits die Zusammenziehung ohne erhebliche Spannung — also mit nur geringer Arbeit — verhältnissmässig wenig chemische Energie erfordert, hat sich mir schon längst aufgedrängt, wenn ich die erstaunlichen Leistungen im Distanzfahren auf dem Zweirade ins Auge fasste. Diese Leistungen hören, vom Gesichtspunkte unseres Satzes aus betrachtet, auf räthselhaft zu erscheinen, wenn man bedenkt, dass durch das Fahrrad das Problem gelöst ist, auf wagrechter Ebene den Körper fortzubewegen ohne die mindeste periodische Hebung und Senkung des Schwerpunktes, also ohne dass äussere mechanische Arbeit von den Muskeln geleistet zu werden brauchte ausser dem sehr geringen Betrage, der zur Ueberwindung der Widerstände gehört. Die Streckmuskeln des Beines ziehen sich gleichsam leer zusammen, was eben ohne lebhaften Verbrennungsprocess geschehen kann. Das Gehen auf ebenem Boden hingegen ist bekanntlich, wie von den Brüdern Weber in der „Mechanik der Gehwerkzeuge“ erwiesen ist, nicht möglich ohne beträchtliche mechanische Arbeit, da bei jedem Schritte die ganze Körperlast um einige Centimeter erhoben werden muss. Hierbei müssen sich also die Streckmuskeln des Beines unter grosser Spannung zusammenziehen, und selbst abgesehen von der faktischen Erhebung des Schwerpunktes über einen gewissen Horizont, müssen die Streckmuskeln, schon um den Schwerpunkt in gleicher Höhe zu erhalten, wenigstens eine Com-

ponente der Schwere in ihrer Zusammenziehung überwinden, während beim Radfahren die ganze Schwere des Körpers durch die Festigkeit des Rades getragen wird und eine Erhebung auf wagrechtem Boden gar nicht vorkommt.

Man wird hiernach in der Thatsache, dass das Gehen auf wagrechtem Boden viel mehr Aufwand von Brennmaterial kostet als die kolossalsten Leistungen im Radfahren, eine Bestätigung unseres Satzes erkennen.

Ich will noch an eine andere Erscheinung des täglichen Lebens erinnern, die dem in Rede stehenden Satze zur Stütze dienen kann. Beim Bergansteigen macht sich sehr bald ein gesteigertes Athembedürfniss fühlbar, was beim Bergabsteigen — geschieht es auf noch so steiler Bahn — nie der Fall ist. Nun besteht aber das Bergaufsteigen wesentlich aus Akten von der Art, wie unsere Versuche der ersten Art — Zusammenziehung mit positiver Arbeit, das Bergabsteigen aus Akten von der Art wie unsere Versuche der zweiten Art — Dehnung der erregten Streckmuskeln beim Sinken des Körpers in das Knie; die Spannung der Streckmuskeln durchläuft in beiden Fällen dieselben Werthe, da sie durch das Moment der Körperlast an den Gelenkaxen in beiden Fällen bedingt ist. Es wird also offenbar bei jenen Akten der ersten Art im Bergaufsteigen viel mehr Kohlensäure gebildet als bei den Akten der zweiten Art im Bergabsteigen. Dass bei dieser letzteren Bewegung auch eine sehr starke Ermüdung bis zur Schmerzhaftigkeit der Muskeln vorkommt, beruht offenbar nicht auf besonders reichlichem Verbrauch von Brennmaterial, sondern auf Beschädigung des Muskelgefüges durch rasche Zerrungen und Erschütterungen.

Ich gehe nun über zur Erörterung meiner Versuche der dritten Art. (S. S. 553 u. 554.) Im ersten Falle, wo die Entlastung vorausgegangen war, betrug der Verbrauch an chemischer Energie in Wärmemaass gemessen 118,2 mcal., in dem Versuche, wo die Dehnung der Entlastung vorausging, nur 62,8. Da der Versuch mit kleinerem Aufwande von chemischer Energie der später angestellte war, so könnte wieder daran gedacht werden, dass das Sinken der Lebhaftigkeit des chemischen Processes nicht durch die Natur des Versuches, sondern durch Ermüdung bedingt gewesen sei. Wir müssen daher die Ergebnisse solcher Versuchsreihen mit zu Rathe ziehen, bei denen es möglich ist, durch Interpolation die Ermüdungseinflüsse zu eliminiren. Zu diesen gehört auch schon

die Reihe selbst, der die beiden ersten Versuchsbeispiele entnommen sind, denn es folgte in ihr dem Dehnungs - Entlastungsversuche noch ein Entlastungs - Dehnungsversuch, in dem der Verbrauch chemischer Energie sich zu 108 mcal. berechnete. Das Mittel aus 118 und 108 ist 113. Dies ist also der Energieverbrauch, der zu erwarten gewesen wäre bei einem Entlastungs - Dehnungsversuche auf der Ermüdungsstufe, auf der beim Dehnungs - Entlastungsversuche 62,8 mcal. Energie verbraucht wurden. Ganz dieselbe Erscheinung hat sich nun in meinen zahlreichen Versuchsreihen ausnahmslos gezeigt. Um von den Schwankungen im numerischen Werthe des Verhältnisses zwischen den beiden Versuchsarten eine Vorstellung zu geben, will ich noch einige Beispiele hierhersetzen:

Versuchsweise	Energieverbrauch in mcal.	Mittel aus der vorher- gehenden und nach- folgenden Zahl
Versuchsreihe vom 8. XI. 90.		
Entlastet — Gedeht	135	
Gedeht — Entlastet	79	126
Entlastet — Gedeht	118	72
Gedeht — Entlastet	66	112
Entlastet — Gedeht	107	61
Gedeht — Entlastet	56	
Versuchsreihe vom 3. XII. 90.		
Gedeht — Entlastet	28	
Entlastet — Gedeht	49	26
Gedeht — Entlastet	25	44
Entlastet — Gedeht	39	
Versuchsreihe vom 6. XII. 90.		
Gedeht — Entlastet	58	
Entlastet — Gedeht	103	52
Gedeht — Entlastet	47	
Versuchsreihe vom 3. I. 91.		
Entlastet — Gedeht	119,7	
Gedeht — Entlastet	64,3	104,7.
Entlastet — Gedeht	89,7	

Aus den mitgetheilten Zahlen folgt der Satz: Wenn man einen Muskel jedesmal während derselben bestimmten Zeitdauer tetanisirt und ihn während dieser Dauer das eine Mal zuerst sich mit Entlastung zusammenziehen lässt und dann dehnt, das andere Mal ihn von der natürlichen Tetanuslänge aus zuerst dehnt und dann sich zusammenziehen lässt, dann kostet der Vorgang, bei dem die Zusammenziehung mit Entlastung vorausgeht, nahezu doppelt so viel chemische Energie als der Vorgang, bei dem die Dehnung vorausgeht.

Die Arbeitsdiagramme bei diesen beiden Versuchsweisen gleichen sich zum Verwechseln, sie können nahezu congruent sein. Hieraus geht hervor, dass in den einzelnen elementaren Stadien des Vorganges beide Male der Muskel während gleicher sehr kleiner Zeitabschnitte bei gleichen Längen gleiche Spannung ausgeübt hat, der wesentliche Unterschied besteht nur darin, dass bei der einen Versuchsweise der Muskel zuerst eine grosse mechanische Arbeit geleistet hat und dass hierauf eine fremde Kraft an ihm Arbeit leistet. Bei der anderen Versuchsweise dagegen hat sich der Muskel zuerst leer zusammengezogen, hierauf leistet an ihm eine fremde Kraft die Dehnungsarbeit und endlich leistet er bei der Wiederzusammenziehung seinerseits Arbeit.

Ich kann mir für diesen Thatbestand keine andere Erklärung denken als durch die Annahme, dass bei einem Versuche mit vorausgehender Dehnung ein Theil der bei der nachfolgenden Wiederzusammenziehung geleisteten Arbeit geschieht auf Kosten derjenigen Arbeit, welche die äussere Kraft bei der Dehnung am Muskel verrichtet hat. Es wäre also der Vorgang so zu denken: Durch die spannungslose Zusammenziehung zum Minimum der Länge ist der Muskel gewissermaassen verwandelt in einen kürzeren elastischen Strang, der, durch eine fremde Kraft gedehnt, sich wie ein gedehnter Kautschukstrang wieder zusammenzieht, ohne dass fernere chemische Processe erforderlich wären — wenigstens nicht in dem Maasse, in dem sie stattfinden müssen, wenn der Muskel dieselbe Arbeit durch Zusammenziehung unter Belastung von seiner natürlichen Ruhelänge aus leisten soll.

Dass der Tetanus insbesondere wohl, wenn eine leere Zusammenziehung zum Minimum der Länge stattfindet, vorübergehend einen neuen, mehr oder weniger stabilen Gleichgewichtszustand

hervorbringt, eine Art von „Schrumpfung“, ist wohl unzweifelhaft und es wird also vermuthlich auch in den Fällen, die in der citirten Abhandlung „Myothermische Fragen und Versuche“ von mir behandelt sind, ein gewisser Theil der Arbeit geleistet sein auf Kosten eines zuvor erzeugten Vorrathes von potentieller Energie in mechanischer Form. In dem hier vorliegenden Falle ist wahrscheinlich dieser auf Kosten eines solchen Vorrathes geleistete Arbeitstheil ein viel grösserer Bruchtheil der ganzen bei der Zusammenziehung vom Muskel geleisteten Arbeit. Hier ist aber eben der Vorrath potentieller mechanischer Energie mit Hülfe der von äusseren Kräften am Muskel geleisteten Arbeit entstanden.