(Aus dem physiologischen Institut zu Würzburg.)

Ueber Kaiser's Theorie der Muskelzuckung.

Von

Dr. Fr. Schenck.

Mit 3 Textfiguren.

Kürzlich hat Kaiser eine Untersuchung über die Muskelzuckung veröffentlicht (Zeitschr. f. Biol. Bd. 33, S. 157), in der er zu Anschauungen über die Contraction kommt, die von manchen bisher herrschenden abweichen. Es sei mir gestattet, dazu einige kritische Bemerkungen zu geben.

Kaiser nimmt an, dass der ruhende Muskel eine natürliche Form besitzt und der thätige eine andere natürliche Form. Bei einem ausgeschnittenen am oberen Ende aufgehängten Muskel bezeichnet er die Lage des freien unteren Muskelendes in der Ruhe als ersten Fusspunkt, die Lage des freien Endes, wenn der thätige Muskel seine zweite natürliche Form angenommen hat, als zweiten Fusspunkt. Wenn der zuckende Muskel sich contrahirt, geht sein freies Ende nicht aperiodisch aus dem ersten in den zweiten Fusspunkt über, sondern über denselben hinaus, weil die Massentheilchen des Muskels nach Aufhören der Beschleunigung durch die contractile Kraft sich mit der erreichten lebendigen Kraft noch weiter in derselben Richtung zu bewegen streben. Die Massentheilchen bewegen sich weiter, bis ihre lebendige Kraft in „Druckelasticität“ des Muskels umgesetzt ist, dann schwingen sie, durch die elastischen Kräfte des Muskels getrieben, zurück. Sobald das freie Ende des Muskels bei der Zuckung über den zweiten Fusspunkt hinaus bewegt ist, soll keine contractile Kraft im Muskel mehr wirken.

Die Lage des zweiten Fusspunktes in der isotonischen Zuckungscurve wird nun in folgender Weise bestimmt: Man lässt den

Schreibhebel, an dem der Muskel angreift, während der Contraction gegen eine Hemmung anschlagen. Ist im Moment des Anschlages im Muskel noch contractile Kraft vorhanden, so bleibt der Hebel unter kurzem Erzittern einige Zeit an der Hemmung liegen; bringt man die Hemmung aber so an, dass der Anschlag in dem Moment erfolgt, wo die contractile Kraft gleich Null wird — d. i. wenn das freie Ende den zweiten Fusspunkt erreicht hat — oder später, so muss sich, wie Kaiser meint, der Hebel vom Anschlag ab sofort mit bestimmter Geschwindigkeit abwärts bewegen, weil der Stoss, den die Massentheilchen des Muskels durch das Anprallen des Hebels am Anschlag erhalten, ihre Bewegungsrichtung sofort um kehrt.

Thatsächlich findet Kaiser auf diese Weise in seinen Versuchen einen „zweiten Fusspunkt“, von dem aus der Hebel durch Anschlag sofort zum Absinken gebracht wird. Der zweite Fusspunkt wird um so eher überschritten, je geringer die Belastung des Muskels ist und je höher seine Temperatur ist. Fig. 1 giebt

Fig. 1.

z. B. eine Curve wieder, die ich Kaiser's Abhandlung entnehme (Fig. 1 auf Tafel II); *i* ist die isotonische, *a* die Anschlagzuckung bei Anschlag im zweiten Fusspunkt. Von der gestrichelten Curve bitte ich vorläufig abzusehen. Die Curve wurde von einem minimal belasteten Muskel bei Zimmertemperatur erhalten.

Ich habe gegen die Ueberlegungen Kaiser's einzuwenden, dass der Stoss, den der Hebel beim Anprall an den Anschlag erhält, sich nur dann unmittelbar den Massentheilchen des Muskels mittheilen kann, wenn die Massentheilchen mit dem Hebel in undehnbarer Verbindung sind. Ist aber die Verbindung dehnbar, so kehrt sich nicht die Bewegungsrichtung der Massentheilchen

momentan um, sondern die Theilchen werden sich mit der ihnen eigenen lebendigen Kraft weiter zu bewegen streben und dabei das dehnbare Verbindungsstück dehnen, bis die lebendige Kraft in Spannung des Verbindungsstückes umgesetzt ist. Die grössere Spannung des Verbindungsstückes kann aber bewirken, dass unterdessen der Hebel am Anschlag angedrückt gehalten wird, also nicht sofort abfällt. Die günstigsten Bedingungen zum Liegenbleiben des Hebels am Anschlag sind gerade diejenigen, die nach Kaiser für das Gelingen seiner Versuche günstig sein sollen, nämlich Verwendung eines möglichst leichten Hebels.

Der weitaus grösste Theil der Massentheilchen des Muskels ist nun mit dem Hebel in Verbindung durch ein dehnbares Verbindungsstück: Die Muskelmasse selbst, die sich zwischen einem Massentheilchen und dem unteren Muskelende befindet, ist für dieses Massentheilchen das dehnbare Verbindungsstück.

Nach Kaiser's eigener Vorstellung müsste also etwas anderes zu erwarten sein, als er irrthümlicher Weise erwartet und that-

Fig. 2.

sächlich beobachtet hat: nicht ein sofortiges Abfallen des Hebels vom Anschlag, sondern ein Liegenbleiben an demselben einige Zeit hindurch.

Meine Auffassung wird gestützt durch das Ergebniss einiger schematischer Versuche, in denen ich die Vorgänge, wie sie Kaiser für den Muskel annimmt, nachzuahmen versuchte.

Eine Feder, F Fig. 2, aus schraubenförmig gewundenem Stahldraht wird an einem Ende o aufgehängt, das herabhängende untere Ende u mit einem möglichst leichten isotonischen Schreibhebel H verbunden, der die Feder so gut wie gar nicht belastet. Zieht man den Faden l , der bei u befestigt ist, nach unten, so wird die Feder F gespannt; lässt man den Faden plötzlich los, so entspannt sich die Feder und bewegt den Schreibhebel nach oben. Der Hebel bewegt sich dabei hinaus über die Lage, die der Gleichgewichtslage der „ruhenden“ Feder entspricht, und schwingt danach wieder zurück u. s. f. Die Curve, die die Zeichenspitze auf eine vorbei bewegte Schreibfläche zeichnet, kann in dem Stück, das über der der Gleichgewichtslage entsprechenden Horizontalen liegt, verglichen werden mit dem Stück der Zuckungcurve, das über dem „zweiten Fusspunkt“ liegt, denn wie im Muskel hier keine contractile Kraft mehr wirkt, so wirkt in der Feder keine verkürzende Spannkraft mehr — die lebendige Kraft der Massentheilchen allein ist die Ursache der Weiterbewegung in beiden Fällen. Wenn man nun in diesem Stück die Aufwärtsbewegung des Hebels in irgend einem Punkte durch Anschlag hemmt, so müsste nach K a i s e r der Hebel sofort absinken, dagegen meiner Ansicht nach am Anschlag einige Zeit liegen bleiben. In der Fig. 2 ist der Anschlag durch den Punkt A angedeutet; damit die Feder in den zu vergleichenden Versuchen sich immer mit der gleichen Geschwindigkeit entspannt, muss sie in allen Einzelversuchen vor der plötzlichen Entspannung um denselben Betrag gespannt werden. Das geschah dadurch, dass sie immer soweit nach abwärts gezogen wurde, bis der Hebel einem fest eingestellten Lager B auflag.

Fig. 3 giebt die charakteristischen Theile von Curven wieder, die so erhalten wurden, in a eine mit ungehemmter Bewegung des Hebels, in b mit gehemmter, in c sind a und b , die in den Versuchen getrennt erhalten wurden, so zusammengestellt, dass sie direct mit einander verglichen werden können. Die horizontalen Linien geben in allen Fällen die Lage der Zeichenspitze bei ruhender, nur mit dem Schreibhebel belasteter Feder an. Man sieht, dass bei der Hemmung der Hebel am Anschlag einige Zeit hindurch festgehalten wird. Das erklärt sich daraus, dass für jedes Massentheilchen der Feder der Theil der Feder zwischen ihm und dem Punkt u als dehnbares Verbindungsstück gilt, das bei der

Aufwärtsbewegung der Massentheilchen gedehnt wird, wenn die Bewegung des Hebels gehemmt wird.

Zu der Vergleichung unseres schematischen Versuches mit den Vorgängen, die Kaiser im Muskel annimmt, sei noch Folgendes bemerkt. Es könnte gefragt werden: Wo ist in unserem Schema der erste, wo der zweite Fusspunkt. Darauf ist zu antworten, dass im schematischen Versuche der

Fig. 3.

Abstand zwischen erstem und zweiten Fusspunkt gleich 0 zu denken ist und dass beide Punkte in die Horizontale fallen, die die Schreibspitze bei ungedehnter ruhender Feder gezeichnet hat. Dass dem so ist, ergibt sich durch folgende Ueberlegung. Es möge der Zustand, in dem sich die nur mit dem Schreibhebel belastete Feder in Gleichgewichtslage befindet, entsprechen dem Ruhezustand des Muskels. Aus dem Ruhezustand geht der Muskel in den Thätigkeitszustand über durch die in ihm entstehende contractile Kraft, die in ihm so lange wirkt, bis der zweite Fusspunkt überschritten ist. Man stelle sich nun vor, dass diese Kraft nicht, wie in Wirklichkeit, einige Zeit hindurch beschleunigend wirken möge, sondern dass sie momentan den Massentheilchen einen Stoss ertheilt und sofort zu wirken aufhört, sobald sich die Massentheilchen zu bewegen beginnen. Dann würden der erste und zweite Fusspunkt zusammenfallen, weil ihr Abstand gleich 0 geworden wäre — die contractile Kraft wäre ja schon verschwunden, wenn die Contraction beginnt. Ebenso möge es der Fall sein, dass in der Feder eine solche Kraft momentan wirke, so lange bis sich die Massentheilchen aus der Ruhelage nach oben zu bewegen beginnen. Die Realisirung dieses Gedankens wird dadurch bewirkt, dass wir die Feder erst dehnen, dann plötzlich entspannen; aber erst der Zeitpunkt, in dem die Feder bei der Entspannung ihre Ruhelage passirt, ist für uns der Beginn der „Zuckung“ der Feder; es befindet sich also in

diesem Zeitpunkt das freie Ende der Feder im ersten Fusspunkt. Von demselben Zeitpunkt ab hört aber auch die Spannkraft der Feder auf, die Massentheilchen zu beschleunigen; die Massentheilchen bewegen sich nur weiter mit der lebendigen Kraft, die ihnen ertheilt ist durch die vorausgegangene Entspannung der Feder. Folglich fällt auch der zweite Fusspunkt in diesen Zeitpunkt. Im Sinne der Theorie Kaiser's müsste bei jeder beliebigen Höhe der Einstellung des Anschlags der Hebel vom Anschlag sofort absinken.

Um Missverständnisse zu vermeiden, sei noch hervorgehoben, dass der eben beschriebene schematische Versuch nicht etwa genau der gleiche sein soll, wie der, den Kaiser S. 158 u. 159 beschreibt. Der von Kaiser dort beschriebene Versuch ist erstens einmal unvollkommen beschrieben, denn es geht aus der Beschreibung nicht hervor, in welchem Zeitpunkt bei der Hemmung durch Anschlag das die Feder nachher wieder spannende Gewicht auf die Feder wieder zu wirken anfangen soll; aus diesem Grunde ist der Versuch nicht anzustellen, ohne dass Missverständnisse ausgeschlossen sind. Zweitens setzt der Versuch aber Vorgänge bei der mit ihm zu vergleichenden Zuckung voraus, die in Wirklichkeit wohl nicht statt haben; nämlich die Erschlaffung müsste nach der aus dem Versuche zu gewinnenden Vorstellung bedingt sein durch eine Längsänderung mit Spannungszunahme, und die Verkürzung käme so zu Stande, dass der gereizte Muskel momentan sich in einen gespannten Strang verwandelte, der sich durch Entspannung zusammenzieht. Letztere Vorstellung spricht Kaiser thatsächlich aus und schreibt sie dabei Fick zu. Demgegenüber ist zu bemerken, dass Fick niemals allgemein eine derartige Vorstellung gegeben hat, sondern nur für den speciellen Fall, dass der Muskel gegen Widerstände arbeitet, die er schliesslich überwindet. Für die isotonische Zuckung trifft diese Vorstellung nach Fick nicht zu.

Nach Kaiser's Vorstellung müsste also ein anderes Resultat zu erwarten sein, als seine Versuche ergeben haben. Seine Versuchsergebnisse können also nicht aus seiner Theorie erklärt werden. Für sie muss eine andere Erklärung gesucht werden. Der Hebel kann vom Anschlag nur dann sofort absinken, wenn er und alles das, was mit ihm in undehnbarer Verbindung ist (also auch der Draht, der zwischen Hebel und Muskel eingeschaltet war), frei schwebt, ohne durch eine Kraft weiter aufwärts gedrückt zu werden. Folglich geht aus Kaiser's Versuchen hervor, dass die beobachteten Erscheinungen nur dadurch bedingt sein können, dass die wirkliche Verkürzung des Muskels in den Versuchen durch colossalen Wurf des Zeichenhebels vollständig entstellt wiedergegeben worden ist. Die wirkliche isotonische Verkürzungcurve wird in dem Falle, den Fig. 1 lieferte, wahrscheinlich so verlaufen sein, wie die gestrichelte Curve angiebt.

Mit dem Ergebniss dieser Beweisführung stehen in Einklang die Beobachtungen Kaiser's über die günstigsten Bedingungen zur Erreichung des zweiten Fusspunkts, denn diese Bedingungen (geringe Belastung des Schreibhebels, hohe Temperatur) sind zugleich auch für die Entstellung der Curven durch Eigenbewegungen des Schreibhebels besonders günstig, weil die Contractionsgeschwindigkeit um so grösser ist, je geringer die Last und je höher die Temperatur, und weil die Bewegung des Hebels um so grösser wird, je grösser die Contractionsgeschwindigkeit.

Bei den Federversuchen braucht übrigens durchaus nicht immer der Hebel am Anschlag liegen zu bleiben, sondern es kann auch hier sofortiges Absinken vorkommen, weil es der Fall sein kann, dass Eigenbewegungen des Schreibhebels auch hier im Spiele sind. Ferner tritt das sofortige Absinken ein bei Verwendung weniger leichter Schreibhebel, weil dann die lebendige Kraft, mit der der Hebel vom Anschlag zurückfliegt, grösser sein kann, als die Kraft der Massentheilchen der Feder. Ein Absinken des Hebels aus dem letzteren Grunde könnte nun auch beim Muskel vorkommen, aber sogar zu einer Zeit, wo noch contractile Kraft in ihm vorhanden ist, wenn die lebendige Kraft des Hebels stärker ist, als die contractile Kraft. Das Absinken des Hebels würde dann also nichts für Kaiser's Theorie beweisen.

Die Versuche Kaiser's beweisen also nicht das, was er damit beweisen will, mithin fallen auch alle seine Einwendungen gegen bisherige Anschauungen in Nichts zusammen. Dass überhaupt solche innere Trägheitsschwingungen im Muskel existiren, wie er sie annimmt, erscheint mir äusserst unwahrscheinlich, weil nach Allem, was wir von den elastischen Nachwirkungen im Muskel wissen, es das wahrscheinlichste ist, dass die Bewegung der Massentheilchen im Muskel eine vollkommen gedämpfte ist.