Mir scheint nach alledem die Intermittenzmethode die Werthe der wirklichen Gesammthelligkeit der Farbe zu liefern, und die Abweichungen dieser Werthe von den Werthen, die man nach der Methode der directen Vergleichung erhält, auf Urtheilstäuschungen bei der letzteren Methode zu beruhen. Indess will ich diesen Satz zunächst nur mit Vorbehalt aufstellen; es dürfte sich empfehlen, noch weitere Untersuchungen zur Entscheidung der Frage aufzustellen: Die bisher mitgetheilten Versuche hatten vor allem den Zweck, festzustellen, ob die Bestimmungen mittels des neuen Verfahrens hinreichend genau gemacht werden können, um bei weiteren Untersuchungen verwerthet zu werden. Die Abweichungen der einzelnen beobachteten Werthe von dem Mittelwerthe einer Serie sind so gering ausgefallen, dass die Zulässigkeit des Verfahrens nicht zu bezweifeln sein dürfte. Möglicherweise erzielt man noch bessere Resultate, wenn man die Vorrichtungen, die zur Bestimmung nach dem neuen Verfahren benutzt werden, vervollkommenet. Unsere Vorrichtung, die wir uns aus Theilen anderer Apparate selbst zusammengebaut hatten, liess noch zu wünschen übrig.

(Aus dem physiologischen Institute zu Würzburg).

Ueber die Gipfelzeit bei summirten isotonischen und isometrischen Zuckungen.

Von

Dr. **Fr. Schenck.**

Fick¹⁾ hat beobachtet, dass die Gipfelzeit der isometrischen Zuckung gegen die der isotonischen verfrüht ist, von Kries²⁾

1) Dies Archiv Bd. IV. S. 301.

2) Du Bois-Reymond's Archiv 1888.

fand, dass die Gipfelzeit der zweiten von zwei summirten isotonischen Zuckungen früher fällt, als es erwartet werden müsste, wenn die von der zweiten Zuckung herrührende Verkürzung genau den gleichen Verlauf hätte, wie die der ersten, und L. Wolff¹⁾, später auch von Kries²⁾, stellten fest, dass auch die Gipfelzeit der zweiten von zwei summirten isometrischen Zuckungen verfrüht ist. Die folgende Untersuchung, die ich zusammen mit Herrn cand. med. W. Meyer angestellt habe, hatte den Zweck festzustellen, wie sich die Gipfelzeit der zweiten isotonischen zur zweiten isometrischen Zuckung bei Summation zweier Zuckungen verhielt.

Als Präparat diente der Froschgastrocnemius, der vom Nerven aus maximal gereizt wurde. Die Reizung erfolgte bei der Summation durch Oeffnen zweier Contacte in bestimmtem Intervall nacheinander; die Contacte befanden sich in zwei primären Leitungen, die in einer sekundären Leitung die zur Reizung dienenden Oeffnungsinductionsströme nacheinander erzeugten. Die Entfernung der Contacte war so bemessen, dass die zweite Zuckung sich im letzten Drittel des Anstiegs der ersten Zuckung auf letztere aufsetzte. In den zusammengehörigen Versuchen war die Entfernung der Contacte bei isotonischen und isometrischen Zuckungen die gleiche.

Bei dem bekannten Einfluss der Spannung auf den Zuckungsverlauf erschien es zweckmässig, die Versuche bei zwei verschiedenen Belastungen, resp. Anfangsspannungen anzustellen, einer kleinen von 3 gr, einer grossen von 28 gr. Um den Einfluss der Ermüdung auszuschalten, wurden die mit den einzelnen Präparaten anzustellenden Einzelversuche nicht immer in derselben Reihenfolge, sondern in der Hälfte der Fälle in umgekehrter Reihenfolge, als in der anderen angestellt.

Die folgende Zusammenstellung enthält die Mittelwerthe aus sämmtlichen Versuchen. Die Zahlen geben die Entfernung der Gipfel vom Reizmomente in mm Abscissenlänge gemessen an. Die Bewegungsgeschwindigkeit der Trommel war so, dass 1 mm Abscisse 0,002 Secunde bedeutete. Die erste senkrechte Rubrik enthält die Entfernung des Gipfels der ersten Zuckung allein von dem Reizmoment dieser Zuckung, die zweite die der zweiten summirten

1) Dissert. Würzburg 1889.

2) Du Bois-Reymond's Arch. 1895.

Zuckung von demselben Reizmoment, in der dritten ist unter „berechnet“ die Entfernung angegeben, die der zweite Gipfel vom ersten Reizmoment haben müsste, wenn er nicht verfrüht wäre.

Belastung resp. Anfangs- spannung	Zuckungsart	Erster Gipfel	Zweiter Gipfel	
			gefunden	berechnet
3 gr	isotonisch	50,39	71,33	86,22,
„	isometrisch	50,28	75,00	86,11
28 gr	isotonisch	56,00	78,44	91,83
„	isometrisch	50,89	77,61	86,72

Die Tabelle lehrt Folgendes:

1. Constant hat sich die Verfrühung des zweiten Gipfels gegenüber dem ersten gezeigt. Diese Verfrühung beträgt bei

3 gr Belastung isotonisch: 14,89 mm

„ „ resp. Anfangsspannung isometrisch: 11,11 „

28 „ „ isotonisch: 13,37 „

„ „ „ isometrisch: 9,11 „

2. Die Verfrühung des Gipfels der isometrischen ersten Zuckung gegenüber der isotonischen ersten hat sich auffallend gezeigt, bei 28 gr Last resp. Anfangsspannung; sie beträgt hier 5,11 mm. Dagegen ist sie von verschwindend kleinem Betrage bei 3 gr Last, nämlich nur 0,11 mm.

3. Was nun die Lage des Gipfels der 2. isometrischen Zuckung gegenüber der der zweiten isotonischen anlangt, so ist sie nur bei 28 gr Last verfrüht und zwar um den geringen Betrag von 0,83 mm, dagegen bei 3 gr Last um 3,67 mm verspätet.

Wir finden demnach den isometrischen Gipfel bald früher, bald später liegen, als den isotonischen, in anderen Fällen zeigt sich kein Unterschied in der zeitlichen Lage, und zwar zeigt sich:

1. Verfrühung: beim isometrischen Gipfel der ersten Zuckung und grosser Last;

2. fast kein Unterschied: bei isometrischem Gipfel der ersten Zuckung und kleiner Last, sowie bei dem Gipfel der zweiten Zuckung und grosser Last.

3. Verspätung bei isometrischer Zuckung der zweiten Zuckung und grosser Last.

Aus der Thatsache, dass wir bald Verfrühung, bald Verspätung, bald keinen Unterschied finden, lässt sich entnehmen, dass bei der isometrischen Zuckung zwei entgegengesetzte Einflüsse verändernd auf die Lage des Gipfels gegenüber der isotonischen wirken: ein verfrühender und ein verspätender Factor. Die Wirkung des verfrühenden Faktors überwiegt bei der ersten Zuckung und grosser Last, die des verspätenden bei der zweiten Zuckung und kleiner Last, beide Wirkungen heben sich auf bei der ersten Zuckung und kleiner Last, sowie bei der zweiten Zuckung und grosser Last.

Das Ueberwiegen des verspätenden Factors wird demnach begünstigt durch:

1. Summirung der Zuckungen,
 2. geringe Belastung.
-

Dieser Befund lässt sich nun in Beziehung bringen zu einer anderen Erscheinung, die beobachtet worden ist bei der Untersuchung des Einflusses von Summation und Belastung auf die Wärmebildung des isotonisch und isometrisch zuckenden Muskels. Bekanntlich ist die Gesamtwärmebildung des Muskels unter sonst gleichen Bedingungen verschieden bei gehemmter und ungehemmter Verkürzung. Bei isometrischer Zuckung wird mehr Wärme gebildet, als bei isotonischer.

Der Unterschied in der Wärmebildung der isotonischen und isometrischen Zuckung ist nun erstens um so grösser, je geringer die Belastung resp. Anfangsspannung des Muskels ist. Das geht schon aus den Untersuchungen Heidenhain's ¹⁾ hervor und ist auch später bestätigt worden.

Zweitens ist der Unterschied bei Summation zweier Zuckungen relativ grösser für die zweite isotonische und isometrische Zuckung, als für die erste. Die Untersuchungen von Bradt und mir ²⁾ haben ergeben, dass dann, wenn die 2. Zuckung sich etwa im letzten Drittel des Anstiegs der 1. auf letztere aufsetzt, die ganze frei gewordene Wärmemenge bei Isotonie rund 1,4 mal, bei Isometrie aber rund 1,7 mal grösser geworden ist, als bei einer einzelnen Zuckung.

1) Mech. Leistung, Wärmeentwicklung etc. Leipzig 1864.

2) Dies Archiv Bd. 55. S. 143.

Bei Isotonie entfällt also auf die zweite Zuckung 0,4, bei Isometrie 0,7 der Wärme, die bei der ersten allein gebildet wurde.

Es wird also der Unterschied der Wärmebildung bei Isotonie und Isometrie, gerade so wie der verspätende Einfluss auf den Gipfel der isometrischen Zuckung, begünstigt durch

1. Summierung der Zuckungen,
2. geringe Belastung.

Die Thatsache, dass der Unterschied der Wärmebildung durch die gleichen Einflüsse in gleichem Sinne geändert wird, wie der „verspätende Factor“, legt die Vermuthung nahe, dass letzterer der Ausdruck jenes Unterschiedes ist. Diese Vermuthung wird plausibel, wenn man bedenkt, dass die Wärmebildung der Ausdruck des die mechanischen Aenderungen verursachenden Kraftumsatzes ist und dass eine Steigerung dieses Kraftumsatzes auch eine Zunahme der mechanischen Aenderung, sei es Spannungsentwicklung, sei es Verkürzung, zu Folge haben kann. Die Verspätung der Gipfelzeit bei Isometrie beruht dann auf der durch den vermehrten Kraftumsatz vergrößerten und länger anhaltenden Spannung, denn es dürfte wahrscheinlich sein, dass die Steigerung des Kraftumsatzes am grössten ist in der Gipfelzeit und gleich danach.

Dass bei Summierung zweier Zuckungen der Gipfel der zweiten immer früher fällt, als wenn die zweite Zuckung in ihrer Verkürzung genau denselben Verlauf wie die erste hätte, lässt sich zum Theil wohl auch darauf zurückführen, dass bei der 2. Zuckung der Kraftumsatz geringer ist, als bei der ersten. Allerdings spielt meiner Ansicht nach auch hier der zweite der erwähnten Factoren, der „verfrühende“ Einfluss eine Rolle, worauf ich schon an anderer Stelle aufmerksam gemacht habe¹⁾.

Was nun diesen verfrühenden Factor selbst anbelangt, so ist es meiner Ansicht nach die Beschleunigung, die der Erschlaffungsprocess durch den in Folge der Verkürzungshemmung auftretenden Spannungszuwachs bei Isometrie erfährt. Unter Hinweis auf meine früheren Auseinandersetzungen²⁾ darüber brauche ich hier nicht weiter auf die Begründung dieser Ansicht einzugehen.

1) Dies Archiv Bd. 52. S. 466 u. 467.

2) Dies Archiv Bd. 55. S. 175.

Anhang I.

Ueber die von Gad und Kohnstamm gegebene Erklärung der Verfrühung der isometrischen Gipfelzeit.

Die Erklärung der Thatsache, dass der isometrische Gipfel gegen den isotonischen verfrüht ist, hat zu einer Controverse zwischen Gad und Kohnstamm einerseits und mir anderseits geführt. Gad und Kohnstamm halten diese Verfrühung durch eine Verzögerung des Erschlaffungsprocesses des Muskels bedingt, ich durch eine Beschleunigung. Ich komme darauf nochmals zurück, weil ich aus einer jüngst erschienenen Abhandlung von Gad's Schüler Störing¹⁾ entnehme, dass Gad und seine Schule trotz meiner Einwände ihre Hypothese noch nicht aufgegeben haben.

Während ich früher²⁾ gezeigt habe, dass es einige Thatsachen giebt, die sich durch die Hypothese meiner Gegner nicht erklären lassen, möchte ich hier meine Ausführungen noch ergänzen durch einige Bemerkungen, durch die ich zu zeigen hoffe,

1. dass in den Ueberlegungen, welche Gad und Kohnstamm zu ihrer Hypothese führen, Fehler stecken, und

2. dass diese Autoren sogar auf Grund ihrer eigenen Anschauungen über die Erklärung der verfrühten Gipfelzeit zu der gleichen Ansicht, wie ich hätten kommen müssen, wenn die Beobachtungen, von denen sie ausgehen, fehlerfrei gewesen wären.

Kohnstamm³⁾ hat die Begründung der in Rede stehenden Hypothese ausführlich gegeben. Er stellt die Wirkung der beiden Processe, die nach Fick sich im thätigen Muskel abspielen, dar durch 2 Integralcurven, von denen die erste den Verlauf der Wirkung des Verkürzungsprocesses im engeren Sinne darstellt, die zweite, die naturgemäss später fällt als die erste, den Verlauf der Wirkung des Erschlaffungsprocesses allein. Beide Curven gehen zu derselben Höhe hinauf, ihre Ordinatendifferenz entspricht der wirklichen Verkürzung (resp. bei Isometrie Spannungsänderung) des Muskels.

Kohnstamm untersucht nun, wie die zweite Curve zu än-

1) Du Bois Reymond's Archiv 1895. S. 515.

2) Dies Archiv Bd. 55. S. 175.

3) Du Bois Reymond's Archiv 1893. S. 59.

dern ist, damit verfrühte Gipfelzeit erhalten wird und kommt zu dem Resultate, dass frühere Gipfelzeit eintritt

1. bei früherem und steilerem Anstieg der zweiten Curve;
2. bei späterem und langsamerem Anstieg der zweiten Curve.

Diese Ueberlegung ist nicht richtig. Bei späterem und langsamerem Anstieg der zweiten Curve kann nie eine verfrühte Gipfelzeit eintreten. Will man die zweite Curve später ansteigen lassen und doch verfrühte Gipfelzeit erhalten, so muss man diese Curve wenigstens von dem Zeitpunkt ab, in den die Gipfelzeit fällt, steiler ansteigen lassen. Man kommt so zu der gezwungenen Annahme, dass bei Isometrie der 2. Process zuerst weniger, nachher mehr intensiv ist, als bei Isotonie.

Uebrigens geht aus den weiteren Auseinandersetzungen Kohnstamm's hervor, dass er den zweiten Process bei Isometrie erst dann anfangen lässt, wenn der erste schon zu Ende ist, denn bei Isometrie soll keine Interferenz der beiden Processe im Muskel mehr statt haben¹⁾. In diesem Falle erhält man überhaupt keine verfrühte Gipfelzeit selbst bei steilerem Anstieg der 2. Curve.

Zur Unterscheidung der beiden Fälle, ob die 2. Curve früher oder später ansteigt, giebt Kohnstamm an, dass bei späterem Anstieg derselben auf die verfrühte Gipfelzeit ein Plateau folge, wie das bei der isometrischen Zuckung der Fall sei. Wenn man nun gezwungen ist, die 2. Curve auch bei späterem Anstieg überhaupt steiler verlaufen zu lassen, um die verfrühte Gipfelzeit zu erklären, dann kann man das auf die Gipfelzeit folgende Plateau nicht mehr als Kriterium benutzen zur Entscheidung der Frage, ob die Verfrühung der Gipfelzeit durch Beschleunigung oder Verspätung des zweiten Processes bedingt ist. Denn je nachdem man den Grad des steileren Anstiegs der verspäteten 2. Curve bald etwas geringer, bald etwas grösser annimmt, bekommt man verfrühte Gipfelzeit mit oder ohne folgendes Plateau. Andererseits habe ich schon früher nachgewiesen, dass auch bei früherem Anstieg der 2. Integralcurve verfrühte Gipfelzeit mit oder ohne Plateau erhalten werden kann. Bei Gad und Kohnstamm ist nun aber das Plateau das einzige Kriterium, auf dass sie sich bei Begründung ihrer Ansicht stützen!

1) a. a. O. S 69.

Was nun das isometrische Plateau selbst anlangt, so muss ich an dieser Stelle nochmals darauf aufmerksam machen, dass nach den Erfahrungen von mir¹⁾ und von Blix²⁾ das Plateau auf Entstellung der Curve durch fehlerhafte Apparate beruht. Wenn man richtig zeichnende Spannungszeichner verwendet, so erhält man das Plateau nicht. Also selbst wenn Gad und Kohnstamm die in ihren Ueberlegungen steckenden Fehler nicht zugeben wollten, müssten sie sich doch zu meiner Ansicht bekennen, weil das isometrische Plateau in Wirklichkeit nicht existirt.

Zum Schlusse habe ich noch zu bemerken, dass ich die soeben erörterten Fehler in Kohnstamm's Ueberlegung früher deshalb nicht besonders hervorgehoben habe, weil ich nicht glauben wollte, dass er diese leicht zu erkennenden Fehler gemacht haben konnte und weil ich deshalb annahm, dass ich vielleicht die richtige Curvenconstruction noch nicht gefunden hatte. Da meine Bemühungen, diese Construction zu finden, bisher aber vergeblich waren, wandte ich mich nach dem Erscheinen der Abhandlung Störking's brieflich an Herrn Professor Gad mit der Bitte, mir die Construction mitzutheilen, die Kohnstamm im Auge gehabt hat. Herr Professor Gad schickte mir daraufhin eine Zeichnung, in der er, wie er zwar schrieb, die 2. Curve für Isometrie nur verspätet gezeichnet hatte; thatsächlich war die Curve aber auch steiler als bei Isotonie, und die Zeichnung liess vor allem gar nicht erkennen, dass bei Isometrie keine Interferenz der beiden Processe statt hatte. Zur Erläuterung war zwar noch die Bemerkung beigefügt: „Durch anfänglich steileren Anstieg von F_2 i. t. (d. i. die 2. Integralcurve bei Isotonie) kann die isotonische Gipfelzeit noch mehr verzögert werden“, es ist aber klar, dass durch diese Bemerkung die Möglichkeit des langsameren Anstiegs der 2. Curve bei Isometrie nicht bewiesen ist. Als ich deshalb Herrn Professor Gad fragte, ob er mithin den Fehler in Kohnstamm's Ueberlegung zugegeben habe, antwortete er zwar, er habe nichts zugegeben, gab mir aber auch keine weitere Auskunft über die Kohnstamm'sche Construction.

1) Dies Archiv Bd. 55. S. 621.

2) Skandinavisches Archiv Bd. VI. S. 248.

Anhang II.

Bemerkungen zu einer Abhandlung von R. Allen¹⁾ über die Längsattraction bei der isotonischen Zuckung.

Während ich mit dem Niederschreiben des Vorstehenden beschäftigt bin, erscheint eine Abhandlung von Gad's Schüler R. Allen, in der unter Anderem Curven von isometrischen Zuckungen mitgetheilt sind, die aber nicht mit dem alten Gad'schen, sondern mit dem besseren Blix'schen Spannungszeichner registrirt wurden. Die Curven lassen das Plateau, auf das Gad und Kohnstamm ihre Hypothese bauen, nicht erkennen!

Zu dem von Allen aufgestellten Schlusssatze sei mir gestattet hier eine Bemerkung zu machen. Zwar steht dieser Satz nicht in directer Beziehung zu dem im Vorstehenden Erörterten, ich möchte aber darauf eingehen, weil er von meinen Gegnern doch vielleicht zur Entscheidung unserer Controverse herangezogen werden könnte. Es dürfte ja überdies auch von allgemeinerem Interesse sein, wenn ich zeige, dass Allen's Folgerungen nicht einwandfrei sind.

Gad ist, wie ich vermuthe, zu der von seinem Schüler Allen ausgeführten Untersuchung durch einige Versuche von mir veranlasst worden. In meinen Versuchen²⁾ wurde der Muskel im Anfang der Zuckung an seiner Verkürzung gehemmt, dann in einem bestimmten zu variirenden Zeitmoment frei gelassen, so dass er nun momentan die Spannung annahm, die er während der ganzen zum Vergleich gezeichneten isotonischen Zuckung hatte. Aus der Höhe, bis zu der der Zeichenhebel gleich nach der Anfangshemmung hinaufging, wurde die theoretische Verkürzung für die isometrische Zuckung entnommen und so gefunden, dass diese theoretische Verkürzung geringer ist, als bei Isotonie. Dieser Befund ist eine von den Thatsachen, auf die ich mich stütze bei der Bekämpfung der Hypothese von Gad und Kohnstamm.

R. Allen hat nun das Umgekehrte gemacht; er hat den Muskel zuerst sich isotonisch verkürzen lassen, ihn dann in einem

1) Du Bois Reymond's Archiv 1896. S. 294.

2) Dies Archiv Bd. 55. S. 184.

bestimmten zu variirenden Zeitmoment plötzlich bis zur Ruhelänge gedehnt und die entwickelte Spannung bestimmt. Er fand, dass plötzliche Dehnung des Muskels während der isotonischen Zuckung bis zur Ruhelänge geringere Spannung liefert, als im entsprechenden Zeitpunkt die isometrische Zuckung aufweist, und er zieht daraus den Schluss, dass die Längsattraction bei isotonischer Zuckung, d. i. der Betrag der im Muskel während der isotonischen Zuckung entwickelten mechanischen Energie, kleiner ist, als die während der isometrischen Zuckung entwickelte. Die Berechtigung dieses Schlusses erkenne ich nicht an. Allen hat nicht bedacht, dass seine Versuchsergebnisse bedingt sein können durch die Veränderungen des Contractionsprocesses, die nach meinen Untersuchungen¹⁾ eine Spannungsvermehrung und zumal eine solch' plötzliche hat und die sich in einer geringeren Verkürzung äussert. Ich habe nämlich bei meinen „Zugzuckungen“ im Principe die gleichen Versuche, wie Allen, schon angestellt, nur hielt ich den Muskel nicht nach der momentanen Dehnung während des Restes der Zuckung gedehnt, sondern entspannte ihn sofort danach auch wieder momentan. Wäre durch die Spannungsänderung der Contractionsprozess nicht geändert worden, so hätte nach der Entspannung der Zeichner eine Curve zeichnen müssen, die mit der isotonischen Curve zusammengefallen wäre. Das war aber nicht der Fall, sondern die Curve der Zugzuckung lag viel tiefer, als die isotonische. Ich habe weiter gezeigt,²⁾ dass diese Erscheinungen nur durch eine Aenderung des Contractionsprocesses bedingt sein kann. Wenn die Verkürzung nach der plötzlichen Dehnung kleiner ist, als bei Isotonie, so dürfen wir auch erwarten, dass die bei der plötzlichen Dehnung entwickelte Spannung kleiner ist, als die Längsattraction bei der isotonischen Zuckung. Folglich lässt sich auf Grund der Versuche Allen's nichts über die Längsattraction bei der isotonischen Zuckung aussagen.

Meiner Ansicht nach giebt die von Allen construirte Curve demnach nicht den Verlauf der Längsattraction bei der isotonischen Zuckung an, sondern den Verlauf dieser Attraction vermindert um einen gewissen Betrag in Folge der Beschleunigung des Erschlaffungsprocesses durch die momentane Dehnung. Die Allen-

1) Dies Archiv Bd. 61. S. 77.

2) Dies Archiv Bd. 62. S. 499.

sche Curve unterscheidet sich von der isometrischen aber dadurch, dass bei der letzteren die Längsattraction verstärkt ist durch den grösseren Kraftumsatz. So erklärt sich, dass die isometrische Curve grössere Spannungen liefert, als die Allen'sche, so erklärt sich ferner im Einklang mit den im Vorstehenden entwickelten Anschauungen auch, dass der isometrische Gipfel später fällt, als der Gipfel der Allen'schen Curve.