(Aus dem physiologischen Institut zu Würzburg.)

Ueber die Summation der Wirkung von Entlastung und Reiz im Muskel.

Zweite Abhandlung.

Von

Dr. **Fr. Schenck.**

Wird die Belastung eines Muskels im Beginne der Zuckung um einen bestimmten Werth vermindert, so ist das erreichte Contractionsmaximum nicht so gross, wie bei einer isotonischen Zuckung, bei der die Last schon vor der Erregung klein ist. Es addiren sich also die Entlastungsverkürzung und die Thätigkeitsverkürzung in diesem Falle nicht algebraisch.

Die Erklärung dieser von von Kries¹⁾ beobachteten Erscheinung hat zu einer Controverse zwischen ihm und mir geführt.

von Kries nimmt an, dass Entlastungs- und Thätigkeitsverkürzung nicht zwei verschiedene Vorgänge, sondern identisch sind. Da die Verkürzungsgeschwindigkeit eine beschränkte sein soll, so kann eine Summation der Wirkung von Entlastung und Reiz nur soweit stattfinden, bis die maximale Verkürzungsgeschwindigkeit erreicht ist. Geben die einzelnen Wirkungen von Entlastung und Reiz zu einander addirt eine grössere Geschwindigkeit als die maximale, so geht der Ueberschuss unausgenützt verloren.

Die Umkehr dieses Satzes sagt aus, dass Spannungsvermehrung den Contractionsprocess hemmt.

Ich²⁾ habe dagegen angenommen, dass die geringere Verkürzung verursacht ist durch eine Beschleunigung des Erschlaffungsprocesses, und zwar, weil ich auf Grund anderer Beobachtungen und im Einklang mit den myothermischen Gesetzen annehmen zu

1) Du Bois-Reymond's Archiv 1880. S. 348 und 1892. S. 1.

2) Dies Archiv Bd. 50. S. 166 u. Bd. 53. S. 394.

müssen glaubte, dass die grosse Spannung im Beginn der Entlastungszuckung den Verkürzungsprozess verstärkt und verlängert. Diese Annahme macht den Satz von Kries', dass Entlastungs- und Thätigkeitsverkürzung identisch sind, überflüssig.

Nun bieten neuere Beobachtungen von mir und Freisfeld¹⁾ Anhaltspunkte, um meine Auffassung auf ihre Richtigkeit hin zu prüfen. Wir haben gefunden, dass der hemmende Einfluss der Spannung auf die Verkürzung um so undeutlicher wird, je mehr der Muskel ermüdet ist, ja dass er beim ermüdeten Muskel durch den fördernden Einfluss verdeckt werden kann. Dieser Fund macht meine Annahme sehr plausibel, weil es ja zweifellos sein dürfte, dass gerade der Erschlaffungsprozess durch die Ermüdung in besonderem Grade verändert wird. Durch die Hypothese von Kries' wird dagegen unsere Beobachtung nicht verständlich gemacht.

Es ergibt sich nun die Aufgabe, zu untersuchen, ob auch die Hemmung der Verkürzung in den Entlastungszuckungen beim ermüdeten Muskel nicht mehr zu beobachten ist.

In den Versuchen, die ich zu diesem Zwecke anstellte, wurde die Entlastung im Beginn der Verkürzung gerade so vorgenommen, wie in meinen früheren Versuchen, nämlich durch Oeffnen eines Stromkreises, wonach das electromagnetisch festgehaltene Gewicht abfiel. Betreffs des Weiteren kann auf das früher Gesagte²⁾ verwiesen werden. Das Präparat — Froschsemimembranosus und gracilis von beiden Seiten — wurde in seiner ganzen Länge aufgehangen.

Es wurde nun jedesmal zunächst eine Entlastungszuckung und eine isotonische bei kleiner Last registriert, dann der Muskel durch eine Reihe von Zuckungen, die nicht aufgezeichnet wurden, ermüdet, dann wieder einige Entlastungszuckungen und isotonische registriert, dann weiter ermüdet u. s. w.

Die Resultate einer Reihe solcher Versuche gebe ich in der folgenden Tabelle wieder. Es bedeutet H_i die Hubhöhe der isotonischen Zuckung bei geringer Last in mm gemessen, H_e die Erhebung des Gipfels der Entlastungszuckung über der Abscissenaxe der isotonischen. In jeder Serie ist der grösste Werth für den Quotienten $\frac{H_e}{H_i}$ durch fetten Druck hervorgehoben.

1) Dies Archiv Bd. 57. S. 606.

2) Dies Archiv Bd. 53. S. 398.

	Hi	He	$\frac{He}{Hi}$
1. Präparat			
1.	32	27	0,84
2.	24	20	0,83
3.	18	18	1,00
4.	14,5	13	0,90
2. Präparat			
1.	36,5	29,5	0,81
2.	27,5	25,5	0,93
3.	18,8	19,0	1,01
4.	12,0	14,5	1,21
3. Präparat			
1.	33,0	30	0,91
2.	32,0	30	0,94
3.	18,5	17	0,92
4. Präparat			
1.	30	23	0,77
2.	23	18	0,78
3.	16	12	0,77
5. Präparat			
1.	42	28	0,67
2.	21	15,5	0,74
3.	10	8,5	0,85
6. Präparat			
1.	28,5	25,0	0,83
2.	17,5	14,5	0,88
3.	5,0	4,0	0,80

Was lehren nun diese Versuchsergebnisse?

Der Quotient $\frac{He}{Hi}$ hätte nach meiner Auffassung sich mit zunehmender Ermüdung der 1 nähern, dieselbe vielleicht sogar bei gewissem Grade der Ermüdung übertreffen müssen, um danach bei grosser Ermüdung wieder auf 1 zurückzusinken. Wir sehen aber, dass nur in einem Fall 1 überschritten, in einem anderen erreicht wird, sonst ist $\frac{He}{Hi}$ immer kleiner als 1. Folglich reicht meine Deutung nicht aus.

Sollen wir nun deshalb meine Annahme fallen lassen, und die von von Kries gegebene Erklärung wieder gelten lassen? Nun, es sei zunächst darauf aufmerksam gemacht, dass die Bedenken, die gegen von Kries erhoben werden können, durch unsere neuen Beobachtungen nicht beseitigt sind. Und ander-

seits darf nicht ausser Acht gelassen werden, dass meine Annahme durch eine grosse Zahl anderer Erscheinungen sehr gestützt wird. Wir werden daher fragen, ob wir einen Ausweg finden können, ohne meine Annahme preiszugeben. Das ist in der That möglich.

Es ist bisher eins von uns übersehen worden, das beim Zustandekommen der Erscheinung wesentlich betheiligt sein muss. Das ist die Thatsache, dass der Vorgang der Entlastungsverkürzung im Moment der höchsten Erhebung der Entlastungszuckungcurve noch nicht beendet ist. Zwar folgt auf die Entlastung zunächst eine rasch ablaufende Längenabnahme, aber gleich nach der Entlastung ist der Muskel noch nicht soweit verkürzt, als einige Zeit nachher. Die Länge nimmt in Folge der elastischen Nachwirkung langsam weiter ab. Dass nun in Folge der grösseren Länge bei der Entlastungszuckung das erreichte Zuckungsmaximum tiefer liegen kann, als bei der isotonischen, ist klar.

Es ist jüngst von Blix¹⁾ darauf aufmerksam gemacht worden, dass die Ausgangslänge bei der Erklärung der Versuche über den Einfluss der Spannung auf den Ablauf des Contractionsprocesses nicht gebührend berücksichtigt worden ist. Die Versuche, die Blix zu Anfang seiner Abhandlung beschreibt, lassen auch keinen Zweifel, dass er darin Recht hat. Allerdings geht er wohl zu weit, wenn er nun jeden Einfluss der Spannung auf den physiologischen Contractionsact leugnet, und alle bisher darauf zurückgeführten Erscheinungen nur durch Verschiedenheiten im Verlaufe der secundären elastischen Vorgänge und durch verschieden grosse Betheiligung der nicht contractilen elastischen Theile des Muskels an der Contraction bedingt hält.

Die Verschiedenheit der Ausgangslängen macht schon in dem in Rede stehenden Falle nicht allein alle Beobachtungen verständlich aus folgendem Grunde:

Wäre die fragliche Erscheinung nur durch die Verschiedenheit der Ausgangslängen bedingt, dann müsste die Differenz ($H_i - H_e$) bei fortschreitender Ermüdung immer gleich bleiben, mithin aber $\frac{H_e}{H_i}$ immer kleiner werden, weil H_i auch immer weiter abnimmt. Denn die elastische Nachschrumpfung ist in der kurzen Zeit, die der Differenz der Gipfelzeiten bei verschiedenen Graden von Er-

1) Skandinavisches Archiv Bd. V. S. 152.

müdung entspricht, von so verschwindend kleinem Betrage, dass dadurch nicht ein wesentlich kleineres ($H_i - H_e$) bei grösserer Ermüdung bedingt sein kann. Der Quotient $\frac{H_e}{H_i}$ nimmt aber nicht stetig ab, sondern in allen Fällen wenigstens zunächst sogar zu, so dass er in einigen Fällen gleich oder grösser als 1 wird.

Es muss demnach ausser der Verschiedenheit der Ausgangslängen noch ein anderer Factor wirksam gewesen sein, der den Quotienten $\frac{H_e}{H_i}$ mit zunehmender Ermüdung zu vergrössern sucht.

Das ist nun aber gerade der Factor, den wir nach meiner Annahme finden mussten: wir vermuthen ihn in der Beschleunigung der Erschlaffung, die mit zunehmender Ermüdung geringer wird, und dann sogar übertroffen werden kann durch die Verstärkung des Verkürzungsprocesses.

Bei stark ermüdetem Muskel fällt der Einfluss der Spannung auf den Verkürzungs- und Erschlaffungsprocess aber ganz weg. Hier würde also die Verschiedenheit der Ausgangslänge allein in Betracht kommen; hier müsste also nach dem vorhin Gesagten eine Abnahme von $\frac{H_e}{H_i}$ eintreten. Thatsächlich folgt auch in mehreren Versuchen auf die anfängliche Zunahme von $\frac{H_e}{H_i}$ später eine Abnahme.

Uebrigens bieten die bei stark ermüdetem Muskel erhaltenen Zahlen auch ein Kriterium für die Frage, ob den Ausgangslängen die Bedeutung zukommt, die wir ihnen zugeschrieben haben. Die Differenz $H_i - H_e$ muss nämlich hier etwa gleich der Differenz der Ausgangslängen sein. Die Differenz $H_i - H_e$ beträgt in den Versuchen bei grösster Ermüdung im Mittel 12 mm. Die Differenz der Ausgangslängen wurde einigemale bestimmt durch Versuche mit Entlastung ohne Reizung. Es ergab sich für die dem Zuckungsmaximum entsprechende Zeit eine solche von 1,5—2,5 mm. Dass die Differenz der Ausgangslängen um ein Weniges grösser als die Differenz $H_i - H_e$ erscheint, ist erklärlich, weil durch die Zuckung die elastische Nachschrumpfung etwas beschleunigt wird, mithin hier die Differenz der Ausgangslängen etwas kleiner zu setzen sein wird, als in derselben Zeit beim ungereizten Muskel.

Da übrigens die Differenz $H_i - H_e$ beim unermüdeten Muskel

durchschnittlich bedeutend grösser ist, als die Differenz der Ausgangslängen, so geht auch daraus hervor, dass das fragliche Phänomen beim unermüdeten Muskel auf die Verschiedenheit der Ausgangslängen allein nicht zurückgeführt werden kann, sondern dass noch ausserdem eine Hemmung der Verkürzung im Spiel ist, die um so geringer wird, je grösser die Ermüdung. In diesem Punkte entsprechen also unsere Beobachtungen doch dem, was nach meiner Annahme zu erwarten war.

Wir kommen demnach in unserem Falle mit der Hypothese Blix nicht aus. Es giebt aber noch andere Thatfachen, die derselben widersprechen.

Blix führt, wenn ich seine oft wenig klaren Auseinandersetzungen richtig verstanden habe, die Veränderungen des Zuckungsverlaufs, die in Folge von Spannungsänderungen während der Zuckung zu beobachten sind, auf mechanische Vorgänge in den inactiven Theilen des Muskels zurück. Verschiedenheiten in der Mitwirkung elastischer Kräfte der inactiven Theile und verschieden grosse Nachschrumpfungen sollen die Unterschiede des Zuckungsverlaufs bedingen. Die Nachschrumpfungen spielen nicht blos bei den Gestaltveränderungen des Muskels nach Entlastung eine Rolle, sondern betheiligen sich auch an der Contraction als Folge der durch den physiologischen Contractionsact bedingten Gestaltveränderung.

Blix hat sich die Begründung seiner Ansicht sehr leicht gemacht. Er beschreibt einige Beobachtungen, die sich allenfalls nach seiner Auffassung erklären lassen. Was man aber bei ihm ganz vermisst, ist der Nachweis, dass alle Thatfachen, auf die man bisher die Annahme der Abhängigkeit des physiologischen Contractionsactes von der Spannung gegründet hat, auch ohne letztere Annahme zu deuten sind.

Man kennt zwei verschiedene Aenderungen des Zuckungsverlaufs durch die Spannung:

1. eine Verstärkung und längere Dauer der Verkürzung, die z. B. in den Zuckungen mit Anfangshemmungen bei von Kries¹⁾, in den Schleuderzuckungen bei Sogalla²⁾, in den von mir be-

1) a. a. O.

2) Dissertat. Würzburg 1889.

schriebenen Anschlagzuckungen¹⁾ des kalten Muskels zu beobachten ist. Diese Erscheinungen sind nicht zu erklären aus der Annahme von Blix, denn nach Blix kann die Spannungszunahme in diesen Fällen auf die Verkürzung keine andere Wirkung haben, als eine hemmende, die bewirkt wird durch geringere Nachschrumpfung;

2. eine Hemmung und geringere Dauer der Verkürzung. Von den vielen Beobachtungen, die das beweisen, will ich hier nur die der Anschlagzuckungen des warmen Muskels¹⁾ erwähnen, weil ich an diese die folgenden Betrachtungen anknüpfen will.

Auch hier kann im Sinne von Blix nur an die Hemmung der Nachschrumpfung gedacht werden. Denn die elastischen Kräfte inactiver Theile, die an der Contraction theilhaftig sein könnten, sind in den isotonischen und Anschlagzuckungen gleich.

Aus den Curven der Anschlagzuckungen des warmen Muskels lässt sich nun durch eine einfache Betrachtung entnehmen, wie gross der Antheil der Nachschrumpfung, wie gross der der contractilen Kräfte an der Verkürzung sein muss, unter der Voraussetzung, dass Blix' Ansicht richtig ist. Ich verweise auf die Curve Figur 3a meiner Abhandlung in diesem Archive Bd. 57 S. 611. Es finden sich am Ende der Curven erhebliche Schleuderungen des Zeichenhebels; dieselben lassen sich aber durch graphische Interpolation eliminiren. In Folge dessen muss wohl auch der Gipfel der isotonischen Zuckung niedriger gesetzt werden, als er in der Curve erscheint. Um die Hubhöhe sicher nicht zu hoch anzunehmen, wollen wir sie nur gleich $\frac{2}{3}$ der in der Curve erhaltenen setzen; dann ist sie immerhin noch doppelt so gross, als die Höhe des Anschlags über der Abscissenachse. Die Gipfelzeit der so corrigirten Curve der isotonischen Zuckung wird ungefähr zusammenfallen mit dem Zeitpunkt, in dem bei der Anschlagzuckung der Zeichner vom Anschlag aus nach abwärts sich zu bewegen beginnt.

Wenn nun durch den Anschlag der Verlauf der durch die contractilen Kräfte allein bedingten Verkürzung nicht geändert sein soll, dann ist in der isotonischen Zuckung zunächst einmal der ganze Betrag der Verkürzung von der Anschlaghöhe bis zum Gipfel nur auf Rechnung der Nachschrumpfung zu setzen. Das ist

1) Dies Archiv Bd. 55. S. 626. Bd. 57. S. 606.

also in unserer corrigirt gedachten Figur die Hälfte der ganzen Verkürzung. Nennen wir diesen Betrag a . Aber auf Rechnung der Nachschrumpfung ist noch mehr zu setzen: auch bei der Anschlagzuckung muss die Nachschrumpfung betheiligt sein, weil hier der Muskel sich ja auch verkürzt und zwar halb mal so viel als in der isotonischen Zuckung. Demnach dürfen wir annehmen, dass bei der Anschlagzuckung allein ungefähr halb mal so viel Nachschrumpfung an der Contraction betheiligt ist, als bei der freien isotonischen Zuckung. Nennen wir den gesuchten Betrag der Nachschrumpfung in der ganzen isotonischen Zuckung x , so ist

$$x = a + \frac{x}{2} \text{ oder } x = 2a.$$

Das heisst mit Worten: Wenn Blix recht hat, so ist die Verkürzung im Moment der Gipfelzeit der isotonischen Zuckung nur durch die Nachschrumpfung bedingt, contractile Kräfte wirken in diesem Moment nicht im Muskel. Das wird er doch wohl selbst nicht glauben.

Diese Betrachtung ergibt indirect den Beweis, dass auch die Hemmung der Verkürzung durch die Spannung auf einer Aenderung des physiologischen Contractionsactes beruht.

Es fehlt bis jetzt jeder Grund, die alte Lehre von dem Einfluss der Spannung auf den Contractionsprocess preiszugeben.