Zur Frage: Ob der physiologische Contractionsact von der Spannung beeinflusst wird?

Von

Dr. F. Schenck.

(Mit 2 Abbildungen.)

Die Richtigkeit der Lehre, dass der physiologische Contractionsact des Muskels von der Spannung beeinflusst wird, ist jüngst von Blix¹⁾ bestritten worden. Er behauptet, die Thatsachen, auf die man bisher jene Lehre gestützt hat, seien auch erklärlich durch die Annahme, dass nicht der eigentlich physiologische Contractionsact durch Spannungsänderung eine Aenderung erleide, sondern, dass die Spannung nur auf rein mechanische Folgen des Contractionsacts wirke, nämlich auf elastische Nachwirkungen, innere Verschiebungen der Muskelröhren und Muskelbündel und dergl. Die Gesamtheit dieser secundären Gestaltveränderungen des Muskels will ich mit dem schon von anderen Autoren vor Blix eingeführten Wort „Nachschrumpfung“ kurz bezeichnen. Ausser der Nachschrumpfung sollen ferner noch Verschiedenheiten in der Grösse der inneren Widerstände eine Rolle spielen bei dem Zustandekommen der Erscheinungen, auf die man bisher die alte Lehre gegründet hat. Der innere Widerstand hemmt jede Formveränderung, jede Bewegung und „das um so stärker, je schneller die Bewegung ist — schwächer also für den ermüdeten Muskel mit seinen trägen Bewegungen, als für den frischen Muskel mit seinen lebhaften Umgestaltungen“.

Auf die Bedeutung dieser Widerstände möchte ich zunächst hier eingehen, weil mir Blix in einer vor kurzem erschienenen Abhandlung²⁾ den Vorwurf zu machen scheint, dass ich die Be-

1) Skandinav. Archiv f. Physiolog. Bd. V. S. 150 u. Bd. VI. S. 240.

2) Skandinav. Archiv f. Physiolog. Bd. VI. S. 242.

deutung dieser Widerstände in einem früheren Aufsatz¹⁾, in dem ich mich schon gegen Blix' Hypothese ausgesprochen habe, unberücksichtigt gelassen habe.

Nehmen wir, um die Betrachtung zu vereinfachen, an, die Nachschrumpfung sei nicht an der Contraction theilhaftig, dann würden bloss zwei Factoren die Grösse der Verkürzung bedingen:

1) Die Grösse der contractilen Kraft.

2) Die Grösse des inneren Widerstands, die in diesem Falle für ein und denselben Verkürzungsgrad immer constant wäre. Die contractile Kraft hat sich mit dem inneren Widerstand ins Gleichgewicht zu setzen. Wenn nun eine bestimmte contractile Kraft momentan im Muskel entsteht, wird nicht auch momentan die Verkürzung da sein, die dem Gleichgewicht der contractilen Kraft und des Widerstands entspricht, sondern die Verkürzung wird erst einige Zeit nach Entstehen der contractilen Kraft vollständig erreicht sein. Wie gross ist nun die Zeit, die vergeht vom Entstehen der contractilen Kraft bis zu dem Zeitpunkt, wo die maximale Verkürzung erreicht ist? Man wird diese Zeit schätzen können auf Grund einer Angabe, die ich bei von Kries²⁾ finde. von Kries hat Versuche angestellt, in denen er die Last eines tetanisirten Muskels plötzlich verminderte, eine Maassnahme, die für unsere Betrachtung einer momentanen Zunahme der contractilen Kräfte gleichbedeutend ist. Er fand, dass die dadurch bedingte Verkürzung (abgesehen von dem Zuwachs durch Nachschrumpfung, der sich allmählich noch einstellte) in $\frac{1}{43}$ " erreicht war. Diese Zahl dürfte aber noch zu gross sein, weil in den Versuchen von v. Kries der Muskel nicht momentan entlastet wurde, sondern Verzögerung der Entlastung statthatte durch den remanenten Magnetismus des Elektromagneten, mit dem die grosse Last vor der Entlastung an dem Muskelhebel festgehalten war.

Entwickelt sich die contractile Kraft nicht momentan, sondern allmählich, so ist genügend Zeit vorhanden, dass sich in jedem Augenblick die jeweils vorhandene contractile Kraft mit den Widerständen ins Gleichgewicht setzt; die in jedem Zeitpunkt vorhandene Verkürzung ist also bei langsamer Entwicklung der contractilen Kraft gleich derjenigen, welche dem Gleichgewicht

1) Dies Archiv Bd. 59. S. 395.

2) Du Bois-Reymond's Archiv 1880. S. 361.

der contractilen Kraft und der Widerstände entspricht. Dasselbe gilt für langsame Entlastung.

Nehmen wir nun an, wir vergleichen eine Zuckung, bei der wir im Anfang den Muskel an der Verkürzung hemmen, so dass er Spannung statt Verkürzung erzeugt, und ihn nun in einem bestimmten Zeitpunkt frei lassen, mit einer ganz ungehemmten Zuckung. Bei der Zuckung mit Anfangshemmung fängt die contractile Kraft momentan, in dem Zeitpunkt, wo der Muskel frei gelassen wird, an zu wirken, bei der ungehemmten Zuckung entwickeln sich die contractilen Kräfte langsamer. Deshalb muss die Verkürzung gleich nach der Anfangshemmung geringer sein, als in entsprechender Zeit bei der Zuckung ohne Hemmung, aber schon $\frac{1}{40}$ " später müsste der Unterschied in der Verkürzung bei beiden Arten verschwunden sein und von da ab der Verlauf der Verkürzung in beiden Fällen der gleiche sein, wenn der physiologische Contractionsact durch die grössere Spannung bei der Zuckung mit Anfangshemmung nicht beeinflusst würde und, wie vorhin angenommen wurde, Nachschrumpfung keine Rolle spielt.

Es lässt sich also allgemein über den Einfluss der Widerstände sagen, dass nach einer vorübergehenden Spannungsvermehrung während der Zuckung die Verkürzung durch kurze Zeit hindurch geringer ist, als bei der Zuckung ohne Spannungsänderung. Die durch die Spannungsänderung bewirkte Verminderung der Verkürzung ist um so geringer, je langsamer die Entspannung erfolgt.

Bei den Erscheinungen, auf die man die Lehre von dem Einfluss der Spannung auf den Contractionsact stützt, handelt es sich aber um ganz andere Dinge, als die eben beschriebenen, leicht zu verstehenden Veränderungen des Zuckungsverlaufs, die durch die Widerstände allein bedingt sind. Aus diesem Grunde bin ich in der früheren Abhandlung nicht auf die Bedeutung der Widerstände eingegangen. Die Widerstände scheinen mir ganz bedeutungslos für die Erklärung der in Betracht kommenden Erscheinungen. Da Blix nun aber verlangt, dass ihre Wirkung berücksichtigt werde, so will ich im Folgenden da, wo es nöthig ist, doch darauf eingehen.

Es muss nun freilich noch darauf aufmerksam gemacht werden, dass eine Annahme, die wir den soeben angestellten Betrach-

tungen zu Grunde gelegt haben, für den Muskel nicht zutrifft. Ich nahm an, der Muskel setze den contractilen Kräften einen Widerstand entgegen, der für ein und denselben Grad von Verkürzung constant sei. Das ist thatsächlich nicht der Fall, der Widerstand ist variabel, das Bemerkenswerthe ist aber, dass die Veränderung des Widerstands bedingt ist durch die Nachschrumpfung: je grösser die Nachschrumpfung desto geringer ist der innere Widerstand. Diese Veränderung des Widerstandes braucht hinsichtlich ihrer Wirkung auf den Zuckungsverlauf nicht getrennt von der Nachschrumpfung betrachtet zu werden aus folgendem Grunde:

Die Nachschrumpfung hat Antheil an der Grösse der gesammten Verkürzung des Muskels dadurch:

1) Dass sie eine Gestaltveränderung hervorruft in gleichem Sinne, wie der physiologische Contractionsact, die sich zu der physiologischen Contraction hinzu gesellt.

2) Dass mit Zunahme der Nachschrumpfung auch die inneren Widerstände abnehmen, die sich den contractilen Kräften entgegenstellen.

Gestaltveränderung durch Nachschrumpfung und Widerstandsänderung wirken also in gleichem Sinne auf die Verkürzung. Die gleiche contractile Kraft bewirkt eine um so grössere Verkürzung, je grösser die Nachschrumpfung ist.

Wie wirkt nun die Spannungsvermehrung auf die Nachschrumpfung ein? Wir wollen wieder eine Zuckung mit Anfangshemmung vergleichen mit einer ungehemmten Zuckung. Bei ersterer wird die durch den physiologischen Contractionsact allein hervorbrachte Verkürzung gehemmt bis zum Moment der Entspannung, mithin müsste auch ihre Folge, die Nachschrumpfung, bis dahin verhindert werden. Die Nachschrumpfung ist also bei der Zuckung mit Anfangshemmung geringer als bei der ungehemmten Zuckung, mithin müsste auch die Verkürzung nach der Entspannung durchweg geringer sein, als bei der isotonischen Zuckung. Diese Ueberlegung führt also zu der Ansicht, die ich schon früher ausgesprochen habe¹⁾, dass „nach Blix die Spannungs Zunahme auf die Verkürzung keine andere Wirkung haben“ kann, „als eine hemmende, die bewirkt wird durch geringere Nachschrumpfung“.

1) Dies Archiv Bd. 59. S. 400.

Das Hinausgehen der Verkürzung bei Zuckungen mit Anfangshemmung, bei Schleuderzuckungen, bei Anschlagzuckungen des kalten Muskels über die isotonische wäre demnach durch die Hypothese von Blix nicht zu erklären.

Blix hilft sich in folgender Weise:

1) Er behauptet, dass ein Theil dieser Erscheinungen — nämlich die Zuckungen mit Anfangshemmung und die Schleuderzuckungen — bedingt seien durch entstellte Wiedergabe der Verkürzung in den Curven in Folge Schleuderung des Längenzeichners.

2) Die Erscheinungen, die auch er nicht durch die Schleuderung des Längenzeichners erklären kann (Anschlagzuckungen), erklärt er, indem er behauptet, vermehrte Spannung könne wohl unter Umständen die Nachschrumpfung vergrössern.

Was zunächst den ersten Punkt anlangt, so muss ich Blix widersprechen. Ich gehe zuerst auf die Versuche mit Schleuderzuckungen von Sogalla¹⁾ ein. Blix behauptet, das Hinausgehen der Schleuderzuckungscurve über die isotonische in diesen Versuchen sei durch Schleuderung des Längenzeichners, also durch ungetreue Wiedergabe der eigentlichen Verkürzung bedingt, denn „der Längenzeichner geht schliesslich viel schneller in die Höhe, als bei der sogenannten isotonischen Zuckungscurve“. Die Durchsicht des Versuchsmaterials Sogalla's, das mir hier noch zur Verfügung stand, sowie meines eigenen Materials hat aber ergeben, dass in solchen Fällen, wo der Längenzeichner nach dem Emporwerfen des Schleuderhebels steiler in die Höhe geht, als in der isotonischen Curve, die Schleuderzuckungscurve immer ganz in das Areal der isotonischen hineinfällt; das Hinausgehen der Schleuderzuckungscurve über die isotonische kommt nur dann vor, wenn erstere weniger steil ansteigt, als letztere (siehe Fig. 1, Pflüger's Archiv Bd. 61, S. 82).

Schon Sogalla hat beobachtet, dass zuweilen der Gipfel der Schleuderzuckungscurve sogar höher lag, als der der isotonischen. Ich habe später²⁾ die Bedingungen ausfindig zu machen gesucht, die diese Erscheinung begünstigen. Blix führt auch diese Erscheinung auf Schleuderung des Längenzeichners zurück, beachtet dabei aber gar nicht, dass die für sie günstigen

1) Dissertat. Würzburg 1889.

2) Dies Archiv Bd. 50. S. 166.

Bedingungen für die Schleuderung des Längenzeichners besonders ungünstig sind, denn die Erscheinung kommt um so leichter zu stande, je niedriger die Temperatur des Muskels ist, je träger also die ganze Zuckung verläuft.

Betreffs des Hinausgehens der Zuckungen mit Anfangshemmung hat schon von Kries¹⁾, der darüber zuerst Beobachtungen anstellte, die Gründe angeführt, die gegen die Ansicht sprechen, dass es sich hier um Wurf handelt. Ich kann auf die Auseinandersetzungen von Kries' verweisen, da ich denselben nichts zuzufügen habe.

Die Möglichkeit, dass durch Schleuderung des Längenzeichners eine Entstellung der Curven zu erhalten ist, will ich durchaus nicht leugnen, in der Mehrzahl der Fälle von Zuckungen mit Anfangshemmung bei von Kries und von Schleuderzuckungen bei Sogalla und mir beruht das Hinausgehen der Zuckungscurve über die isotonische aber sicher nicht auf Schleuderung des Längenzeichners.

Da, wo Blix das Hinausgehen der Curve der Zuckung mit Spannungsänderung über die isotonische selbst nicht durch Schleuderung des Längenzeichners erklären kann, nämlich bei den Anschlagzuckungen des kalten Muskels, hilft er sich mit einer anderen Hypothese. Er behauptet, durch Spannungszunahme könne einer der Vorgänge, die bei der Nachschrumpfung betheiligt seien, verstärkt werden. Es würde also zu einer grösseren Nachschrumpfung kommen, dadurch wäre die grössere Verkürzung bedingt. Er begründet diese Ansicht etwa so:

„Wenn man einen gespannten, mit beiden Enden fixirten Muskel reizt, so werden freilich bei oberflächlicher Betrachtung die äusseren Conturen des Muskels unverändert erscheinen. Und doch ändern die meisten der Muskelsegmente ihre Form, indem einige sich verkürzen, andere gedehnt werden, da die zusammenziehende Kraft nicht überall gleich ist oder nicht in jedem Zeitmomente durchgehend dieselbe Entwicklung erreicht hat“. So „entsteht bei der Zuckung eine Verschiebung zwischen den Muskelrohren und Muskelbündeln“. „In dem Momente, da der physiologische Contractionsact überall vorüber ist, besteht darum noch eine Verschiebung unter den Muskelsegmenten und es wird eine gewisse

1) a. a. O.

Arbeit nöthig, um sie in die Lage zu bringen, die sie vor der Erregung einnahmen.“ Das Ausführen dieser Arbeit erfordert Zeit.“ „Dieselbe innere Verschiebung muss, wenn auch in kleinerem Umfange, bei jeder Contraction eintreffen, wahrscheinlich am wenigsten bei geringer Spannung und mehr, je grösser die Spannung im Verlaufe der Contraction gewesen ist“.

Dazu habe ich Folgendes zu bemerken. Die Behauptung, dass die erwähnten inneren Verschiebungen am wenigsten bei geringer Spannung vor sich gehen, ist nicht nur ganz unbewiesen, sondern erscheint mir äusserst unwahrscheinlich. Im ungespannten Muskel finden die ungleichzeitigen und ungleich kräftigen Contraktionen verschiedener Segmente gerade so statt, wie im gespannten — weil ja nach Blix der Contractionsact selbst keine Aenderung durch die Spannung erfährt. Absolut sind die Gestaltveränderungen im ungespannten Muskel aber grösser, als im gespannten und deshalb sollte man meinen, dass die inneren Verschiebungen, die durch die Gestaltveränderungen hervorgebracht werden, im ungespannten Muskel auch grösser seien, als im gespannten.

Aber zugegeben, Blix habe Recht, dann wird man doch immerhin für wahrscheinlich halten müssen, dass der Unterschied in der Grösse der inneren Verschiebungen bei ungespanntem und gespanntem Muskel nur ein geringer sein kann. Das Hinausgehen der Anschlagzuckung über die isotonische ist aber oft ein sehr beträchtliches. In dem von Blix Fig. 3. S. 247 angeführten Falle liegt das Endstück der Anschlagzuckung z. B. um einen Betrag höher als die isotonische, der $\frac{1}{3}$ der ganzen isotonischen Verkürzung ausmacht. Ich finde in meinen Versuchen oft Fälle, wo eine Schleuderzuckungcurve um die Hälfte des Betrags der ganzen isotonischen Hubhöhe höher liegt als die isotonische. Das durch Hemmung der Verkürzung ein Zuwachs an Verkürzung auf rein mechanischem Wege, und noch dazu ein so grosser erhalten wird, erscheint mir einfach widersinnig.

Aber es giebt eine Thatsache, durch die die Ansicht Blix' direct widerlegt wird. Die von Blix angenommenen Verschiebungen müssen im Sinne seiner Ansicht am grössten sein bei einer isometrischen Zuckung mit kleiner Anfangsspannung. Denn die ungleichzeitigen und ungleichkräftigen Contraktionen in verschiedenen Muskelsegmenten bedingen bei der isometrischen Zuckung in den einen Segmenten Verdickung, in anderen Verdünnung durch

Dehnung und dadurch die Verschiebungen; die Verdickungen einerseits, die Verdünnungen anderseits müssen um so geringer sein, je grösser die Anfangsspannung, weil der gleiche Zuwachs an Spannung in den einzelnen Segmenten relativ um so geringer ist, je grösser die Spannung schon von vorne herein ist. Mithin müssen auch die Verschiebungen um so geringer sein, je grösser die Anfangsspannung. In den Curven von isometrischen Zuckungen mit verschiedener Anfangsspannung müsste dies Verhalten so zum Ausdruck kommen, dass die Curve mit grosser Anfangsspannung steiler absinkt und schneller die Abscissenachse erreicht als die mit kleiner Anfangsspannung. Thatsächlich ist aber gerade das Umgekehrte der Fall, wie schon Fick früher¹⁾ angegeben hat und wie ich auf Grund von Untersuchungen mit dem Schönlein'schen Spannungszeichner bestätigen kann. Ich habe sogar öfter beobachtet, dass die absolute Spannungszunahme in der Gipfelzeit der Zuckungcurve bei der grossen Anfangsspannung kleiner ist, als bei der geringen und dass trotzdem die durch den Contractionsact hervorgebrachte Spannung gegen Ende der Zuckung bei der grossen Anfangsspannung grösser ist als bei der kleinen. Zeichnet man die so erhaltenen Curven über derselben Abscissenachse auf, so liegt die Curve bei grosser Anfangsspannung also mit ihrem Gipfel innerhalb, mit dem Endstück ausserhalb des Areal's der Curve mit kleiner Anfangsspannung.

Figur 1.

In der vorstehenden Figur 1 gebe ich Curven wieder, die bei solchen Versuchen erhalten wurden. Als Präparat diente der Froschgastrocnemius, der von seinem Nerven aus maximal gereizt wurde. Das obere Ende war am Spannungszeichner befestigt, das untere festgestellt. Die beiden Anfangsspannungen waren 16 und

1) Meehan. Arbeit u. Wärmeentwicklung etc. Leipzig 1882. S. 132.

216 gr; bei den Abscissen sind die zugehörigen Anfangsspannungen angegeben. Zuerst wurde die Curve mit Anfangsspannung 216 gr gezeichnet, dann die mit 16 gr. r ist für beide Curven der Reizmoment. Im Abstieg der Curven sind 4 Linien vom Spannungszeichner bei feststehender Schreibtrommel gezeichnet worden, die bei dem Ausmessen der Curven die Berücksichtigung der bogenförmigen und nicht senkrechten Bewegung der Schreibspitze erleichtern. Die Graduirung des Spannungszeichners hatte ergeben, dass im Bereiche der in unserem Falle vorkommenden Spannungen die Spannung proportional dem Ausschlag der Zeichenspitze ist, so dass die Höhen beider Curven ohne Umrechnung mit einander verglichen werden können. Man nimmt wahr, dass die Curve von 16 gr schneller absinkt als die von 216 gr, dass in letzterer im Abstieg die Spannung durchweg grösser ist, als in ersterer. Die grösste überhaupt erreichte Spannung ist aber bei 216 gr um ein geringes kleiner als bei 16 gr.

Auf Grund dieser Ueberlegungen und Beobachtungen muss ich also die Beweisführung Blix' für misslungen erachten.

Beiläufig sei noch bemerkt, dass Blix meine Erklärung der in Rede stehenden Erscheinungen unrichtig wiedergiebt. Nicht durch eine Verspätung des „zweiten Muskelprocesses“ erkläre ich sie — ich nehme im Gegentheil eine Beschleunigung desselben durch die Spannung an — sondern durch eine Verstärkung des „ersten Processes“. Eine Verspätung des „zweiten Muskelprocesses“ durch die Spannung nehmen G a d ¹⁾ und K o h n s t a m m ²⁾ an, aber, wie ich gezeigt habe ³⁾, ohne zureichenden Grund.

Nun giebt es ausser der eben discutirten fördernden Wirkung der Spannung auf die Verkürzung noch eine hemmende. Diese würde durch die Annahme von Blix erklärlich sein. So sollte man wenigstens auf den ersten Blick hin meinen. Indessen habe ich auch hiergegen Bedenken erhoben. Denn die Hemmung der Verkürzung erschien in einigen Versuchen, die mit Anschlagzuckungen des warmen Muskels angestellt worden waren, so gross, dass die Hypothese Blix' zur Erklärung nicht ausreichte.

Hiergegen wendet sich nun Blix mit der Behauptung, meine

1) Verh. d. physiolog. Ges. Berlin 14. Oktober 1892.

2) Du Bois-Reymond's Archiv 1893. S. 49.

3) Dies Archiv Bd. 55. S. 175 u. Centralbl. f. Physiol. 1893. Heft 19.

Beobachtungen beruhten auf Versuchsfehlern. Der frühere Abfall des Endstücks der Anschlagzuckung habe in Wirklichkeit nicht statt, sondern sei in meinen Versuchen bloss vorgetäuscht gewesen durch die Entstellung der Curven durch Schleuderung des Längenzeichners. Wenn man einen leichteren Hebel verwende erhalte man auch beim warmen Muskel ein Hinausgehen der Anschlagzuckung über die isotonische.

Ich habe deshalb meine früheren Versuche mit Anschlagzuckungen des warmen Muskels wiederholt, und zwar mit Verwendung eines sehr leichten Hebels, der keine in Betracht kommenden Trägheitsschwingungen zeigte. Als Präparate wurden verwendet der Gastrocnemius und Sartorius. Es hat sich nun allerdings ergeben, dass die Verfrühung des Endstücks der Anschlagzuckung des warmen Muskels nicht so gross ist, als ich nach meinen früheren Versuchen angenommen habe, ja es zeigte sich sehr häufig ein Hinausgehen desselben über die isotonische Curve. Aber dieses Hinausgehen war durchaus nicht so beträchtlich wie man nach den Auseinandersetzungen Blix' erwarten sollte, sondern sehr gering und dann kam es, auch wenn die Anschlagzuckung schliesslich über die isotonische hinausging, meist vor, dass der Abstieg der Anschlagzuckungscurve noch innerhalb des Areals der isotonischen begann. In einigen Fällen trat der Beginn des Abfalls etwa in der Zeit ein, der dem Gipfelpunkt der isotonischen entsprach und für solche Fälle würde meine frühere Berechnung vollständig zutreffen, einerlei ob die Anschlagzuckung schliesslich noch über die isotonische hinausgeht oder nicht.

Nachdem freilich Blix erklärt hat, dass er meine Beobachtungen über Anschlagzuckungen des warmen Muskels nicht bestätigen konnte, werde ich mich nicht mehr darauf berufen können, um ihn zu überzeugen. Aber ich komme deshalb nicht in Verlegenheit, weil es noch andere Beobachtungen giebt, für die meine früheren Ausführungen und Berechnungen ganz zutreffen, und bei denen eine Entstellung der Curven durch Trägheit des Längenzeichners genügend ausgeschlossen ist. Unter anderen lassen sich so verwerthen die Resultate der kürzlich von mir beschriebenen Versuche mit „Zugzuckungen“¹⁾, in denen die Spannungsänderung hervorgebracht wurde durch einen kurz dauernden Zug am unteren

1) Dies Archiv Bd 61. S. 77.

Muskelende. Fig. 6 auf S. 90, Bd. 61 dieses Archives, die ich hier in Fig. 2 nochmals abdrucken lasse, giebt eine so erhaltene Curve wieder. Die Figur enthält ausser der Zugzuckungcurve noch eine isotonische und eine Anschlagzuckungcurve. Der Abstieg der

Fig. 2.

Zugzuckungcurve ist verfrüht, er liegt fast ganz im Areal der isotonischen bis auf ein kleines Stück am Ende. In der isotonischen Curve findet sich nur am Ende, eine Einbuchtung nach unten, die vielleicht als Schleuderung gedeutet werden könnte, dieselbe ist aber gering. Da der Anstieg der isotonischen Curve noch viel weniger steil als der Abstieg ist, dürfen wir behaupten, dass in ihm eine etwaige Schleuderung zu klein ist, um eine in Betracht kommende Entstellung der Curve in diesem Theile bewirkt zu haben; mithin wird der Gipfel der Curve auch der wirklichen Gipfelzeit der Zuckung entsprechen. In der Curve der Zugzuckung ist vielleicht der Gipfel entstellt wiedergegeben, weil bei dem rapiden Anstieg nach Aufhören des Zuges Schleuderung eingetreten sein könnte, aber wir dürfen annehmen, dass von dem Punkte * ab die Curve wieder der getreue Ausdruck der Längenänderung des Muskels ist, weil von da ab der Abstieg sogar weniger steil ist, als der Anstieg der isotonischen Curve. Spätestens vom Punkte * ab erfolgt also der Abstieg bei der Zugzuckung. Dieser Punkt liegt aber erheblich früher, als die Gipfelzeit der isotonischen Curve.

Es lässt sich nun hier folgende Betrachtung anknüpfen: In dem Zeitpunkt, der der Gipfelzeit der isotonischen Curve entspricht und der in der Curve 50 mm vom Beginn der Verkürzung entfernt ist, beträgt die Ordinate für die Zugzuckung 9 mm, für die isotonische 18 mm, in letzterer ist also die Verkürzung doppelt so gross, als in ersterer. Wie ist diese Thatsache im Sinne der Hypothese von Blix zu erklären? Zunächst wird zu erörtern sein,

ob die Erscheinung zu erklären ist durch die eingangs besprochene Wirkung der inneren Widerstände. Die Entspannung erfolgt bei der Zugzuckung momentan nach dem kurzen Zug, der das untere Muskelende nach unten gezogen und den Längenzeichner in unserem Falle bis unter die Abscissenachse bewegt hat. $\frac{1}{40}$ " nach der Entspannung muss der Muskel nach dem vorhin Gesagten soweit verkürzt sein, wie in entsprechender Zeit bei Isotonie, falls die Aenderung des Zuckungsverlaufs nur durch jene Wirkung der Widerstände bedingt sein soll. Rechnen wir die ganze Zuckungsdauer zu $\frac{1}{10}$ ", so ist der Punkt $\frac{1}{40}$ " nach der Entspannung ungefähr zu suchen in dem Punkte * der Zugzuckungcurve. Soweit die Curve von da ab gegen die isotonische verändert erscheint, muss diese Aenderung bedingt sein durch etwas anderes, als jene Wirkung der Widerstände. Auch die Thatsache, dass die Curve der Zugzuckung schon früher abzufallen beginnt, als die isotonische, spricht für diese Ansicht, denn wenn nur die Verzögerung der Verkürzung durch die Widerstände Schuld an dem Verlauf der Zugzuckungcurve wäre, müsste die Curve gerade so lang ansteigen, wie auch die isotonische ansteigt.

Wenn die geringere Höhe der Zugzuckungcurve nicht durch den Einfluss des Widerstands bedingt ist, bleibt im Sinne der Ansicht von Blix nichts anderes übrig, als die Annahme, dass sie nur beruht auf einer geringeren Betheiligung der Nachschrumpfung an der Verkürzung. Das führt zu dem Schlusse, dass mindestens die Hälfte der ganzen isotonischen Hubhöhe durch Nachschrumpfung zu Stande kommt.

Aber die Nachschrumpfung muss an der isotonischen Hubhöhe noch mehr betheiligt sein, weil ja auch in der Zugzuckung in dem der isotonischen Gipfelzeit entsprechenden Zeitpunkt Nachschrumpfung im Muskel bestehen muss. Denn auch in der Zugzuckung findet ja Verkürzung durch contractile Kräfte statt, welche Nachschrumpfung zur Folge haben muss. Wie gross dieser Betrag der Nachschrumpfung ist, lässt sich durch folgende Ueberlegung ermitteln: Die Nachschrumpfung wird um so grösser sein, je grösser die durch contractile Kräfte bedingte Contraction ist, und je länger sie anhält. In gleichen Zeiträumen vom Beginn der Verkürzung ab wird die Nachschrumpfung demnach wohl etwa proportional der mittleren Verkürzung sein. Um die mittleren Verkürzungen zu erhalten, messen wir die Flächen aus, die von

den Curven, der Abscissenachse und den in die Gipfelzeit der isotonischen Curve fallenden Ordinaten begrenzt werden (wobei natürlich das Stück, das bei der Zugzuckung unter der Abscissenachse liegt, negativ zu setzen ist) und dividiren durch das Stück Abscisse, das die Flächen begrenzt. Die Ausmessung der Flächen hat ergeben: Für die isotonische Curve 535 Quadratmillimeter, für die Zugzuckung 321 Quadratmillimeter, die Abscissenlänge beträgt 50 mm, mithin die mittlere Verkürzung für Isotonie: 10,7 mm, für die Zugzuckung 6,42 mm, das Verhältniss der mittleren Verkürzungen genau wie 5 : 3. Demnach beträgt die Nachschrumpfung bei der Zugzuckung in dem der isotonischen Gipfelzeit entsprechenden Zeitpunkt $\frac{3}{5}$ der isotonischen. Setzen wir die gesammte Nachschrumpfung der isotonischen Zuckung gleich x , und die isotonische Hubhöhe minus der Höhe der Zugzuckung in entsprechender Zeit, die nach dem vorhin Gesagten in Nachschrumpfung bestehen muss, gleich a , so ergibt sich:

$$x = \frac{3}{5} x + a \text{ oder } x = 2,5 \cdot a.$$

Da die ganze isotonische Verkürzung gleich $2a$ ist, so heisst das mit Worten: Im Sinne der Hypothese von Blix würde die gesammte Nachschrumpfung der isotonischen Zuckung um $\frac{1}{4}$ grösser sein, als die wirkliche isotonische Hubhöhe. Diese Hypothese führt also zu unmöglichen Consequenzen.

Blix' wird mir freilich wohl einwenden, dass ich die Zahlen für ihn zu ungünstig angenommen habe. Denn in der Curve der Zugzuckung könnte möglicherweise Entstellung durch Schleuderung des Längenzeichners enthalten sein, und zwar in dem Stück, in dem der Zeichner nach der plötzlichen Entspannung schnell nach aufwärts bewegt wird. Aber selbst wenn man dies berücksichtigt und Correctur vornimmt, erhält man immer noch für die mittlere Hubhöhe der Zugzuckung einen Betrag, der noch grösser als die Hälfte der isotonischen mittleren Hubhöhe ist, so dass bei der Berechnung immer noch Unmögliches herauskommt.

Wie der Verlauf der Zuckungcurve im Sinne der Hypothese von Blix sein müsste, lässt sich übrigens entnehmen aus einer anderen Figur in meiner erwähnten Abhandlung. In Fig. 4 a ist auch eine Zugzuckungcurve enthalten, in der der Zug allerdings so früh beginnt, dass eine merkliche Beeinflussung des Contractionsprocesses im Sinne der Lehre, die ich vertheidige, noch nicht statt haben kann, weil der Contractionprocess bei Beginn des Zuges

noch wenig entwickelt war. Hier steigt in Folge Schleuderung des Längenzeichners die Curve steil an und geht weit über die isotonische hinaus, schliesslich aber geht sie nur wenig unter der isotonischen her und fällt am Ende mit ihr zusammen. Da die rein mechanischen Verhältnisse des Muskels in diesem Falle nicht andere sein können, als in dem Falle, wo der Zug etwas später beginnt, so müsste nach Blix bei späterem Beginn des Zuges der Verlauf der Zugzuckung ein ganz entsprechender sein. Aber davon ist nichts zu merken; in Fig. 4 b, die von demselben Muskel wie Fig. 4 a bei späterem Beginn des Zuges erhalten ist und die fast gerade so wie die von einem anderen Präparate erhaltene Fig 6 aussieht, erreicht die Zugzuckungcurve nach der Entlastung noch nicht einmal die Höhe der isotonischen und liegt im Uebrigen im Abstieg viel tiefer, als diese.

Aehnliche Betrachtungen lassen sich an die Ergebnisse der Versuche mit „Zugschleuderzuckungen“ (Fig. 7 und 8 der erwähnten Abhandlung) anknüpfen. Hier ist aus der Fig. 7, welche die Spannungs- und Längenänderung bei dem Zug mit darauf folgender Schleuderung eines Schwunghubels am ruhenden Muskel wiedergiebt, die Zeit zu entnehmen, die der Muskel braucht, um sich nach der Entspannung zu verkürzen. Die so bestimmte Zeit kann man benutzen zur Bestimmung des Punktes in der Zugschleuderzuckungcurve Fig. 8, wo der Muskel nach der Entspannung das Maximum der Verkürzung erreicht haben muss. Diese Versuche haben auch den Vortheil, dass die Spannungsänderung mitregistriert wurde. Auch hier lassen sich die Resultate nicht mit Blix' Hypothese vereinigen.

Ich glaube damit von neuem bewiesen zu haben, dass Blix' Hypothese zur Erklärung der Thatsachen unzureichend ist, und dass kein Grund vorliegt, die alte Lehre preiszugeben.