Ueber die Gesetze der willkürlichen Muskelarbeit.

Von

Dr. **Zaccaria Treves,**

Privatdocent und Assistent am physiologischen Institut zu Turin.

(Hierzu Tafel XIII—XVIII.)

In einer früheren Arbeit (1) habe ich das Studium der Gesetze unternommen, nach welchen sich die äussere mechanische Wirkung einer Muskelgruppe entwickelt, welche durch Einfluss des Willens rhythmisch möglichst constant unter solchen Bedingungen arbeitet, dass bei jeder Contraction die Maximalproduction der Arbeit erreicht wird. Die experimentellen Resultate dieser Untersuchungen hatten mich zu folgenden Schlüssen geleitet:

1. Bei der freiwilligen Muskelarbeit kann als maximal¹⁾ das grösste Gewicht betrachtet werden, das man heben kann.

2. Der Werth des Maximalgewichts sinkt beim Fortschreiten der Arbeit auf ein noch hohes Niveau herab, das man praktisch als constant betrachten kann (Endmaximalgewicht).

3. Die Arbeitskurve, welche ein Muskel durch Wirkung des Willens in Reihen von rhythmischen Zusammenziehungen hervorbringen kann, wenn sie, soweit möglich, als Maximalarbeit ausgeführt werden, ist der des Werthes des Maximalgewichts parallel; die Höhe der auf einander folgenden Contraktionen bleibt constant.

4. Bei Fortschreiten der Arbeit nimmt unter den genannten Bedingungen die Stärke der Muskelcontraktionen hervorbringenden Reizes nicht zu. Das arbeitende Subject selbst kann leicht wahr-

1) Ich nenne Maximalgewicht dasjenige, durch welches man die grösste Leistung der äusseren Arbeit erreicht; Anfangsmaximalgewicht das Gewicht, welches am Anfang der Curve als maximal erkannt wurde; Endmaximalgewicht den kleinsten Werth, zu welchem das Maximalgewicht im Verlauf der Arbeit herabgeht; Anfangsgewicht das Gewicht, mit welchem eine Arbeitscurve beginnt, sei es maximal oder nicht.

nehmen, dass trotz der Verlängerung der Arbeit die Anstrengung mit der Abnahme des Widerstands abnimmt, den der Muskel zu überwinden hat; also stuft sich die Stärke der Erregung parallel mit dem Maximalgewichte in maximalen Arbeitscurven ab, und ist in nicht maximalen Curven dem zu überwindenden Widerstande angemessen.

Gestützt auf diese vier grundlegenden Sätze musste man schliessen, dass die Curve der willkürlichen Muskularbeit der blosse, einfache Ausdruck der Art und Weise ist, wie der Muskel das ihm zu Gebote stehende Material verzehrt. Es fand sich darin bis dahin nichts, das man als Ausdruck einer Ermüdung des centralen oder peripherischen Nervensystems hätte auslegen können.

Aber die Curven, die ich damals erhalten hatte und von denen einige dem Texte beigelegt waren, genügten vielleicht nicht, um die Richtigkeit der angeführten Gesetze vollkommen nachzuweisen, besonders des dritten; und zwar weil sie nicht ununterbrochen bei Maximalarbeit ausgeführte Arbeitscurven darstellten, sondern eine Zahl von Curven bildeten, welche mit nach Willkür gewählten, abnehmenden Gewichten erhalten worden waren, und aus welchen nur dieses direct folgte, dass man bei der freiwilligen Muskularbeit bei Verminderung der Gewichte eine Reihe von Curven erhält, welche sich desto weniger und desto langsamer senken, je mehr sich das Gewicht dem Werthe des Endmaximalgewichtes nähert.

Es ist klar, dass bei dem Ganzen einer solchen Curve der Muskularbeit alle jene Hebungen, welche, mit einem gegebenen Gewichte ausgeführt, eine geringere Arbeit darstellen, als die durch die erste, mit dem successirten Gewicht ausgeführte Hebung gelieferte Stücke bilden, in denen in Folge der Umstände des Experiments Arbeit verloren geht. Sie würden verschwinden, um eine zusammenhängende, regelmässige Curve zu hinterlassen, wenn es möglich wäre, bei dem Experimente ein Gewicht zu benutzen, welches sich bei jeder Hebung in demselben Verhältniss änderte, nach dem im Muskel die Bedingungen wechseln, durch welche das Maximalgewicht mit dem Fortschreiten der Arbeit nach und nach abnimmt.

Wir sind im Besitz von hinreichenden Thatsachen, um, wenn auch nicht die absolute Integration der Curve der Muskularbeit zu erreichen, was ein unerreichbarer Wunsch zu sein scheint, so doch wenigstens ihr sehr nahe zu kommen.

Die Ueberlegung, die uns dahin führt, ist sehr einfach. Eine

Curve von freiwilliger rhythmischer Arbeit beginne mit dem Maximalgewichte P , welches zur Höhe A gehoben werde mit einem initialen Arbeitsproducte AP . Wenn P constant bleibt, so wir die Höhe der Hebung nach und nach auf $A' = A - \frac{A}{q}$ herabsinken, wobei q irgend einen Divisor von A darstellt und das Product der Arbeit wird auf $\left(A - \frac{A}{q}\right) P$ fallen. Die Abnahme, die wir als bei der Höhe der Hebung geschehen annehmen, muss beschränkt sein, so dass P bis zu diesem Punkte noch als Maximalgewicht betrachtet werden kann. (Die Ausdehnung der Contractionen nimmt ziemlich schnell ab, wenn das Gewicht anfängt, grösser zu werden, als das maximale, besonders wenn es sich um schwere Gewichte handelt.) Wenn man jetzt an die Stelle des Anfangsgewichtes P ein anderes Gewicht P' setzt (das grösste, das der Höhe der Contraction erlaubt, zu ihrem Anfangswerthe A zurück zu kommen) und annimmt, dass zwischen zwei auf einander folgenden Contractionen der Unterschied der Arbeit als gleich Null betrachtet werden könne, so wird die erste mit dem Gewicht P' ausgeführte Contraction ein Arbeitsproduct $AP' = \left(A - \frac{A}{q}\right) P$ ergeben, woraus folgt, dass $P' = \left(1 - \frac{1}{q}\right) P$ und $P - P' = \frac{P}{q}$. Durch einen ähnlichen Schluss folgert man, dass, wenn bei Fortsetzung der Arbeit mit dem Gewicht P' die Höhe der Contraction wieder um den Bruch $\frac{A}{q}$ abgenommen hat, das Maximalgewicht $P'' = P \left(1 - \frac{1}{q}\right)^2$ sein wird, und $P' - P'' = \frac{P}{q} - \frac{P}{q^2}$. So kann man voraussehen, dass die Werthe der Gewichte, die nach und nach von dem Anfangsmaximalgewichte P abgezogen werden müssen, damit eine ununterbrochen maximale ergographische Curve entstehe, in Functionen von P ausgedrückt, die auf einander folgenden Glieder der Reihe

$$\frac{P}{q}, \frac{P}{q} \left(1 - \frac{1}{q}\right), \frac{P}{q} \left(1 - \frac{1}{q}\right)^2, \frac{P}{q} \left(1 - \frac{1}{q}\right)^3 \dots$$

darstellen.

Je grösser der Werth von q , und also je beschränkter die Abnahme der Höhe der Contraction ist, für welche wir das Gewicht

so zu ändern streben, dass beim Maximalbleiben des Arbeitsproducts die Höhe von neuem ihren normalen Werth erreicht, um so näher wird die ganze Curve der maximalen Arbeit der Wirklichkeit kommen. Eine solche Curve wird man sehr leicht erhalten können, wenn man die verschiedenen Reihen von Gewichten bereit hält, die nach dem angegebenen Gesetze abnehmen, von verschiedenen Anfangsgewichten ausgehend. Die einzige praktische Schwierigkeit besteht in der Abschätzung des richtigen Augenblicks, um das Gewicht zu vermindern. Im Allgemeinen erreichen die einzelnen Contractionen, besonders wenn schwere Gewichte die ersten Glieder der Serie bestimmen, und vorzüglich in solchen Theilen der Curven, wo das Gewicht übermässig zu werden anfängt, nicht sämmtlich genau dieselbe Höhe, obgleich das Individuum sich bemüht, immer das Maximum der Hebung zu leisten. Daher muss man bei solchen Schwankungen die Verminderung des Gewichts verschieben, bis die Höhe der Contraction entschieden unter der vorläufig auf die rauchgeschwärzte Oberfläche eines Balzar'schen Motors gezeichneten Linie zurückbleibt, welche jener Verminderung der Höhe entspricht, über welche hinaus das Gewicht verändert werden muss. Der passende Augenblick ist schwerer zu erfassen, wenn die Hebungen in schnellem Rhythmus auf einander folgen. Sobald in diesem Falle das Gewicht anfängt, übermässig zu werden, nimmt die Ausdehnung der Contraction schnell ab; man muss daher das Gewicht schnell ändern, um dem Individuum Anstrengungen ohne entsprechende Arbeitsleistung zu ersparen. Um Zeichnungen zu erhalten, welche den Typus der Curven, die wir studiren, treuer darstellen, ist es zweckmässig, einen Rhythmus zu wählen, der dem Individuum erlaubt, auch die ersten schweren Gewichte ziemlich lange zu heben, so dass man leichter der Senkung der Gipfel der auf einander folgenden Hebungen folgen kann.

Unter diesen Vorsichtsmaassregeln wurden alle die gegenwärtigen Experimente in den letzten sechs Monaten nach denselben Methoden ausgeführt, die in meiner oben citirten Mittheilung angeführt sind, nachdem ich vorher mehrere in verschiedenem Verhältniss abnehmende Reihen von Gewichten zurecht gemacht hatte, welche von verschiedenen Anfangsgewichten ausgingen.

Wenn ich eine Curve von Maximalarbeit erhalten wollte, bestimmte ich das Anfangsmaximalgewicht und die Höhe der Hebung; ich zeichnete eine Horizontallinie im Niveau von $\frac{q-1}{q}$ dieser Höhe,

von der Basis ausgehend, und änderte die Gewichte der Reihe nach, sobald der Gipfel der Contraction dauernd unterhalb der gezogenen Linie blieb. Da jedoch der bei dieser Reihe von Experimenten zu erreichende Zweck nicht sowohl darin bestand, absolute Arbeitswerthe zu erhalten, als darin, die Form der Curve, die Elemente, aus denen sie besteht, und die Bedingungen, die sie abändern, zu studiren, hielt ich es nicht für nöthig, immer von meinem Subject¹⁾ die grösste Arbeitsleistung zu verlangen, was ihn vielleicht widerwillig gemacht hätte, das von ihm Verlangte gewissenhaft auszuführen, und ich begnügte mich damit, ihn von Anfang an zwar bedeutende, doch viel geringere Gewichte heben zu lassen, als das Anfangsgewicht (28 oder 30 Kilo statt 34 oder 35). Andere Male fand ich es passend, die Arbeit mit geringeren Gewichten beginnen zu lassen, z. B. 24, 20 oder 16 Kilo, welche dem Werthe des Endmaximalgewichts mehr oder weniger nahe kamen, das im Mittel immer 9–10 Kilo betrug. Die Grösse der Beugung des Unterarms gegen den Oberarm war bei diesem Individuum der Art, dass die Höhe der Zeichnung im Mittel beständig 37–38 mm betrug, mit geringen Schwankungen zwischen einem Maximum von 41–42 mm und einem Minimum von 35–36 mm. Die erhaltenen ergographischen Curven sind der Höhe nach von überraschender Regelmässigkeit. Obgleich sie einförmig sind und man sie daher sich leicht vorstellen kann, wird es, glaube ich, dem Leser angenehm sein, wenn ich ihm ein Beispiel davon vorlege (Tafel XIII).

Diese Zeichnungen kann man offenbar leicht in Diagramme verwandeln, welche Arbeitsoberflächen darstellen. Jede Theilung der Abscisse entspricht einer einzelnen Hebung oder einer bestimmten Zahl derselben, jede Ordinate dem Arbeitsproducte in kg mm, entsprechend jeder Hebung, welches man durch Multiplication der Gewichte mit der Höhe erhält, die man auf der Zeichnung abliest. Aber der Bau des von mir benutzten Apparats war der Art, dass die wirkliche Höhe der Hebung sich zu der aufgezeichneten wie 4,96 : 1 verhält, so dass die bei jeder Contraction geleistete Arbeit gleich den in den Diagrammen eingeschriebenen Zahlen ist, multiplicirt mit 4,96.

1) Das Individuum, welches alle diese Arbeitscurven lieferte, war ein kräftiger, magerer Mann von mittlerer Grösse, gegen 35 Jahre alt, 58 Kilo schwer, welcher zum Laboratorium gehörte: er wurde zu anderen Experimenten, zu Commissionen und zu leichten Arbeiten im inneren Dienste des Instituts benutzt und befand sich in ziemlich regelmässigem Ernährungszustand.

II.

Es war eine grundlegende Frage zu beantworten:

Kann die Arbeit, welche ein Muskel unter dem Reiz des Willens auszuführen vermag, von dem Muskel ganz geleistet werden, welcher auch der Werth der Widerstände sein mag, die er zu überwinden hat (vorausgesetzt, dass sie nicht von Anfang an übermässig sind), wie gross also auch die Intensität der verlangten Arbeit sein möge, und folglich durch eine Zahl von rhythmischen Contractionen, welche umgekehrt proportional sind dem Arbeitsproducte der einzelnen Contractionen?

Soviel ich weiss, gibt es bis jetzt keine Beobachtungen zur Beantwortung dieser Frage. Es gibt eine sehr reichliche Literatur, welche uns die grosse, an die mechanischen Zustände zu knüpfende Wichtigkeit beweist, in welche der Muskel versetzt wird, sowohl in Bezug auf die äussere Arbeit, oder auf die Entwicklung der Wärme, oder auf die chemischen Vorgänge, welche im Muskel bei der Contraction oder in der Ruhe stattfinden. So wurde auch experimentell bewiesen, dass bei der willkürlichen oder reflexen Muskelcontraction die Entwicklung von Wärme desto grösser ist, je grösser das gehobene Gewicht ist, und dass dies nicht durch die Zunahme des Gewichtes an sich geschieht, sondern weil das Nervensystem einen desto grösseren Reiz aussendet, je grösser die Last ist, die die Muskeln überwinden sollen (2). In den grundlegenden Arbeiten über die Ergographie des Menschen (3) war bemerkt worden, dass die Wahl des Gewichtes durchaus nicht gleichgültig ist, um selbst in den gewöhnlichen ergographischen Curven eine grössere oder geringere Menge von Arbeit zu erhalten. Dennoch ist die von fast allen Experimentatoren, die sich mit den verschiedenen Fragen über die Production der freiwilligen Muskelarbeit in Serien von rhythmischen Contractionen beschäftigt haben, befolgte Richtung der Art, als ob es ohne Weiteres stillschweigend als Axiom angenommen wäre, dass es in der That für einen in physiologischem Zustand befindlichen Muskel in Bezug auf die Production der Arbeit gleichgültig wäre, ob er mit starken, mittleren oder geringen Gewichten arbeitet. Nur in Folge dieser stillschweigenden Annahme konnten z. B. Richet und Broca folgende Worte schreiben: „Nos muscles peuvent travailler de deux manières différentes: ou bien ils donnent un effort considérable, qui les épuise dans un temps très court, ou bien ils donnent un effort moindre, mais qui peut se maintenir en régime

régulier pendant plusieurs heures.“ Sie benutzten, als fähig, diese regelmässige Arbeitsleistung zu erlauben, Gewichte von 500—1200 g für den Mittelfinger der Hand, welche, wie ich anderwärts (5) nachgewiesen habe, viel geringer sind, als die dem Endmaximalgewichte entsprechenden. So glaubte man auch, willkürliche und nicht graduirte Widerstände wählen zu können, sowohl beim Ergographen als beim Ergostaten, oder bei allen anderen Formen, mit denen man Arbeit von Menschen oder Thieren zu erhalten pflegt, nicht nur, um die Curve der Muskelermüdung zu studiren, sondern um in Kilogrammetern die Arbeit zu berechnen, die man zu leisten fähig ist, und die Wirkung der verschiedenartigsten Umstände über die Production der freiwilligen Muskelarbeit zu studiren. Die Prüfung der, wenn auch unvollständigen, in meiner früheren Mittheilung dargestellten Curven hatte mich schon vermocht, mich folgendermaassen auszudrücken (6). „Die Ansicht, dass man von einem Muskel, damit er die Arbeit lange aushält, von Anfang an eine bedeutend geringere Arbeit fordern müsse, als das Maximum, das er liefern kann, entspricht nicht der wirklichen physiologischen Bedingung zur Hervorbringung der grössten Menge von Arbeit. Gewiss werden wir, wenn wir den Muskel ein geringes Gewicht heben lassen, als Arbeitslinie eine horizontale erhalten; aber wir werden viele andere Gewichte finden, grösser als das benutzte, für welche die Arbeitslinie ebenfalls horizontal sein wird. Wir werden also in dem ersten Falle ohne Weiteres Arbeit verloren haben, ohne etwas von der Zeit zu gewinnen, während deren der Muskel die Arbeit fortsetzen kann. Wir haben gesehen, dass der Werth des grössten Gewichts, bei dem die Arbeitslinie horizontal bleibt, nicht zufällig ist; es ist der geringste Werth, zu dem das Maximalgewicht herabgeht, während der Muskel immer in Maximalarbeit begriffen ist. Dies wird offenbar auch das Gewicht sein, mit dem der Muskel die grösste Arbeitsmenge constanter Weise liefern wird. Aber wenn wir auch den Muskel ohne Weiteres dieses Gewicht aufheben liessen, erhielten wir dann von ihm alle Arbeit, die er liefern kann? Offenbar nicht; wohl aber verlören wir jene ganze grosse Arbeitsmenge, welche der Muskel, unter maximalen Bedingungen arbeitend, in der Zeit liefert, in der sein Maximalgewicht von seinem Maximalwerthe auf dem minimalen herabgeht. Wenn man also von Anfang an den Muskel in mechanische Zustände von submaximaler Arbeit versetzt, so erhält man Verlust und nicht Ersparniss von Arbeit. Um vom Muskel alles zu erhalten,

was er leisten kann, sowohl an Menge der Arbeit, als an Ausdauern muss er sich immer im Zustande der Maximalarbeit befinden.“ Der Coëfficient, welcher die Zeit (die Zahl der Contractionen) bei der Production der freiwilligen Arbeit angibt, wie es aus meinen Curven hervorgeht, ist eine praktisch unendliche Menge, und daher wird praktisch unendlich auch die ganze Menge der Arbeit sein, welche ein Muskel in rhythmischen Contractionen zu liefern vermag. Ihre theoretische Abschätzung lässt sich vielleicht später mit Hülfe von bis jetzt unbekannten Elementen ausführen. Trotzdem könnte man auch auf die Curve der willkürlichen Arbeit das anwenden, was ich anderwärts über die durch elektrischen Reiz des M. gastrocnemius des Kaninchens erhaltenen Curven schliessen zu können geglaubt habe (7). „Vielleicht muss man einen scharfen Unterschied machen zwischen der Erschöpfung der Kraft, die im Muskel angehäuft ist, und dem complicirten phänomenologischen Bilde der Ermüdung; jene findet unter gewissen Umständen in ziemlich kurzer Anfangszeit statt, und zwischen ihr und der Ermüdung verläuft eine lange Periode, während deren der Muskel mit dem ihm von einer constant scheinenden Quelle gelieferten Materiale (dem Blute) arbeiten kann.“ Diese Behauptung setzt jedoch verschiedene thatsächliche Bedingungen voraus, welche, soviel ich weiss, noch nicht experimentell bestätigt worden sind. Das von dem Muskel zur Arbeit benutzte Material würde aus zwei Quellen stammen: aus dem im Muskel angehäuften Kraftvorrath und aus dem Blutkreislauf. Es ist wahr, dass der entblutete Muskel mit dem in ihm angesammelten Materiale eine Zeit lang arbeiten kann (wenn er nur durch gute Auswaschung von den schädlichen, während der Arbeit entstandenen Substanzen befreit wird). Aber bis jetzt wissen wir nicht, ob der Muskel im physiologischen Zustande beim Beginn der Arbeit immer vorzugsweise das angehäuften Material verbraucht, oder vielmehr dieses aufspart und von Anfang an das ihm vom Blute zugeführte verbraucht, und ob endlich dieses Material des Kreislaufs direct mit Entwicklung kinetischer Energie umgewandelt werden kann, oder zunächst assimiliert werden muss, um dann die weiteren Phasen der rückschreitenden Umbildung durchzumachen¹⁾.

In dem Falle, dass der Muskel sich unter elektrischem Reiz des Nerven oder des Muskels selbst zusammenzieht, scheint sich die

1) Dies aber müssen wir uns immer als Grundsatz gegenwärtig halten, dass: „auch im ruhenden, d. h. keine mechanische Arbeitsleistung vollziehenden Muskel,

erste dieser Hypothesen zu bestätigen. Wenn der Reiz maximal ist, besteht die ergographische Curve im Ganzen aus Hebungen, deren gesammte Höhe eine solche ist, dass man annehmen kann, das Product der Arbeit, die ein gegebener Muskel in der abnehmenden Phase mit irgend einem Gewicht ausführt, könne immer mehr oder weniger dem Verbrauch derselben Menge von Material entsprechen¹⁾. Wenn die abnehmende Phase zu Ende ist, gelingt es nicht mehr, welches Gewicht man auch durch den Muskel heben lässt, etwas Anderes zu erreichen, als die Phase der constanten Arbeit, und dieser kann man eine neue Arbeitsmenge in absteigender Curve folgen lassen, nur in dem Falle, dass der Muskel mittelst einer mehr oder weniger langen Ruheperiode in den Stand gesetzt wird, einiges neue Material aufzuspeichern, wie es ihm durch den Blutstrom nach und nach zugeführt wird.

Bei der willkürlichen Arbeit besteht dieser scharfe Unterschied zwischen der absteigenden und der constanten Phase der Curve nicht; doch sollte man auch hier ein beinahe umgekehrtes Verhältniss erwarten zwischen der bei der absteigenden Phase verwandten Zeit und dem mittleren Gewichte zwischen den beiden extremen Werthen der Maximalgewichte.

Aber man braucht nur einen Blick auf die Diagramme *a, b, c, d, e* auf Tafel XIV zu werfen, um sich zu überzeugen, dass keine derartige Beziehung vorhanden ist. Sie stellen Arbeitscurven dar, ausgeführt von demselben Individuum, an verschiedenen Tagen, zu denselben Stunden und mit demselben Rhythmus (25 Contractionen in 1'). Sie unterscheiden sich von einander nur dadurch, dass sie mit verschiedenen Gewichten, und zwar, von der höchsten Curve beginnend, mit 28, 26, 22, 20 und 16 kg angefangen haben. In denjenigen

ein beständiger chemischer Umsatz stattfindet, und dass dieser Stoffumsatz principiell identisch ist mit demjenigen, welcher im gereizten arbeitenden Muskel waltet. Der Satz Pflüger's: 'Die Schulausdrücke Ruhe und Thätigkeit der Nerven beziehen sich in Wahrheit nur auf Gradationen desselben Zustandes' und ist daher mit gleichem Rechte auch auf den Muskel anwendbar (8)“.

1) Es ist jedoch klar, dass, wenn das benutzte Gewicht dem Anfangsmaximalgewichte nahe liegt, das Arbeitsproduct viel geringer sein wird, als die mittlere Arbeitsmenge, die der Muskel liefern kann, denn das Gewicht wird bald stärker, als das maximale und die Höhe der Contraction sinkt schnell zu Null herab; wenn das Gewicht dagegen sehr leicht ist, verliert man eine gewisse Arbeitsmenge vom Anfang der Curve an, durch mechanische Verhältnisse, die in umgekehrtem Sinne als im vorhergehenden Falle unzweckmässig sind.

Versuchen, in welchen von den ersten Contractionen an schwere Arbeit ausgeführt wurde, erreichten die Curven die Phase der constanten Maximalarbeit in derselben Zeit, wie die mit geringeren Gewichten begonnenen Curven. Man muss daraus schliessen, dass jener Theil von willkürlicher Arbeit, welcher wegen der Benützung geringerer Gewichte, als das Anfangs-maximalgewicht, nicht vollführt wird, weder durch grössere Arbeitsdauer unter den mechanischen, so willkürlich gewählten Bedingungen ausgeglichen wird, noch dazu dient, die Production der Arbeit während der Phase der constanten Arbeit höher zu halten.

Betrachten wir jetzt die auf Tafel III dargestellten Diagramme. Die Linie *a* zeigt eine mit Hebung von 20 Kilo begonnene Arbeitscurve; sie wurde ungefähr eine halbe Stunde lang fortgesetzt (600 auf einander folgende Contractionen mit dem Rhythmus von 25 auf 1'). Darauf führte dasselbe Individuum mit demselben Rhythmus 600 Contractionen mit dem Gewicht von 5 kg aus, welches viel geringer ist, als das Endmaximalgewicht. Ohne Unterbrechung wurde dann die Curve *a'* ausgeführt, wieder mit 20 Kilo. Die Energie der Contraction ist etwas geringer, daher die dem Gewichte mitgetheilte lebendige Kraft kleiner, und darum etwas schwächere Arbeitsleistung als bei Curve *a*. Aber die Zeit, welche die Curve *a'* braucht, um zur Höhe der constanten Maximalarbeit herabzusteigen, ist der gleich, welche die Curve *a* in der ersten Zeit des Experimentes nöthig hatte.

Das Diagramm *b* wurde von einer Arbeitscurve erhalten, welche mit 20 kg auf dieselbe Weise begann wie Curve *a*; dann folgte halbstündliche Arbeit mit 5 kg und hierauf die Curve *b'*, die mit 22 kg begann.

Die Linie *c* stellt eine mit 16 kg und demselben Rhythmus begonnene Curve dar; darauf folgte halbstündliche submaximale Arbeit mit 5 kg, und dann die Curve *c'*, die mit dem Gewicht von 24 kg beginnt.

Die Linie *d* stellt eine Arbeitscurve dar mit einem Rhythmus von 13 Hebungen in der Minute, von 32 kg ausgehend; das Endmaximalgewicht wurde zu 23,5 kg bestimmt. (Dieses Experiment fiel in eine Zeit, wo der Muskel intensiv trainirt war.) In denselben Stunden des folgenden Tags wurden 23,5 kg im Rhythmus von 13 Hebungen in 1' eine Stunde lang gehoben, und sogleich darauf erhielt man die Curve *d'*, welche mit dem Gewicht von 32 kg an-

fängt. (In den Curven d und d' entspricht jede Theilung der Abscisse zehn Hebungen.)

Diese vier Curvenpaare bestätigen auf deutliche Weise, dass die mechanischen, submaximalen Arbeitsbedingungen dem unter den Reiz des Willens arbeitenden Muskel erlauben, die Materialien, über die er verfügt, zu sparen und neue anzuhäufen (9), und beweisen, dass der freiwillig arbeitende Muskel, wie gross auch die Menge der vorher ausgeführten Arbeit sein möge, bei Hebung von geringeren Gewichten, als das Anfangsmaximalgewicht, immer noch fähig bleibt, mit den Gewichten, mit denen er noch nicht gearbeitet hat, dieselbe Arbeitsmenge zu leisten, die er geliefert hätte, wenn er mit ihnen von Anfang an gearbeitet hätte.

Um also von einem Muskel, der unter dem Reiz des Willens arbeitet, die möglichst grösste Leistung zu erhalten, ist es offenbar von höchster Wichtigkeit, dass die Widerstände zweckmässig gewählt und bei dem Fortschreiten der Arbeit passend vermindert werden. Die Zeit, während deren die Arbeit dauert, gleicht in keinem Falle die Intensität der Production aus; die ganze Summe der Arbeit, die ein Muskel leisten kann, besteht aus verschiedenen Antheilen, welche nur unter bestimmten mechanischen Bedingungen ans Licht kommen. Eine nothwendige Folge davon müsste es sein, dass die chemischen Phänomene, welche die Muskelarbeit bedingen, nach den mechanischen Verhältnissen, in denen der Muskel unter dem physiologischen Reize arbeitet, nicht nur quantitativ, sondern auch qualitativ wechseln.

Die Annehmbarkeit dieser Hypothese ist um so grösser, wenn man bedenkt, dass bei der willkürlichen Arbeit eine Veränderung der Widerstände einer Abstufung der Intensität des Reizes entspricht, der zu dem Muskel gelangt, und es scheint nicht unwahrscheinlich, dass starke Reize im Stande sind, Materialien zu zerlegen, welche durch leichtere Reize vielleicht nicht zersetzbar sind. Der Einfluss, den die mechanischen Verhältnisse, unter denen die freiwillige Muskelarbeit ausgeführt wird, nicht nur auf die Quantität, sondern auch auf die Qualität der sie begleitenden chemischen Phänomene ausüben können, erscheint mir als ein sehr wichtiger Gegenstand; sein Studium könnte uns vielleicht einer Uebereinstimmung zwischen den verschiedenen Theorien näher bringen, welche sich gegenwärtig in Bezug auf die Frage über die Quelle der Muskelkraft das Feld streitig machen.

III.

Unter gleichen Umständen ist an verschiedenen Tagen für dasselbe Individuum der Werth des Anfangsmaximalgewichts constant, die Höhe der Contraction wechselt nicht bedeutend, die Arbeitscurven unterscheiden sich sehr wenig von einander in Bezug auf die Intensität der Anfangsarbeit und auf die der Phase der constanten Maximalarbeit entsprechenden. Das einzige Element, welches unter gewöhnlichen Umständen durch seine Unbeständigkeit auf das Product der einzelnen Hebungen Einfluss hat, ist die Energie der Contraction, welche dem Gewicht eine grössere oder geringere lebendige Kraft mittheilt, die sich durch Vergrösserung oder Verkleinerung der Höhe der Aufhebung um einige Millimeter ausdrückt.

Ein anderes, sehr veränderliches Element bei unseren Curven ist die Zahl der Hebungen, während deren für jedes Gewicht einer gegebenen Serie die Höhe der Contraction um den vorausbestimmten Bruch abnimmt. Obgleich ich die Experimente mit den verschiedensten Gewichtsreihen und mit den verschiedensten Rhythmen wiederholt habe, gelang es mir nicht, irgend eine regelmässige Beziehung zwischen den Gewichten und der Zahl der Hebungen aufzufinden, die der Muskel mit jedem Gewichte ausführt. Aber in jedem Falle nimmt die Zahl der Hebungen, die der Muskel mit jedem Gewicht einer Serie ausführt, bei der Abnahme des Gewichts mit Neigung zur Unendlichen zu, so dass die Linie der freiwilligen Arbeit, von welcher Höhe sie auch ausgehen mag, zu dem constanten Niveau mit hyperbolischem Verlauf herabsinkt. Nur in einigen äusserst seltenen Fällen, und offenbar in Folge eines bei dem Experimente vorgefallenen Irrthums, kommt es mir vor, dass irgend einer der zwischen zwei auf einander folgenden Segmenten der Curve enthaltenen Winkel grösser ist, als die Summe zweier rechten Winkel. Aber wegen der Unregelmässigkeit dieses Elementes der Curve beobachtet man, dass zwar, mit welchem Gewicht man auch beginne, die beim Abstieg zur Phase der constanten Arbeit verbrauchte Zeit fast immer dieselbe ist, aber nicht die Arbeitscurve, die man ausführt, so oft man mit demselben Gewicht beginnt, immer gleich ist. Die Neigung der einzelnen Stücke der ganzen Curve ändert so sehr ab, dass Curven, die mit derselben Gewichtsreihe

gemacht wurden und die ungefähr gleichwerthige Arbeitsoberflächen einschliessen ¹⁾, einen merklich verschiedenen Verlauf zeigen.

Es gibt besondere Umstände, welche auf verschiedene Weise ihren Einfluss auf die vielfachen Elemente ausüben, die wir bis jetzt an der Curve der willkürlichen Arbeit betrachtet haben:

Rhythmus. Je langsamer der Rhythmus ist, desto langsamer ist das Herabsteigen der Curve, indem die Zahl der Hebungen zunimmt, die mit den successiven Gewichten ausgeführt werden. (Vgl. die Zeichnung *g* auf Tafel XIV mit der Zeichnung *d* auf Tafel XV.) Wenn sich der Muskel im gewöhnlichen Ernährungszustande befindet, ist der Einfluss, den der Rhythmus auf das Endmaximalgewicht ausübt, sehr beschränkt. (Bei Verlangsamung des Rhythmus nimmt sein Werth etwas zu. Vgl. die Zeichnung *a* auf Tafel XVII mit den Zeichnungen *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f* auf Tafel XIV.) Er ist im Gegentheil ziemlich auffallend, wenn unter besonderen Umständen (Uebung) das Endmaximalgewicht einen grösseren Werth erreicht hat als gewöhnlich. (Vgl. die Zeichnung *g* auf Tafel XIV mit der Zeichnung *d* auf Tafel XV.) Die Originalzeichnung, auf Tafel XVIII dargestellt, zeigt den Einfluss des Rhythmus auf den Werth des Endmaximalgewichts bei geübten Muskeln.

Allgemeine Ernährung. Das Fasten, welches bei unseren Experimenten bis zu 36 Stunden verlängert wurde, bewirkt verminderte Energie der Contractionen, beschleunigt das Herabsteigen der Curve und erniedrigt bedeutend den Werth des Endmaximalgewichts, während es den Werth des Anfangsmaximalgewichts nicht beträchtlich abändert. (Vgl. die Zeichnungen *e*, *f* auf Tafel XVI.)

Oertliche Ernährung. Starke Uebung befähigt den Muskel, viel grössere Arbeitsmengen zu leisten, als die, deren er unter gewöhnlichen Umständen fähig ist. Aber der Mechanismus, durch den dies zu Stande kommt, ist charakteristisch und ganz verschieden von der Art, wie die Verlangsamung des Rhythmus in positivem, oder das Fasten in negativem Sinne ihren Einfluss ausüben. Unser Subject führte 15 Tage nach einander in den Nachmittagsstunden mit dem Rhythmus von 13 Hebungen in der Minute eine Arbeitscurve aus, maximal oder nicht, welche 3—4 auf einander folgende

1) Nur einmal stieg die Curve ohne bekannte Ursache (mit dem Anfangsgewicht von 26 Kilo und dem Rhythmus von 25 Hebungen in 1') zu der Phase der constanten Arbeit mit ausnahmsweiser Langsamkeit herab, so dass das Ganze der Arbeitsleistung viel grösser war als gewöhnlich (s. die Zeichnung *J* auf Taf. XIV).

Stunden dauerte. Die auf Tafel XVI dargestellten Diagramme¹⁾ be-
weisen uns, dass die an einem Tage ausgeführte Arbeit die Arbeits-
leistung des folgenden Tags stark beeinflusst, und lassen uns deutlich
erkennen, auf welches Element der Curve die Uebung ihren Einfluss
ausübt. Das Anfangsmaximalgewicht, welches bei unserem Subject,
wie schon gesagt, im Mittel 34—35 kg betrug, stieg durch Wirkung
der Uebung nur auf 39—40 kg. Man sieht deutlich, dass in den
auf einander folgenden Curven für eine gegebene Reihe von Ge-
wichten die Zahl der Contractionen, die der Muskel machen muss,
ehe die Intensität der Arbeit in einem bestimmten Maasse abnimmt,
nahezu gleich ist, d. h. bei der Uebung bleibt die Schnelligkeit des
Abstiegs der Curve gleich. (Die Zeichnungen *a* und *c* steigen in
derselben Zeit auf dieselbe Höhe herab; so auch *c* und *b*, *d* und
e, *g* und *h*.) Gross ist dagegen die Beschränkung, welche der Ab-
stieg der Curve erfährt, und die schnelle Zunahme des Werthes des
Endmaximalgewichts; diese Thatsache tritt so stark hervor, dass man
wohl sagen kann, sie bilde das Wesen des Phänomens der Uebung.

In Folge der Uebung wird der Stoffwechsel in dem Muskel
so kräftig, dass die progressiven und regressiven Vorgänge sich im
Gleichgewicht befinden können, selbst wenn der Muskel ganze Stunden
lang rhythmisch eine Arbeitsmenge liefert, welche wenig geringer ist,
als die Maximalmenge, die er bei seiner Anfangscontraction zu leisten
vermag.

In der Phase des constanten Maximums scheint in der That das
Activum des Ernährungsgleichgewichts des Muskels sich mit dem
Passivum auszugleichen. Das Diagramm *i* auf Tafel XVI zeigt uns,
dass, wenn wir von einem Muskel durch Vermehrung des Gewichts ein
geringes Uebermaass von Arbeit verlangen, nach kurzer Zeit das
Endmaximalgewicht ein wenig abnimmt. Wenn man dem Muskel
erlaubt, hinreichende Zeit mit diesem letzteren, geringeren Gewichte
zu arbeiten, so wird der normale Werth des Endmaximalgewichts
von Neuem erreicht. Trotzdem ist es mir nicht gelungen, über den
Einfluss klar zu werden, den die Einführung von Nahrung während
der Phase der constanten Maximalarbeit auf den Werth des End-
maximalgewichts ausüben sollte. Ich verabreichte in bedeutender
Menge Alcoholica, Zucker, Eiweiss, wiederholte die Bestimmung des

1) Auf dieser Tafel entspricht jede Theilung der Abscisse Gruppen von zehn
Contractionen.

Endmaximalgewichts eine Viertelstunde, eine halbe Stunde, eine Stunde nach der Einnahme jener Stoffe, beobachtete aber keine bemerkenswerthe Wirkung, ausser wenn das Individuum nüchtern war. In diesem Falle ist die Zunahme des Endmaximalgewichts sehr deutlich und tritt schnell ein, so dass das Gewicht den Werth erreicht, den es bei unter normalen Umständen ausgeführten Experimenten hat. Dies waren jedoch nur die ersten Versuche einer ganzen Reihe von Experimenten, die ich bis jetzt nicht habe beenden können.

Obgleich ich mich lange genug bei der Uebung aufgehalten habe, ist es mir doch nicht gelungen, den Muskel dahin zu bringen, eine Arbeitscurve zu liefern, welche die höchsten der auf Taf. XVI dargestellten überträfe. Man muss also schliessen, dass trotz der grossen und schnellen Zunahme, welche der Werth des Endmaximalgewichts erfährt, dieses durch Wirkung der Uebung niemals den Werth des Anfangsmaximalgewichts erreichen, und folglich der absteigende Theil der Curve der maximalen freiwilligen Muskelarbeit niemals durch die blosse Wirkung der Uebung ganz verschwinden kann.

Aus allem bis jetzt Vorgetragenen folgt, dass bei der Curve der willkürlichen Muskelarbeit zahlreiche, sehr von einander verschiedene Elemente in Betracht zu ziehen sind. Von diesen werden die einen schon unter gewöhnlichen Umständen durch eine gewisse Beständigkeit charakterisirt, die anderen nicht; die einen hängen mehr von dem Einfluss gewisser Ursachen ab, die anderen von anderen Ursachen, so dass man schon aus dem Aussehen der Aenderungen der Curve schliessen kann, von welchen Umständen die Abänderung herrührt.

A) Es gibt ziemlich constante Elemente bei der Curve der freiwilligen Muskelarbeit. 1. Die mittlere Höhe der Contraction. 2. Der Werth des Anfangsmaximalgewichts. 3. Der Werth des Endmaximalgewichts. 4. Die bei der Verminderung des Maximalgewichts von dem Anfangsmaximalgewicht bis zu dem Endmaximalgewicht verlaufene Zeit. 5. Die Menge der Arbeit, welche die Curven darstellen, bei gleichen mechanischen Verhältnissen und bei gleichen Zuständen der Ernährung des Individuums im Ganzen und der örtlichen des Muskels.

B) Unbeständige Elemente sind dagegen: 1. Die Beziehung zwischen den Gewichten einer Reihe und der Zahl von Hebungen, die mit jeder von ihnen ausgeführt wird. 2. Die Energie der Contraction, die ihren Einfluss ausübt, indem sie bei der mittleren Höhe der Hebung unregelmässige Schwankungen veranlasst.

Von den unter A aufgezählten Elementen:

1. Die Höhe der Contraction erfährt durch keine von der Ernährung abhängigen Ursache (Uebung oder Fasten) wichtige Veränderungen. 2. Der Werth des Anfangsmaximalgewichts wird durch Fasten oder Uebung in ziemlich beschränktem Maasse beeinflusst. 3. Der Werth des Endmaximalgewichts unterliegt bedeutenden Veränderungen, die direct mit der Ernährung des Muskels in Verbindung stehen (Uebung oder Fasten). Der Rhythmus hat wenig Einfluss darauf, ausser wenn in Folge der Uebung das Endmaximalgewicht einen sehr hohen Werth hat. 4. Die Zeit, welche in dem absteigenden Theile der Curve der Muskelarbeit verbraucht wird, verkürzt sich sehr durch die Wirkung des Fastens. Diese Thatsache ist, wenigstens zum grossen Theil, Ursachen zuzuschreiben, die nicht in dem Zustande der Muskelernährung begründet sind; in der That hat die Verbesserung der Muskelernährung (Uebung) nicht die entgegengesetzte Wirkung, die zum Herabsteigen der Curve nöthige Zeit zu verlängern. Durch die Wirkung der Uebung beobachtet man Erhöhung des Niveaus der constanten Phase, aber keine Verlängerung der nöthigen Zeit, um auf dieses Niveau herabzusteigen, im Vergleich mit der zu einem gleichen Herabsteigen in einer weniger fortgeschrittenen Periode der Trainirung verbrauchten, unter Anwendung derselben Gewichtsreihe. Der Rhythmus übt deutlichen Einfluss auf die Dauer der absteigenden Phase der willkürlichen Muskelarbeit aus.

Die ihrer Natur nach unbeständigen Factoren, welche unter B aufgezählt werden¹⁾, unterliegen keinem gut bestimmten Einfluss,

1) Zu dieser Kategorie gehört eine zahlreiche Reihe von anderen secundären Elementen, welche den Einzelheiten der Curven eine gewisse, mehr oder weniger bedeutende Verschiedenheit mittheilen. Die Linie, nach welcher bei gleichem Gewicht die Höhe der Contraction abnimmt, entfernt sich immer mehr oder weniger von der geraden, welche ich in den Diagrammen angegeben habe, um das Studium der Curven als Ganzes zu erleichtern. Der Abstieg findet bisweilen erst spät und plötzlich statt, bisweilen in aufeinander folgenden Sprüngen oft aber regelmässig, wenn auch nicht geradlinig, und neigt sich eher der Gestalt der Hyperbel zu; ziemlich selten fängt die Höhe von der ersten Hebung an abzunehmen, die mit einem neuen Gewichte gemacht wird; im Gegentheil findet sich, besonders bei dem geübten Muskel, immer eine zahlreiche Reihe von Hebungen, die die Anfangshöhe beibehalten. Im Allgemeinen erreicht beim Wechseln des Gewichts die Höhe der Contraction nicht sogleich bei der ersten Hebung ihren vollen Werth, sondern erst allmählig und erinnert so an das Aussehen des Phänomens der „Treppe“, ohne jedoch mit dieser etwas gemein

keiner der oben genannten Ursachen, mit Ausnahme der Energie der Contraction, die beim Fasten abnimmt.

Nun wohl, jene Factoren der Curve der willkürlichen Muskelarbeit, welche durch die Veränderungen des Ernährungszustandes des Muskels keine Veränderung erfahren oder, unabhängig von dieser, solche aus anderen Ursachen erleiden, welche Bedeutung haben sie? von welchen Erscheinungen bilden sie den Ausdruck?

IV.

Das Studium der freiwilligen Muskelarbeit in der Form von Reihen von maximalen rhythmischen Contractionen erlaubt uns nicht, der Lösung dieser Probleme irgendwie nahe zu kommen.

In Wirklichkeit stellt eine Reihe von rhythmischen Contractionen, seien sie maximal oder nicht in Bezug auf die Production der äusseren mechanischen Arbeit, nur eine ganz specielle Form der willkürlichen Arbeit dar. In der Mehrzahl der Fälle haben unsere Muskeln die Aufgabe, nicht nur Gewichte zu heben, sondern auch sie nach dem Heben mehr oder weniger lange in der Höhe zu halten; ja man kann sagen, dass es bei aller Mühe nicht gelingt, das Gewicht wieder fallen zu lassen, gleich nachdem man es auf die möglichst grösste Höhe gehoben hat, besonders wenn das Gewicht bedeutend ist, in welchem Falle schon die blossе Phase des Hebens sehr beträchtliche Zeit beansprucht. Uebrigens muss schon eine einzige, wenn auch kurze, freiwillige Muskelcontraction nach der einstimmigen Ansicht der Autoren als eine Verschmelzung vieler Contractionen betrachtet werden, wie ein kurz dauernder Tetanus. Es ist daher natürlich, dass man ein vollständiges Bild der die freiwillige Arbeit beherrschenden Gesetze nicht darstellen kann, ohne auch den freiwilligen Tetanus einem methodischen Studium zu unterziehen.

Wenn ein Individuum mit einer gegebenen Muskelgruppe, in unserem Falle mit dem Beugen des Ellenbogens, ein Gewicht auf die möglichst grösste Höhe hebt und dann mit der äussersten Anstrengung in die Höhe hält (immer ausschliesslich mit den angegebenen Muskeln), oder noch besser, wenn das Gewicht zuerst auf die der Maximalhebung entsprechende Höhe gebracht wird und das

zu haben. Es handelt sich gewiss nur um eine gradweise Anpassung, die das Muskelnervensystem jedesmal erfährt, wenn die mechanischen Arbeitsverhältnisse verändert werden.

Individuum es nur hält, so lange es vermag, beobachtet man, dass trotz aller Anstrengung der Unterarm sich nach und nach streckt, indem er bei seiner Bewegung eine Linie beschreibt, die uns die Schnelligkeit angibt, mit der die Muskeln erschlaffen, und zeigt, dass diese Schnelligkeit immer mehr zunimmt. Wenn man diese Streckbewegung auf einen rauchgeschwärzten Cylinder schreiben lässt, der sich mit bekannter Geschwindigkeit dreht, so wird die Abscissenlinie, zwischen der gesenkten Verticalen in dem Augenblicke, in dem der Tetanus beginnt, und der gesenkten Verticalen an dem Punkte, an dem das Ellenbogengelenk seine grösste Streckung erreicht hat, uns die Zeit anzeigen, während deren der Nervenmuskelapparat, der den Unterarm in Beugung erhält, die Kraft der Schwere des gehobenen Gewichts überwinden konnte. Die beschriebene Curve umfasst ein mehr oder weniger langes Stück der Abscisse in umgekehrtem Verhältniss zu dem Werthe des Gewichts.

Die Experimente wurden auf folgende Weise ausgeführt: Beliebige Gewichte wurden von dem Individuum gehoben und dann in die Höhe gehalten oder bloss hoch gehalten in Maximalhöhe. Ein Deprez'sches mit dem Metronome verbundenes Signal schrieb die verwendete Zeit auf, während das Ellenbogengelenk aus der grössten Beugung in vollkommene Streckung überging; das Individuum war mit dem Zweck der Untersuchungen ganz unbekannt. Es kannte die Schwere der Gewichte nicht, und ausserdem war, um jeden Irrthum zu vermeiden, nicht nur das Gewicht, sondern auch der Rhythmus bei jedem Versuch ein anderer. Bei jedem Experiment versuchte man Serien von 7 oder 8 Gewichten, für jedes Gewicht machte man 3 oder 4 Bestimmungen, mit 20 Minuten Zwischenraum zwischen den einzelnen, und nahm daraus das Mittel. Das ganze Experiment dauerte also von 9 oder 10 Uhr Morgens bis gegen 7 Uhr Abends, und während dieser Zeit nahm das Individuum weder Speise noch Trank zu sich, rauchte nicht, kurz, wurde jedem Einfluss entzogen, der das Resultat hätte stören können. Tabelle XIII stellt die Ergebnisse eines dieser Experimente dar. Wenn der Ellenbogen vollkommen gestreckt ist, darf man nicht glauben, dass die betreffenden Muskeln nicht mehr im Stande seien, das Gewicht gehoben zu halten; wenn man das Gewicht sogleich wieder hebt, kann man eine zweite Tetanuscurve erhalten, dann eine dritte, eine vierte, eine mehr oder weniger lange Reihe von immer kürzerer Dauer. Die Tabelle XIV bringt in der Columnenbetitelung „erstes Product“

die sich auf den ersten Tetanus beziehenden Producte (Gewicht, multiplicirt für die Dauer des Tetanus in 2" berechnet); in der Columnne „zweites Product“ die Producte der Werthe der Gewichte für die Summe der Dauer der ersten und zweiten Tetani; in der Columnne „drittes Product“ die Producte der Werthe der Gewichte für die Summe der Tetani 1, 2 und 3, und so weiter.

Ob das Gewicht von dem Individuum gehoben und hoch gehalten oder nur hoch gehalten wird, das hat keinen Einfluss auf den Werth des Productes. Das Product zeigt Neigung, in den mittleren Stunden des Tags etwas grösser zu sein. Aber wenn man dies berücksichtigt, ergibt sich die unerwartete Thatsache, dass unter gleichen Umständen das Product PT des Werthes des Gewichts P multiplicirt mit dem Werthe der Zeit T , während dessen der freiwillige Tetanus mit Hochhaltung des Gewichts dauerte, sich als constant betrachten lässt.

Tabelle I. Experiment vom 15. April 1899.

Gewichte in Grammen	Zeiten		Producte	Verhältnisse
	Einzel-Bestimmungen in 2"	Mittel		
32 000	$\left. \begin{array}{c} 34 \\ 35 \\ 37 \\ 37 \end{array} \right\}$	35,3	1 129 600	1
27 429	$\left. \begin{array}{c} 40 \\ 38 \\ 48 \end{array} \right\}$	38,5	1 056 016	0,93
23 511	$\left. \begin{array}{c} 47 \\ 48 \\ 60 \end{array} \right\}$	47,6	1 119 123	0,99
20 153	$\left. \begin{array}{c} 75 \\ 58 \\ 66 \end{array} \right\}$	64,3	1 295 837	1,14
17 274	$\left. \begin{array}{c} 69 \\ 61 \\ 72 \end{array} \right\}$	65,3	1 127 992	0,99
14 806	$\left. \begin{array}{c} 70 \\ 80 \end{array} \right\}$	71,2	1 054 187	0,93

Was bedeutet für uns dieses Product?

Wir haben früher gesehen, dass die freiwillige Arbeit unter der Gestalt der rhythmischen Hebung unendlich fortdauert. Man kann daher nicht annehmen, dass der Muskel in so kurzer Zeit ganz unwirksam wird, nur weil er in Gestalt von Tetanus seine Energie aufzehrt. Denn sobald der Tetanus aufgehört hat, ist der Muskel im Stande, eine Curve von rhythmischer Arbeit auszuführen, ähnlich denen, wovon wir bis jetzt gesprochen haben.

Tabelle II. Experiment am 22. April 1899.

Gewicht in Gramm	Zeit in 2"		Product 1	Ver- hältniss	Product 2	Ver- hältniss	Product 3	Ver- hältniss	Product 4	Ver- hältniss	Product 5	Ver- hältniss
	Einzelne Be- stimmung	Mittlere Be- stimmung										
32 000	{ 34 43 47 }	41,3	1 321 600	0,80	1 833 600	0,87	2 185 600	0,91	2 281 600	0,90	—	—
27 429	{ 50 56 61 }	55,7	1 527 795	0,93	1 994 088	0,96	2 295 807	0,96	2 487 310	0,99	2 652 384	1
23 511	{ 73 76 78 }	74	1 739 814	1,07	2 186 523	1,04	2 421 633	1,01	2 633 232	1,04	2 727 276	1,02
20 153	{ 77 88 93 }	86	1 733 158	1,06	2 156 371	1,03	2 378 054	1	2 519 152	1	2 579 611	0,98
17 274	{ 103 113 111 }	109	1 882 866	1,15	2 297 447	1,10	2 660 196	1,11	2 815 662	1,11	2 902 032	1,09
14 806	{ 121 117 110 }	116	1 717 496	1,05	2 087 646	1	2 428 184	1,02	2 605 856	1,03	2 694 692	1,01
12 691	{ 128 129 129 }	128,8	1 634 600	1	1 901 139	0,91	2 180 341	0,91	2 332 633	0,92	2 420 470	0,91
10 778	{ 143 150 145 }	146	1 573 588	0,95	1 993 930	0,95	2 234 936	0,96	2 554 386	1,01	2 802 279	1,05

Ich bemerke noch Folgendes: nachdem durch eine Reihe von rhythmischen Contractionen der Gastrocnemius eines Kaninchens in die Phase der constanten Arbeit gebracht worden ist, beschreibt der Tetanus, den dieser Muskel in Folge hinreichend häufiger Reizung des Muskels selbst oder des Nerven zeigt, eine von der des freiwilligen Tetanus ganz verschiedene Curve (10).

Wir werden ferner sehen, dass der Werth des Productes *PT* während eine Reihe von freiwilligen rhythmischen Contractionen mit irgend einem Widerstande ausgeführt wird, sich ganz anders verhält, als die Curve der Arbeitsproduction.

Diese mancherlei Umstände sollten zu Gunsten der Hypothese sprechen, dass die Curve des willkürlichen Tetanus, und vorzüglich dessen Dauer, vielleicht nur zum geringsten Theil der Ausdruck der Ermüdung des Muskels ist¹⁾. Andererseits müssen wir bedenken, dass die Stärke des Reizes, der von den Spinalcentren zu dem Muskel gelangt, dem Gewichte, das man heben will, proportional ist (12), dass sie nothwendiger Weise der Ausdruck des chemischen Stoffwechsels ist, der in den Nervencentren vor sich geht, und der Energie, welche daselbst entfesselt wird. Daher kann das Product *PT* nichts anderes sein, als der Index der Menge von Energie, welche die Centra in einem gegebenen Momente auf den Muskel zu entladen vermögen und die nach mehr oder weniger langer Zeit erschöpft wird, je nach der Intensität, mit der sie verzehrt wird²⁾.

1) Eine der Erscheinungen, die das Auftreten der Ermüdung begleiten, ist bekanntlich das Zittern; diese Unbeständigkeit der Contraction wurde von Wundt der Schwäche des Muskels zugeschrieben. Kronecker verglich sie dagegen mit dem durch schwache Inductionsströme hervorgerufenen Tetanus, der, wie er zeigte, von Unbeständigkeit des Contacts herrührt. Er bemerkt, dass in jedem Falle chronische Krämpfe des Muskels sehr wahrscheinlich dem Mittel zuzuschreiben sind, welches als Excitans dient, „der Muskel gibt in seinen Bewegungen wahrscheinlich stets ein treues Bild der Reize, welche ihn treffen (11)“.

2) Man könnte mir vielleicht den Einwurf machen, dass ich die Thatsache nicht gehörig berücksichtige, dass ein Theil der Ermüdungserscheinungen den Muskeln und Nerven verbindenden Endapparaten zukommen muss; mehrere Autoren vergleichen in der That die Wirkung der Ermüdung der eines curarisirenden Giftes. Dieser verbindende Theil des Nerven-Muskelorgans würde sogar nach neuesten Untersuchungen (13) der Ermüdung einen viel geringeren Widerstand entgegensetzen, als nicht nur die Muskeln, sondern auch die Nervencentra. Es ist schwer zu berechnen, bis zu welchem Grade man einen Vergleich anstellen könnte zwischen den Arbeitsbedingungen eines durch den Weg der Centra, aber künstlich erregten, und denen eines Muskels, der mittelst des natürlichen, physio-

Wenn der Widerstand wechselt, den der Muskel durch Wirkung des Willens überwinden muss, kann der Reiz, der von den Nervencentren zu den Muskeln tritt, sich nach keiner andern seiner Eigenschaften ändern, als nach der Intensität. Das Nervencentrum sendet dem Muskel seine Befehle nicht in Form eines einzigen Reizes, sondern in der von consecutiven Reizen, welche mit ziemlich regelmässigem Rhythmus aufeinander folgen; man könnte glauben, dass die verschiedenen Widerstandsverhältnisse die Häufigkeit dieses Rhythmus beeinflussen. Dies ist nicht der Fall; von jeder Region der grauen Substanz geht der Reiz aus, sei er natürlich oder künstlich und von irgend einer Häufigkeit, der Reiz selbst gelangt zu dem Muskel in der Form von successiven Impulsen mit einem bestimmten Rhythmus, der zwischen sehr engen Grenzen schwankt und höchstens 10 Impulsen in der Secunde entspricht (14, 15). Diese Thatsache wurde auch bei langsamen und bei dauernden Bewegungen nachgewiesen, bei denen der Rhythmus ebenfalls zwischen 8 und 12 Schwankungen in 1" beträgt. „Die stärksten Anstrengungen werden mit niedriger Reizfrequenz, 10—12 pro 1", bewirkt“ (16, 17, 18).

Ich hielt es für zweckmässig, die Experimente zu wiederholen, um sicher zu sein, ob das Gesetz sich auch in Bezug auf die Gewichte bestätigte, die ich bei meinen gegenwärtigen Experimenten über den willkürlichen Tetanus aufhalten liess. Ich verzeichnete die Schwankungen, welche man im Bicepsmuskel des Arms bei der freiwilligen tetanischen Contraction beobachtet, mit Hülfe der Luftübertragung wie es v. Kries und Schäfer gethan haben. Ich sammelte die Aufzeichnungen während der ganzen Dauer der Tetani, welche mit Gewichten von 10 bis 36 Kilo ausgeführt wurden, und konnte so die Häufigkeit der Schwankungen bei Versuchen vergleichen, die mit verschiedenen Gewichten ausgeführt wurden, und

logischen Reizes in Contraction versetzt wird. Soviel ist aber gewiss, dass in unseren Curven der willkürlichen Maximalarbeit die Ermüdung der peripherischen Nervenendigungen nicht schneller eintreten scheint, als die der Nervencentren oder der Muskeln. Wenn es so wäre, müsste man in den Muskeln die Unmöglichkeit, sich unter dem willkürlichen Reize zusammenzuziehen, unabhängig von den Curven des Maximalgewichts und viel früher beobachten, als die Centra das Maximum der Erschöpfung erreicht haben. So müsste auch die Schwierigkeit der freiwilligen Contraction von dem Subject beim Fortschreiten der Arbeit immer deutlicher wahrgenommen werden, was nicht der Fall ist.

in den verschiedenen Zeiten desselben Tetanus. Ich verglich auf dieselbe Weise die Häufigkeit der Schwankungen bei Tetanusversuchen, die mit verschiedenen Gewichten und einerseits mit ausgeruhten Muskeln und andererseits mit Muskeln, die eine grössere oder geringere Zahl von rhythmischen Contractionen (100–500 bis 1000) nach einander geliefert hatten. Die mittlere Häufigkeit der Schwankungen betrug immer 7–12 in der Secunde; dagegen variierte ihre Grösse und die Art ihrer Gruppierung ohne bestimmtes Gesetz.

Die Beständigkeit eines so langsamen Rhythmus der Impulse, die von den Centren zu den Muskeln gelangen, wird vom Gesichtspunkte der Ernährungsökonomie des arbeitenden Muskels als eine Thatsache von bedeutender Wichtigkeit betrachtet.

Kronecker (19) hat bewiesen, dass der Muskel, wenn er in Tetanus eintritt, fähig ist, auf Reize zu reagiren, die mit ausserordentlicher Schnelligkeit auf einander folgen (mit Zwischenräumen von weniger als 0,00005 einer Secunde), und dass die Ermüdung des quergestreiften Muskels nicht nur in der Reihe von rhythmischen Contractionen, sondern auch beim Tetanus eine Function der Häufigkeit des Reizes ist, unabhängig von der ausgeführten Arbeit; aber er bemerkt zugleich: „bei möglichst zwanglosen Bewegungen bedienen wir uns einfacher, willkürlicher Tetani, welche die ökonomisch wirthschaftende Natur durch möglichst seltene Reize entstehen lässt, so dass die Ermüdung minimal bleibt“ (20).

J. Bernstein drückt eben diesen Gedanken noch ausführlicher aus (21).

Während nun einerseits die Beschränkung der Häufigkeit des Reizes die Function hätte, die Ermüdung des Muskels zu mässigen, scheint mir Grund vorhanden zu sein zu der Annahme, dass andererseits die normalen anatomischen Bedingungen, unter denen der Muskel arbeitet, so eingerichtet sind, dass sie eine zu schnelle Erschöpfung der Energie der Centra verhindern. Denn 1. kann der Muskel, der innerhalb seiner gewöhnlichen Ansatzstellen arbeitet, nur Contractionen von mittlerer Ausdehnung ausführen (22); daher kommt, dass bei normalen anatomischen Verhältnissen der Muskel im Stande ist, als grösste Contractionen Contractionen von solcher Weite auszuführen, zu deren Erreichung er sich während bedeutend kürzerer Zeit in Thätigkeit befinden muss, als die, welche er brauchte, um die grösste Weite der Contraction zu erreichen, die ihm zukäme. Auf diese Weise wird der Zeit nach der Verbrauch von Energie

beschränkt, die in den Centren auftreten muss, um dem Muskel die nöthigen Reize zuzusenden, um die grösste, practisch mögliche Contraction hervorzubringen. 2. Der Bau des Gelenks ist so beschaffen, dass, wenn man versucht, durch den Tetanus einer äusseren Kraft entgegenzuwirken, die grösstmögliche Weite der Bewegung erreicht wird, und jeder dem Muskel zugesendete Reiz wird viel früher unnütz, als alle in den Centren angehäuften Energie erschöpft ist. (Wir sahen bereits früher, dass diese Energie nur zum kleinen Theil in einem einzigen Tetanus erschöpft wird.)

Diese beiden Umstände dürfen nach meiner Meinung nicht unbeachtet bleiben, denn sie zeigen, mit welchem Erfolg die Natur bei der willkürlichen Arbeit die Schnelligkeit der Aufzehrung der nervösen Energie zu mässigen strebt, welche sich in viel grösserem Maassstabe erschöpft, als die Potentialität des Muskels abnimmt. Hiervon können wir uns überzeugen, wenn wir die Fig. 1 auf Tafel XVII betrachten. Hier stellen die Linien *a*, *b*, *c*, *d* Diagramme von rhythmischer Arbeit dar, ausgeführt mit Maximalgewichten (*a*), mit Endmaximalgewicht (*b*, *c*), mit viel kleineren Gewichten, als das Endmaximalgewicht (*d*). Die Linien *a'*, *b'*, *c'*, *d'* entsprechen den Linien *a*, *b*, *c*, *d* und stellen die Curven dar, nach denen bei der Aufeinanderfolge der Hebungen der Werth des Productes *PT* abnimmt. Bei diesen Experimenten ging ich von dem oben angeführten Grundsatz aus, dass bei sonst gleichen Verhältnissen *PT* ein constantes Product ist, wobei *P* und *T* in umgekehrter Richtung gegen einander variiren, und bei jeder Bestimmung des Werthes *PT*, die ich ausführte, änderte ich den Rhythmus des Metronoms, oder das Gewicht, oder Beides. Die Bestimmung geschah nach je 50 Hebungen. Diese Diagramme liefern uns bei der Vergleichung mehreres für das Product *PT* Characteristische und einige interessante Beziehungen zwischen der Curve der willkürlichen Muskelarbeit und der Curve, mit welcher durch deren Wirkung der Werth *PT* abnimmt.

1. Das Product *PT* wechselt merklich von einem Tage zum andern und zeigt bei gewöhnlicher Ernährung bedeutende Unterschiede in den verschiedenen Tagesstunden. So war z. B. mein Subject gewöhnlich von 8 Uhr Abends bis 12 Uhr des folgenden Tages nüchtern und gab im Allgemeinen des Morgens niedrigere Werthe. In dieser Beziehung könnte man das Product *PT* in die Kategorie der unbeständigen Leistungen der willkürlichen Muskelarbeit stellen, wie die Energie der Contractionen und das Verhältniss

zwischen den Gewichten einer Reihe und der Zahl der rhythmischen Contractionen, die mit jedem Gewichte ausgeführt werden.

2. Die Abstiegslinie des Productes PT hat einen Verlauf, der an die Hyperbel erinnert. An einer gewissen Stelle der Reihe der rhythmischen Contractionen, mit welchem Gewicht sie auch ausgeführt werden, deutet die den Werth PT darstellende Linie, abgesehen von den unvermeidlichen Schwankungen bei einer derartigen Erscheinung, practisch darauf hin, dass sie nicht tiefer hinabgeht. Bei den Arbeitscurven, bei denen reihenweise abnehmende Gewichte gehoben werden, bis die Gewichte abnehmen, und folglich die Muskeln von Zeit zu Zeit mit schwereren Gewichten arbeiten, als das maximale, sinkt das Product PT zu einem Werth herab, von dem es sich bedeutend erhebt, um dann constant zu bleiben, nachdem das Endmaximalgewicht erreicht ist, und so lange die Arbeit mit diesem letzteren fortgesetzt wird. (Vgl. die Zeichnungen a und a' .)

3. Während die Anfangswerthe des Productes PT von einem Experiment zum andern beträchtlich schwanken, oscillirt der nach einer Arbeitscurve erreichte Minimalwerth zwischen ziemlich engen Grenzen. Bei Gleichheit des Gewichts und der Arbeitsleistung kann das Product PT bei seiner Abnahme von einem Experiment zum anderen einen ganz verschiedenen Gang annehmen. (Vergleiche b , c und b' , c' .)

4. Die Schwankungen, welche das Product PT von einem Experiment zum andern zeigt, haben durchaus keine Beziehung auf den Werth des Anfangsmaximalgewichts, noch des Endmaximalgewichts.

5. Die Verkleinerung des Werthes des Productes PT durch Wirkung der Muskularbeit erfolgt viel schneller als der Abstieg der Curve der Arbeitsleistung und findet auch statt, wenn die Arbeitsleistung von Anfang an constant ist.

6. Im Allgemeinen ist die Verkleinerung des Werthes des Productes PT um so langsamer, je leichter das Gewicht ist, mit dem man den Muskel arbeiten lässt.

7. Wenn man bedenkt, dass die Curven des Productes PT (dargestellt auf Tafel XVII, Fig. 1) in einer Zeit erhalten wurden, in welcher die Arbeitscurven immer unter dem Einfluss einer intensiven Uebung standen, müssen wir schliessen, dass diese Uebung wenig oder keinen Einfluss auf das Verhalten des Productes PT ausgeübt hat; denn einerseits sehen wir, dass auf den Werth des Gewichts (des einen Factors) die Uebung nur auf sehr beschränkte Weise

wirkt; auf der anderen, dass die Abnahme des Productes *PT* während der Arbeit so schnell vor sich geht, dass man kaum glauben kann, sie sei in höherem Grade vor der Uebung geschehen. Indessen fehlen mir directe Experimente hierüber.

8. Das auf Tafel XVII, Fig. 2 dargestellte Experiment hat den Zweck, den sehr deutlichen Einfluss darzustellen, den der Rhythmus der Reihencontractionen bei gleichem Gewicht auf den Werth des Productes *PT* ausübt. Das gehobene Gewicht beträgt 10 Kilo, ist also viel kleiner, als das Endmaximalgewicht; natürlich ist die Production der rhythmischen Arbeit bei diesem Gewicht constant (Taf. XVII, Fig. 2). Die Contractionen folgen auf einander in dem Rhythmus von $\frac{4}{50}$ von 1'; das Product *PT* fällt nach und nach auf einen Werth, welcher dann unverändert bleibt. Eine kleine Beschleunigung des Rhythmus, $\frac{4}{69}$ von 1', verursacht eine weitere schnelle Abnahme des Werthes *PT*; die Rückkehr zu einem etwas langsameren Rhythmus, als der anfängliche, $\frac{4}{40}$ von 1', erlaubt dem Producte *PT*, sich wieder auf die Höhe zu heben, bei der es zuerst beim Abstieg stillgestanden hatte, und die sich bei Wiederaufnahme des Rhythmus $\frac{4}{50}$ von 1' nicht mehr ändert. Wenn man also mit einem gegebenen Gewichte arbeiten muss, darf man den Rhythmus nicht über ein gewisses Maass hinaus beschleunigen, damit der Werth des Productes *PT* nicht unter ein gegebenes Niveau hinabsteige, trotzdem dass mit schwereren Gewichten und schnellerem Rhythmus der Muskel fähig ist, constant eine grössere Arbeitsmenge zu liefern.

Das Product *PT* ist folglich offenbar in seinen Variationen von der ausgeführten Arbeitsmenge und von den Umständen unabhängig, die vorzugsweise die Ernährung des Muskels beeinflussen (Uebung), und steht dagegen in enger Beziehung zu dem Gewicht, mit dem man arbeitet, und zu dem Rhythmus, mit welchem die Contractionen auf einander folgen. Es ist also zu betrachten als ein Coëfficient der willkürlichen Muskelarbeit, zu der Kategorie derjenigen Elemente der Curve der Arbeit in Serien von rhythmischen Contractionen gehörend, welche sich uns dargestellt haben entweder als unabhängig von dem Zustande der Muskelernährung oder, unter bestimmten Umständen, als von der allgemeinen Ernährung oder vom Rhythmus abhängig oder, von Natur beständig oder unbeständig, von jeder wahrnehmbaren Ursache unabhängig.

Alle diese Thatsachen werden nicht als der Ausdruck der Umbildung der im Muskel angehäuften Kraft betrachtet, sondern als

der Ausdruck des Verbrauchs der in den Centren angehäuften Energie, welche dem Muskel die zur Contraction nöthigen Reize zu-senden.

V.

Durch das Studium des willkürlichen Tetanus haben wir also die Methode gefunden, um in Zahlen auszudrücken, welche Variationen die Energie der Nervencentra erfährt, wenn die Muskeln durch Wirkung des Willens unter verschiedenen mechanischen Arbeitsbedingungen arbeiten. Die Entdeckung der Curve der centralen Ermüdung, collateral der Curve der fortschreitenden Verminderung der Potentialität des Muskels, erlaubt uns, viele Einzelheiten bei dieser zu erklären, für die man auf andere Weise keine genügende Deutung finden könnte. Die Curve der freiwilligen Muskelarbeit entsteht durch Uebereinanderlagerung zweier Phänomene: 1. Abnahme des Werthes des Maximalgewichts (dies ist der Index der functionellen Potentialität des Muskels vom Gesichtspunkte des Ertrags der mechanischen Arbeit). 2. Abnahme des Werthes des Productes PT (Ausdruck des functionellen Tonus der Centra, welche die Muskelcontractionen beherrschen).

Die zu Anfang einer rhythmischen Arbeitscurve mit einem Maximalgewicht P ausgeführte Hebung stellt nur einen kleinen Bruchtheil der ganzen Dauer T des mit demselben Gewicht ausführbaren willkürlichen Tetanus dar; daher verursacht sie nur den Verbrauch eines kleinen Theils der ganzen Menge der in den Centren verfügbaren Energie, die durch das Product PT dargestellt wird, das der ganzen Dauer des Tetanus entspricht. Obgleich dieses Product PT , also die in den Centren angehäuften Energie, wie wir sahen, bedeutend wechseln kann, so wird es doch unter normalen Umständen niemals so klein sein, dass in minimaler Zeit, nämlich der einer Hebung entsprechenden, das Gewicht P nicht überwunden werden könnte. Dasselbe lässt sich von dem Endmaximalgewicht P' sagen. Das Product PT nimmt ab, bis es einen Werth $P'T'$ erreicht, welcher practisch constant bleibt und dargestellt wird durch das Product des Werthes des Endmaximalgewichts P' und den Werth der Zeit T' , der unendlich grösser ist, als die zur Hebung von P' nöthige Zeit¹⁾.

1) Ich verberge mir nicht, dass man mir, gestützt auf diese Folgerungen, einwerfen könnte, bei der Curve der willkürlichen Arbeit dürfte es niemals nöthig sein, die Gewichte zu vermindern und das Anfangsmaximalgewicht selbst müsste viel grösser sein, als das bei unseren Experimenten beobachtete, wenn der Werth

Diese Betrachtung erklärt uns, dass die Anfangs- und Endmaximalgewichte unter jeder Bedingung des Experiments nahezu constant sind (weniger, als beim Fasten, welches auch einen Ernährungsmangel der Nervencentra einschliesst), und warum es vorzüglich die Zustände der speciellen Ernährung des Muskels (Uebung) sind, die den Werth des Endmaximalgewichts beeinflussen. In Folge derselben Ueberlegung erklärt man sich, warum trotz dem schnellen Fallen des Werthes PT die Abnahme des Werthes des Maximalgewichts in unseren Curven der willkürlichen Arbeit ziemlich langsam und beschränkt ist und selbst bei gewissen Gewichten, die dem Endmaximalgewicht gleich oder geringer sind, das Product PT fortfahren kann, abzunehmen, ohne dass auch das Gewicht vermindert zu werden braucht.

Dennoch muss die Curve der Nervenermüdung natürlich auf das Absteigen der Curve der Muskularbeit Einfluss ausüben; vielleicht ist dies der Grund, warum es bei der Uebung nicht gelingt, ihre absteigende Phase ganz zum Verschwinden zu bringen. In der Curve der willkürlichen Muskularbeit ist wahrscheinlich die nervöse Ermüdung die Ursache, warum die successive Verminderung des Gewichts, welche nöthig ist, damit die Hebungen ihre Anfangshöhe

des Gewichtes, das gehoben werden kann, nur von der Potentialität der Centra abhinge und wenn P und T in dem Producte PT ohne Schranken variiren könnten. Man kann diesen scheinbaren Widerspruch in Einklang bringen, wenn man einerseits dem Producte PT die Bedeutung beilegt, die wir ihm schon gegeben haben, nämlich als den Index der in den Centren verfügbaren Kraftmenge, und andererseits, wenn man dem Faktor P die Bedeutung des Maximalgewichts für den Muskel und zugleich des Index des grössten Potentials gibt, unter welchen die in den Centren verfügbare Kraftmenge sich äussern kann. Die Stärke des Reizes, den die Centra dem Muskel zusenden, und die sich nach dem Gewicht abstuft, das gehoben werden soll, stellt in der That etwas Aehnliches dar wie der Druck, unter dem eine Flüssigkeit ausfliesst, oder wie die elektrische Energie eines Conductors. Eben um meinen Vergleich deutlich zu machen, wählte ich den Ausdruck *potential*, um anzuzeigen, dass das zu hebende Gewicht, indem es die Intensität des Reizes bestimmt, auch die Intensität bestimmt, mit der die in den Centren angehäuften Kraft verbraucht werden soll. Es wird daher natürlich scheinen, dass bei Abnahme der verfügbaren Kraft auch die obere Grenze der Intensität, mit der diese sich äussern kann, nach und nach abnehmen muss, und es wird interessant sein, zu beobachten, dass die Intensität des Verbrauchs der in den Centren angehäuften Kraft (in ihrem Verlauf entsprechend der Curve der Abnahme des Maximalgewichts) in Folge der lange dauernden Arbeit zwischen viel engeren Grenzen schwankt, als die, zwischen denen die Menge der in den Centren zugehäuften Kraft (das Product PT) variirt.

beibehalten, auf mehr unregelmässige und eilige Weise vor sich geht, als der Fall sein würde, wenn die Ermüdung ausschliesslich im Muskel stattfände. Der Stoffwechsel ist im Muskel viel thätiger als in der Nervensubstanz (23). Dies erklärt es, warum, gleichsam um die schnelle Verminderung des Gewichts auszugleichen, die Zahl der Hebungen, die man mit den auf einander folgenden Gewichten einer Serie ausführen kann, so schnell zunimmt, bis sie bei einem gegebenen Gewichte unendlich wird, ohne dass man irgend ein Verhältnissgesetz wahrnehmen könnte.

Die centrale Ermüdung, in Verbindung mit dem qualitativen Unterschiede des Verbrauchs, welcher in dem unter Reizen von verschiedenen Intensitäten arbeitenden Muskel stattfindet, erklärt es, warum, wenn eine Reihe von rhythmischen Contractionen mit kleineren Gewichten beginnt, als das maximale Anfangsgewicht, aber grösserer, als das Endmaximalgewicht, die Hebungen an Höhe abnehmen, und warum man das Gewicht vermindern muss, um diese auf den Anfangswerth zurückzubringen, während doch der Muskel noch fähig ist, die ganze Arbeit zu leisten, welche er von Anfang an mit dem Anfangsmaximalgewichte hätte liefern können.

Die Ermüdung des Nervencentrums, wie wir sie jetzt kennen gelernt haben, nämlich als eine Erscheinung, welche neben der Schwächung des Muskels entsteht und schneller fortschreitet als diese, erklärt uns auch, aus welchem Grunde, wenn wir eine constante Curve mit dem Gewicht nP erhalten wollen, wir einen mehr als n mal langsameren Rhythmus annehmen müssen als den, welcher hinreicht, um eine constante Arbeitscurve mit dem Gewicht P zu erhalten (24).

Der Einfluss der Nervenermüdung wirkt vorzüglich auf die Zeit, welche auf den Abstieg der Arbeitscurve zu der Phase der constanten Maximalarbeit verwendet wird. So sahen wir, dass diese Zeit wenig oder nicht in der Function der Muskelernährung (Uebung) wechselt, bedeutend aber in der Function des Rhythmus, welcher in den Verhältnissen, in denen er in unseren Experimenten modificirt wurde, den Stoffwechsel des Muskels wenig beeinflussen konnte und dagegen in Bezug auf den Werth des Productes PT bedeutenden Einfluss gewann.

Als eine Folge der nervösen Ermüdung muss man auch die Thatsache betrachten, dass der Rhythmus auf den Werth des Endmaximalgewichts eines in gewöhnlichem Ernährungszustande stehen-

den Muskels geringen Einfluss ausübt, wohl aber, wenn der Muskel geübt ist. Denn im ersten Falle, während die Arbeitscurve bis zur Phase der constanten Maximalarbeit sinkt, erreicht das Product *PT* ebenfalls einen constanten Werth, aber einen ziemlich hohen, so dass, wenn man den Rhythmus ein wenig beschleunigt, *PT*, auch wenn es ein wenig abnimmt, doch hinreichenden Werth behält, so dass die Production der rhythmischen Arbeit constant mit demselben Gewicht fortschreitet. Aber wenn der Muskel geübt und sein Endmaximalgewicht stark erhöht ist, und schreitet die rhythmische Arbeit mit einem sehr starken Gewicht vorwärts, der Werth *PT* vermindert sich mehr. Wenn wir zugleich den Rhythmus beschleunigen, dann wird die Phase der constanten Maximalarbeit erst mit einem geringeren Gewichte auftreten, als das, welches beim vorhergehenden Rhythmus das Endmaximalgewicht war.

Mit diesen Betrachtungen schliesse ich diese Untersuchung, die mit meinen beiden früheren Arbeiten über denselben Gegenstand in Verbindung steht, und hoffe, dass sie einiges neue Licht auf das verwickelte Phänomen der willkürlichen Muskelarbeit geworfen und besonders klar gestellt habe, wie grossen Werth man den mechanischen Umständen beilegen müsse, in denen die willkürliche Arbeit ausgeführt wird, sowohl vom Gesichtspunkte des höchsten Ertrags der Arbeit, als in Bezug auf den Muskelchemismus. Ueberhaupt glaube ich, dass es mir gelungen ist, etwas schärfer, als es bisher geschehen ist, den Theil, der in der Curve der willkürlichen Muskelarbeit der Ermüdung des Muskels zukommt, von demjenigen zu trennen, der von der Ermüdung der Nervencentra herrührt, die die Muskelcontractionen beherrschen, indem ich das von Mosso in seiner grundlegenden Arbeit (25) auf geniale Weise angedeutete Problem weiter entwickelte.

L i t e r a t u r.

- 1) Z. Treves, Sur les lois du travail musculaire. Arch. it. de Biologie vol. 30 p. 1.
- 2) M. Pompilian, La contraction musculaire et la transformation de l'énergie. Steinheil, Paris 1897.
- 3) A. Maggiora, Die Gesetze der Ermüdung. Arch. für Anat. u. Phys. (Phys. Abth.) 1890 S. 195.
- 4) A. Broca et C. Richet, Expériences ergographiques pour mesurer la puissance maximum d'un muscle en régime régulier. (C. R. hebdomadaire de l'Académie des Sciences t. 126 No. 4 Janvier 1898.)

- 5) Z. Treves, Sur les lois du travail musculaire. Arch. it. de Biologie vol. 29. p. 157 e seg.
- 6) Z. Treves, Sur les lois de travail musculaire. Arch. it. de Biologie vol. 30.
- 7) Z. Treves, Sur les lois du travail musculaire. Arch. it. de Biologie vol. 29.
- 8) Emil Gotschlich, Beiträge zur Kenntniss der Säurebildung und des Stoffumsatzes im quergestreiften Muskel. Arch. für die Ges. Phys. Bd. 56 S. 308.
- 9) Z. Treves, Sur les lois du travail musculaire. Arch. it. de Biologie vol. 30 p. 1.
- 10) Z. Treves, Sur les lois du travail musculaire. Arch. it. de Biologie vol. 29.
- 11) H. Kronecker, Ueber die Form des minimalen Tetanus. Verhandl. der Phys. Gesell. zu Berlin (Sitzung 16. Nov. 1877). Arch. für Anat. u. Phys. (Phys. Abth.) 1877.
- 12) Z. Treves, l. c. vol. 30.
- 13) J. Joteyko, Recherches expérimentelles sur la fatigue des organes terminaux. C. R. Soc. de Biologie 26. Mai 1899.
- 14) Schäfer On the rhythm of muscular response to volitional impulses in man. Journal of Phys. 1886 p. 111.
- 15) Schäfer and Horsley, Experiments on the Character of the muscular contraction which are evoked by excitations of the various parts of the motor tract. Journal of Phys. 1886 p. 96.
- 16) J. v. Kries, Zur Kenntniss der willkürlichen Muskelthätigkeit. Arch. für Anat. u. Phys. (Phys. Abth.) Suppl. 1886.
- 17) Chr. Loven, Ueber den Muskelton bei elektrischer Reizung etc. Arch. für Anat. u. Phys. (Phys. Abth.) 1881.
- 18) J. v. Kries, Ueber einige Beobachtungen mit dem Capillarelektrometer. Arch. für Anat. u. Phys. (Phys. Abth.) 1895.
- 19) H. Kronecker und Stirling, Die Genesis des Tetanus. Arch. für Anat. u. Phys. (Phys. Abth.) 1878.
- 20) H. Kronecker und Francis Gotch, Ueber die Ermüdung tetanisirter quergestreifter Muskeln. Verhandl. der Phys. Gesell. zu Berlin 1879—80. Arch. für Anat. u. Phys. (Phys. Abth.) 1880 S. 438.
- 21) J. Bernstein, Ueber den Einfluss der Reizfrequenz auf die Entwicklung der Muskelkraft. Arch. für Anat. u. Phys. (Phys. Abth.) 1883 Suppl. S. 104.
- 22) H. Kronecker und Th. Cash, Ueber die Beweglichkeit der Muskeln in ihrem natürlichen Zusammenhang. Verhandl. der Phys. Gesell. zu Berlin. Arch. für Anat. u. Phys. (Phys. Abth.) 1880 S. 179.
- 23) Paul Heger, De la valeur des échanges nutritifs dans le système nerveux. Institut Solvay. Travaux de Laboratoire 1898 t. 2 Fasc. 2^o p. 5.
- 24) A. Maggiora, Ueber die Gesetze der Ermüdung. Arch. für Anat. u. Phys. (Phys. Abth.) 1890 S. 205.
- 25) A. Mosso, Ueber die Gesetze der Ermüdung. Arch. für Anat. u. Phys. (Phys. Abth.) 1890.