Ueber den Einfluss der Ermüdung auf den zeitlichen Verlauf der Muskelthätigkeit.

Von

Dr. Otto Funke,

Grossherzoglich badischem Hofrath, Professor der Physiologie, Ritter des Ordens vom
Zähringer Löwen u. s. w.

Bei zahlreichen Wiederholungen der bedeutungsvollen Versuche, durch welche H. Kronecker ¹⁾ die Gesetze der Muskelermüdung, d. h. die Gesetze der Aenderung der Contractionsgrösse des Muskels im Verlauf einer fortgesetzten Reihe in regelmässigen Intervallen wiederkehrender Zuckungen unter dem Einfluss der wichtigsten Modificationen der Arbeits-Art, Grösse und Folge festgestellt hat, war mir eine auffallende Erscheinung entgegengetreten, deren nähere Verfolgung die Veranlassung zu den nachstehenden Untersuchungen gegeben hat. Es zeigte sich nämlich gegen das Ende längerer Arbeitsreihen eine so augenscheinliche, allmählig zunehmende Verzögerung des Zuckungsablaufs, insbesondere eine so beträchtliche Verlangsamung der zweiten passiven Phase der Wiederausdehnung des contrahirten Muskels, dass schliesslich selbst bei längeren Reizintervallen von 6 und mehr Secunden der Muskel nicht Zeit fand, bis zum Beginn der folgenden Zuckung sich wieder auf seine ursprüngliche Länge auszudehnen, mithin die Abscisse, von welcher sich die auf ruhender Fläche verzeichneten Zuckungsordinaten erhoben, stetig anstieg. Wurde in diesem Ermüdungsstadium die Reizung sistirt, so beanspruchte das vollständige Zurücksinken des Zeichenstiftes bis zum Niveau der ursprünglichen Abscisse um so längere Zeit, je höher sich bereits der Fusspunkt der Ordinatens in der Zuckungsreihe erhoben hatte. Zuweilen kam es vor, dass von sehr ermüdeten, von Anfang an wenig leistungsfähigen Muskeln die ursprüngliche Länge auch bei dauernder Ruhe überhaupt nicht mehr erreicht wurde, dieselben selbst bei beträchtlicher Belastung in weit geringerer Länge, als ihnen zu Anfang des Versuchs durch das spannende Gewicht aufgenöthigt war, erstarrten. Diese

1) H. Kronecker, über die Ermüdung und Erholung der quergestreiften Muskeln. Ber. d. K. sächs. Ges. d. Wiss. Math.-phys. Cl. 1871, p. 177.

Erscheinung, welche gewiss mit Recht als eine überraschende bezeichnet werden darf, scheint in dem hohen Grade, in welchem sie mir regelmässig sich darbot, noch von keinem Experimentator beobachtet worden zu sein. Ist auch längst festgestellt, dass der absteigende Theil der Zuckungscurve schon beim frischen Muskel keine einfache Fallcurve ist, dass insbesondere der letzte Abschnitt derselben, welcher sich beinahe asymptotisch der Abscissenaxe nähert, beweist, wie weit der Muskel noch, bevor er seine ursprüngliche Länge wieder erreicht hat, den Fall des gehobenen Gewichts verzögert; ist auch bereits die Verlängerung der zweiten passiven Phase der Zuckung im Verlauf der Ermüdung dargethan, so habe ich doch nirgends eine Andeutung der extremen Verhältnisse gefunden, wie sie mir am Ende längerer Ermüdungsreihen entgegentraten. Dass Kronecker so auffallend verzögerte Dehnungen nicht beobachtet hat, und auch die von ihm abgebildeten Ermüdungscurven nirgends ein schliessliches Ansteigen der Abscissenaxe zeigen, mag darin seinen Grund haben, dass er meist mit frischgefangenen Fröschen gearbeitet hat, bei welchen, auch wenn die Erregbarkeit keine sehr hohe ist, das Stadium der langsamen Nachdehnung selbst im höchsten Ermüdungszustand die Dauer einer Secunde selten erreicht, während sich dasselbe bei länger gefangen gehaltenen Fröschen unter Umständen über 10 Secunden und mehr erstrecken kann. Jedenfalls erschien es mir geboten, die in Rede stehende Erscheinung genauer durch zeitmessende Versuche zu studiren, überhaupt die Gesetze der allmäligen Veränderungen des zeitlichen Ablaufs der Muskelzuckung im Verlauf der Ermüdung nach denselben Principien und unter denselben variablen Bedingungen zu untersuchen, welche in Kronecker's Arbeit über die Aenderung der Contractionsgrösse durch die Ermüdung angewendet sind.² So viele sorgfältige Studien seit den bahnbrechenden Arbeiten von Helmholtz den zeitlichen Verhältnissen der Muskelaction gewidmet worden sind, so vielfach bei denselben auch bereits der Einfluss der Ermüdung in Betracht gezogen worden ist, so wenig erschien mir die abermalige gründliche Experimentalbearbeitung der Frage nach dem oben angedeuteten Programm eine überflüssige, und zwar aus mehrfachen Gründen. Erstens ist noch von keinem Experimentator gerade der Einfluss der Ermüdung einer systematisch durchgeführten Untersuchung unter Berücksichtigung

sichtigung sämmtlicher in Betracht kommender Variabeln, z. B. der von Kronecker zuerst in ihrer wesentlichen Bedeutung erkannten veränderlichen Dauer der Reizpausen unterworfen worden. Zweitens sind die Resultate, zu welchen verschiedene Forscher über die Form der Zuckungscurve des ermüdeten Muskels und deren allmälige Veränderung mit dem Grade der Ermüdung unter verschiedenen Bedingungen gelangt sind, in vielen wichtigen Punkten widersprechend. Ja, sogar über gewisse Eigenthümlichkeiten der Zuckungscurve des unermüdeten Muskels, und zwar gerade des absteigenden Theiles derselben, welcher durch die Ermüdung hauptsächlich verändert wird, vor allem des letzten Curvenendes finden sich noch gewisse unaufgeklärte Widersprüche. Ich erinnere nur an die Abweichungen in den Angaben verschiedener Autoren über die Bedingungen des Auftretens und die Lage der bekannten Wellen am Endtheile der Zuckungscurve, welche als Ausdruck elastischer Nachschwingungen aufgefasst werden. Helmholtz¹⁾ selbst theilt seine Beobachtungen mit über die Veränderungen der Zuckungscurve durch die „Abnahme der Reizbarkeit“, welche indessen als Ermüdungsveränderungen gelten können, da die ersten und letzten Curven längerer Zuckungsreihen nicht zwei durch eine längere Ruhepause getrennte Zuckungen verglichen werden, ohne dass aber freilich über die Grösse der ermüdenden Arbeit, Zahl und Intervalle der zwischen den verglichenen liegenden Zuckungen Näheres angegeben ist. Das Resultat, zu welchem Helmholtz gelangte, lautet bekanntlich dahin, dass mit der abnehmenden Reizbarkeit des Muskels der Gipfel der Curve sinkt und weiter vom Anfangspunkt abtrückt, die Energie demnach langsamer anwächst, dass der absteigende Theil der Curve sich viel langsamer und gleichmässiger der Abscissenaxe nähert, die ganze Curve also eine Abflachung und zunehmende Streckung erfährt, welche letztere besonders ihren absteigenden Theil trifft. Wundt²⁾ hat zuerst die successive

1) Helmholtz, Mess. über die Fortpflanzungsgeschw. d. Reiz. i. d. Nerven, Müller's Arch. 1852, pag. 212.

2) Wundt, die Lehre von der Muskelbewegung. Braunsch. 1858, pag. 187. Nach einem ähnlichen Princip hat, wie aus einer Mittheilung und Abbildung von Marey (du mouvem. d. l. fonctions de la vie, pag. 225) hervorgeht, bereits vor Wundt, Boeck die Ermüdungsänderungen der Zuckungscurven untersucht. Die Originalarbeit habe ich mir nicht verschaffen können.

Aenderung der Zuckungscurven im Verlauf einer längeren Reihe in Pausen durch gleiche Reize hervorgerufener Zuckungen studirt. Die Dauer der Reizpausen war eine veränderliche, allmählig wachsende, und zwar entsprach sie der mit der Ermüdung wachsenden Dauer der Zuckungen selbst, da der Muskel nach jeder Zuckung, sobald er seine ursprüngliche Länge wieder erreicht, durch Eintauchen eines von ihm getragenen Stahlstabes in Quecksilber die neue Reizung auslöste. Obwohl das Wundt'sche Untersuchungsprincip geeignet erscheint, die Veränderungen des Zuckungsverlaufs in einer lückenlosen Reihe von gleichmässigen Einzelarbeiten des Muskels klarzulegen, sind doch erstens gegen die von ihm angewendete Versuchsmethode gewisse von ihm selbst erkannte Bedenken zu erheben, und zweitens beantworten seine Versuche nur einen beschränkten Theil der zu stellenden Fragen. Der Fehler der Methode liegt darin, dass der Muskel nicht durch einen elementaren electrischen Reiz von gleicher Grösse zur Zuckung gebracht wurde, sondern jedesmal durch eine, wenn auch kleine Reihe electrischer Schläge, deren Zahl durch die Ermüdung selbst wuchs. Es ist daher mehr als fraglich, ob die dadurch hervorgerufenen Muskelactionen als elementare Zuckungen und nicht vielmehr als tetanische Contractionen aufzufassen sind. Dieser Zweifel und der Zweifel an der Gleichförmigkeit der Reizung wird wesentlich bestärkt durch die grossen Unregelmässigkeiten der abgebildeten Curven, an denen häufig durch secundäre Hebungen oder Abflachungen der Gipfel der tetanische Character unzweideutig hervortritt, und die oft auffallenden Differenzen der Höhen zweier benachbarter Zuckungen auf die verschiedene Zahl der zum Tetanus summirten Zuckungen hinweisen ¹⁾. Die umfassendsten Experimentalarbeiten über die ganze Ermüdungsfrage verdanken wir bekanntlich Volkmann, doch sind in denselben in erster Reihe die Aenderungen der Contractionsgrösse und der Elasticität des Muskels durch die Ermüdung, welche ja auch den Kern seiner Polemik gegen Ed. Weber bildeten, in Betracht gezogen. In einer neuern Arbeit theilt Volkmann ²⁾

1) Weit regelmässiger und in der Form mit den von mir erhaltenen übereinstimmender sind die von Marey (a. a. O.) nach einem Boeck'schen Original abgebildeten Curven.

2) Volkmann, die Ermüdungsverhältnisse der Muskeln, Pflüger's Archiv, III. Jahrg. 1870, pag. 372.

auch eine Reihe von Sätzen mit, welche sich auf die Aenderungen der zeitlichen Verhältnisse der Zuckung und ihrer Form durch die Ermüdung beziehen. Indessen ist auch mit diesen Sätzen keineswegs eine erschöpfende Lösung der Aufgabe gewonnen, und die von ihm als Typen für fünf Ermüdungsstufen, von denen die letzte der Erschöpfung nahe steht, abgebildeten Curven weichen in den wichtigsten Eigenthümlichkeiten so erheblich von den von Andern und mir erhaltenen ab, dass sie sicher nicht als richtige Ausdrücke des Ermüdungsgesetzes auch nur für einen speciellen Fall gelten können. Ausserdem fehlen alle Angaben über die Ermüdungsbedingungen, welche wesentlich bestimmend in den Gang der Veränderung der Curven eingreifen. Marey¹⁾, dem die graphische Methode so viele sinnreiche Anwendungen, und die graphische Technik manche Vervollkommnung verdankt, hat sich bei seinen zahlreichen myographischen Versuchen auch mit dem Einfluss der Ermüdung auf den Verlauf der Zuckung beschäftigt. Die Ergebnisse, zu denen er gelangte, und welche er durch sehr instructive Myogramme illustriert, bestätigen in der Hauptsache nur die Helmholtz'schen Beobachtungen von der wachsenden Verlängerung der Zuckungscurven, insbesondere ihres absteigenden Theils, sowie von der Erniedrigung und Verschiebung ihres Gipfels. Von einer nähern Berücksichtigung der Arbeitsart und Grösse der Reizgrösse und Intervalle ist auch bei Marey keine Rede. Klündel, welcher nach einer neuen, sehr genaue feine Zeitmessung gestattenden Methode (der vom Muskel bewegte Zeichenhebel verzeichnet seine Bewegung auf einer von einer schwingenden Stimmgabel getragenen Platte) den zeitlichen Ablauf der Zuckung einer sehr genauen Prüfung unterworfen hat²⁾, beschäftigt sich in der Hauptsache mit der Thätigkeit des frischen in verschiedenem Grade gespannten Muskels und der Vergleichung der Zuckungscurven mit einfachen Wurfcuren, ohne den Einfluss der Ermüdung specieller zu berücksichtigen, soweit ein solcher nicht bei einer einmaligen Contraction durch die Wirkung der Schwere des zu hebenden Gewichts in Betracht kommt.

1) Marey, du mouvement de la fonct. de la vie, Paris 1868.

2) Klündel, Voruntersuch. über d. Verl. d. Muskelzuck.; Arbeit aus dem Kieler physiol. Institut. 1868, pag. 107.

Lamansky¹⁾ endlich hat am Myographion nur den Einfluss des Absterbens des Muskels, nicht regelmässiger Ermüdungsarbeit auf die Gestalt der Zuckungscurve studirt. Kurz, ich glaube, dass der Stand der bisherigen Vorarbeiten eine erneute gründliche Bearbeitung der in Rede stehenden Frage zur Genüge rechtfertigt. Das Interesse, welches die Frage selbst in mehrfacher Beziehung bietet, bedarf kaum einer nähern Erörterung. Einerseits kommt vom Standpunkt der Mechanik bei der Bemessung der Arbeitsleistung des Muskels wesentlich in Betracht die Zeit, welche derselbe für eine einmalige elementare Leistung beansprucht, insbesondere die Zeit, welche er braucht, um sich zur ursprünglichen Länge wieder auszudehnen, um also eine neue Arbeit von bestimmter Grösse beginnen zu können. Die nachfolgenden Untersuchungen werden lehren, in welchem beträchtlichen Umfang unter bestimmten Bedingungen dieser Factor und mit ihm der Nutzeffect des Muskels durch die Ermüdung verändert wird. Auf der andern Seite steht auch vom eigentlich physiologischen Standpunkt aus zu erwarten, dass sich aus der Analyse der in der That auffallenden Ermüdungsveränderung des zeitlichen Verlaufs der elementaren Muskelaction Beiträge zur endlichen Beantwortung der Grundfragen nach dem Wesen der inneren Veränderungen, welche letzterer zu Grunde liegen und und durch sie herbeigeführt werden, mithin zur Theorie der Muskelthätigkeit gewinnen lassen.

Das nähere Programm der nachstehenden Untersuchung ist in Kürze folgendes: Es handelte sich darum, eine bis zu vollständiger Erschöpfung fortgesetzte Reihe von Zuckungen, welche in bestimmten regelmässigen Intervallen durch Momentanreize ausgelöst wurden, auf einer mit gleichförmiger Geschwindigkeit bewegten Fläche durch einen vom Muskel bewegten Zeichenhebel, und unter dem fortlaufenden Myogramm zur bequemen Uebersetzung der räumlichen Abscissenwerthe in zeitliche ein möglichst feine Zeitmessung erlaubendes Chronogramm verzeichnen zu lassen. Die Variablen, von welchen voraussichtlich der Ermüdungseinfluss auf die Form

1) Lamansky, Untersuch. über d. Natur d. Nervenenerregung. Stud. d. physiol. Instituts zu Breslau, 4. Heft, 1868, pag. 146.

der Zuckungcurve eine Function ist, und deren gesetzmässige Wirksamkeit daher durch möglichst vergleichsfähige Parallelversuche zu eruiiren war, sind: 1. die Art der Arbeitsleistung, je nachdem der Muskel ein Gewicht als Belastung oder Ueberlastung zu heben hatte; 2. die Grösse der Arbeit, variiert durch die Schwere des zu hebenden Gewichts; 3. die Dauer der Reizintervalle, mithin der Erholungszeit zwischen den einzelnen Leistungen; 4. Art und Intensität der Reizung, je nachdem der Muskel durch Schliessungs- oder Oeffnungsinductionsschläge verschiedener Stärke, gleichbleibender oder alternirender Richtung, durch Schliessung oder Oeffnung von Kettenströmen verschiedener Stärke in Thätigkeit gesetzt wurde, endlich 5. verschiedene physiologische Zustände des Muskels im Anfang und Verlauf der Versuchsreihe, z. B. Ernährungszustand und Erregbarkeitsgrad, Curarisirung, Injection von ermüdenden oder erholenden Substanzen u. s. w.

Bevor ich zu einer kurzen Darstellung der Methoden, deren ich mich bei der Ausführung der Versuche nach diesem Programm bedient habe, übergehe, möchte ich beiläufig eine Modification des Pflüger'schen Myographions empfehlen, welche ich mir zur Wiederholung der Kronecker'schen Versuche habe anfertigen lassen, und welche gewisse Bequemlichkeiten und Vortheile bei allen den mannigfachen Versuchen und Demonstrationen über Muskelthätigkeit, Nervenreizungs- und Erregbarkeitsgesetze, bei welchen der genannte Apparat benutzt wird, gewährt. An der Stelle der kleinen mit der Hand verschiebbaren Glastafel des letzteren befindet sich eine 35 Cm. lange berusste Glasplatte, getragen von einem Schlitten, welcher mit möglichst geringer Reibung in einer Schlittenbahn gleitend, entweder durch Drehung einer Kurbel continuirlich (zur Verzeichnung von Tetanuscuren) am Zeichenstift vorüberbewegt oder mit Hülfe eines Zahnrades mit verstellbarer Sperrvorrichtung ruckweise um gleichbleibende kleinere oder grössere Distanzen verschoben werden kann. Die Verschiebung wird durch Hin- und Herbewegung eines kleinen Hebels zwischen zwei Hemmungen bewirkt; je nach dem leicht verstellbaren Abstand der Hemmungen dreht derselbe bei der Vorwärtsbewegung das Zahnrad um 1, 2, 3 u. s. w. Zähne und verschiebt so die Platte um die entsprechende Anzahl von Millimetern, während bei der Rückwärtsbewegung die Rückdrehung

des Rades durch die Sperrvorrichtung verhindert wird. Die Bewegung des Hebelchens geschieht mit der Hand, was bequem durchzuführen ist, wo es sich nicht um grössere Zuckungsreihen handelt und wo der Zeitpunkt der Verschiebung willkürlich gewählt werden kann, was dagegen allerdings zur zeitraubenden Beschäftigung bei so langen regelmässigen Zuckungsreihen wie in Kronecker's Versuchen wird. Für diese Fälle liesse sich indessen leicht eine electromagnetische Vorrichtung construiren, welche ohne Zuthun des Experimentators die kleinen Excursionen des Hebels dadurch besorgte, dass ein in periodischen Intervallen im Electromagnet geschlossener und geöffneter Strom einen mit dem Hebel verbundenen Anker wechselnd anzöge und losliesse. Ist der Zeichenstift am Ende der Platte angelangt, so kann dieselbe ohne Zeitverlust unter Ausschaltung der Cliquetvorrichtung durch die Curbel in ihre Anfangsstellung zurückgedreht und soweit gesenkt werden, dass der Muskel eine neue Reihe über der ersten und so unter Umständen eine dritte und vierte Reihe verzeichnen kann. Ebenso kann in wenigen Secunden die beschriebene Platte durch eine neue ersetzt werden. Unter dem Zeichenstift des Muskels ist noch ein Markirstift angebracht, welcher, durch ein Hebelchen gegen die Platte bewegt, auf derselben dicht unter der betreffenden Zuckungsordinate einen Punkt oder kurzen Verticalstrich verzeichnet, so dass man während des Versuches einzelne Zuckungen anderen gegenüber mit Marken versehen kann. Die Verwendung von berussten Glasplatten zur Verzeichnung von Zuckungsreihen oder Tetanuscurven hat gegenüber dem berussten Papier auf der Kymographiontrommel den grossen Vortheil, dass man nach dem früher von mir empfohlenen Verfahren jede einzelne Versuchsserie auf photographischem Wege mit unanfechtbarer Treue beliebig vervielfältigen kann ¹⁾).

Bei den hier zu erörternden zeitmessenden Versuchen geschah die Aufzeichnung der Zuckungsreihen auf einem Papierstreifen ohne Ende, welcher mit gleichförmiger Geschwindigkeit unter geringer Spannung von einer Spule ab- und auf eine Kymographiontrommel aufgewickelt wurde, in ähnlicher Weise wie bei

1) Funke, über photogr. Vervielfältigung der Myographioncurven. Bericht d. math.-phys. Cl. d. k. sächs. Ges. d. Wiss. 1860.

Rosenthal's Phrenograph ¹⁾. Wie bei letzterem wird der Streifen zwischen Spule und Trommel über eine Schreibwalze geführt, deren Axe den Axen der letzteren genau parallel (vertical) stehend, wie diese mit möglichst geringer Reibung in Stahlspitzen läuft. Die Walze ist so gestellt, dass der Theil ihrer Peripherie, über welche der Streifen in Berührung mit den Schreibfedern fest anliegend gleitet, so weit vorspringt, dass derselbe mit einer mässigen Convexität vorgewölbt wird. Zwischen Schreibwalze und Trommel befindet sich noch eine weitere, gegen erstere zurückstehende, ebenfalls in Stahlspitzen laufende Führungswalze von geringem Durchmesser, über deren Rückseite der Streifen gleitet, ehe er auf die Trommel übergeht. Spule, Schreib- und Führungswalze laufen in einem Rahmen, welcher aus zwei durch senkrechte eiserne Säulen verbundenen horizontalen eisernen Schienen besteht. Die untere Schiene, welche dem Gehäuse des Trommeluhrwerks so aufgeschraubt ist, dass die Walzen in gleicher Höhe mit der Trommel zu stehen kommen, trägt zugleich das Stativ, an welchem sich der Muskel mit seiner Schreibvorrichtung befindet. Die Spannung des Papierstreifens wird bewirkt und regulirt durch eine kleine Feder, welche gegen den Rand einer am oberen Ende der Spulenaxe befestigten horizontalen Messingscheibe schleift und demselben durch eine Schraube in beliebigem Grade angepresst werden kann. Die Trommel wird durch ein grosses vortreffliches Gewichtuhrwerk von Baltzar & Schmidt in Leipzig, welches bei untadelhafter Gleichförmigkeit des Ganges eine Variation der Geschwindigkeit in ausserordentlich weiten Grenzen gestattet, in Bewegung gesetzt, und zwar dadurch, dass eine mit der Trommelaxe verbundene horizontale Frictionsrolle mit ihrem Rand auf der Fläche einer grossen verticalen Frictionsscheibe schleift, welche vom Uhrwerk um eine horizontale, rechtwinklich zur Trommelaxe stehende Axe gedreht wird. Die Geschwindigkeit der Bewegung des Papierstreifens kann bei hinreichender Spannung desselben einmal durch Vermehrung des treibenden Gewichts, zweitens durch Verstellung der grossen Windflügel, drittens in ganz allmählicher Abstufung durch Verschiebung der Frictionsrolle von der Nähe des Centrums gegen

1) Rosenthal, die Athembewegungen. Berlin 1862, pag. 50, Taf. I, Figur 1.

die Peripherie der Frictionsscheibe vom Unmerklichen bis zu einem Maximum von 215 Mm. in der Secunde gesteigert werden. Die kleine Veränderung der Geschwindigkeit, welche bei längerem Gang durch die Zunahme des Trommelumfangs mit der Papieraufwicklung bedingt wird, ist so unerheblich, dass sie nicht in Betracht kommt, um so weniger, als die Geschwindigkeit bei jedem Versuch stetig durch das Chronogramm controlirt wird ¹⁾.

Der Schreibapparat des Muskels besteht im Wesentlichen aus einer ähnlichen Modification des Helmholtz'schen Myographionhebels, wie sie Kronecker angewendet hat, nur dass der Schreibstift durch eine feine, mit Anilinfärbung gefüllte Glasfeder ersetzt ist. Ich sehe daher von einer Detailbeschreibung desselben ebenso ab, wie von einer Erörterung der vielbesprochenen Fehlerquellen, und der Art, wie ich sie nach bekannten Principien möglichst reducirt habe. Das kleine Stativ, welches die Muskelklemme, den Schreibhebel und die Unterstützungsvorrichtung für Ueberlastungsversuche trägt, ist an einer verticalen, der Schreibwalze gegenüberstehenden Axe so angebracht, dass es auf- und niedergeschoben werden kann, mithin nach jedesmaliger Zurückwicklung des Papierstreifens mehrere Versuchsreihen übereinander verzeichnet werden können, was die Vergleichung derselben sehr erleichtert.

Dicht unter der Schreibfeder des Muskels wird dem Papierstreifen eine zweite Glasfeder angelegt, welche, an einem dünnen Aluminiumstäbchen befestigt, mit dem einen Schenkel einer König'schen chronographischen Stimmgabel in fester Verbindung steht, und daher, sobald dieselbe durch die stromunterbrechende Stimmgabel in Schwingungen versetzt wird, diese in bekannter Weise dicht unter dem Myogramm auf dem Papier verzeichnet. Die Abscissenaxe der Stimmgabelcurve diene zu-

1) Leider bin ich in den Besitz dieses grossen Uhrwerks erst gekommen, als die Untersuchung bereits sehr weit gediehen war. Die Mehrzahl der Versuche ist mit einem älteren Kymographion angestellt, dessen Uhrwerk selbst bei der für dasselbe bereits gefährlichen Belastung von 25 Pfund doch nur eine Maximalgeschwindigkeit von 22 Mm. in der Secunde erreichen liess. Indessen ist auch diese Geschwindigkeit genügend, um die Veränderung der Curvenform durch die Ermüdung deutlich zu demonstrieren und die verhältnissmässig groben Veränderungen der zeitlichen Verhältnisse, um welche es sich handelt, mit hinlänglicher Genauigkeit messen zu lassen.

gleich zur Controle etwaiger Hebungen oder Senkungen der Abscissenaxe des Myogramms. Ich habe bei meinen Versuchen eine Stimmgabel von nur 30 Schwingungen in der Secunde verwendet, welche mir bei grösseren Geschwindigkeiten mit hinreichender Genauigkeit Zeitwerthe von $\frac{1}{120}$ Sec. zu messen gestattete, was für die hier in Betracht kommenden Zeitverhältnisse mehr als ausreichend ist.

In keiner Versuchsreihe habe ich sämmtliche vom Muskel ausgeführten Zuckungen auf die bewegte Papierfläche aufschreiben lassen, da dies zu einem ganz enormen Papieraufwand geführt und die Uebersicht der Curvenveränderungen unnötig erschwert hätte. Nehmen wir beispielsweise eine Reihe von 800 Zuckungen in Pausen von 4 Secunden, so würde dieselbe bei einer Geschwindigkeit von 20 Mm. bereits einen Papierstreifen von 64 Meter Länge, bei einer Geschwindigkeit von 80 Mm. einen solchen von 256 Meter Länge in Anspruch nehmen. Da die Veränderungen successiv sich ausbilden, war es genügend, von jedem aufeinanderfolgenden Hundert (oder 50) Zuckungen immer nur die ersten 5 oder 10 auf dem bewegten Papier, die zwischenliegenden bei Stillstand des Papiers und der Stimmgabel verzeichnen zu lassen. Nur unter Umständen war die Aufzeichnung längerer Serien erforderlich.

Das Muskelpreparat bestand in allen Versuchen aus dem m. gastrocnemius des Frosches in Verbindung mit dem Oberschenkelknochen, welcher unbeweglich eingeklemmt wurde, während die Achillessehne mit dem Zeichenhebel durch ein Häkchen in Verbindung stand. Allerdings kommen beim ausgeschnittenen, der Circulation entzogenen Muskel voraussichtlich zu den Ermüdungsänderungen die durch das spontane Absterben bedingten Veränderungen der Zuckungen hinzu, allein dass letztere bei dem lebenszähnen Froschmuskel in dem verhältnissmässig kurzen Zeitraume der Versuchsdauer (von höchstens 1 Stunde) wenig oder nicht in Betracht kommen, lehrt am Besten die Thatsache, dass, wenn ich nach Beendigung einer ganzen Versuchsreihe mit einem Wadenmuskel eine zweite Reihe mit dem anderen Wadenmuskel desselben Thieres begann, die Anfangszuckungen des letzteren in Form und Dauer unter sonst gleichen Bedingungen mit den Anfangszuckungen des ersten Muskels vollkommen übereinstimmten, selbst wenn der zweite Schenkel, unterdessen

ohne besondere Vorsichtsmassregel enthäutet, sich selbst überlassen war. Diese Thatsache ist darum von besonderem Belang, weil ich mich im Verlauf der Untersuchung sehr bald überzeugte, dass vergleichsfähige Versuche zur Feststellung des Einflusses einer bestimmten Variablen nicht an den Muskeln verschiedener Individuen, sondern, soweit sie nicht an demselben Muskel durchführbar sind, an den gleichnamigen Muskeln desselben Thieres angestellt werden müssen, da die Ermüdbarkeit bei verschiedenen Individuen, selbst wenn man gleich grosse, anscheinend gleich genährte und unter gleichen Verhältnissen gehaltene auswählt, sehr erhebliche Differenzen unter sonst gleichen Bedingungen zeigt. Dass man vollends nicht z. B. mit Sommer- und Winterfröschen vergleichende Versuche über eine bestimmte Variable anstellen darf, versteht sich von selbst. Um die Vergleichsfähigkeit der nacheinander zu verwendenden Wadenmuskeln desselben Frosches gegen jeden Zweifel zu sichern, habe ich in einer Reihe von Versuchen den Schenkel des zuerst gebrauchten Muskels nach Unterbindung der art. iliaca der betreffenden Seite amputirt, sodass der zweite Muskel derselben Seite unter normalen Verhältnissen mit dem lebenden Thiere verbunden blieb. Doch habe ich später diese Vorsichtsmassregel als eine überflüssige erkannt, wie aus der oben erwähnten Erfahrung hervorgeht.

Die grosse Mehrzahl meiner Versuchsreihen ist mit nicht curarisirten Muskeln, welche in ihrer ganzen Länge von den reizenden Strömen durchflossen wurden, angestellt. Da die Möglichkeit vorlag, dass der Gang der zu studirenden Ermüdungsveränderungen durch die Mitreizung der intramuscularen Nerven in irgend welcher Weise modificirt würde, kam es darauf an, derartige Vergleichsversuche an curarisirten und unvergifteten Muskeln desselben Thieres unter sonst gleichen Bedingungen anzustellen. Ich habe daher bei mehreren Fröschen durch Unterbindung der Iliaca einer Seite vor der Vergiftung die motorischen Nerven der einen Seite vor der Vergiftung abgesperrt, und dann beide Wadenmuskeln nacheinander genau dieselben Ermüdungsreihen durchmachen lassen. Da eine sich ergebende Differenz möglicherweise hätte davon herrühren können, dass der vergiftete Muskel bis zu seiner Präparation vom Blut durchströmt war, der unvergiftete nicht, habe ich in dem einen Fall zuerst den vergifteten, und dann den unvergifteten, im andern Fall umgekehrt

zuerst den unvergifteten arbeiten lassen. Es stellte sich dabei in der That ein Unterschied heraus, indessen nur ein gradueller, insofern bei dem unvergifteten Muskel die gleichen Formveränderungen der Zuckungscurven stets etwas früher, nach einer geringern Zahl von Contractionen eintraten, als bei dem vergifteten, worauf ich später noch zurückkommen werde. Jedenfalls kann von einer wesentlichen Betheiligung der Mitreizung intramuskulärer Nerven nicht die Rede sein.

Was die Methode der Reizung betrifft, so habe ich bei Anwendung von Inductionsströmen bei einem grossen Theil der Versuche in der Hauptsache das von Kronecker angegebene Verfahren angewendet, nur mit Weglassung der regelmässig alternirenden Commutation des Stromes, da ich bei speciell darauf gerichteter Prüfung einen Unterschied der Resultate bei einseitiger und alternirender Stromrichtung nicht wahrnehmen konnte. Ein Reizungsmetronom schloss und öffnete in bestimmten regelmässigen Intervallen den Strom in der primären Spirale der Inductionsvorrichtung, während die nach Pflüger's Princip von Kronecker construirte Wippe die Schliessungs- oder Oeffnungsströme (in der Regel erstere) der secundären Spirale vom Muskel abblendete. Bei diesem Verfahren zeigte sich ziemlich regelmässig eine Erscheinung, welche mir schon bei Wiederholung der Kronecker'schen Versuche (Verzeichnung der Zuckungen auf ruhender Fläche) aufgefallen war, nämlich im Verlauf längerer Arbeitsreihen periodisch auftretende Contractionen von beträchtlich grösserer Höhe und längerer Dauer als die Uebrigen. Entweder erschienen dieselben vereinzelt, sodass z. B. jede zwölfte Zuckung höher war, oder es traten hintereinander 2—3 höhere auf, gefolgt von 9—10 von regelmässiger Höhe; in letzterem Fall war häufig die mittelste der abnormen Zuckungen höher als die erste und letzte. Zuweilen war eine regelmässige Periodicität in ihrer Wiederkehr nicht zu gewahren; am auffallendsten war ihre Erscheinung im Anfang der Versuchsreihen, bei hohen Ermüdungsgraden verschwanden sie häufig gänzlich. Da sie auch in solchen Versuchen nicht fehlten, wo von Anfang an Maximalreize verwendet wurden, d. h. in Vorversuchen vor der regelmässig fortlaufenden Zuckungsreihe, die secundäre Spirale soweit aufgeschoben wurde, bis eine weitere Steigerung der Hubhöhe nicht zu bemerken war, wie dies fast bei allen Versuchen

geschah, so sind die in Rede stehenden Contractionen jedenfalls in gewissem Sinn als übermaximale Zuckungen zu betrachten, und es kam darauf an, in Berücksichtigung der bekannten Differenzen der Ansichten über deren Bedeutung und Entstehung, ihre Ursachen unter den gegebenen Verhältnissen aufzusuchen. Es stellte sich nun in diesem Fall unzweideutig heraus, dass sie von Unregelmässigkeiten in der Unterbrechung des primären Stromkreises durch den Reizungsmetronom herrührende summirte Zuckungen waren. Dieser Charakter war in vielen Fällen sichtlich ausgeprägt durch leichte Einknickungen oder schwache terrassenförmige Abstufungen, welche der aufsteigende Curventheil in der Höhe des normalen Gipfels zeigte (Fig. 12 u. 14). Da in allen meinen Versuchen der Muskel direct gereizt wurde, der Inductionsschlag denselben in seiner ganzen Länge durchsetzte, da ferner die Erscheinung auch bei curarisirten Muskeln auftrat, fallen für dieselbe alle Erklärungen weg, welche sie als eigenthümliche Erfolge der Nervenreizung darstellen. Es kann selbstverständlich vor allen nicht die neuerdings von Fick¹⁾ aufgestellte Theorie der übermaximalen Zuckungen Anwendung finden, nach welcher dieselben in dem Sinn summirte Zuckungen sind, dass sich der Zuckung, welche der „Endreiz“ im Nerven von der dem Muskel benachbarten Electrode auslöst, eine zweite Zuckung superponirt, welche von dem in der intrapolaren Strecke verzögerten „Anfangsreiz“ von der fernerer Electrode aus hervorgerufen wird. Es handelt sich hier offenbar um Doppelzuckungen, deren zweite auf irgend eine Weise durch eine secundäre Reizung der Muskeln, welche in einem kleinen Zeitintervall der primären nachfolgt, entsteht; natürlich kann aber hier nicht davon die Rede sein, dass in Lamansky's²⁾ Sinne die Wirkung der unipolaren und der gewöhnlichen Reizung sich summirt. Am nächsten lag der Gedanke, die Ursache der Erscheinung in dem Reizungsmetronom zu suchen, welcher die Stromunterbrechung dadurch besorgte, dass die Zähne eines der Zahnräder, welche sonst zur Auslösung der Glockenschläge bestimmt sind, mittelst eines von ihnen erfassten isolirten Hebels einen Metallbügel aus zwei Quecksilbernäpfchen heraushoben. Unge-

1) A. Fick, Studien über electr. Nervenreizung. Arb. a. d. physiol. Labor. d. Würzburger Hochschule; 1872, pag. 65.

2) Lamansky, a. a. O.

naigkeiten der Zähne und der Führung des Hebelchens erschienen als die Ursache zuweilen auftretender merklicher Schwankungen des letzteren beim Herausheben aus der niedrigen Quecksilberschicht und konnten somit wohl den beabsichtigten einfachen Oeffnungsreiz gewissermassen in mehrfache Reizungen spalten. Dies erschien um so wahrscheinlicher, als die fraglichen Ueberzuckungen besonders bei einem der Zahnräder regelmässig in bestimmter Periodicität auftraten. Die ganze Erscheinung würde daher, als auf Versuchsfehlern beruhend, keine Erwähnung verdienen, wenn nicht bei einem Verfahren, welches ich zu ihrer Vermeidung einschlug, noch einmal meine Aufmerksamkeit auf übermaximale Zuckungen gelenkt worden wäre. Als ich nämlich zur Umgehung des Reizungsmetronoms mir die Mühe nahm, die Schliessung und Oeffnung des primären Kreises mit der Hand durch Fallenlassen und rasches Ausheben des Pflüger'schen Fallhammers nach der Secundenuhr zu besorgen, fielen die in Rede stehenden Zuckungen zwar bei der Oeffnungsreizung vollständig weg, traten aber häufig bei der Schliessungsreizung ein, immer aber nur, wenn der schwere Hammer aus einer gewissen Höhe herabfiel, oder sehr rasch mit der Hand in das Quecksilbernäpfchen eingetaucht wurde. Bei mässiger Geschwindigkeit des Eintauchens trat nie eine übermaximale Zuckung (welche auch hier oft das deutliche Gepräge der Doppelzuckung trug) ein, wohl aber konnte ich in einigen Versuchen eine solche, besonders bei etwas vorgeschrittener Ermüdung, beliebig oft durch rasches Eintauchen oder Fallenlassen hervorrufen. Es handelte sich auch hier offenbar um Unregelmässigkeiten der Reizung. Gänzlich fielen die in Rede stehenden summirten Zuckungen weg, wenn ich Schliessung und Oeffnung des primären Kreises durch Herstellung und Aufhebung eines Platincontacts (wobei ich den Anker eines Heidenhain'schen Tetanomotors verwendete) bewerkstelligte. Da bekanntlich die durch Schliessung und Oeffnung von Kettenströmen erzeugten Zuckungen gewisse wesentliche in ihrer Bedeutung zum Theil noch streitige Abweichungen ihrer Dauer und ihres Verlaufs von Inductionszuckungen zeigen, schien es mir von Interesse, das Studium der Ermüdungsveränderungen auch auf diese Zuckungskurven auszu dehnen. Ich habe bei diesen Versuchen den Muskel in den Kreis eines Kettenstromes einer verschiedenen Anzahl kleiner Grove's-

scher Elemente mit variabler Länge der Rheochordnebenschliessung eingeschaltet und Schliessung und Oeffnung des Stromes meist auf die zuletzt besprochene Art, Herstellung und Aufhebung eines Platincontacts bewirkt. Im Uebrigen sind bei diesen Versuchen dieselben Varianten, wie bei den Experimenten mit Inductionsreizung in Anwendung gebracht worden.

Ich beginne die Darlegung der

Ergebnisse der Untersuchung

mit der Besprechung der Veränderungen, welche die Curve einer durch einen Inductionsschlag erzeugten Zuckung im Verlauf der Ermüdung erfährt, und halte mich dabei zunächst an den einfachen Fall einer in regelmässigen Intervallen erfolgenden directen (Maximal-) Reizung des Muskels durch gleichgerichtete Oeffnungsinductionsschläge von gleichbleibender Stärke. Es ist dabei unerlässlich, die Zuckungscurve des frischen Muskels als Ausgangspunkt in die Betrachtung zu ziehen, nicht als ob ich den Resultaten der früheren sorgfältigen Studien über ihre Form etwas wesentlich Neues zuzufügen hätte, sondern einmal, weil ich ihre graphische Erscheinung, wie sie sich bei meinen Versuchen gestaltete, zur Vergleichung mit ihren Ermüdungsmodifikationen vorlegen muss, zweitens, weil ich besonders über das Verhalten ihres Endstücks meine Beobachtungen mittheilen möchte.

Bei der geringen Papiergeschwindigkeit, von beiläufig 22 Mm. in der Secunde, bei welcher die Mehrzahl meiner Versuche angestellt ist, zeichnet der unermüdete Muskel Curven, wie sie in Fig. 1—14 nach ausgewählten Beispielen treu copirt sind, während Fig. 15 und 16 zwei solche bei grösseren Geschwindigkeiten (58,5 u. 82 Mm. pr. Sec.) gezeichnete gibt. Curve 1 und 2 rühren von unbelasteten Muskeln (welche nur das geringe, durch ein Laufgewicht nahezu aequilibrirte Hebelgewicht trugen) her, Curve 3, 4, 15 und 16 von solchen, welche mit 10 Gramm, Curven 5, 6, 7, 13 und 14 von solchen, welche mit 20 Gramm, endlich Curven 8—12 von solchen, welche mit 40 Gramm belastet waren. Ein Ueberblick dieser Curven zeigt in die Augen fallende Verschiedenheiten der Zuckungshöhe, Dauer und Form, letzterer besonders an ihrem Endtheil. Von der Erörterung der Höhendifferenz sehe ich ab. Die Dauer variirt innerhalb ziem-

lich weiter Grenzen. Sie ist bei gleicher Belastung und sonst gleichen äussern Bedingungen ziemlich verschieden bei den Muskeln verschiedener Thiere; insbesondere zeigten sich bei solchen Individuen, bei denen die im Verlauf der Ermüdung auftretende Trägheit des Zuckungsverlaufs hohe Grade erreicht, in der Regel bereits die Anfangszuckungen von längerem Verlauf, als bei Thieren, deren Muskeln dem Ermüdungseinfluss besser widerstehen. Beispiele hierfür bieten die Curven 15 und 16, welche am gleichen Tag von zwei gleichgrossen, frischgefangenen Fröschen gezeichnet wurden, von denen die letztere von ihrem Anfang bis zum Beginn der Nachschwingungen 2 Stimmgabelschwingungen ($\frac{1}{15}$ Sekunde) mehr überspannt als erstere. Im Allgemeinen wächst die Zuckungsdauer (abgesehen von den Nachschwingungen) mit der Contractionsgrösse, daher sie meist mit der steigenden Belastung abnimmt, wie eine Vergleichung der Curven 5 und 11 lehrt, welche von den beiden Gastroknemiis desselben Frosches herrühren, erstere bei 20, letztere bei 40 Gramm Belastung gezeichnet ist. Wie beträchtlich die Dauer zunimmt, wenn durch Summirung von zwei Zuckungen die oben besprochenen „übermaximalen“ Zuckungen entstehen, zeigen die Curven 12 und 14, bei denen zugleich auch durch die terrassenförmigen Abstufungen des aufsteigenden Theils die Superposition der beiden Componenten deutlich ausgeprägt ist. 12 ist eine solche Doppelzuckung, welche in derselben Versuchsreihe unmittelbar nach der Normalzuckung 11 gezeichnet ist; ebenso ist 14 unmittelbar auf die Zuckung 13 gefolgt.

Die Enden der Zuckungscurven zeigen sämmtlich die vielbesprochenen Wellenlinien der elastischen Nachschwingung und zwar mit sehr erheblichen Verschiedenheiten der Zahl, Tiefe und Lage der Wellen. Ich bemerke darüber Folgendes, indem ich besonders auf die von Klündel¹⁾ und Kronecker²⁾ gegebenen Erörterungen dieser Erscheinung verweise. In allen meinen sehr zahlreichen und mannigfach variirten Versuchsreihen ist mir ein einziges Mal der in Fig. 7 dargestellte Fall vorgekommen, dass bei dem ganz frischen Muskel der Ausgangspunkt der Wellenlinie oberhalb der Abscisse lag.

1) Klündel, a. a. O., pag. 122.

2) Kronecker, a. a. O., pag. 152.

In allen übrigen Fällen, wie die übrigen Figuren bis 16 zeigen, erreichte der absteigende Curventheil vor Beginn der Wellen die Abscissenaxe oder überschritt dieselbe mehr weniger tief durch Ueberdehnungen, welche der Muskel durch das fallende Gewicht erfuhr. Weiter zeigen aber die vorgeführten Beispiele auch, dass in keinem Fall, selbst nicht bei beträchtlichen Ueberdehnungen, die Axe der Nachschwingungen mit der Abscissenaxe zusammenfällt, mit andern Worten, dass die Nachschwingungen niemals genau um die Gleichgewichtslage des ruhenden Muskels stattfinden, sondern, dass der Muskel sie ausführt, während er am Ende der zweiten passiven Zuckungsphase in langsamer Nachdehnung der Gleichgewichtslage zustrebt. Die Axe der Nachschwingungen ist eine Linie, welche an dem Wendepunkt zwischen beschleunigter und verzögerter Bewegung mehr weniger hoch oberhalb der Abscissenaxe beginnend, derselben sich asymptotisch nähert. Fig. 7 zeigt demnach nur einen sehr extremen Fall, in welchem die langsame Nachdehnung eines wenig leistungsfähigen, rasch ermüdenden Muskels hoch über dem Niveau der ursprünglichen Länge beginnend, eine volle halbe Minute dauert, daher auch die Nachschwingungswellenlinien selbst mit ihrem ersten tiefsten Thal die Abscisse bei weitem nicht erreichen. Ein Blick auf Fig. 8, 12 oder 15 lehrt, dass auch bei beträchtlicher Anfangsüberdehnung der erste Wellenberg den Zeichenstift weit höher über die Abscisse hebt, als er durch die Ueberdehnung darunter gesunken war, das zweite Wellenthal die Abscisse meistens eben nur noch erreicht, oder kaum überschreitet. Zahl und Amplitude der Nachschwingungen variirt in weiten Grenzen mit der Grösse der Belastung, mit der Hubhöhe, d. h. der reciproken Fallhöhe, aber auch mit dem Grad der Leistungsfähigkeit des Muskels. Dass, wenigstens bis zu gewissen Grenzen, mit der Zunahme der Belastung die in Rede stehenden Grössen wachsen, lehrt ein allgemeiner Ueberblick der Curven, besonders aber eine Vergleichung der Curven 4 und 8, welche Muskeln desselben Thieres angehören, von denen 4 bei einer Belastung von 10 Gramm, 8 bei einer solchen von 40 Gramm gezeichnet wurde. Dasselbe lehren auch die Curven 5 und 11, welche von Muskeln desselben Thieres bei 20 und 40 Gramm Belastung gezeichnet sind. Dass die Fallhöhe bei gleicher Grösse des Gewichts den gleichen Einfluss auf Zahl und

Amplitude der Wellen ausübt, zeigt sich bei allen sogenannten übermaximalen Zuckungen sehr evident, z. B. bei Curve 12 im Vergleich mit der unmittelbar vorher gezeichneten Curve 11 desselben Muskels. In Betreff des Einflusses der ursprünglichen Leistungsgüte oder „Erregbarkeit“ des Muskel verweise ich beispielsweise abermals auf Fig. 15 und 16, welche bei gleich schwacher Belastung von 10 Gramm gezeichnete Anfangszuckungen sind. Der träge Muskel, von welchem Fig. 16 herrührt, und welcher sehr rasch die unten zu besprechenden Ermüdungsmodifikationen der Zuckungsform durchlief, zeigt gar keine Ueberdehnung und sehr niedrige rasch abklingende Nachschwingungen, während der weit langsamer ermüdende Urheber der Curve 15 seine weit rascher ablaufende Action mit sehr ausgiebigen Nachschwingungen beschliesst. Es lässt sich dieses Verhältniss auch so ausdrücken, dass ceteris paribus mit der zunehmenden Steilheit des absteigenden Theils der Zuckung, also mit der Beschleunigung des fallenden Gewichts die Nachschwingungen an Zahl und Tiefe zunehmen.

Der Erörterung der Veränderungen, welche die so beschaffenen durch Oeffnungsinductionsschläge erzeugten Zuckungscurven des frischen Muskels im Verlauf der Ermüdung erfahren, lege ich eine aus verschiedenen Zuckungsserien ausgewählte Zahl von Beispielen in Abbildung vor in Fig. 15–20. Fig. 15 und 16 sind bei grösseren Geschwindigkeiten gezeichnete Curvenserien, 17–20 bei geringer Geschwindigkeit (18–22 Mm. in der Sec.). Letztere gestatten eine bessere Uebersicht, so langgedehnte Zuckungen, wie Fig. 17 d würden bei grösserer Papiergeschwindigkeit enorme Räume überspannen. In allen Serien sind die durch eine Nummer zusammengefassten mit a, b, c u. s. w. bezeichneten Zuckungen Anfangszuckungen aus dem ersten, zweiten, dritten u. s. w. Hundert der ganzen continuirlichen Zuckungsreihe, demonstrieren also die Formveränderung der Curve nach je hundert Zuckungen.

Eine oberflächliche Betrachtung der Figuren bestätigt zunächst den bekannten allgemeinen Satz, dass mit zunehmender Ermüdung die Zuckungsdauer wächst, der ungleich grössere Theil dieser Zunahme aber die zweite passive Phase der Wiederverlängerung des contrahirten Muskels betrifft. In der That ist in den meisten Fällen und be-

sonders bei bestimmtem Modus der ermüdenden Arbeit die Streckung, welche der absteigende Theil der Zuckungscurve erfährt, so colossal, dass die geringe Abnahme der Steilheit des aufsteigenden Theiles dagegen verschwindet, wie z. B. eine Vergleichung von Fig. 17 d, der 405ten Zuckung einer in Pausen von 2 Sec. mit 10 Gramm Belastung vollführten Zuckungsreihe, mit Fig. 4, der ersten oder 17 a, der 105ten derselben Reihe lehrt, obwohl diese Curven bei weitem noch nicht extremen Verhältnissen entsprechen. Während in diesem Beispiel bei dem frischen Muskel die Zeit zwischen höchster Erhebung und tiefstem Fall des Gewichts etwa $\frac{1}{15}$ Sec. beträgt und die elastischen Nachschwingungen etwa $\frac{1}{6}$ Sec. dauern, erfordert in 17 d die Wiederausdehnung des ermüdeten Muskels bis zur ursprünglichen Länge über 5 Sec.; dagegen ist die Dauer der Verkürzung etwa nur von $\frac{1}{15}$ auf $\frac{1}{6}$ Sec. gestiegen. In anderen Fällen, wie z. B. Fig. 18, ist die Verlangsamung der ersten Phase selbst im 8ten Hundert der Zuckungen noch geringer, wohl aber giebt es Fälle, wo die Verlängerung der Ausdehnungszeit das Doppelte und mehr, wie in dem eben besprochenen Beispiel beträgt. Wie ich schon im Eingang erwähnte, habe ich bei Wiederholung der Kronecker'schen Versuche sehr oft beobachtet, dass selbst bei Reizintervallen von 6 und 8 Sec. in den späteren Zuckungshundertern der Muskel zwischen 2 Reizen nicht Zeit fand, seine ursprüngliche Länge wieder zu erreichen. Aus den hier zu erörternden zeitmessenden Versuchen erwähne ich folgende Beispiele, welche sich mir an demselben Tage an zwei lange gefangen gehaltenen Winterfröschen darboten. Der Muskel des einen, dessen Zuckung im unermüdeten Zustand in Fig. 10 dargestellt ist, brauchte bei 40 Gramm Belastung und 2 Sec. Reizpause für den vollständigen Ablauf der 509ten Zuckung $7\frac{1}{2}$ Sec., der 714ten Zuckung $14\frac{3}{4}$ Sec., der des zweiten Frosches bei 20 Gramm Belastung und 2 Sec. Reizpause für die 411te Zuckung 9 Sec., für die 518te 14 Sec., für die 625te, nachdem vor dem Beginn des 6ten Hunderts eine Erholungszeit von $2\frac{1}{2}$ Minute eingetreten war, sogar 16 Sec. Eine absolut genaue Bestimmung des Endes so langgedehnter Zuckungen, d. h. des Punktes, an welchem die Zuckungscurve die Abscissenaxe gerade wieder erreicht, ist bei der flachen Gestalt solcher Curven, deren Gipfel sich meist nur

noch wenig über das Niveau der letztern erhebt, begreiflicher-
weise nicht möglich, doch auch bei so grossen Zeitwerthen, wie
die hier in Betracht kommenden, nicht von Belang.

Aus diesem Verhalten des ermüdeten Muskels versteht es
sich bei continuirlichen Zuckungsreihen mit gleichbleibenden
Pausen von selbst, dass von dem Zeitpunkt an, wo die Zuckungs-
dauer grösser wird, als das Reizintervall, die Fusspunkte der
einzelnen Zuckungen sich höher und höher über die
Abscissenaxe erheben müssen, da der Muskel bei Beginn
jeder neuen Zuckung von der vorhergehenden mehr weniger
verkürzt ist. Das zeigt sich z. B. in Fig. 17 d. e. Die 405te
Zuckung dieser Reihe (d) erhebt sich von einem Punkt, der etwa
1,7 Mm. über der Abscisse liegt, während der Ausgangspunkt
der 505ten Zuckung derselben Reihe (e) bereits 2,3 Mm. über
die Abscisse gestiegen ist, d. h., da die wirklichen Verkürzungen
des Muskels zu ihren verzeichneten Ordinaten sich etwa wie
1:2 verhalten, der Muskel ist bei Beginn der betreffenden
Zuckungen um die Hälfte der genannten Werthe noch von den
vorausgegangenen verkürzt gewesen. Bei gleichem Reizintervall
von 2 Sec. habe ich zuweilen diesen Ausgangspunkt 3—4 Mm.
über die Abscisse steigen gesehen, bei kürzeren Reizpausen be-
ginnt ceteris paribus selbstverständlich diese Erhebung in früheren
Stadien und erreicht höhere Werthe. So zeigte der Muskel 15,
welcher in Pausen von nicht ganz einer Secunde gereizt wurde,
bereits im Anfang des zweiten Hunderts die in Rede stehende
Erscheinung, wie Fig. 15 b lehrt. Unter Umständen wird durch
dieselbe das Myogramm in spätern Ermüdungsstadien trotz Reiz-
intervallen von mehreren Secunden einer stetigen Tetanus-
curve sehr ähnlich, der Muskel zeichnet in grösserem oder
geringerem Abstand von der Abscissenaxe eine Linie, in welcher
die einzelnen Zuckungsanfänge nur noch durch ganz schwache
Elevationen markirt sind, d. h. während der Muskel continuir-
lich durch die periodischen Reize in Thätigkeit erhal-
ten wird, sinkt seine Arbeitsleistung mehr und mehr
dem Nullwerth zu.

Dass nicht bei allen Muskeln und nicht unter allen Umstän-
den eine so beträchtliche und bis zum Erschöpfungsende der
Arbeitsreihe wachsende Verlängerung der zweiten Zuckungsphase
auftritt, zeigt z. B. ein Blick auf die in Fig. 19 dargestellte

Reihe. Es kommen extreme Fälle im entgegengesetzten Sinne vor, wo die Zuckungscurven, ohne sehr erhebliche Streckungen zu erfahren, im Verlauf der Arbeitsserie gewissermaassen allmählig in die Abscissenaxe versinken. Von den Momenten, welche diese Differenzen wesentlich bedingen, wird alsbald die Rede sein.

Die Veränderungen, welche die fortschreitende Ermüdung an den Zuckungscurven hervorruft, beschränken sich nun aber keineswegs auf eine einfache mehr weniger grosse Streckung, sondern es wird durch dieselbe auch in sehr auffallender Weise ihre Form und zwar wiederum besonders ihres absteigenden Theils modificirt. Es lässt sich diese Veränderung im Allgemeinen wohl dahin definiren, dass diese Abtheilung der Zuckungscurve immer mehr den Charakter einer freien Fallcurve einbüsst, indem durch die Ermüdung erzeugte und mit ihr sich anhäufende Widerstände die Verlängerung des Muskels durch das gehobene Gewicht oder seine eigene Schwere mehr und mehr und in immer frühern Stadien verzögern. Der Muskel gleicht zuletzt einer zähen teigartigen Masse, welche mit äusserster Trägheit dem Zug folgt, welcher sie aus der aufgedrungenen Form der Thätigkeit zur ursprünglichen Form und Länge der Ruhe zurückzuführen strebt.

Die ersten in die Augen fallenden Ermüdungserscheinungen, abgesehen von der beginnenden Verminderung der Hubhöhe, treten am letzten Ende der Curve hervor. Während die Steilheit des rasch abfallenden Theiles derselben meistens erst eine geringe Abnahme erlitten hat, nehmen die elastischen Nachschwingungen an Zahl und Amplitude ab, um endlich ganz zu verschwinden und verändern ihre Lage insofern, als die oben besprochene Linie der langsamen Nachdehnung, welche ihre Axe darstellt, ihren Ausgangspunkt allmählig höher über die Abscissenaxe erhebt und sich mehr und mehr verlängert. Zunächst verschwinden die „Ueberdehnungen“, wo solche im Anfang vorhanden waren, der Muskel wird in seiner beschleunigten Verlängerung früher aufgehalten, im Augenblick wo, später bevor er seine ursprüngliche Länge erreicht hat, und vollführt, während er von diesem Punkt aus langsamer und langsamer zu letzterer gedehnt wird, mit abnehmender Energie seine elastischen Schwingungen, bis sie unmerklich werden. Die Zeit, in welcher diese Veränderungen bis zum Verschwinden der Nach-

schwingungen sich ausbilden, ist sehr verschieden; im Allgemeinen erhalten sich letztere um so länger, je zahlreicher und ausgiebiger sie Anfangs auftreten. Während sie daher in einzelnen Serien noch im vierten Hundert der Zuckungen deutlich ausgeprägt sind, verschwinden sie in andern bereits im Verlauf des ersten Hunderts, ja es kommen Fälle vor, wo bereits bei den ersten Zuckungen die schwachen Nachschwingungen der hoch über der Abscisse beginnenden Nachdehnungslinie aufgesetzt sind, wie Figur 7 darstellt, und nach 10—20 Zuckungen, nicht mehr wahrnehmbar sind. Beispiele für die geschilderten Uebergänge ihres Verhaltens sind in den abgebildeten Curven zur Genüge zu finden. Nach dem Wegfall der Nachschwingungen hat die Zuckungscurve eine allgemeine Gestalt, wie sie aus den Figuren 15 c, 17 c, 22 c O, 23 c B ersichtlich ist. Der aufsteigende Theil, welcher meist deutlich den von Helmholtz beschriebenen Wechsel convexer und concaver Stellen zeigt, hat von seiner ursprünglichen Steilheit verhältnissmässig noch wenig verloren. Der absteigende Theil zerfällt in dieselben zwei deutlich geschiedenen Strecken, welche von Anfang an als die Strecke der beschleunigten und der verzögerten Verlängerung zu scheiden sind, mit dem Unterschied, dass erstere an Steilheit beträchtlich verloren hat, besonders ihr Anfang am Curvengipfel häufig sehr abgeflacht erscheint, dass der Wendepunkt zwischen beiden Strecken, durch eine mehr weniger scharfe Knickung ausgeprägt, höher über der Abscisse liegt und die zweite Strecke in ihrem asymptotischem Verlauf gegen die Abscissenaxe bereits ausserordentlich verlängert ist. Im weitem Verlauf der Ermüdung nimmt diese Verlängerung der zweiten Strecke mehr und mehr bis zu den besprochenen Extremen zu, während der Wendepunkt höher und höher gegen den Curvengipfel hinaufrückt unter wachsender Abstumpfung der Knickung, die ihn bezeichnet, bis schliesslich eine Abgrenzung beider Strecken nicht mehr wahrnehmbar ist, die Curve vom abgeflachten, mehr weniger erniedrigtem Gipfel aus mit nahezu gleichförmiger Abnahme der Geschwindigkeit der Abscissenaxe zufällt. Der aufsteigende Theil bösst auch bei der bis zur Erschöpfung fortgesetzten Ermüdung nur wenig an Steilheit ein, wie die Figuren 15 f, 18 f, 20 c, 23 d B und e B zeigen. Ein Verhalten, wie es Volkmann¹⁾ in seinen 5 typi-

1) Volkmann, a. a. O. p. 374.

schen Ermüdungscurven als Regel abbildet, wo in allen Ermüdungsstadien das Verhältniss der Abscissenwerthe des auf- und absteigenden Curventheils ungeändert bleibt, habe ich nie beobachtet, selbst nicht annähernd in solchen Fällen (Fig. 19), wo die Curven ohne erhebliche Gesamtstreckung rasch versinken.

In den mittleren Ermüdungsstadien zeigt sich an der ersten Strecke des abfallenden Curventheils mit sehr seltenen, mir noch unerklärlichen Ausnahmen eine mehr weniger stark ausgebildete und verschieden scharf abgesetzte secundäre Ausbuchtung, welche ihre Concavität der Abscissenaxe zukehrt. Ich will dieselbe der Kürze wegen als „Nase“ bezeichnen. Sie tritt in verschiedener Ausbildung an vielen der abgebildeten Curvenbeispiele deutlich hervor. In der Mehrzahl der Fälle erscheint sie in der Nähe des Gipfels als schwache wellenförmige Erhebung mit allmäligen Uebergängen in die vorhergehenden und folgenden Curvenabschnitte, welche sich im Verlauf der Ermüdung unter allmäliger Abflachung verliert, doch oft noch bis in späte Zuckungshunderte kenntlich erhält (Fig. 15 d — Fig. 17 b c), zuweilen auch schon in der Erstlingszuckung des frischen Muskels merklich ist. In andern Fällen ist ihr Ursprung nur durch Abflachung des Curvengipfels ausgedrückt, in noch anderen Fällen beginnt sie mit scharfer Winkelknickung der Curve. Am auffallendsten ist ihr Verhalten in der Fig. 18, wo sie in schroffem Absatz anfangs tief unten an der noch ziemlich jäh abfallenden Curve entspringt, um in die Nachdehnungslinie auszulaufen, später ihren Ursprung immer höher hinauf gegen den Curvengipfel rückt, und fast wie eine einfache, träg verlaufende, lang sich erhaltende elastische Nachschwingung erscheint. Doch passt diese Deutung keineswegs auf andere Fälle, wo sie, wie in Fig. 17 b, hoch oben am Anfang des absteigenden Curventheils deutlich ausgeprägt ist, während am untern Ende desselben die Nachschwingungen in gewöhnlicher Form noch sichtbar sind. Eine bestimmte Erklärung zu geben bin ich überhaupt noch ausser Stand. Es fragt sich vor Allem, ob das Auftreten dieser Nase in dem normalen Ablauf der Thätigkeit des ermüdenden Muskels begründet oder eine zufällige Nebenerscheinung ist. Im erstern Falle wäre die nächste Deutung wohl die, dass im Beginn der Wiederverlängerung des Muskels schwache elastische Widerstände im Muskel aufträten, welche die Verlängerung vorübergehend verzögerten,

jedoch im weiteren Verlauf der Fallbeschleunigung überwunden würden, ohne dass sich über Art und Quelle dieser Widerstände etwas Näheres aussagen liesse. Im zweiten Falle liegen verschiedene Möglichkeiten vor, von denen jedoch bei näherer Prüfung keine sich als plausibel erwiesen hat, einige sich direct aus dem Verhalten der Nase unter verschiedenen Bedingungen widerlegen lassen, von deren weitläufiger Discussion ich daher abstehe. Gegen die Zufälligkeit überhaupt spricht die grosse Regelmässigkeit der Erscheinung, ferner der Umstand, dass die Nase im Allgemeinen um so deutlicher ausgeprägt auftritt, je auffallender alle die besprochenen Ermüdungsveränderungen der Curven sich entwickeln, endlich die noch zu besprechende Thatsache, dass bei alternirender Reizung mit Schliessungs- und Oeffnungsschlägen, die Schliessungszuckung regelmässig eine stärker markirte Nase zeigt als die zugehörige Oeffnungszuckung. Die wenigen Fälle, in welchen ich sie in keinem Ermüdungsstadium deutlich wahrnehmen konnte, sind solche, wo in grossen Reizintervallen erzeugte Zuckungscurven von geringer Höhe, ohne durch die Ermüdung zu bedeutender Streckung zu gelangen, allmählig versinken. In allen diesen Fällen zeigt sich auch keine so scharfe Abgränzung zwischen den zwei oben besprochenen Strecken des absteigenden Curventheils, derselbe verläuft ohne auffällige Knicungen immer convex gegen die Abscissenaxe derselben zu, als ob von Anfang der passiven Phase an stetig wachsende Widerstände den Fall des gehobenen Gewichts verzögerten.

Unter den verschiedenen Momenten, welche den Gang der beschriebenen Ermüdungsveränderungen des Verlaufs der Muskelzuckung beeinflussen, von denen die Geschwindigkeit, mit welcher, und der Grad, bis zu welchem sie sich ausbilden, abhängt, ist zunächst der ursprüngliche physiologische Zustand des Muskels, in welchem er die Ermüdungsarbeit beginnt, der in so weiten Grenzen schwankende Grad seiner „Leistungsfähigkeit“ und „Erregbarkeit“ unmittelbar nach seiner Trennung vom lebenden Organismus zu erwähnen. In der That zeigen sich so hochgradige entgegengesetzte Extreme der hier in Betracht kommenden Ermüdungserscheinungen unter sonst gleichen Ermüdungsbedingungen bei verschiedenen Individuen, in verschiedener Jahreszeit, nach verschieden langer Gefangenschaft u. s. w., dass, wie bereits erwähnt, zu verschiedener Zeit an verschiedenen

Individuen angestellte Versuche niemals mit Sicherheit zur Ausmittelung des Einflusses einer bestimmten variablen Versuchsbedingung verwendet werden können. Ohne mich auf eine Erörterung der vielbesprochenen Frage nach den Ursachen dieser Erregbarkeits- und der damit im Zusammenhang stehenden Ermüdbarkeitsdifferenzen einzulassen, beschränke ich mich auf folgende Bemerkungen. Die auffallendsten Veränderungen der Curve, insbesondere die längsten Streckungen derselben habe ich bei länger gefangenen gehaltenen, mehr weniger abgemagerten Winterfröschen, mit denen ich im April experimentirte, beobachtet. Es waren bei denselben durchschnittlich bereits die ersten Zuckungen von längerem Verlauf, die Nachschwingungen verloren sich früher und die Dauer der zweiten Phase nahm viel rascher zu und erreichte viel höhere Werthe, als bei frisch gefangenen Fröschen. Diese durchgängige grössere Trägheit ging aber durchaus nicht mit einer entsprechend leichteren Erschöpfbarkeit der Muskeln, d. h. mit einem rascheren Absinken der Contractionsgrösse bis zu Null Hand in Hand. Im Gegentheil habe ich die längsten Zuckungsserien unter allen Versuchen gerade von solchen mageren blassen überwinterten Muskeln erhalten. Es hielten dieselben oft bis zum zehnten und zwölften Zuckungshundert aus, während die gut genährten, blutreichen frisch gefangenen Junifrösche zuweilen schon im dritten und vierten Hundert bei gleicher Belastung, Reizstärke und Reizpause den Dienst versagten, ohne etwa ein entsprechend beschleunigtes Wachsthum ihrer Zuckungsdauer zu zeigen (vgl. Fig. 19). Die langsamste Zunahme der Zuckungsdauer, die längste Erhaltung der Nachschwingungen, kurz den geringsten Trägheitszuwachs durch die Ermüdung habe ich bei einigen vor der Begattung frisch gefangenen Individuen gefunden, die kürzesten Serien von solchen, welche durch die Zeugungsausgaben erschöpft waren, erhalten. Natürlich kommen auch weitgehende, individuelle Differenzen bei gleichgehaltenen, in gleicher Zeit dem Experiment unterworfenen Fröschen vor.

Den wesentlichsten Einfluss unter allen untersuchten Varianten übt die Grösse der Reizintervalle, mit andern Worten, die Länge der Erholungspause, welche dem Muskel zwischen den einzelnen elementaren Arbeitsleistungen gegönnt ist, gerade so auf die Ermüdungsmodificationen des zeitlichen Verlaufs der Zuckung, wie nach Kronecker auf die

jenigen der Contractionsgrösse aus. Dieser Einfluss ist so mächtig, dass die in meinen Versuchen fast ausschliesslich zwischen 2 und 4 Secunden schwankende Grösse der Reizpause genügte, ihn zur vollen Evidenz zu demonstrieren; eine weitere Vergrösserung der Intervalle, wie ich sie in einzelnen Versuchen anwandte, erwies sich als von relativ geringerer Wirkung. Je kürzer die Intervalle zwischen den einzelnen Zuckungen, desto rascher treten die oben geschilderten Streckungen und Formveränderungen der Curven auf, desto rascher schreiten sie vor, desto höhere Grade erreichen sie. Das ergibt sich nicht nur bei Vergleichung zweier Muskeln desselben Thieres, von denen der eine in kürzeren, der andere in längeren Intervallen gearbeitet hat, sondern auch bei Betrachtung sämtlicher Reihen mit längerem Reizintervall allen denen gegenüber mit kürzerem Intervall, gleichviel welches die sonstigen Versuchsbedingungen. Es überbietet demnach der Einfluss der Pausendauer den Einfluss aller übrigen Varianten. Ich habe versäumt, dieses Verhalten durch Zusammenstellung der Copien von Zuckungen gleicher Ordnungszahl aus Parallelversuchen an Muskeln desselben Thieres, welche bei gleicher Belastung und gleicher Reizstärke in verschiedenen Intervallen arbeiteten, zu illustrieren, doch genügt der Hinweis auf die in Fig. 16, 17 und 19 dargestellten Reihen. Fig. 16 gehört einer Zuckungsreihe mit einem Reizintervall von nicht ganz einer Secunde, Fig. 17 einer solchen mit Pausen von 2 Secunden und Fig. 19 einer solchen mit Pausen von 4 Secunden an. Im ersten Fall ist bereits im zweiten Hundert die Curve so lang gestreckt, dass sie bis zum Beginn der folgenden die Abscissenaxe nicht erreicht, und zeigt einen vom Gipfel an ziemlich gleichmässig trüben Abfall. Im zweiten Fall wird diese Form und die oben besprochene beträchtliche Verlängerungsdauer (d) erst im fünften Hundert erreicht und im dritten Fall (von einem sehr kleinen frisch gefangenen Frosch) verläuft selbst im fünften Hundert der absteigende Theil bis nahe an die Abscissenaxe ziemlich steil und die Nachdehnungslinie erreicht letztere so rasch, dass die ganze Zuckungsdauer nur etwa $\frac{2}{3}$ Secunden umfasst. Bis zum sechsten Hundert dieser Serie waren die Zuckungen bereits so erniedrigt, dass die Nachdehnungslinie von Anfang an nahezu mit der Abscisse zusammenfiel, eine genaue Bestimmung ihres Endpunktes unmöglich war.

In einem Parallelversuch an demselben Thier, bei welchem der linke Muskel in Pausen von 2 Secunden, der rechte in Pausen von 4 Secunden arbeitete, erhielten sich bei letzterem die Nachschwingungen mit Ueberdehnung bis in das dritte Hundert, während beim linken in diesem Stadium die Nachdehnungslinie bereits hoch über der Abscisse ohne Nachschwingungen entsprang, und die Gesamtdauer der Zuckung desselben bereits etwa doppelt so gross war, als die der entsprechenden Zuckung des rechten. Im folgenden Hundert traten die Unterschiede noch auffallender hervor, indem sich die absteigende Curve des linken Muskels mit schwacher Convexität bereits bis knapp vor den Endpunkt der folgenden Zuckung streckte, während die des rechten im Anfang noch immer ziemlich steil abfiel, um dann ohne Nachschwingungen in die viel kürzere Nachdehnungslinie überzugehen. Entsprechend verhielt es sich in allen übrigen Vergleichsversuchen. Zu erwähnen ist noch, dass regelmässig die Curven bei kürzeren Reizintervallen die sogenannte Nase deutlicher ausgebildet zeigten, als diejenigen der Reihen mit längeren Pausen. Bei Reizintervallen von 4 Secunden und mehr habe ich nur in seltenen Fällen so beträchtliche Streckungen des zweiten Curvenabschnitts in den letzten Hunderten sehr langer Serien auftreten sehen, dass die Curven in einander zu fliessen begannen, und zwar nur bei jenen zähen, überwinterten Fröschen, bei denen die ersten Zuckungen schon träg verliefen, die Zuckungshöhen aber sehr langsam abnahmen.

Die nächste allgemeine Deutung dieser Verhältnisse ist wohl die, dass jede Contraction vielleicht durch Ausscheidung und Ablagerung bestimmter chemischer Arbeitsproducte eine Alteration des Muskelgewebes erzeugt, welche der Wiederausdehnung des verkürzten Muskels nach Beendigung des activen Vorganges Hindernisse entgegensetzt. Dieser Widerstand ist beim frischen Muskel offenbar verschwindend klein, so dass er nicht allein den Fall des gehobenen Gewichts nicht merklich verzögert, sondern sogar gestattet, dass im Gegentheil unter Umständen der mit grosser Geschwindigkeit verkürzte kräftige Muskel sich rascher verlängert als das Gewicht fällt, wie Fick, Klündel und Kronecker wahrscheinlich gemacht haben. Ebenso wird dieser Widerstand am frischen Muskel offenbar nach Ablauf der Thätigkeit in kürzester Frist beseitigt, vielleicht durch Auflösung der fraglichen

Arbeitsproducte. Es scheint nun im Verlauf einer ermüdenden Reihe von Einzelarbeiten entweder die Grösse des durch eine einmalige Action gesetzten Widerstandes zu wachsen, was nicht plausibel ist, oder die Beseitigung desselben allmählig schwieriger zu werden und längere Zeit in Anspruch zu nehmen, so dass es, sobald letztere grösser wird, als das Zuckungsintervall, zu einer Summirung des hypothetischen Widerstandes kommt, mithin die Verlängerung des Muskels mehr und mehr erschwert wird. Aus dieser Vorstellung erklärt sich nicht allein die mit der Ermüdung wachsende Dauer der zweiten Zuckungsphase überhaupt, sondern auch der hier in Rede stehende Einfluss der Grösse des Reizintervalls. Mit der Annahme einer mit der Ermüdung fortschreitenden Ablagerung verbrauchter Stoffe hat bereits Volkmann die allmähliche Abnahme und das Schwinden der elastischen Nachschwingungen zu erklären versucht. Aus der geringen Abnahme der Steilheit des aufsteigenden Theiles der Zuckungscurve müsste weiter gefolgert werden, dass der hypothetische Widerstand die Wirkung der contractilen Kräfte bei der Contraction weit weniger beeinträchtigt, als die Wirkung des Zuges auf den verkürzten passiven Muskel.

Beiläufig bemerke ich, dass zu der erörterten Vorstellung sehr gut auch das Verhalten der Tetanuscuren stimmt, wie ich mich bei einer Reihe darauf gerichteter Versuche überzeugt habe. Tetanisirt man einen Muskel durch die Wechselströme des Schlitteninductionsapparats, so sinkt nach Unterbrechung der Reizung die Curve um so steiler ab, je kürzer die Dauer des Tetanus. Dieser absteigende Theil der Tetanuscure zeigt auch insofern eine merkwürdige Uebereinstimmung mit dem absteigenden Theil einer einfachen Zuckungscure, als er ebenfalls in eine Strecke beschleunigter Verlängerung und eine solche beträchtlich verzögerter Nachdehnung zerfällt, und der Wendepunkt zwischen beiden, je länger die Dauer des ermüdenden Tetanus, desto höher gegen das Plateau der Curve aufrückt. Dieselben Veränderungen des Abfalls der Curve treten successive ein, wenn man in kurzen Intervallen tetanisirende Reizungen von gleicher Dauer wiederholt. Am frischen Muskel zeigt nach kurzem Tetanus die jäh abfallende Curve von der Uebergangsstelle in die Nachdehnung deutliche elastische Nachschwingungen.

An diese Erörterung des Einflusses der Dauer der Reizpausen reiht sich am passendsten die Besprechung der Wirkung der Erholung überhaupt auf die Form der Zuckungscurven an. Diese Wirkung gestaltet sich analog derjenigen, welche die Erholung nach Marey und Kronecker auf die Zuckungshöhe im Verlauf einer Arbeitsreihe ausübt, und lässt sich kurz in folgenden Sätzen zusammenfassen. Wird die rhythmische Zuckungsreihe im Verlauf auf kürzere oder längere Zeit unterbrochen, so zeigen nach Wiederbeginn derselben die ersten Zuckungen eine einem früheren Ermüdungsstadium derselben Reihe angehörige Form. Tritt z. B. eine Erholungspause nach Ablauf von 600 Zuckungen ein, so gleicht die erste Zuckung nach derselben einer solchen, wie sie im dritten oder vierten Hundert verzeichnet wurde. Diese Verjüngung der Curven ist beträchtlicher in späteren als in früheren Stadien, tritt überhaupt um so auffallender hervor, je weiter bereits die Ermüdungsstreckung der Curve gediehen war. Darauf ist auch die Thatsache zurückzuführen, dass, wenn die Unterbrechung der Reihe bei gleichen Zuckungszahlen eintritt, die Erholungswirkung bei Reihen mit kurzen Reizintervallen mehr sich geltend macht, als bei solchen mit langen Pausen. Dieselbe ist stets eine rasch vorübergehende, nach 3—10 Zuckungen bereits nicht mehr merkbare; während die Gipfel rasch wieder zu der vor der Pause beobachteten Höhe sinken, strecken sich eben so rasch die Curven successive zu der vorher verzeichneten Länge und Form. In früheren Stadien ist die Dauer des Erholungseinflusses im Durchschnitt grösser als in spätern Stadien. Endlich hängt der Grad der Verjüngung der Curven von der Dauer der Erholungspausen, jedoch nur innerhalb enger Grenzen, ab. Während dieselbe sich schon nach sehr kurzen Pausen, ja schon nach Auslassung einer einzigen oder zweier Zuckungen der Reihe, deutlich merklich macht, und Anfangs mit der Verlängerung der Ruhezeit wächst, ist sehr bald die Grenze erreicht, jenseits welcher eine weitere Verlängerung der letzteren ohne Einfluss ist. Eine Unterbrechung von 3 oder 5 Minuten bewirkt keine beträchtlichere und anhaltendere Verjüngung als eine solche von 1 Minute.

Unterbricht man die rhythmische Reizung in einem spätern Ermüdungsstadium, wenn die Dauer der zweiten Zuckungsphase

sich bereits über mehrere Secunden erstreckt, und lässt, während die Curve der letzten Zuckung noch im Absinken begriffen ist, eine Reihe in sehr kurzen Intervallen sich folgender Momentanreize auf den Muskel wirken, so bauen sich die dadurch erzeugten Zuckungen terrassenförmig auf jener Nachdehnungslinie auf, bis ein gewisses Maximum der Höhe erreicht ist, welches indessen meist mehr weniger unter dem Niveau der Zuckungshöhe desselben Muskels im unermüdeten Zustand liegt. Bis zu dieser Grenze findet also gewissermassen eine Summirung nach dem Gesetz der ungestörten Superposition statt; jede der in diesem Stadium bereits sehr niedrigen Zuckungen erhebt sich von dem im Augenblick ihres Entstehens vorhandenen Ordinatewerth der vorhergehenden gerade so, wie sie sich von der Abscissenaxe erhoben haben würde.

In zweiter Reihe hängt der Gang der Veränderungen, welche die Form der Zuckungscurven durch die Ermüdung erleidet, von der Grösse der Belastung des Muskels ab, doch ist der Einfluss dieser Variabeln weit geringer, als derjenige der vorher besprochenen. Unter sonst gleichen Umständen eilt der schwerer belastete Muskel stets dem weniger belasteten in der Ermüdungsstreckung seiner Curven voraus, während gleichzeitig seine Zuckungshöhen rascher als die des letztern absinken, besonders von dem Zeitpunkt an, wo dieselben kleiner werden, als die Dehnung des ruhenden Muskels durch das belastende Gewicht. Je grösser die Belastungsdifferenz zweier Muskeln, desto weiter erscheinen Zuckungen gleicher Dauer und Form in der Zuckungsreihe in obigem Sinn gegeneinander verschoben. Unbelastete oder schwach belastete Muskeln erreichen meistens, namentlich bei grösseren Reizintervallen, selbst am Ende der bis zur Erschöpfung fortgesetzten Reihen nicht so hochgradige Verlängerungen ihrer Curven, wie schwer belastete schon in früheren Zuckungshundertern. Häufig habe ich an frischen Muskeln bereits bei den ersten Zuckungen eine grössere Dauer derselben auf Seiten des schwerer belasteten gefunden, wie dies auch schon von Andern beobachtet wurde. Bei grossen Differenzen der Hubhöhen zeigte sich indessen umgekehrt im Anfang eine etwas längere Dauer auf Seiten des schwach belasteten Muskels.

Wird ein Muskel, welcher mit schwerem Gewichte bis zu

hohen Ermüdungsgraden gearbeitet hat, entlastet, ohne dass eine Unterbrechung der rhythmischen Arbeit eintritt, so zeigt sich eine gleiche Verjüngung der Curven, wie durch eingeschobene Ruhepausen; die Zuckungen werden höher und kürzer und nehmen dieselbe Form an, welche sie in der gleichen Reihe während der schweren Arbeit um ein oder zwei Hunderte früher darboten.

Die wesentlichen Verschiedenheiten der Arbeitsart des überlasteten Muskels einem belasteten gegenüber, deren Auseinandersetzung ich mir ersparen darf, forderten selbstverständlich zu vergleichenden Untersuchungen der Ermüdungsänderungen des zeitlichen Verlaufs der Zuckungen bei beiden Arbeitsarten auf. Obgleich meine in diesem Sinne angestellten Experimente an Zahl noch zu gering und zu wenig variirt sind, um die sich aufwerfenden Fragen erschöpfend zu beantworten, ich mir daher eine weitere Verfolgung dieses Themas noch vorbehalte, glaube ich doch folgende Sätze aus den bisherigen Ergebnissen mit Sicherheit ableiten zu dürfen. Die nacheinander im Verlauf einer Arbeitsserie verzeichneten Zuckungscurven eines überlasteten Muskels verhalten sich im Allgemeinen so, als ob man von entsprechenden Curven eines belasteten Muskels durch eine in gewissem Abstand über der Abscissenaxe gezogene Parallele die unteren Abtheilungen abgeschnitten hätte. Während sich daher an ihrem absteigenden Theil alle Eigenthümlichkeiten der ersten Strecke, die allmählig abnehmende Steilheit, die Nasenbildung zeigen, fehlt die zweite Strecke der langsamen Nachdehnung vollständig bis zu jenen Ermüdungsstadien, wo auch beim belasteten Muskel der Wendepunkt über das Niveau der bezeichneten Parallele hinaufgerückt ist, die Curve nahezu gleichförmig vom Gipfel aus absinkt. In der Regel verschwinden aber, namentlich bei längeren Reizintervallen, die Zuckungen des überlasteten Muskels gänzlich, ehe die Curve zu dieser Ermüdungsform gelangt, so dass die letzten noch deutlich von der Abscissenaxe abgehobenen Curven gegen dieselbe noch mit ihr zugekehrter Concavität absteigen. In Fig. 23 habe ich aus zwei vergleichenden Versuchsreihen an den beiden Muskeln desselben Thieres, von denen der eine mit 20 Gramm überlastet, der andere mit dem gleichen Gewicht belastet war, während beide in Pausen von 2 Secunden von Oeffnungsschlägen gleicher Stärke gereizt wurden, Curven gleicher Ordnungszahl aus beiden Reihen zusam-

mengestellt. Die Ueberlastungscurven sind mit U, die Belastungscurven mit B bezeichnet. Bei letzteren zeigt sich in diesem Fall das öfters vorkommende Verhalten, dass die Contractionsgrössen im Anfang der Reihe, und zwar hier auffallender Weise bis zum dritten Hundert wachsen. Die Betrachtung der Figur ergibt, dass der belastete Muskel dem unbelasteten in der Ermüdung vorausseilt, insofern, wie ich in allen Versuchen beobachtet habe, seine Curven weit rascher sich strecken, besonders in ihrem absteigenden Theil, aber auch im aufsteigenden, welcher bei dem überlasteten im Verlauf der Ermüdungsarbeit weit weniger an Steilheit verliert. In Bezug auf den zeitlichen Verlauf scheint demnach der Gang der Ermüdung wesentlich von der Spannung des Muskels abzuhängen. In dem abgebildeten Beispiel nehmen auch die Hubhöhen in späteren Stadien beim belasteten Muskel rascher ab als beim überlasteten. Als eine weitere Eigenthümlichkeit, welcher ich bei der Mehrzahl der Versuche begegnet bin, ist noch zu erwähnen, dass die späteren Curven des überlasteten Muskels eine sehr starke Ausbildung der sogenannten Nase, zuweilen eine so beträchtliche Abflachung des Gipfels zeigen, dass sie kurzen Tetanuscurven gleichen. Die Anfangszuckungen des überlasteten Muskels zeigen regelmässig Nachschwingungen, d. h. der belastete Zeichenhebel fällt mit solcher Beschleunigung auf seine Unterstützung, dass er von ihr abgeworfen wird. Wird ein überlasteter Muskel, wenn seine Zuckungen eben unmerklich geworden sind, durch Entfernung des Unterstützungshebels in einen belasteten verwandelt, so verzeichnet er von der neuen seiner Dehnung entsprechenden Abscissenaxe aus Zuckungen, welche mit ihrem Gipfel gerade das Niveau der früheren Abscissenaxe erreichen und in ihrer Form denen eines unter gleichen Bedingungen arbeitenden belasteten Muskels in einem früheren Ermüdungsstadium gleichen. Ich wiederhole, dass ich mir noch ein genaueres Studium der Ermüdungsverhältnisse bei den in Rede stehenden beiden Arbeitsarten unter Berücksichtigung des Einflusses variabler Grössen der Belastung beziehungsweise Ueberlastung und der Reizintervalle vorbehalte.

Auch in Bezug auf die Abhängigkeit des Ermüdungsganges von einer weiteren Variablen: der Reizgrösse, bieten meine bisherigen Versuche nicht genügendes Material zur Beantwortung

aller einschlägigen Fragen. Ich habe, wie im Eingang erwähnt worden, alle Versuchsreihen mit solchen Reizgrössen, die eben genügten, Maximalzuckungen auszulösen, oder mehr weniger über dieser Grenze lagen, begonnen und die meisten ohne Veränderung der Reizgrösse durchgeführt. Meine Erfahrungen beschränken sich in der Hauptsache auf die Wirkung einer Reizverstärkung in vorgeschrittenen Ermüdungsstadien, und lassen sich kurz dahin zusammenfassen, dass dieselben in gleicher Weise wie Erholungspausen die Zuckungscurven verjüngt, d. h. sie auf eine geringeren Ermüdungsgraden zugehörige Form und Höhe zurückführt, ohne, wie es scheint, im weiteren Verlauf eine raschere Progression der Ermüdungsänderungen herbeizuführen, als vorher im Verlauf der Reizung mit den ursprünglichen Erregungsgrössen beobachtet wurde. Ueber den Gang der Ermüdung bei submaximalen Reizen habe ich noch nicht experimentirt.

Eine Reihe von Versuchen habe ich angestellt, um die Wirkung von Schliessungsinductionsschlägen auf den Gang der Ermüdung mit denen von Oeffnungsinductionsschlägen zu vergleichen, und zwar wurde in einem Theil der Versuche der Muskel alternirend mit Schliessungs- und Oeffnungsschlägen in gleichen Intervallen gereizt, während in anderen Versuchen der eine Muskel mit Schliessungsschlägen, der zweite desselben Thieres mit den entsprechenden Oeffnungsschlägen unter sonst gleichen Bedingungen erregt wurde. In allen Versuchen wurde die Reizstärke so ausgewählt, dass im Anfang beide Schläge Maximalzuckungen erzeugten. Zur Beurtheilung der Beschaffenheit beider Reizarten bemerke ich, dass ich mich eines gewöhnlichen du Bois'schen Schlittenapparats ohne Helmholtz'sche Vorrichtung, ohne Entfernung des Eisenkerns aus der primären Spirale bediente, um den Einfluss der unter diesen Bedingungen gegebenen Differenzen des Verlaufs und der Stärke der Schliessungs- und Oeffnungsschläge zu ermitteln. Die alternirende Richtung beider schien mir nicht in Betracht zu kommen, weil ich bei jeder der beiden Reizungsarten für sich (bei Maximalreizen) keinen Einfluss der Commutation der Richtung gefunden hatte. Im Allgemeinen verhielten sich die Schliessungsinductions-zuckungen in Bezug auf die allmälige Veränderung ihrer Dauer und Form durch die Ermüdung und die Abhängigkeit des Ganges derselben von der Grösse der Reizintervalle und Belastung den Oeffnungs-

inductionszuckungen gleich, nur trat durchgängig an ersteren die Nasenausbuchtung stärker hervor. Regelmässig verlaufen die Ermüdungsveränderungen bei Reizung mit Schliessungsschlägen rascher und erreichen mit dem völligen Verschwinden der Zuckungen früher ihr Ende, als bei Reizung mit Oeffnungsschlägen. Das zeigt sich sowohl bei alternirender Reizung desselben Muskels mit beiden, als bei Reizung des einen Muskels ausschliesslich mit Schliessungsschlägen, des andern mit Oeffnungsschlägen. Als Beispiel für dieses Vorseilen der Schliessungszuckung in der Ermüdung bei ersterem Verfahren dient Fig. 22, wo aus den aufeinander folgenden Hunderten je ein Paar zusammengehöriger Schliessungs- (S) und Oeffnungszuckung (O) dargestellt ist. Ebenso tritt an Curve 21, welche als Schliessungszuckung unmittelbar vor der Oeffnungszuckung 15c gezeichnet ist, die längere Streckung des absteigenden Theils und die stärkere Nase deutlich hervor. Reizt man alternirend, so halten bei längeren Reizintervallen S- und O-zuckungen zwar nahezu gleich lang aus und erfahren relativ geringere Streckungen, aber immer ist die S-zuckung sowohl in der Abnahme der Hubhöhe als der Verlängerung der O-zuckung merklich voraus. Bei kürzeren Reizintervallen ist diese Beschleunigung des Ermüdungsverlaufs für erstere so beträchtlich, dass sie oft schon im dritten oder vierten Hundert gänzlich verschwindet, während die O-zuckung bis zum achten Hundert und länger sich erhält. Dass nach dem Verschwinden der S-zuckungen der Fortschritt der Ermüdungserscheinungen an den O-zuckungen auffallend langsam ist, ja dieselben in einzelnen Fällen sogar unzweideutig anfänglich eine Verjüngung zeigen, erklärt sich aus der von diesem Moment an bei unverändertem Reizungsrhythmus eintretenden Verdoppelung des Zuckungsintervalls; der Muskel gewinnt die doppelte Zeit, sich von der vorhergehenden Leistung zu erholen. Darin liegt aber allerdings ein entschiedener Widerspruch gegen die von Kronecker¹⁾ aus seinen Beobachtungen gezogene Schlussfolgerung, dass Maximalreize fortfahren, ermüdend zu wirken, auch wenn sie keine mechanische Wirkung am Muskel mehr hervorbringen. Die wirkungslos gewordenen maximalen Schliessungsreize beeinträchtigen

1) Kronecker, a. a. O., pag. 261.

nicht durch fortgesetzten Ermüdungseinfluss die Erholung des Muskels von der vorausgehenden Oeffnungszuckung, verhielten sich also wie submaximale Reize nach Kronecker. Damit in Einklang ist auch folgende Thatsache. Lässt man bei vorgeschrittener Ermüdung durch alternirende S- und O-schläge, wenn die S-zuckungen verschwunden oder auf ein Minimum reducirt sind, eine Erholungspause eintreten, so tauchen bei Wiederbeginn der rhythmischen Reizung die S-zuckungen wieder in ansehnlicher Grösse und beträchtlich verjüngter Form auf, um alsbald wieder zu schwinden. Die O-zuckungen dagegen, welche jetzt wieder unter der Nachwirkung der vorausgehenden S-zuckung leiden, zeigen entweder gar keinen Erholungseinfluss oder höchstens an der ersten Zuckung in schwachem Grade, während die nachfolgenden sogar gestreckter erscheinen, wie vor der Pause. Aehnlich gestaltet sich der Einfluss einer Reizverstärkung in demselben Ermüdungsstadium. Dieselbe ruft sogar dann noch, wenn Erholungspausen unwirksam geworden sind, die S-zuckungen in einer mässigen Ermüdungsgraden angehörigen Form wieder hervor, während sie die O-zuckungen oft kaum merklich erhöht und an Dauer verkürzt.

In Betreff des Einflusses verschiedener dem Muskel durch den Kreislauf zuzuführender ermüdender und erholender Substanzen auf die Ermüdungsänderungen seiner Thätigkeit behalte ich mir weitere Untersuchungen vor. Hier beschränke ich mich auf einige Bemerkungen über das Verhalten des curarisirten Muskels, von dem schon im Eingang die Rede war. Die bekannte, nach dem Rosenthal'schen Verfahren so evident zu constatirende Thatsache, dass der curarisirte Muskel dem unvergifteten an Reizbarkeit mehr weniger nachsteht, liess auch erwarten, dass meine Vergleichsversuche zu einem analogen Resultat in Betreff der Ermüdbarkeit führen würden, der weniger reizbare Muskel sich auch als der leichter erschöpfbare herausstellen würde. Ich war daher überrascht, in allen Fällen das Gegentheil zu beobachten, insofern stets der vergiftete Muskel ein auffallend langsames Vorschreiten der Ermüdungsmodifikationen seiner Zuckungscurve zeigte, länger aushielt, durch Erholungspausen und Reizverstärkung wirksamer aufgebessert wurde als der unvergiftete. Dieses Ergebniss blieb dasselbe, gleichviel welchen von beiden Muskeln ich zuerst

arbeiten liess. Eine sichere Erklärung des Factums ist schwer zu geben. Die geringe Ausdauer des unvergifteten Muskels auf die bei ihr stattfindende Mitreizung der erregbaren intramuskulären Nerven zurückführen zu wollen, dürfte mehr als bedenklich sein; ebenso entbehrt die Annahme einer restaurirenden Wirkung des Giftes selbst auf die Leistungsfähigkeit des Muskels aller Wahrscheinlichkeit. Am nächsten lag der Gedanke, den Unterschied im Verhalten beider Muskeln davon abzuleiten, dass der unvergiftete durch die zum Zweck der Verschonung vom Gift vorgenommene Unterbindung blutleer gemacht wird, der andere, mit einem grössern Blutvorrath versehen, seine Arbeit antritt. Dies würde gut zu den Beobachtungen Marey's¹⁾ stimmen, welcher bei gleichzeitiger Registrirung der rhythmischen Zuckungen beider Muskeln eines Frosches, nach Unterbindung der Arterie einer Seite die Zuckungen des betreffenden Muskels sich beträchtlich erniedrigen und verlängern sah. Allein beide Fälle sind nicht gleich. Bei Marey's Versuch handelt es sich um Fortdauer und Aufhebung der Circulation, also der Bluterneuerung, in meinen Versuchen nur um verschiedene Mengen rückständigen Blutes in ausgeschnittenen Muskeln. Nicht unterstützt wird die in Rede stehende Deutung durch meine schon erwähnte Erfahrung, dass ich keine Differenz der Ermüdbarkeit finden konnte bei Muskeln, welche nach Unterbindung ihrer Arterien am lebenden unvergifteten Thier von demselben getrennt waren, und solchen desselben Thieres, welche ohne vorgängige Unterbindung ausgeschnitten wurden.

Schliesslich theile ich die Ergebnisse einer Reihe von Versuchen mit, welche ich angestellt habe, um den Einfluss der Ermüdung auf die Form derjenigen Zuckungen, welche durch Schliessung und Oeffnung von Kettenströmen erzeugt werden, zu ermitteln. Zur Erläuterung derselben dienen die in Fig. 24, 25 und 26 abgebildeten Beispiele. Das Verfahren bei diesen Versuchen war dasselbe wie bei den Versuchen mit Inductionsreizung und ist bereits oben (p. 227) angegeben.

Das Verhalten des frischen Muskels bei alternirender Schliessung (S) und Oeffnung (O) eines Kettenstromes verschiedener Stärke in regelmässigen Intervallen von 2 und 4 Secunden

1) Marey, a. a. O. p. 342.

entspricht, wie die unter a zusammengefassten Curven der drei Figuren lehren, vollkommen den ursprünglich von Wundt¹⁾ darüber gemachten bekannten Angaben. Der erste Effect der Stromschliessung ist eine Zuckung ganz von demselben Verlauf wie eine Inductions-zuckung, nur dass ihr absteigender Curventheil die Abscissenaxe nie überschreitet; dieselbe endet, wie die Inductions-zuckung, mit mehr weniger ausgeprägten, bei raschem Zuckungsverlauf (25 a) sehr ausgiebigen elastischen Nachschwingungen, deren Axe das Anfangsstück der zweiten Abtheilung der Schliessungscurve ist. Der Muskel verzeichnet nämlich nach Beendigung der einfachen Zuckung eine zur Abscissenaxe parallele, in geringem aber wechselnden Abstand von ihr verlaufende Linie, welche der Ausdruck eines nach der Zuckung zurückbleibenden dauernden Verkürzungszustandes ist. Was die erste Abtheilung betrifft, so ist zu bemerken, dass dieselbe bei starken Strömen auch in Bezug auf ihre Dauer und die zeitlichen Verhältnisse ihrer beiden Phasen sich ganz wie eine Inductions-zuckung verhält, bei schwachen Strömen dagegen ihre Dauer häufig verlängert, insbesondere das Anwachsen der Energie verzögert erscheint, wie schon v. Bezold²⁾ gefunden hat. Zuweilen tritt bei schwächeren Strömen an die Stelle dieser gewöhnlichen Zuckung ein regulärer Tetanus von kurzer Dauer, der Muskel verhardt bis etwa zu einer Secunde, meist unter geringen Schwankungen, welche die Discontinuität des Vorgangs kennzeichnen, im Zustand der grössten Verkürzung und verlängert sich dann nahezu so rasch wie bei der elementaren Zuckung bis zu jenem geringen bleibenden Verkürzungsgrad der zweiten Abtheilung. Die Bedeutung dieser letzteren ist bekanntlich noch streitig. Es fragt sich, ob dieselbe der Ausdruck einer tetanischen Contraction geringen Grades ist, welche sich an die einfache Anfangszuckung anreihet und daher dem bekannten Pflüger'schen Schliessungstetanus bei Reizung der motorischen Nerven mit schwachen constanten Strömen entspricht, wie dieser aus einer erregenden Wirkung des constanten Stromes gegenüber derjenigen der Dichtigkeitsschwankung, welche die Zuckung hervorruft, zu erklären ist, oder ob sie das ungewöhnlich

1) Wundt, a. a. O. p. 121.

2) v. Bezold, Unters. über d. electr. Reiz. d. Nerven u. Muskeln, Leipzig 1861, p. 207 u. 259.

verlängerte Ende einer elementaren Zuckung darstellt, oder ob diese Verkürzung die Folge eines von der gewöhnlichen Contraction ganz verschiedenen Vorganges ist. Entschieden nicht richtig ist der Ausdruck v. Bezold's, dass die ganze Schliessungszuckung tetanisch sei, da derselbe einen offenbaren Widerspruch enthält. Wohl aber halte ich für die wahrscheinlichste Interpretation, dass jener bleibende geringe Verkürzungszustand ein schwacher Tetanus sei, der, wie jeder andere, aus verschmolzenen Einzelzuckungen besteht. Dafür scheint mir die Thatsache zu sprechen, welche mir bei den vorliegenden Versuchen öfters begegnet ist, dass die Curve, welche der Muskel in dieser Phase verzeichnet, Hebungen und Senkungen zeigt, wie in Fig. 24 Sa. zu sehen ist, zuweilen sogar ein ziemlich ansehnlicher und steiler Berg von ihr sich erhebt, als ob die Einzelerregungen, aus denen sich dieser hypothetische Tetanus zusammensetzt, in ihrer Höhe schwankten. Auf der andern Seite spricht dagegen die Thatsache, dass es mir nicht gelang, durch allmälige Rheochordverschiebung den fraglichen Tetanus zu verstärken, die Curve zum Ansteigen zu bringen. Bei Oeffnung der Kette sinkt, wenn keine Zuckung erfolgt, die Schliessungscurve rasch zur Abscissenaxe herab, der Muskel giebt also bei der Oeffnung die ihm vom Strom octroyirte bleibende Verkürzung auf und kehrt zu seiner ursprünglichen Länge zurück. Tritt eine Oeffnungszuckung ein, so nimmt er letztere unmittelbar nach deren Ablauf an. Die Oeffnungszuckung des Kettenstroms verhält sich in jeder Beziehung wie eine Inductionszuckung, sie bietet nichts dar, was dazu berechtigt, sie mit v. Bezold als ebenfalls „tetanisch“ zu bezeichnen. Der Muskel verharret am Ende derselben nicht im bleibenden Verkürzungszustand, sondern zeigt, wie nach einer Inductionsreizung in der zweiten Zuckungsphase ein Stadium beschleunigter und ein solches verzögerter Verlängerung, d. i. der sogenannten Nachdehnung, wie die mit aO bezeichneten Curven der drei Figuren zur Evidenz lehren. Wenn bei der Oeffnungszuckung des Kettenstromes bereits am frischen Muskel das Stadium der Nachdehnung länger ist, als bei einer Inductionszuckung, wenn zuweilen, wie in Fig. 26 der ganze absteigende Theil der Curve bereits eine ziemliche Streckung zeigt, so scheint mir dies am wahrscheinlichsten als eine Folge der Ermüdung durch die vorausgehende Schliessungsaction

zu erklären und ein weiteres Moment zu sein, welches für die tetanische Natur jener bleibenden Verkürzung während des Stromes spricht. Der Muskel reagirt träger auf den Oeffnungsreiz, weil er während der ganzen Schliessungsdauer, nicht blos im Moment der Schliessung selbst, eine wenn auch geringe aber durch ihre Dauer doch ermüdende Thätigkeit unterhalten hat.

Die Veränderungen, welche die Schliessungs- und Oeffnungszuckungen des Kettenstromes im Verlauf einer Arbeitsserie durch die Ermüdung erfahren, sind, wie die Figuren deutlich lehren, ganz dieselben, welche weitläufig für die Inductionszuckungen erörtert wurden, welche daher keiner wiederholten Beschreibung bedürfen. In Betreff der bleibenden Schliessungsverkürzung stellt sich heraus, dass dieselbe an Grösse und Dauer rasch verliert, und endlich der gewöhnlichen Nachdehnung ermüdeter Muskeln Platz macht. In den ersten Ermüdungsstadien läuft der betreffende Curvenabschnitt bis zum Eintritt der Oeffnungszuckung noch parallel zur Abscissenaxe, immer niedriger über derselben (24 und 26 b), später zeigt er denselben Verlauf, wie die Nachdehnungslinie der Inductionszuckungen ermüdeter Muskeln, sinkt asymptotisch gegen die Abscissenaxe und erreicht dieselbe unter Umständen noch vor Eintritt der Oeffnungszuckung, wenn in diesem Stadium eine solche überhaupt noch erfolgt (24 c). Der Muskel ermüdet demnach rasch für die hypothetische tetanisirende Wirkung des constanten Stromes während seines gleichförmigen Flusses durch ihn. Auch für die Abhängigkeit des Ermüdungsganges von den verschiedenen oben besprochenen Varianten gelten dieselben Sätze, welche ich aus den Versuchsreihen mit Inductionsreizung abgeleitet habe.

Soweit vorläufig die thatsächlichen Ergebnisse meiner Untersuchung und die nächsten aus denselben abzuleitenden Sätze und Folgerungen, von denen ich hoffe, dass sie einen kleinen aber brauchbaren Beitrag zu dem massenhaften Material liefern, welches die neuere Physiologie als Grundlage für eine spätere erschöpfende Lösung eines ihrer wichtigsten Probleme, der Muskelthätigkeit, aufspeichert. Ich gedenke das von mir betretene specielle Gebiet, welches noch so manche Angriffspunkte darbietet, weiter zu bearbeiten, und verspare mir bis zum Abschluss der möglichst umfassenden Studien in diesem Sinne die Anknüpfung eingehender theoretischer Betrachtungen.