Die Energie des Muskels als Oberflächenenergie.

Von

J. Bernstein.

(Mit 1 Textfigur.)

Die Versuche, welche ich im Anschluss an die Quincke'sche Theorie der amöboiden Bewegung an einem Quecksilbertropfen¹⁾ angestellt hatte, dessen lebhafte Formveränderung und Locomotionen der thierischen Bewegung so auffallend ähnlich sind, brachten mich zu der Ueberzeugung, dass die Idee, auch die Ursache der Muskelbewegung auf Wirkungen der Oberflächenspannungen in der Muskelfaser zurückzuführen, eine wissenschaftliche Berechtigung habe. Zuerst finde ich diese Idee ausgedrückt bei D'Arsonval²⁾; derselbe geht von den capillar-elektrischen Erscheinungen aus und construirt auf Grund derselben ein Modell der quergestreiften Muskelfaser und des elektrischen Organs, welches folgendermaassen zusammengesetzt ist. In einem Kautschukrohr befinden sich in Abständen poröse Scheiben aus Rohr oder Thon festgebunden, so dass das Ganze in mehrere Abtheilungen zerfällt. Jede Abtheilung wird mit einer Schicht Hg gefüllt, über welcher sich eine Schicht verdünnter Säure befindet. Dieses Modell, senkrecht aufgehängt, wird an seinem oberen und unteren Ende mit einer Leitung versehen. Dasselbe soll bei der Dehnung und Zusammenziehung einen elektrischen Schlag geben, und umgekehrt soll bei der Durchleitung elektrischer Ströme durch dasselbe ein mechanischer Effect eintreten³⁾. D'Arsonval ver-

1) Chemotropische Bewegung eines Quecksilbertropfens. Dieses Archiv Bd. 80 S. 628. 1900.

2) Recherches d'électro-physiologie. — Relations entre la tension superficielle et certains phénomènes électriques d'origine animale. Archive de physiologie V. sér. tom. 1 p. 460. Br. Séquard 1889.

3) l. c. S. 465: „Les déformations mécaniques, quelque faibles et quelque rapides qu'elles soient, modifient la tension électrique. Réciproquement: les variations de tension électrique, quelque faibles et quelque rapides qu'elles soient, s'accompagnent d'une déformation mécanique.“

bindet das untere Ende des Schlauches mit einem Diaphragma und die Pole des Modells mit einem Telephon (oder besser Mikrophon) und hört beim Sprechen gegen das Diaphragma in dem Telephon die Worte. Dieser Versuch beweist eine Entstehung von Stromschwingungen durch akustische Schwingungen. Ein Versuch an dem Modell, welcher das Umgekehrte zeigt, ist nicht beschrieben; dagegen folgt eine Beschreibung des Breguet'schen Hg-Telephons, durch welches elektrische Schwingungen, an dem einen Ende der Leitung akustisch erzeugt, an dem anderen Ende der Leitung nach dem Princip des Lippmann'schen Capillarelektrometers wieder in akustische verwandelt werden.

Die weiteren Betrachtungen und Versuche D'Arsonval's über negative Schwankung des Muskels brauchen hier nicht weiter berücksichtigt zu werden.

Im hiesigen Institut hat Dr. Tschermak das D'Arsonval'sche Modell nachgebildet. Dasselbe gab bei Dehnung und Zusammenziehung sehr grosse, abwechselnd gerichtete Ablenkungen am Spiegelgalvanometer. Bei Durchleitung von constanten Strömen durch dasselbe war eine mechanische Wirkung nicht zu bemerken und auch kaum zu erwarten, da die Ströme nicht so stark wirken durften, dass Elektrolyse eintrat. Dagegen haben wir bei Durchleitung von abwechselnd gerichteten Inductionsströmen aus einem Schlittenapparat, dessen primäre Spirale mit dem akustischen Unterbrecher verbunden war, sehr gute akustische Wirkungen an dem Modell wahrgenommen. Das untere Ende des senkrecht aufgehängten Modells wurde mit dem Lüdtge'schen Mikrophon fest verbunden, in dessen Kreis ein Daniell und ein Telephon eingeschaltet war. Wir hörten bei Zuleitung der Ströme zum Modell sehr schön den Ton des Unterbrechers, der in einem Nebenzimmer auf Wattelagen stand, in dem Telephon. Es entstehen also in der That Longitudinalschwingungen in dem Modell bei Zuleitung abwechselnd gerichteter Ströme. Dieselben sind die Folge der Deformation der Hg-Schichten durch Aenderung der Oberflächenspannungen bei der Polarisirung. Es fragt sich aber, ob die Deformationen des Hg an sich Verlängerungen und Verkürzungen des Ganzen bewirken würden, wenn sie stationär blieben, oder ob die Schwingungen vielleicht nur eine Folge der Erschütterungen des Hg durch jede Deformation sind. Man muss annehmen, dass jeder Stromstoss an der unteren und oberen Fläche des Hg entgegengesetzte Deformationen verursacht, d. h. Abflachung

an der unteren und stärkere Krümmung an der oberen Fläche oder umgekehrt. Da die Oberflächenspannungen zwischen der porösen Wand — Hg und der Flüssigkeit — Hg wohl nicht gleich sind, so heben sich vielleicht die Wirkungen nicht auf. Wie aber der Vorgang in Wirklichkeit abläuft, bedarf der weiteren Untersuchung.

Ich habe, von dieser Ueberlegung ausgehend, dass bei Durchleitung von Strömen in der Längsrichtung eines solchen Modells sich die Verkürzungen und Verlängerungen der Hg-Schichten zum Theil aufheben müssten, vor längerer Zeit ein anderes Modell zu construiren versucht. Dasselbe bestand aus einem Froschdarm, der, mit Hg gefüllt und mit Fäden in Abständen von einigen Millimetern umschnürt, eine perlschnurartige Reihe von Hg-Tropfen bildete. Der Darm wurde mit verdünnter Schwefelsäure getränkt. Alsdann wurden die Spitzen feiner Nadeln, die bis auf die Spitzen lackirt waren, durch die Darmwand in die Mitte jedes Tropfens eingesenkt; dagegen wurden die umschnürten Stellen zwischen je zwei Hg-Tropfen mit feinen Lamettafäden umbunden. Alle Nadeln wurden an der einen Seite und alle Lamettafäden an der entgegengesetzten Seite zu einer Leitung verbunden. Lässt man nun einen Strom von den Nadeln durch das Hg zu den Fäden hindurchfliessen, so wird an den beiden Polen eines Hg-Tropfens die gleiche Aenderung der Oberflächenspannung, also die gleiche Deformation erfolgen. Hängt man das Modell auf und belastet so weit, dass die Hg-Tropfen eine ellipsoide Gestalt annehmen, so müssten sie sich der Kugelgestalt nähern und das Modell verkürzen, wenn die Pole der Tropfen die Kathode bilden. Indessen war bei Anwendung zweier Daniell eine sichtbare Bewegung nicht wahrzunehmen, und stärkere Ströme verursachten eine Gasentwicklung durch Elektrolyse.

Es finden sich ferner in Arbeiten von Gad einige Bemerkungen vor, in denen eine Mitwirkung der Obersflächenpannung bei der Contraction der quergestreiften Muskelfaser als möglich hingestellt wird. In einem Aufsatz: „Zur Theorie der Erregungsvorgänge“¹⁾ gibt er folgende hypothetische („bildliche“) Vorstellung von dem Contractions-process: „Die Querscheiben, die den Muskel zusammensetzen, sind in Folge ihrer besonderen chemischen Constitution in der Ruhe nicht mischbar und durch einen Meniscus mit Oberflächenspannung von

1) Du Bois' Archiv für Physiologie 1893 S. 170. Verhandl. der Berl. physiol. Gesellsch. 14. October 1892.

einander getrennt. Der Reiz greift zunächst in der einen Substanz an, und der in ihr ausgelöste chemische Process verändert diese in der Art, dass bei gestatteter Verkürzung ihre Theilchen sich zwischen diejenigen der Substanz der benachbarten Querscheibe einschieben, dass es in gewissem Sinne zu einer Mischung beider Substanzen kommt, aber am Orte der zweiten. (Anmerkung: Wir haben diese Vorstellung der anderen ebenso naheliegenden vorgezogen, dass der Mechanismus der Verkürzung auf einer Vergrösserung der sich berührenden Oberflächen zwischen den benachbarten Querschichten beruhe, durch Aenderung der Oberflächenspannung.) Unter dem Einfluss der neuen Anordnung entwickelt sich nun im Wechselverkehr zwischen beiden Substanzen ein zweiter Process, der die Mischbarkeit wieder aufhebt und die Restitution bewirkt.“¹⁾ Ferner wird in einer späteren Arbeit gesagt, „es sei zu erwarten, dass chemische Processe, welche sich in diesen Substanzen (Schichten der Muskelfaser) abspielen, die Bedingungen für die räumlichen Beziehungen der Substanzen ändern werden, sei es durch Aenderung der die Grösse der Berührungsflächen bestimmenden Oberflächenconstanten, sei es durch Aenderung der Mischungsmöglichkeit oder des Mischungsstrebens“. Nach dieser Vorstellung würde die Contraction eine Folge einer Verminderung der Oberflächenspannung zwischen zwei differenten Schichten der Faser sein; bei einer Mischung derselben würde sie Null werden müssen. Dann ist von Verworn²⁾ auf Grund von Beobachtungen von Schäfer eine Ansicht ausgesprochen worden, nach welcher die isotrope Substanz bei der Contraction in feine Röhrchen einströmen soll, die sich in der anisotropen Substanz befinden und bis zur Mittelscheibe reichen sollen. Verworn betrachtet diesen Vorgang als analog der Contraction der Pseudopodien des Protoplasmas, das Zurückfliessen als analog der Expansion. Verworn nimmt als bewegende Kräfte neben den Oberflächenspannungen auch chemische Anziehungskräfte zu Hülfe; es geht aus der Darstellung nicht deutlich hervor, welcher Einfluss den Oberflächenspannungen zwischen anisotroper, isotroper Substanz und Sarkoplasma allein zukommt.

1) Ein weiteres Eingehen auf die Betrachtungen von Gad über die Vorgänge bei isotonischer und isometrischer Contraction würde hier nicht am Platze sein.

2) Allgemeine Physiologie 1895 S. 551.

Endlich ist von Jensen¹⁾ die Hypothese gemacht worden, dass die Fibrillen der Muskelfasern Flüssigkeitsfäden seien, welche, von dem Sarkoplasma eingehüllt, sich vermöge einer Zunahme der Oberflächenspannung bei der Contraction verkürzen. Wir werden auf diese Annahme im weiteren Verlauf der Abhandlung Bezug nehmen.

I. Allgemeine Theorie.

1. Voraussetzungen.

Bevor wir irgend eine specielle Hypothese über die Gestalt und Lagerung derjenigen contractilen Elemente der Muskelfaser, durch deren Oberflächenspannungsänderung die Contraction zu Stande kommen soll, der weiteren Untersuchung zu Grunde legen, wird es gerathen sein, diejenigen allgemeinen Bedingungen zu formuliren, welche bei jeder Hypothese solcher Art erfüllt sein müssen. Es wird angenommen, dass die Arbeit des Muskels durch Verminderung der Oberfläche contractiler Elemente zu Stande kommt, da nach Gauss die potentielle Energie der Oberfläche gleich dem Product von Oberfläche und Oberflächenspannung ist, mechanische Arbeit daher nur durch Abnahme der Oberfläche daraus entstehen kann. Hierbei bleibt die Gestalt der contractilen Elemente zunächst unbestimmt, aber von ihrer Lagerung und Anordnung innerhalb der Faser wird vorausgesetzt, dass sie eine in der Längs- und Querrichtung regelmässige sei, d. h. dass sie sich in beiden Richtungen immer in derselben Weise wiederhole. Es muss ferner die Voraussetzung gemacht werden, dass neben der aus der Oberflächenspannung resultirenden Kraft, sowohl in der Ruhe wie in der Contraction, eine elastische Kraft der Muskelsubstanz wirksam ist, welche je nach Bedingungen der ersteren theils entgegengesetzt, theils gleichgerichtet sein wird. Wäre dies nicht der Fall, so müsste, wenn die wirkende Oberflächenspannung in der Ruhe auch nur eine sehr kleine wäre, die in Betracht kommende Oberfläche schon ihren minimalsten Werth annehmen, und eine Bewegung wäre bei der Reizung nicht mehr möglich. Die contractilen Elemente müssen also im Ruhezustande eine den Minimalwerth um eine gewisse Grösse übertreffende Oberflächengrösse besitzen. Betrachten wir den Zustand der gleichmässigen tetanischen Contraction in Bezug auf die

1) Dieses Archiv Bd. 30. Ueber den Aggregatzustand der Muskeln S. 220 ff.

Wirkung der Kräfte als einen stationären¹⁾, so ist sowohl im Ruhezustande wie im Zustande einer gleichförmigen Contraction die Summe der aus der Oberflächenspannung resultirenden, der elastischen Kräfte und der äusseren Kräfte gleich Null. Die elastischen Eigenschaften des Muskels weichen bekanntlich, wie die aller organisirten Körper, von denen vollkommen isotroper²⁾ anorganischer Körper erheblich ab, so dass man einen constanten Elasticitätscoefficienten für denselben in Wirklichkeit nicht feststellen kann. Wir wollen daher der Allgemeinheit wegen zunächst annehmen, dass derselbe eine unbestimmte Function der Längenänderung des Muskels sei, und wollen diese variable Grösse bei der Dehnung des Muskels über seine natürliche Länge im Ruhezustande mit ε (Dehnungscoefficient) und bei der Verkürzung unter diese Länge mit ε' (Compressioncoefficient) bezeichnen. Beide Grössen werden bei einem isotropen Körper als nahezu gleich gross angenommen; für einen äolotropen Körper könnten sie aber verschieden sein.

Ob nun diese beiden variablen Elasticitätscoefficienten im ruhenden und contrahirten Muskel dieselben sind oder verschieden, mag zunächst dahingestellt bleiben. Nach der Weber'schen Theorie, nach welcher man auch die contrahirenden Kräfte als elastische ansieht, muss man diese Coefficienten in beiden Zuständen als verschiedene ansehen. Da aber nach unserer Annahme die contrahirenden Kräfte andere sind, so sind wir nicht gezwungen, eine Verschiedenheit der Werthe vorauszusetzen.

Endlich wollen wir noch die Voraussetzung machen, dass die contractilen Elemente so angeordnet seien, dass ihre aus der Oberflächenspannung resultirenden Kräfte in der Kraft des Muskels ganz zur Geltung kommen, ohne dass Componenten derselben verloren gehen. Es ist dies jedenfalls die zweckmässigste Einrichtung, welche auch die wahrscheinlichste ist.

Unter diesen Voraussetzungen gelingt es, Gleichungen aufzustellen, welche eine Beziehung zwischen der Oberflächenspannung der Muskelsubstanzen gegen einander und der Kraft und mechanischen Leistung

1) Wir können hier für die rein mechanische Wirkung von der Discontinuität der tetanischen Contraction absehen.

2) Isotrop ist hier nicht nur optisch, sondern in ganz allgemeinem Sinne gemeint. Eine Kugel eines isotropen Körpers zeigt in allen Durchmessern untersucht dieselben physikalischen Eigenschaften. Ein Körper, der diese Eigenschaft nicht hat, ist äolotrop (siehe Thomson und Tait, Theoretische Physik Bd. 2 S. 207. 1894).

des Muskels ausdrücken. Auf Grund dieser Gleichungen sollen auch unter vereinfachenden Annahmen numerische Werthe für die Oberflächenspannungen in der Contraction und Ruhe berechnet werden.

2. Gleichungen der Kraft.

In Folgendem sollen die Gleichgewichtsbedingungen zwischen der Kraft der Oberflächenspannung, der Elasticität und der Belastung des Muskels entwickelt werden.

Wir betrachten der Einfachheit halber zuerst den Fall

a), in welchem der Muskel, ideal gedacht, mit dem Gewichte Null belastet ist. Seine natürliche Länge sei L , und die variable Länge bei der Zusammenziehung sei l . Die Oberfläche eines contractilen Elementes sei u , seine Länge λ . Bei einer Contraction um die Länge $d\lambda$ ist die Abnahme der Oberfläche gleich du , und ist α die in dem gedachten Zustande herrschende Oberflächenspannung des Elementes, so ist die auf dem Wege $d\lambda$ geleistete Arbeit gleich $\alpha \cdot du = \alpha \frac{du}{d\lambda} d\lambda$. Es ist daher die Kraft, mit welcher die contractilen Elemente in dem gegebenen Zustande wirken, gleich $\alpha \frac{du}{d\lambda}$, und ziehen in einem Querschnitt q eine Anzahl von n Elementen, so ist die gesammte Kraft $n \cdot \alpha \cdot \frac{du}{d\lambda}$.

Hat nun der Muskel ohne Belastung in der Contraction die constante Länge l_o angenommen, so ist die Hubhöhe $h_o = L - l_o$, und die elastische Kraft, welche der Contraction das Gleichgewicht hält, ist daher $q \frac{h_o}{L} \cdot \varepsilon'$, wenn ε' den Elasticitätscoefficienten des Muskels bei der Compression bedeutet.

Wir haben also die Gleichung:

$$n \cdot \alpha \left(\frac{du}{d\lambda} \right)_o - q \cdot \frac{h_o}{L} \cdot \varepsilon' = 0 \quad . \quad . \quad . \quad (1).$$

Setzen wir nun den Fall

b), dass der Muskel ein Gewicht p bei der Contraction von der natürlichen Länge L aus, um die Höhe h_p hebt, so dass er sich bis zur Länge l_p verkürzt und $h_p = L - l_p$ ist, so haben wir die Gleichung: $n \cdot \alpha_p \cdot \left(\frac{du}{d\lambda} \right)_p - q \cdot \frac{h_p}{L} \cdot \varepsilon' - p = 0 \quad . \quad . \quad . \quad (2),$

wenn wir α_p die in dem gegebenen Zustande der Contraction herrschende Oberflächenspannung der contractilen Elemente nennen.

Die beiden Werthe α und α_p müssen wir als verschiedene betrachten, während wir voraussetzen wollen, dass der Muskel in beiden Fällen mit gleich starken Reizen gereizt werde. Dies folgt aus der uns bekannten Thatsache, dass die Menge der ausgelösten Energie im Muskel von der Belastung resp. Spannung desselben abhängt. Da nun ein Theil dieser Energie als Oberflächenenergie erscheinen soll, so müssen wir auch für diese eine Abhängigkeit von der Belastung in Betracht ziehen. In welcher Weise sich die Oberflächenspannungen zu den Spannungen des Muskels verhalten, wird erst später erörtert werden können.

Wir nehmen nun den Fall

c), in welchem der Muskel in der Contraction bei seiner natürlichen Länge L das Gewicht k trägt, welches alsdann seine Kraft misst. Da in diesem Falle h gleich Null ist, so haben wir die Gleichung:

$$n \cdot \alpha_k \cdot \left(\frac{du}{d\lambda} \right)_k = k. \quad . \quad . \quad . \quad (3).$$

Betrachten wir noch den Fall

d), dass der Muskel in der Ruhe durch das angehängte Gewicht p gedehnt sei (Belastungsversuch) und sich bei der Contraction bis zur Länge l_p zusammenziehe, so haben wir zu unterscheiden, ob $l_p < \text{oder} > L$ ist.

Ist 1) $l_p < L$, so lautet die Gleichung des Gleichgewichts bei der Contraction wie Gleichung (2), in der wir $L - l_p$ statt h_p setzen wollen:

$$n \cdot \alpha_p \left(\frac{du}{d\lambda} \right)_p - \varepsilon' \cdot q \frac{L - l_p}{L} - p = 0 \quad . \quad . \quad . \quad (2').$$

Der Gleichgewichtszustand, welchen der Muskel bei der Contraction erreicht, wird bei dem Ueberlastungs- und Belastungsversuch derselbe sein, wenn wir von der grösseren Ermüdung absehen, welche im letzteren Falle vorhanden sein würde.

Ist 2) $l_p > L$, so kommt nun der Dehnungscoefficient ε statt ε' in Rechnung, und die elastische Kraft muss positiv gerechnet werden, da sie im Sinne der Verkürzung wirkt. Die Gleichung ist also:

$$n \cdot \alpha_p \left(\frac{du}{d\lambda} \right)_p + \varepsilon \cdot q \frac{l_p - L}{L} - p = 0 \quad . \quad . \quad . \quad (4).$$

Selbstverständlich sind in den Gleichungen (2') und (4) bei demselben Muskel die Gewichte p bei gleich starker Reizung verschieden gross, also in (4) grösser als in (2').

3. Gleichungen der Arbeit.

Die bei der Contraction in dem Muskel durch den Reiz in Action gesetzte chemische Energie ist die Quelle für die nach unserer Annahme entstehende Oberflächenenergie. Ausserdem entsteht eine Quantität Wärme, die hier zunächst noch nicht in Betracht gezogen wird. Die Oberflächenenergie wird dazu verwendet, um mechanische Arbeit und elastische Energie zu erzeugen. Die Grösse der Oberflächenenergie, welche zur Wirkung kommt, ist in jedem Augenblick gleich der Oberflächenspannung multiplicirt mit der Oberflächenabnahme.

Nun dürfen wir aber nicht voraussetzen, dass die Oberflächenspannung während der Verkürzung des Muskels constant bleibt; vielmehr müssen wir annehmen, dass bereits in der Ruhe eine Oberflächenspannung α_r existirt, welche während des Hubes bis zu einem Werthe α_p in einer uns unbekannten Weise anwächst, so dass jedem Zustande der Verkürzung eine veränderliche Spannung α entspricht. Wie gross die Oberflächenspannung der contractilen Elemente in der Ruhe sein mag, kommt hier zunächst noch nicht in Betracht; aber wir müssen wohl annehmen, dass sie mindestens einen geringen positiven Werth besitzt, welcher bei Vorhandensein vollkommener Flüssigkeiten eine Mischung derselben verhindern würde. Die Summe der Oberflächen aller Elemente einer Längsreihe sei U . Also ist die Arbeit der Oberflächenspannung in einer Längsreihe von beliebiger Länge contractiler Elemente während der Verkürzung um die Grösse dl gleich $\alpha \cdot dU$. Nennen wir die Oberfläche aller Elemente in der Ruhe bei einer Belastung Null U_{L_o} und U_{L_p} bei einer Belastung p , und ebenso bei der Contraction U_{l_o} und U_{l_p} , so können wir die Arbeit der Oberflächenspannung bei einem Hube von der Länge L_p in der Ruhe bis zur Länge l_p bei der Contraction ausdrücken durch das Integral:

$$\int_{U_{l_p}}^{U_{L_p}} \alpha \cdot dU,$$

in welchem α als eine unbekannte, von den Versuchsbedingungen abhängige Function von U gedacht ist.

Dieser Arbeitsgrösse muss nun die geleistete mechanische Arbeit $p(L_p - l_p)$ plus der Arbeit der elastischen Kräfte gleich sein, welche letztere entweder positiv oder negativ gesetzt werden muss. Ist $l_p \geq L_o$, d. h. hebt der Muskel die Last nicht oder gerade bis

zur Verkürzung auf die natürliche Länge L_0 , so ist die Arbeit der elastischen Kräfte positiv; hebt der Muskel die Last aber über diesen Punkt hinaus, so wird $l_p < L$, und die Arbeit der elastischen Kräfte wird von diesem Punkte ab negativ.

Obleich wir die Elasticitätscoëfficienten ε und ε' nicht als constante Grössen betrachten können, so können wir doch die elastische Kraft E bei einer Dehnung d , der natürlichen Länge L und dem Querschnitt q ausdrücken durch:

$$E = \varepsilon \frac{d}{L} \cdot q, \quad .$$

indem wir das variable ε als $f\left(\frac{d}{L}\right)$ ansehen. Dasselbe gilt für ε' .

Da nun die Dehnung oder Compression d in jedem Zustande der Verkürzung gleich $l - L$ ist, wo $l >$ oder $< L$ sein kann, so ist:

$$E = \varepsilon \frac{l - L}{L} \cdot q$$

bei Dehnung und

$$E' = \varepsilon' \frac{l - L}{L} \cdot q$$

bei Compression, und die Arbeit auf dem Wege dl ist:

$$E \cdot dl = \frac{q}{L} \cdot \varepsilon (l - L) dl$$

und

$$E' dl = \frac{q}{L} \cdot \varepsilon' (l - L) dl.$$

Folglich ist die ganze Arbeit der elastischen Kraft, welche bei einem Hube $h_p = L_p - l_p$, wenn $l_p >$ oder $= L$ ist:

$$\int_{l_p}^{L_p} E \cdot dl = \frac{q}{L} \int_{l_p}^{L_p} \varepsilon \cdot (l - L) dl.$$

Wir erhalten also für die gesammte Arbeit:

1. wenn $l_p > L$:

$$n \cdot \int_{U_{l_p}}^{U_{L_p}} \alpha \cdot dU = p (L_p - l_p) - \frac{q}{L} \int_{l_p}^{L_p} \varepsilon \cdot (l - L) dl. \quad (5),$$

2. wenn $l_p = L$:

$$n \cdot \int_{U_L}^{U_{L_p}} \alpha \cdot dU = p (L_p - L) - \frac{q}{L} \int_L^{L_p} \varepsilon \cdot (l - L) dl. \quad (6),$$

3. wenn $l_p < L$:

$$n \cdot \int_{U_{l_p}}^{U_{L_p}} \alpha \cdot dU = p (L_p - l_p) - \frac{q}{L} \int_L^{L_p} \varepsilon (l - L) dl \\ + \frac{q}{L} \int_L^{l_p} \varepsilon' (l - L) dl. \quad (7).$$

Betrachten wir unter den angegebenen Fällen denjenigen, in welchem die Belastung vom Muskel gerade so hoch gehoben wird, dass er bei der Contraction seine natürliche Länge erreicht, also den Fall 2), in welchem $l_p = L$ ist, so wird derselbe unter vereinfachenden Annahmen einer Berechnung zugänglich sein. Nehmen wir zu diesem Zwecke an, dass während der Verkürzung die Oberflächenspannung α proportional mit der Abnahme der Oberfläche U zunimmt, indem sie von dem Werthe α_r in der Ruhe bis zu dem Werthe α_p im Maximum der Contraction wächst, dann können wir setzen:

$$\int_{U_L}^{U_{L_p}} \alpha \cdot dU = \frac{\alpha_r + \alpha_p}{2} (U_{L_p} - U_L).$$

Machen wir ferner die vereinfachende Annahme, dass der Elasticitätscoefficient ε eine constante Grösse sei, dann hätte man statt Gleichung (6) die Gleichung:

$$n \cdot \frac{\alpha_r + \alpha_p}{2} (U_{L_p} - U_L) = p (L_p - L) - \frac{q}{L} \cdot \varepsilon \int_L^{L_p} (l - L) dl \\ = p (L_p - L) - \frac{q}{L} \cdot \varepsilon \cdot \frac{(L_p - L)^2}{2}.$$

Nun ist aber $L_p - L$ gleich der Dehnung d durch das Gewicht p , und wenn ε als constant betrachtet wird, so ist:

$$d = \frac{p \cdot L}{\varepsilon \cdot q} = L_p - L \quad \text{und} \quad \varepsilon \cdot q = \frac{p \cdot L}{L_p - L}.$$

Also hat man:

$$n \frac{\alpha_r + \alpha_p}{2} (U_{L_p} - U_L) = p (L_p - L) - p \frac{(L_p - L)}{2};$$

und man erhält:

$$\alpha_r + \alpha_p = \frac{p (L_p - L)}{n \cdot (U_{L_p} - U_L)} \cdot \cdot \cdot \cdot \cdot \quad (8).$$

Nun hatten wir in der Gleichung (3) einen Ausdruck für die Kraft k des Muskels bei seiner natürlichen Länge L gefunden. Nach dieser Gleichung ist die bei der Contraction herrschende Oberflächenspannung:

$$\alpha_k = \frac{k}{n \cdot \left(\frac{du}{d\lambda}\right)_k}.$$

Bei diesem Versuche soll die Kraft k durch die Methode der Ueberlastung bei natürlicher Länge gemessen sein resp. mit Hülfe eines Spannungsmessers.

In dem Versuche, welcher der Gleichung (8) entspricht, würde aber das Gewicht p , welches der Muskel so weit hebt, dass er in der Contraction seine natürliche Länge annimmt, gleich der Kraft k sein, und ebenso würde auch die Oberflächenspannung α_p gleich α_k sein, wenn der Muskel sich beide Male im Maximum der Contraction in demselben Zustande befände. Nehmen wir an, dass dies annähernd der Fall sei, so wäre es möglich, einen Werth für α_r zu finden. Man hätte dann:

$$\alpha_r = \frac{k}{n} \left(\frac{L_k - L}{U_{L_k} - U_L} - \frac{1}{\left(\frac{du}{d\lambda}\right)_k} \right) \cdot \cdot \cdot \cdot \cdot \quad (9).$$

Um eine solche Berechnung auszuführen, würde es aber nothwendig sein, die Grösse der wirksamen Oberflächen U in der Muskelfaser und ebenso aus ihrer Gestalt den Differentialquotienten $\frac{du}{d\lambda}$ zu ermitteln.

In allen diesen Betrachtungen spielt die Zeit, in der die Vorgänge stattfinden, keine Rolle. Es kommen daher bei ihnen keine Geschwindigkeiten und Beschleunigungen vor, d. h. wir setzen voraus, dass die Contractionen des Muskels unter allmählig zunehmender Stärke der Reizung so langsam erfolgen, dass in jedem Moment der Bewegung Gleichgewicht stattfindet. Wir wollen ferner annehmen, dass der Zustand des Muskeln sich während des Vorganges nicht durch Ermüdung ändert.

II. Specielle Theorie.

1. Hypothesen über die Gestalt und Anordnung der contractilen Elemente der Muskelfaser.

Um die Annahme zu prüfen, dass die mechanische Energie des Muskels, die von ihm erzeugte Spannung und Arbeitsleistung vermittelst der Oberflächenspannung gewisser Elemente der Muskelfaser entstehe, und aus den vorher aufgestellten allgemeinen Formeln durch Specialisirung ihrer Werthe berechenbare Resultate zu gewinnen, ist es nothwendig, von der Gestalt und Anordnung der in Betracht kommenden contractilen Elemente eine hinreichende Kenntniss zu besitzen. Die bisherigen histologischen Untersuchungen bieten uns dafür bereits einige Anhaltspunkte dar; ja, es existiren gerade über den Bau der Muskelfaser so viel Untersuchungen wie kaum über ein anderes Gewebe.

Es dürfte aber meines Erachtens nicht gerathen sein, für unseren Zweck sofort die quergestreifte Muskelfaser in Betracht zu ziehen und auf das vielfach umstrittene Detail der Querstreifung einzugehen. Vielmehr scheint es mir richtiger zu sein, zunächst die einfachsten Formen der contractilen Faser zu behandeln, wie sie bei den niederen Organismen auftreten. Die einfachsten Formen contractiler Fäden, welche vollkommen homogen zu sein scheinen und keine Segmentirung zeigen, finden wir bekanntlich bei gewissen Infusorien, z. B. in dem Stiel der Vorticellen und in der Hautschicht (Ectoplasma) von Stentor. Eine weitere Entwicklung der contractilen Substanz geschieht bei den niederen Metazoen, z. B. Polypen, Würmern u. s. w., indem ein grösserer Theil des Protoplasma (Ectoplasma) sich in Muskelfibrillen umwandelt, während ein grösserer oder kleinerer Theil des Protoplasma (Endoplasma) den Kern einschliessend übrig bleibt. Hat sich der grösste Theil des Protoplasmas in Muskelsubstanz differenzirt, so entstehen spindelförmige Muskelzellen, in deren Mitte der Kern mit wenig Endoplasma enthalten ist. Dies ist die Form der glatten Muskelfaser, wie sie auch bei höher entwickelten Thieren erscheint. Die Contraction geschieht in allen diesen Gebilden in der Längsrichtung der Fibrillen. Diese sind demnach unstreitig diejenigen Elemente der Zelle, welche sich verkürzen. Man hat also in diesen Gebilden im Wesentlichen zwei Substanzen zu unterscheiden, erstens die Substanz der con-

tractilen Fibrillen, zweitens die Substanz des restirenden Protoplasmas, welche nach übereinstimmender Bezeichnung gewöhnlich das „Sarkoplasma“ genannt wird. Dieses Sarkoplasma ist nicht nur um den Kern angesammelt, sondern umgibt auch allseitig die Fibrillen, so dass die Oberfläche der Fibrillen überall mit dem Sarkoplasma in Beziehung steht.

Im Allgemeinen stimmt, abgesehen von der Querstreifung der Fibrillen, die Entwicklung und der Bau der quergestreiften Muskelfasern mit der der glatten überein. Nach den Untersuchungen von Rollett unterscheidet man auch bei diesen im Wesentlichen zwei Substanzen, die Fibrillen und das Sarkoplasma, von welchem die Fibrillen eingehüllt sind.

Da nun der Contractionsvorgang in den primitiven Fibrillen der Protozoen und in den glatten Muskelzellen im Princip ebenso vor sich geht wie in der quergestreiften Muskelfaser, so kann die eigentliche Ursache des Vorganges nicht in der Querstreifung der letzteren gesucht werden, und es haben daher alle Theorien der Contraction, welche auf den geschichteten Bau der quergestreiften Faser begründet sind, sehr wenig Wahrscheinlichkeit für sich. Betrachten wir nun die Fibrillen der einfachsten contractilen Zellen und der glatten Muskelfasern als von homogener Substanz, so würde demnach die Oberflächenspannung der Fibrillen gegen das umgebende Sarkoplasma zunächst in Betracht zu ziehen sein, wenn es sich darum handelte, das Contractionsvermögen auf Kräfte der Oberflächenspannungen zurückzuführen.

Bevor wir eine solche Annahme machen, müssen wir aber die Frage behandeln, welcher Aggregatzustand den Fibrillen zuzuschreiben sei. Das Sarkoplasma können wir als eine zähflüssige Masse, ähnlich dem Protoplasma der Amöbe, ansehen. Es wird für das Nachfolgende auch gleichgültig sein, ob wir in ihm ein eigentliches Protoplasma und einen Zellsaft (abgesehen von eingelagerten Partikelchen) unterscheiden. Die Fibrillen hingegen müssten, wenn sie in Form von cylindrischen Fäden bestehen sollen, sich in einem Zustande befinden, welcher eine von selbst eintretende Deformation verhindert. Würden sie nur aus einer flüssigen, selbst sehr zähflüssigen Masse bestehen, so müssten sie unbedingt in Tropfen zerreißen, sobald zwischen ihnen und dem Sarkoplasma nur eine merkliche Oberflächenspannung vorhanden ist, welche die Vermischung der Substanzen verhindert. Man kann also diesen Fibrillen

unmöglich die Natur einer Flüssigkeit zuschreiben, denn selbst sehr zähe Flüssigkeiten, solange überhaupt noch ein Fließen der Masse stattfindet, würden doch, wenn auch langsam, der Wirkung der Oberflächenspannung nachgeben¹. Es ist also aus diesem Grunde nicht möglich die Fibrillen als einfache Flüssigkeitscylinder anzusehen.

Es wäre indessen ein Irrthum, wenn man glauben würde, dass aus diesem Grunde die Oberflächenspannungstheorie der Muskelcontraction aufgegeben werden müsste. Vielmehr lehrt die Physik, dass eine Oberflächenspannung nicht nur an der Oberfläche von Flüssigkeiten, sondern auch an der gemeinsamen Oberfläche von Flüssigkeiten und festen Körpern und an der Oberfläche der festen Körper selbst existirt. Es erhebt sich nur die Frage, ob es einen Aggregatzustand gibt, in welchem ein Körper, ohne flüssig zu sein, den Wirkungen der Oberflächenspannung zu folgen vermag. Hierfür ist es aber von wesentlicher Bedeutung, dass der Uebergang aus dem flüssigen in den festen Zustand in der Natur keineswegs ein plötzlicher, sondern in Wirklichkeit ein allmäliger ist. Einen solchen Uebergangszustand beobachtet man beim Schmelzen vieler Körper. Besonders aber erscheint der colloide Zustand als ein

1) In der oben citirten Arbeit von Jensen (S. 222 ff.) wird von der Annahme ausgegangen, dass die contractile Substanz der Fibrillen aus einer Flüssigkeit bestehe. Derselben Ueberlegung wie oben folgend wird aber bemerkt, dass ein solcher Flüssigkeitscylinder das Bestreben haben müsse, in Tropfen zu zerfallen. Jensen ertheilt nun der Structur der Querstreifen die Aufgabe, diesen Zerfall zu verhindern, indem er sagt: „Durch die Querstreifung der Fibrillen wird nun selbst bei der stärksten Oberflächenspannung eine Continuitätstrennung derselben verhindert, da die einzelnen Querschichten in der Längsrichtung der Fibrillen einen Durchmesser haben, der wohl stets geringer ist als ihr Umfang. An einander geheftet sind die verschiedenen Querschichten offenbar durch Adhäsionskräfte, ebenso wie auch die Fibrillenenden durch solche Kräfte an den Sarkolemmaschläuchen befestigt sind.“

Da nun den homogenen Fibrillen der einfachsten Muskelzellen und den glatten Fasern solche Scheidewände fehlen, welche im Sinne dieser Ansicht den Zerfall der Fibrillen in Tropfen verhindern sollen, so kann diese Ansicht nicht auf die homogenen Fibrillen übertragen werden. Aber auch in den quergestreiften Fibrillen würden Scheidewände nicht existiren können, wenn sie frei in einer flüssigen Masse liegen, denn sie würden eine feste und bestimmte Lage nicht beibehalten können. Man müsste vielmehr noch eine feste Membran der Fibrillen annehmen, an welcher diese Scheidewände befestigt wären. Eine solche präformirte Membran der Fibrillen, abgesehen von einer physikalischen Oberflächenschicht, existirt aber allen Beobachtungen zu Folge nicht.

solcher, der sowohl bei unorganischen wie organischen Körpern sehr häufig vorkommt und in den Gebilden der Organismen eine wesentliche Rolle spielt. In dem Gallertgewebe wirbelloser Thiere, in dem Stroma der rothen Blutkörperchen befinden sich die Eiweisse und eiweissartigen Stoffe in einem colloidem Zustande. Es entstehen also aus dem Protoplasma der Zellen in diesem Falle, sei es durch Abscheidungen oder Metamorphosen, im Zellkörper colloide Massen und Gebilde von bestimmter Form.

Nehmen wir nun an, dass die Fibrillen aus einer gallertartigen, colloidem Masse bestehen, welche von dem flüssigen Sarkoplasma umgeben ist, so wäre eine Formveränderung derselben vermöge der Oberflächenspannung sehr wohl möglich. Von G. Quincke¹⁾ ist gezeigt worden, dass feste dünne Lammellen aus Gelatine, Gummigutt, Schellack und anderen Stoffen durch Ausbreitung von Flüssigkeiten auf ihrer Oberfläche eine Deformation erleiden können, welche in einer Biegung, Faltenbildung oder Glättung vorhandener Falten bestehen kann. Wird die Oberflächenspannung einer Lamelle auf einer Seite grösser als auf der anderen, so rollt sie sich zusammen, indem die Seite grösserer Oberflächenspannung concav wird. Diese Erscheinung zeigen z. B. dünne Blättchen von Papier, Gelatine, Goldblatt, Bronze, Aluminium in Luft oder Wasser, wenn sie auf einer Seite gedrückt werden.

Es soll hiermit keineswegs der Zustand der Fibrille mit dem einer todten gallertartigen Masse identificirt werden. Es soll vielmehr nur angenommen werden, dass sie sich physikalisch ähnlich wie eine solche verhält. Im Uebrigen kann der molekulare und chemische Zustand der Fibrillen ein ganz besonderer sein. Dafür spricht einmal die Eigenschaft der Doppelbrechung, die mindestens eine besondere Molekularstructur verräth, gleichgültig, ob man sie auf sog. Disdiaklasten (Brücke) oder auf eine Spannung (v. Ebner) zurückführt. Zweitens müssen wir annehmen, dass in der Fibrille auch Stoffwechselvorgänge stattfinden. Ein Ruhestoffwechsel muss jedenfalls, wie in allen Gebilden des lebenden Organismus, auch in den Fibrillen erfolgen. Dagegen möge es dahingestellt bleiben, ob der Thätigkeitsstoffwechsel bei der Contraction wesentlich im Sarkoplasma oder in der Fibrille oder, was am wahr-

1) Ueber die physikalischen Eigenschaften dünner, fester Lamellen. Wiedemann's Annalen Bd. 35 S. 561. 1888.

scheinlichsten ist, in beiden zugleich ablaufe. Ich gehe daher auch hier nicht auf die Frage ein, ob die Erregung sich allein in Sarkoplasma fortpflanze (Engelmann), während die Fibrillen nur der Contraction dienen, und ob dieses oder die Fibrillen die Träger der elektromotorischen Eigenschaften seien, und ferner, ob die Nervenfasern nur mit dem Sarkoplasma oder auch mit den Fibrillen in directem Zusammenhange stehe. Für die Entscheidung aller dieser Fragen wird in Folgendem nichts vorweg genommen werden. Hingegen wollen wir alle Möglichkeiten in Betracht ziehen, welche sich nach den bisherigen Kenntnissen über die Structur der Muskelfasern für eine Oberflächenspannungstheorie der Contraction verwerthen lassen.

Bei dieser Theorie soll also nur vorausgesetzt werden, daß durch einen chemischen Prozess, der entweder in Sarkoplasma oder in den Fibrillen oder in beiden vor sich geht, eine Zunahme von Oberflächenspannungen der sich berührenden Substanzen erfolgt, welche vermöge der Anordnung derselben eine Verkürzung der Faser herbeiführt.

Was nun den Bau der quergestreiften Muskelfaser anbetrifft, so kann ich auf die grosse Zahl von Untersuchungen hierüber nicht eingehen, sondern begnüge mich, auf die neueren Arbeiten von Rollett¹⁾ und insbesondere auf das sehr umfassende und mit wohldurchdachter, auf eigener Erfahrung beruhender Kritik geschriebene Referat von M. Heidenhain in dem Merkel-Bonnet'schen Jahresbericht der Anatomie Bd. 8 von 1898 zu verweisen. Nach Uebereinstimmung aller neueren, maassgebenden Untersucher ist auch die Fibrille der quergestreiften Muskelfaser oder wenigstens sind Bündel derselben (Muskelsälchen) von Sarkoplasma umgeben. Unzweifelhaft ist also auch die quergestreifte Fibrille als ein von einer mehr oder weniger zähflüssigen Masse eingehüllter elastischer Faden anzusehen, der aus leicht deformirbaren Substanzen besteht. In erster Linie kommt daher für unsere Theorie die Oberflächenspannung dieser Substanzen gegen das Sarkoplasma (oder eine Flüssigkeit desselben) in Betracht. Geht man von dieser Annahme allein aus, indem man etwaige Oberflächenspannungen der doppelbrechenden Querscheiben gegen die einfachbrechenden Schichten,

1) Untersuchungen über den Bau der quergestreiften Muskelfasern. I. und II. Denkschrift d. Wien. Akad. Bd 49 u. 51.

Zwischen- und Nebenscheiben, nicht als wesentlich mit in Rechnung zieht, so stimmt der Vorgang in der quergestreiften Faser mit dem in der glatten Faser in mechanischer Hinsicht überein, nur mit dem Unterschiede, dass die elastischen, contractilen Fäden aus einer grossen Zahl von Segmenten zusammengesetzt sind. Nach dieser Anschauung würde die Querstreifung kein neues, in der glatten Faser noch nicht vorhandenes Princip für die Mechanik der Contraction ergeben, und wir müssten demnach dem quergestreiften Bau eine andere Bedeutung unterlegen. Wie mir scheint, steht im Grossen und Ganzen die Querstreifung in einer Beziehung zur Schnelligkeit der Contraction; denn im Allgemeinen contrahiren sich ja bei den höheren Wirbel- und wirbellosen Thieren die glatten Fasern sehr langsam gegenüber den quergestreiften Fasern, während die mit nicht so reichlicher Querstreifung versehenen Herzfasern der Wirbelthiere eine mittlere Contractions-geschwindigkeit besitzen. Je schneller aber die Contraction erfolgen soll, um so schneller müssen auch die chemischen Processe des Stoffwechsels in den hierbei betheiligten Elementen ablaufen. Hierzu dient, wie mir scheint, den Fibrillen die durch Oberflächenvergrösserung wirkende Segmentirung derselben. Es kann nicht zweifelhaft sein, dass die Ernährung der Fibrille durch das Sarkoplasma geschieht, und dass vermöge einer Diffusion Stoffe aus diesem an die Fibrille abgegeben werden und Stoffe aus der Fibrille in dasselbe zurücktreten. Dieser Austausch geht durch die Oberfläche des Fibrillenmantels nicht schnell genug vor sich, um geschwinde Zuckung zu ermöglichen. Ich möchte daher hauptsächlich die Zwischenscheibe der Fibrillensegmente (Muskelkästchen, Krause) als dasjenige Gebilde betrachten, welches die Aufgabe hat, dem Innern der Fibrille Nährstoffe zuzuleiten. Dieselbe scheint sich nach übereinstimmenden Beobachtungen (siehe Heidenhein loc. cit.) ebenso wie die Hensen'sche Mittelscheibe, an der Zusammenhang nicht activ zu betheiligen, Einige betrachten sie sogar als eine directe Fortsetzung des Sarkoplasmas. Besteht sie aber z. B. aus einer sehr porösen Membran, welche für die echten Lösungen des Sarkoplasmas leicht permeabel ist, so wird sie dem gedachten Zwecke in hohem Maasse entsprechen können. Von hier aus ginge der Austausch der Stoffe durch die einfachbrechende Substanz (welche wasserreicher zu sein scheint als die doppelbrechende, Engelmann)

zur doppelbrechenden Substanz sehr viel leichter vor sich, als wenn derselbe allein von der Mantelfläche der Fibrille erfolgen müsste. Als contractile Substanz ist aber jedenfalls die doppelbrechende anzusehen, während es von der einfachbrechenden noch fraglich erscheint, ob sie sich an der Verkürzung activ betheiligt. Wie dem auch sei, — jedenfalls würde der Ernährungsstrom auf dem angenommenen Wege von den Zwischenscheiben durch die einfachbrechende zur doppelbrechenden Substanz sehr gefördert werden können. Von diesem Gesichtspunkte aus wird man der Querstreifung der Fasern nicht diejenige principielle Bedeutung beimessen können, welche ihr von histologischer und zum Theil auch von physiologischer Seite beigelegt worden ist. So sehr ich auch die Verdienste eingehender histologischer Untersuchung in diesem Gebiete anerkenne, so möchte ich doch auf Grund vorhergehender Betrachtung auf die vielen minutiösen Details der Querstreifen-Histologie ein so grosses Gewicht nicht legen, wie es häufig geschieht.

Wir müssen aber nichtsdestoweniger in Folgendem auch diejenigen Möglichkeiten in Betracht ziehen, nach denen in der quergestreiften Faser nicht nur die Oberflächenspannung zwischen Sarkoplasma und Fibrillenmantel, sondern auch die zwischen den Substanzen der Fibrille in Rechnung gezogen wird.

Wir denken uns daher schematisch den Fall, dass die Fibrille aus länglichen Gebilden zusammengesetzt sei, welche mit ihrer Längsrichtung parallel zur Achse der Faser in einer Grundmasse angeordnet seien, und die der Länge nach durch elastische Verbindungen mit einander zusammenhängen. Solche Gebilde kann man entweder als Cylinder oder als zweiachsige Ellipsoide behandeln. Sieht man sich die Fig. 13, 19 wie andere bei Rollett (II. Theil) an, so verlocken die von den Quer- und Nebenscheiben gegebenen Bilder ungemein leicht zu einer solchen Hypothese. Die ellipsoide Form dieser Gebilde würde durch Zunahme der Oberflächenspannung einer Kugelform zustreben. Ob nach Fig. 13 (Rollett) nur die Querscheiben *Q* oder auch die Nebenscheiben *N* sich an diesem Vorgange betheiligen, kann freilich nicht in Rücksicht gezogen werden. Ebenso bliebe unentschieden, ob die Schichten *E* und *J* eine active oder nur eine passive Rolle (elastische) spielen. Die Zwischenschicht *z* wird von den meisten Untersuchern nur als eine inactive angesehen. Auch die Engelmann'sche Beobachtung, dass die doppelbrechenden Querscheiben auf Kosten der einfachbrechenden Schichten bei der

Contraction an Volumen zunehmen, müsste zunächst bei der theorethischen Berechnung vernachlässigt werden. Doch dürfen wir behaupten, dass ein solcher Vorgang mit der Oberflächenspannungstheorie in keinem principiellen Widerspruch steht. Es könnte sehr wohl zugleich mit der chemischen Aenderung in der einfach- und doppelbrechenden Substanz der Fibrille eine Wanderung von Wassermolekülen durch Osmose zu Stande kommen, welche für die Aenderung der Oberflächenspannungen von Bedeutung sein könnte. Wir wollen indess in Folgendem der Einfachheit halber voraussetzen, dass die contractilen Elemente bei der Zusammenziehung ihr Volumen nicht verändern.

Wir wollen ferner annehmen, dass es sich in der Faser nur um zwei Substanzen handle, die der contractilen Gebilde und die eines umgebenden Mediums, das aus Sarkoplasma besteht oder einer sarkoplasmatischen Flüssigkeit, die zwischen die contractilen Gebilde in die Fibrille eindringt (Zwischenschichten). Die contractilen Elemente der Fibrille müssten alsdann durch elastische Fäden der Länge nach mit einander verbunden sein.

Endlich wollen wir noch einen möglichen Fall anschliessen, welcher der Engelm ann'schen Quellungstheorie nahekommt. Es werde angenommen, dass die Fasern, resp. die Fibrille aus länglichen sehr kleinen, mikroskopisch nicht wahrnehmbaren Körperchen zusammengesetzt sei, welche in der Längsrichtung mit ihrer Längsachse angeordnet sind.

Engelmann denkt sich, dass dieselben durch Quellung der Kugelgestalt zustreben und dadurch die Verkürzung herbeiführen. Indessen ist Quellung ja immer mit Volumsvergrößerung verbunden, während es sich hier wesentlich um Formveränderung handelt. Wir müssten also statt der Quellung dieser Elemente eine Vermehrung der Oberflächenspannung setzen, und dann würde dieser Fall mit dem vorigen principiell zusammenfallen.

Wahrscheinlich spielen bei allen Quellungen, bei denen neben Volumszunahme Formveränderungen vorkommen, wie bei Quellung organisirter Gebilde, von Holz, Stricken, Darmsaiten u. s. w., Oberflächenspannungen eine wesentliche Rolle.

2. Berechnungen über die gemachten Annahmen von der Gestalt der contractilen Elemente.

I. Die ganze Fibrille wird als contractiles Element betrachtet und besitzt eine cylindrische Gestalt.

In diesem Falle kommt nur die Oberfläche des Cylindermantels in Betracht, während die Grundflächen, welche mit der Sehnenmasse verbunden sind, nicht mitwirken. Diese Oberfläche sei U ; die Länge der Fibrille sei l . In den in I. 2 aufgestellten Formeln kommt es auf die Berechnung der Grösse $\frac{du}{d\lambda}$ an, d. h. auf die Schnelligkeit, mit der sich die Oberfläche mit der Länge ändert. In diesem Falle fällt nun u mit U und λ mit l zusammen. Der Radius der cylindrischen Fibrille sei r ; das Volumen derselben, welches bei der Verkürzung constant bleiben soll, sei v .

Es ist:

$$U = 2 r \pi \cdot l, \quad v = r^2 \pi \cdot l, \quad r = \sqrt{\frac{v}{\pi \cdot l}}.$$

Also ist:

$$U = 2 \sqrt{l \cdot \pi \cdot v}$$

und

$$\frac{dU}{dl} = \sqrt{\frac{\pi \cdot v}{l}} = r \cdot \pi \quad . \quad . \quad . \quad . \quad .$$

Da $\frac{dU}{dl}$ immer positiv zu nehmen ist und $\frac{d^2 U}{dl^2} = -\frac{1}{2} \sqrt{\frac{\pi \cdot v}{l^3}}$

ist, so ist U ein Maximum, wenn $\sqrt{\frac{\pi \cdot v}{l}} = 0$, also $l = \infty$ ist.

Die Curve der U auf die Abscisse von l aufgetragen beginnt im Nullpunkte und steigt convex nach oben gerichtet auf.

Wenden wir nun die Formel (3) des Abschnittes I an, in welcher die Kraft des Muskels bei seiner natürlichen Länge ausgedrückt ist, so haben wir:

$$n \cdot \alpha_k \frac{dU}{dl} = K,$$

folglich:

$$n \cdot \alpha_k \cdot r \cdot \pi = K \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (3'),$$

wenn r der Radius der Fibrille bei natürlicher Länge ist und n die Zahl derselben, welche in Betracht kommen.

Demnach könnten wir die Oberflächenspannung α_k berechnen, welche bei der Kraftmessung des Muskels auftritt, wenn wir die übrigen Grössen kennen¹⁾. Es ist:

$$\alpha_k = \frac{k}{n \cdot r \cdot \pi} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (4').$$

1) Jensen berechnet in der oben citirten Arbeit die Zugfestigkeit der Fibrille, wenn ihre Oberflächenspannung α ist und ihr Radius r nach der Formel $p = \alpha \cdot 2 r \pi$

a) Um eine Berechnung auszuführen, müssen wir gewisse Werthe für die Kraft k , z. B. die absolute Kraft des Muskels, festsetzen, ferner einen Werth für die Zahl n der in einem Quatratcentimeter Querschnitt enthaltenen Fibrillen und für den Radius r der Fibrille.

Man kann nun nicht erwarten, aus den von Histologen angegebenen Maassen für die Zahl der Muskelfasern in einem Querschnitt die Zahl der Fibrillen in einer Faser und den Durchmesser derselben im Vergleich mit den in physiologischen Versuchen gefundenen Werthen für die Muskelkrst befriedigende Resultate der Rechnung zu erhalten, da alle diese Beobachtungen nicht an ein und demselben Muskel angestellt sind und jene Maasse auch nicht genau für die natürliche Länge des Muskels gelten. Legt man die von Kölliker¹⁾ für die menschlichen Muskeln angegebenen Grössen der Rechnung zu Grunde, nimmt die Dicke der Muskelfasern am Rumpfe zwischen $33-67 \mu$, im Mittel zu 50μ an und denkt sich die Fasern in dem Muskel als neben einander liegende sich berührende Cylinder, so dass die Zwischenräume auf Bindegewebe, Gefässe und Nerven kämen, so hätte man auf 1 qcm Querschnitt $\left(\frac{10}{0,05}\right)^2 = 40\,000$ Fasern.

Nach Kölliker kann eine Faser in maximo etwa 2000 Fibrillen enthalten. Die Zahl der Fibrillen in 1 qcm würde also $n = 8 \cdot 10^7$ sein. Der Durchmesser einer Fibrille wird nach Harting zu $1,0-1,7 \mu$, im Mittel zu $1,35$, also der Radius r zu $0,68 \mu = 0,68 \cdot 10^{-4}$ cm angenommen. Setzt man nun für die absolute Muskelkraft des Menschen den von Henke angegebenen maximalen Werth von 8000 g ein, so erhielte man aus der Formel (4') den Werth $\alpha_k = 0,468$ g pro Centimeter. Da dieser Werth grösser als der für Quecksilber-Wasser $0,421$ ist, so erscheint er im höchsten Grade als unwahrscheinlich. Selbst wenn man die Zahl der Fasern in 1 qcm

(l. c. S. 222). Dies ist indess die Formel für den abfallenden Tropfen, wenn r der Radius des Stabes ist, von dem er abfällt. Diese gilt aber nicht für die Kraft. Die obige Formel kann man direct auf folgende Weise erhalten. Die Zugkraft in der Längsrichtung der Cylinderoberfläche ist $\alpha \cdot 2r\pi$. Das Gewicht sei p , die Spannung in der circulären Richtung ist $\alpha \cdot \frac{1}{r}$, welche in der Richtung nach unten auf den Querschnitt $r^2\pi$ wirkt, also einen Druck $\alpha \cdot \frac{r^2\pi}{r} = \alpha \cdot r\pi$ nach unten erzeugt. Man hat also die Gleichung: $p + \alpha \cdot r\pi = 2 \alpha \cdot r\pi$, $p = \alpha \cdot r\pi$.

1) Lehrbuch der mikroskopischen Anatomie. Letzte Aufl. Bd. 1 S. 364.

so gross annimmt, dass sie den ganzen Querschnitt ausfüllten und sich gegenseitig zu sechseitigen Prismen abplatteten, und dadurch eine Anzahl von 160 000 erhielt, würde der Werth von α_k nur auf 0,142 sinken, also immer noch viel grösser sein als zwischen Oliven-Oel und Wasser = 0,021.

Man könnte sich nun durch die Annahme helfen, dass bei so hohen Werthen der Muskelkraft die Zahl der Fibrillen in den Fasern eine sehr viel grössere gewesen sei, doch müsste man die Zahl derselben schon etwa um das 5–10fache vermehren, um einigermaassen wahrscheinliche Werthe für die Oberflächenspannung im Muskel zu erhalten. Nimmt man den halben Werth von 4000 g für die Muskelkraft an, der vielleicht für gewöhnlich gilt, so würden sich die obigen Werthe um die Hälfte vermindern. Der kleinere Werth $\frac{0,142}{2} = 0,071$ würde aber immer noch beträchtlich grösser sein als α Oel-Wasser.

Ich habe aus diesem Grunde einen Versuch an Froschmuskeln ausgeführt und neben der Kraft derselben die Werthe von n und r unter den Bedingungen des Versuchs zu bestimmen gesucht.

Die beiden *M. semimembranosi* wurden in dem Fick'schen Spannungsmesser bei natürlicher Länge fixirt. Ihre Kraft betrug 700 g im Tetanus. Nach dem Versuch wurde aus der Länge ihrer Fasern = 4,3 cm und ihrem Volumen = 2,6 ccm der Querschnitt auf 0,605 qcm und die absolute Kraft k zu 1131,5 g berechnet.

Der Muskel einer Seite wurde in Alkohol 14 Tage lang gehärtet, obgleich er an seinen Knochen auf Kork möglichst fixirt war, schrumpfte seine Länge doch auf 3,6 cm; sein Volumen betrug 1,0 ccm; sein Querschnitt betrug also 0,2778 qcm. Der Muskel wurde in Celloidin gebettet und transversal geschnitten. Auf dem Querschnitt zählte ich auf 1 qmm im Mittel (aus 10 Messungen) 11,80 Fasern, der mittlere Durchmesser der Faser betrug also 85 μ . Zwischengewebe war in dem ganzen Querschnitt kaum nachweisbar. In einem Quadratmillimeter befanden sich daher im Mittel 139,6 Fasern. Der ganze Querschnitt von 0,2778 qcm enthielt also 2880 Fasern. Da die Kraft eines der beiden Muskeln 350 g betrug, so erhält man für die Kraft einer Faser 0,09021 g.

Die Zahl der Fibrillen in einer Faser zu bestimmen, ist eine sehr missliche Aufgabe. Ich begnügte mich zunächst damit, die Fibrillen zu zählen, welche man in Zupfpräparaten in einer Faser

neben einander liegend erblickt. Ich zählte in dünneren Fasern 10–20, in dickeren 20–30 Fibrillen auf den Durchmesser der Faser. Nehmen wir in dem Alkoholpräparat die Muskelfasern als im Mittel von quadratischem Querschnitt an und vertheilen auf jede Seite des Quadrates 20 Fibrillen, so würde die Faser im Mittel 400 Fibrillen enthalten. Es würde also die Kraft der Fibrille $\frac{k}{n}$ $= 2,505 \cdot 10^{-4}$ g betragen. Der Radius der Fibrille betrug nach mehrfachen Messungen an demselben Alkoholpräparat im Mittel $9,579 \cdot 10^{-5}$ cm. Da aber der Muskel im Alkohol geschrumpft war, und zwar im Volumen von 1,3 auf 1 und in der Länge von 4,3 auf 3,6, so wurde hieraus der Radius der lebenden Fibrille bei natürlicher Länge zu $9,994 \cdot 10^{-5}$ cm berechnet. Es ergibt sich hieraus ein Werth $\alpha_k = 0,795$ g/cm, viel grösser als der für Hg-Wasser.

Da nun die Berechnung der Fibrillenzahl in der Faser eine sehr unsichere ist und vielleicht zu klein ausgefallen ist, habe ich den günstigsten Fall angenommen, indem ich die Zahl der Fibrillen auf fünf Theilstriche des Ocularmikrometers zählte, daraus die auf 1 qmm Querschnitt kommenden Fibrillen berechnete, ohne Rücksicht auf die Zahl der darin enthaltenen Muskelfasern. Es ergeben sich auf 1 qmm 375 150 bis 274 900 Fibrillen. Unter der Annahme, dass der ganze Querschnitt (27,78 qmm) des Muskels in dieser Weise mit Fibrillen erfüllt ist, betrug die Kraft der Fibrille $\frac{k}{n} = 3,366 \cdot 10^{-5} - 4,583 \cdot 10^{-5}$ g. Man erhält daher die Werthe $\alpha_k = 0,105 - 0,146$ g/cm. Diese Werthe sind zwar viel kleiner als der obige, aber da sie immer noch sehr viel grösser sind als α Oel-Wasser, so kann dieses Resultat nicht als befriedigend angesehen werden. Dazu kommt noch, dass die absolute Kraft des Froschmuskels nach den Versuchen von Rosenthal auf 3000 g steigen kann.

Zu ähnlichen Werthen gelangt man, wenn man sich die Muskelfaser mit möglichst viel cylindrischen Fibrillen erfüllt denkt, welche sich gegenseitig tangiren¹⁾. Es würden bei dem Radius von $9,579 \cdot 10^{-5}$ cm in 1 qcm Querschnitt 31 460 000 Fibrillen Platz haben.

1) Auf dem Querschnitt erhält man sich tangirende Kreise, deren Mittelpunkte die Ecken gleichseitiger Dreiecke bilden. Die Zahl der Kreise ist halb so gross als die der Dreiecke. Ist r der Radius der Fibrille, so stehen in 1 qcm $\frac{1}{2r^2 \operatorname{tg} 60^\circ}$ Fibrillen $= n$. Es ist also $\alpha_k = \frac{k \cdot r \operatorname{tg} 60^\circ}{\pi}$.

In einer prismatischen Faser von 85μ Seite würden 2273 Fibrillen liegen, und bei einer absoluten Kraft von $1131,5 \text{ g}$ würde $\alpha_k = 0,126 \text{ g/cm}$ sein. Dieser Werth würde bei einer Kraft von 3000 g auf $0,304 \text{ g/cm}$ steigen.

Man ersieht hieraus, dass die überhaupt möglichen Oberflächenspannungen zwischen Sarkoplasma und den mikroskopisch darstellbaren Fibrillen nicht genügen, um die Kraft der Muskelcontraction zu erklären. Es bliebe nur noch übrig, sich die Fibrille in eine Anzahl feinerer Fäden gespalten zu denken, welche von einer anderen Substanz oder Flüssigkeit umhüllt würden. Erst wenn der Durchmesser dieser Fäden auf $\frac{1}{6} \mu$ gesunken wäre, würde der Werth von α_k sich ungefähr dem von Oel-Wasser nähern. Nun sprechen zwar einige histologische Untersuchungen dafür, dass die Fibrillen sich noch in feinere Elemente zerlegen lassen (siehe Heidenhain l. c.), indessen müsste man doch annehmen, dass diese in einem festeren Zusammenhange mit einander stehen und in einer umgebenden Substanz oder Flüssigkeit nicht völlig frei beweglich sein könnten. Diese Annahme ist nicht von der Hand zu weisen, da auch in diesem Falle die Oberflächenspannung zwischen den contractilen Fäden und einer wenig Widerstand leistenden Bindemasse im Sinne der Contraction wirken muss. Als Stütze für eine solche Möglichkeit möchte ich eine Untersuchung von H. Martin¹⁾ anführen, welcher angibt, dass die Fibrille in mehrere Einheiten der Länge nach gespalten werden kann, und dass jede Fibrilleneinheit etwa einen Durchmesser von $0,2 \mu$ besitzt.

Nimmt man hiernach den Radius der Fibrilleneinheit zu $0,1 \mu = 10^{-5} \text{ cm}$ an, so lassen sich auf 1 qcm Querschnitt 2617000000 Fibrilleneinheiten berechnen, und man erhält bei $k = 3000 \text{ g}$ für α_k den Werth $0,036 \text{ g/cm}$. Dieser Werth ist zwar immer noch grösser als der von Oel-Wasser, aber nähert sich doch der Grössenordnung, wie sie in dem Organismus vorkommen könnte.

b) Obgleich nun unsere Rechnung, nach der Kraftgleichung (3) durchgeführt, zu keinem befriedigenden Werthe für eine zwischen Sarkoplasma und Fibrillen wirkende Oberflächenspannung geführt hat, so interessirt es doch, diejenigen Werthe kennen zu lernen, welche sich aus der Arbeitsgleichung (8) für die

1) Recherches sur la structure de la fibre musculaire etc. Archive d. physiol. norm. et pathol. Serie II tom. 9. 1882.

Summe der Oberflächenspannungen in der Ruhe und Contraction unter denselben Voraussetzungen ergeben würden.

Die Gleichung (8) lautet:

$$\alpha_r + \alpha_p = \frac{p (L_p - L)}{n \cdot (U_{L_p} - U_L)},$$

in welcher α_r und α_p beziehlich die Oberflächenspannungen in der Ruhe und im Maximum der tetanischen Contraction bedeuten, p das gehobene Gewicht, L und L_p die Muskellängen, U_L und U_{L_p} die Oberflächen einer Längsreihe contractiler Elemente bei der Belastung Null und p in der Ruhe. Nennen wir r den Radius der Fibrille bei der Länge L und r_p bei der Länge L_p , so ist wegen des gleichbleibenden Volumens bei der Dehnung:

$$r_p = r \sqrt{\frac{L}{L_p}},$$

und wir erhalten demnach:

$$\alpha_r + \alpha_p = \frac{p (L_p - L)}{2 n \cdot r \cdot \pi (\sqrt{L \cdot L_p} - L)}.$$

Nehmen wir als natürliche Länge L 1 cm an und setzen den Elasticitätscoëfficienten für 1 qcm gleich ε , so haben wir, indem wir $p = k$ setzen:

$$\alpha_r + \alpha_k = \frac{k^2}{2 n \cdot \pi \cdot r (\sqrt{\varepsilon (k + \varepsilon)} - \varepsilon)}.$$

Hieraus finden wir, $k = 3000$ g, ε nach Versuchen von Wundt¹⁾ zu 9430 g, n auf 1 qcm zu 31 460 000 und $r = 9,994 \cdot 10^{-5}$ cm angenommen:

$$\alpha_r + \alpha_k = 0,326 \text{ g/cm.}$$

Unter denselben Bedingungen hatten wir oben für α_k den Werth 0,304, so dass für die Oberflächenspannung in der Ruhe sich der Werth $\alpha_r = 0,022$ ergeben würde. Dieselbe würde also weniger als $\frac{1}{10}$ der bei der Contraction auftretenden Oberflächenspannung betragen.

Bedenken wir nun, dass sich alle diese Werthe beträchtlich vermindern würden, wenn wir uns die Fibrille der Länge nach in eine grössere Zahl von contractilen Fäden zerlegt denken, so scheint mir die verhältnissmässig geringe Differenz der Werthe für α_k und $\alpha_r + \alpha_k$ mit grosser Wahrscheinlichkeit dafür zu sprechen, dass die Oberflächenspannungstheorie der Contraction im Princip richtig ist.

1) Die Lehre von der Muskelbewegung 1858. S. 40

Hiermit soll nicht als bewiesen betrachtet sein, dass die contractilen Elemente aus cylindrischen Fäden der Fibrillen bestehen, aber es wird sich zeigen, dass eine solche Annahme immerhin eine grobe Annäherung an die Wirklichkeit sein würde, welche Gestalt die contractilen Elemente auch haben mögen, vorausgesetzt, dass dieselben sich vermöge ihrer Oberflächenspannung zusammenziehen. Nach dem oben angegebenen Werthe für den Radius der Fibrilleneinheit von Martin würde sich ergeben $\alpha_r + \alpha_k = 0,038 \text{ g/cm}$ und für $\alpha_k = 0,036 \text{ g/cm}$, also für $\alpha_r 0,002 \text{ g/cm}$.

II. Die Fibrillen bestehen aus einer Anzahl cylindrisch gestalteter contractiler Elemente, die durch elastische Elemente mit einander verbunden sind.

Es sind hier zwei Fälle denkbar:

a) „Es kommt nur die Oberflächenspannung zwischen dem Cylindermantel und dem umgebenden Medium, also dem Sarkoplasma, in Betracht, während die zwischen den Grundflächen der Cylinder und den Zwischenscheiben constant bleibt.“

In diesem Falle würde die Behandlung der Aufgabe im Princip die gleiche sein wie in I. Die Gleichung (3') für die Kraft des Muskels bei der natürlichen Länge:

$$n \cdot \alpha_k \cdot r \cdot \pi = K$$

würde dieselbe bleiben, da ja die Kraft nicht von der Länge der Faser abhängt. Die nach dieser Formel angestellten Berechnungen über die Grösse α_k würden also auch für diese Bedingung gelten.

Denken wir uns ferner, dass die contractilen Cylinder bei ihrer Zusammenziehung immer cylindrische Form beibehalten, indem die Zwischenscheiben sich entsprechend den Grundflächen der Cylinder in der Querrichtung ohne grossen Widerstand dehnen, so sind auch die Vorgänge bei der Verkürzung im Princip die gleichen wie im Falle I, und es gelten daher auch dieselben Arbeitsgleichungen. Der Unterschied bei einer Ausrechnung bestünde nur darin, dass der contractile Theil der Fibrille eine geringere Länge und eine geringere Oberfläche besitzen würde als unter der Voraussetzung sub I.

Wenn indessen die Längen der einzelnen contractilen Cylinder nicht sehr gross gegen ihren Durchmesser sind, und wenn die Zwischenscheiben merklichen elastischen Widerstand leisten, so kann bei der Zusammenziehung die Mantelfläche nicht cylindrische Gestalt beibehalten und muss sich nach aussen convex krümmen. In Wirklichkeit sind nun in der quergestreiften Fibrille die Segmente

nicht sehr lang gegen ihren Durchmesser, und in der That sieht man nicht selten in Abbildungen contrahirter Muskelfasern eine Ausbuchtung der Segmente angegeben. Ob dieselbe auch auf die einzelnen Fibrillen der Faser zu beziehen ist, wage ich nicht zu beurtheilen.

b) „Es kommt auch die Oberflächenspannung der Grundflächen der contractilen Cylinder gegen die Zwischenscheiben in Betracht.“

Zur Vereinfachung der Verhältnisse wollen wir zulassen, dass die Oberflächenspannungen an dem Mantel gegen Sarkoplasma und an den Grundflächen gegen die Zwischenscheiben dieselben seien, sowohl in der Ruhe wie bei der Contraction. Man könnte sich denken, dass die Zwischenscheibe für die wirksame Substanz des Sarkoplasmas (z. B. Kohlensäure, Milchsäure) vollkommen permeabel sei, oder dass die Zwischenscheibe aus einem elastischen Fadengerüst bestehe, in dessen Lücken sich wirksame sarkoplasmatische Substanz befinde.

Es sei a die halbe Länge, b der Radius, ω die halbe Oberfläche und v das halbe Volumen eines contractilen Cylinders, so haben wir:

$$\omega = 2 \pi a b + \pi b^2,$$

$$v = \pi a b^2, \quad b = \sqrt{\frac{v}{a\pi}},$$

$$\omega = 2 \sqrt{a\pi v} + \frac{v}{a},$$

$$\frac{d\omega}{da} = \sqrt{\frac{\pi v}{a}} - \frac{v}{a^2} = \pi \frac{ab - b^2}{a}.$$

Construirt man eine Curve für die Werthe von ω , welche man auf der Abscisse von a als Ordinaten aufträgt, so ist ω für den Werth $\frac{d\omega}{da} = 0$ ein Minimum oder Maximum. In diesem Falle ist

$v = \pi a^3$. ω ist ein Minimum, wenn $\frac{d^2\omega}{da^2}$ positiv, ein Maximum wenn dieses negativ ist. Es ist ferner:

$$\frac{d^2\omega}{da^2} = \pi \frac{4b^2 - ab}{a^2}.$$

Dieser Ausdruck ist positiv, wenn $4b > a$ ist, und negativ, wenn $a > 4b$ ist. Die nebenstehende Fig. 1 gibt daher den Verlauf der Curve für die Werthe von ω an. Dieselbe beginnt mit $\omega = \infty$ für $a = 0$ und verläuft concav nach oben gerichtet, solange $4b > a$

ist. In dem Punkte $a = b$ besitzt die Curve ein Minimum, in dem Punkte $a = 4b$ tritt ein Wendepunkt ein, von welchem aus die Curve mit zunehmendem a nach oben convex gerichtet bis $\omega = \infty$ ansteigt.

Aus dieser Rechnung geht hervor, dass der angenommene contractile Cylinder sich durch Verkleinerung der Gesamtoberfläche nur so weit verkürzen kann, bis die Länge desselben ($2a$) gleich dem Durchmesser ($2b$) geworden ist. Bei einer weiteren Verkürzung würde die Oberfläche wieder grösser werden¹⁾.

Soviel mir scheint, würden die Segmente der Fibrille dieser Bedingung genügen, denn, nach den Abbildungen der Arten zu urtheilen, scheint auch bei der stärksten Verkürzung durch den chemischen Reiz der Reagentien, auch wenn keine Dehnung stattgefunden hat, die Länge derselben immer grösser zu sein als ihr Durchmesser. In der Untersuchung von Engelmann „Neue Untersuchungen über die mikroskopischen Vorgänge bei der Muskelcontraction“²⁾ sind in Fig. III Taf. 1 die Muskelfächer der Fibrillen von Telephorus in der Ruhe und Contraction in ihren Dimensionsverhältnissen möglichst

1) Ebenso würde sich ein Prisma verhalten. Haben wir ein vierseitiges rechtwinkliges Prisma, dessen Länge a und dessen Dicke und Breite b ist, so wird bei gleichbleibendem Volumen die Oberfläche ein Minimum sein, wenn $a = b$ wird, d. h. beim Würfel. Der Verlauf der Curve für die Oberfläche ist ein ähnlicher, der Wendepunkt tritt ein, wenn $a = 2b$ ist. Da wir aber annehmen können, dass sowohl Muskelfasern wie Fibrillen im lebenden Zustande nicht prismatisch, sondern cylindrisch sind, so hat dieser Fall kein weiteres Interesse.

2) Pflüger's Archiv Bd. 18 S. 1.

E. Pflüger, Archiv für Physiologie. Bd. 85.

genau wiedergegeben. Die Länge eines Muskelfaches zeigt in der Ruhe 19 mm, der Durchmesser 0,75 mm, und bei der stärksten Contraction zeigt die Länge 6 mm, die Dicke in maximo etwa 2,5 mm.

Sollten indessen andere Beobachtungen ergeben, dass bei der stärksten Contraction die Länge der Fibrillenfächer geringer werden kann als ihre Durchmesser, so müsste die gemachte Annahme aufgegeben werden, dass eine Oberflächenspannung zwischen diesem und der Zwischenscheibe mitwirke, welche ebensogross ist wie an der Längsoberfläche. Ja, schon wenn die Länge gleich dem Durchmesser wird, ist diese Annahme nicht möglich, da in diesem Falle $\frac{d\omega}{da}$ Null ist und sich der Kraft der Oberflächenspannung die elastischen Kräfte entgegenstellen. Es bliebe dann nur noch übrig, an den Zwischenscheiben eine erheblich geringere Oberflächenspannung vorauszusetzen als an der Längsoberfläche.

Die Gleichung der Kraft für den betrachteten Fall ist nun in folgender Weise aufzustellen. Da $u = 2\omega$ die ganze Oberfläche und $\lambda = 2a$ die ganze Länge eines contractilen Cylinders der Fibrille ist, so ist $\frac{du}{d\lambda} = \frac{d\omega}{da}$. Wir haben daher, $\frac{d\omega}{da}$ in Gleichung (3) eingesetzt:

$$n \cdot \alpha_k \cdot \pi \frac{ab - b^2}{a} = k$$

und:

$$\alpha_k = \frac{k}{n \cdot \pi} \cdot \frac{a}{ab - b^2}.$$

Ich unterlasse es vorläufig, nach dieser Formel Werthe für α_k zu berechnen, da mir zuverlässige Zahlen für die Länge $2a$ eines Muskelfaches bei natürlicher Länge von Froschmuskeln nicht zu Gebote stehen.

Da aber $a > b$ sein muss, so ist auch $\frac{a}{ab - b^2} > \frac{1}{b}$. Wir würden daher bei gleichen Dimensionen der Fibrille noch grössere Werthe für α_k erhalten als im Falle a).

Für die Berechnung der Arbeitsgleichungen gilt hier das Nämliche wie für den Fall a). Eine Berechnung dieser Art auszuführen, dürfte ebenso wenig lohnend erscheinen.

III. Die Fibrillen bestehen aus einer Anzahl ellipsoidisch gestalteter contractiler Elemente, die in der Längsrichtung durch elastische Elemente verbunden sind.

Wir können diese contractilen Ellipsoide als zweiachsige ansehen, deren längere Achse die Rotationsachse ist und in der Längsrichtung der Fibrille liegt. Wir wollen ferner annehmen, dass alle in demselben Zustande die gleichen Dimensionen haben, und dass sie in der Längsrichtung durch elastische Fäden oder ein Netzwerk von Fäden verbunden seien, welches auf die Gestalt der Ellipsoide nur geringe Einwirkungen ausübt. Man könnte ferner daran denken, dass die contractilen Elemente von einer Membran umschlossen seien, und dass ihr Inhalt in diesem Falle auch aus einer Flüssigkeit bestehen könne. Es würde dieses Verhalten dem oben erwähnten, aus einem mit Quecksilbertropfen erfüllten Darm hergestellten Modell ähnlich sein. Endlich könnte man auch annehmen, dass in der weichen elastischen Substanz der Fibrille sehr kleine, mikroskopisch nicht wahrnehmbare ellipsoide Körperchen eingeschlossen seien, welche entweder aus elastischer oder flüssiger Masse bestehen.

Durch das Bestreben dieser Ellipsoide, vermöge der Oberflächenspannung sich der Kugelgestalt zu nähern, muss in allen diesen Fällen eine Contraction der Faser zu Stande kommen. Die Berechnung dieses Vorganges ergibt Folgendes:

Es sei a die halbe Rotationsachse, welche in diesem Falle die längere ist, und b die halbe andere Achse, ω die halbe Oberfläche, v das halbe Volumen des Ellipsoides und e die Excentricität. Dann haben wir die Gleichungen:

$$v = \frac{2}{3} \pi a b^2. \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (a)$$

$$a^2 e^2 = a^2 - b^2 \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (b)$$

$$\omega = \pi \left(b^2 + \frac{a b}{e} \arcsin e \right). \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (c).$$

Aus (c) erhalten wir:

$$\frac{1}{\pi} \frac{d\omega}{da} = 2b \frac{db}{da} + ab \frac{d}{da} \left(\frac{\arcsin e}{e} \right) \frac{de}{da} + \frac{\arcsin e}{e} \left(b + a \frac{db}{da} \right). \quad (d).$$

Aus (a) gewinnen wir, da v constant ist:

$$\frac{db}{da} = - \frac{b}{2a} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (e),$$

und aus (b) erhält man:

$$\frac{de}{da} = \frac{3b^2}{2a^2} \cdot \frac{1}{e} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (f).$$

Setzt man (e) und (f) in (d) ein, so folgt:

$$\frac{1}{\pi} \frac{d\omega}{da} = - \frac{b^2}{a} + \frac{3b^3}{2a^2} \cdot \frac{1}{e} \frac{d}{de} \left(\frac{\arcsin e}{e} \right) + \frac{b}{2} \frac{\arcsin e}{e}. \quad (g).$$

In Reihen ausgedrückt ergibt sich:

$$\frac{\text{arc} \cdot \sin e}{e} = 1 + \frac{1}{2} \frac{e^2}{3} + \frac{1 \cdot 3}{2 \cdot 4} \frac{e^4}{5} + \dots,$$

$$\frac{1}{e} \frac{d}{de} \left(\frac{\text{arc} \cdot \sin e}{e} \right) = 0 + \frac{1}{3} + \frac{1 \cdot 3}{2 \cdot 4} \cdot \frac{4 e^2}{5} + \frac{1 \cdot 3 \cdot 5}{2 \cdot 4 \cdot 6} \cdot \frac{6 e^4}{7} + \dots$$

Also hat man:

$$\begin{aligned} \frac{1}{\pi} \frac{d\omega}{da} = & -\frac{b^2}{a} + \frac{3b^3}{2a^2} \left\{ 0 + \frac{1}{3} + \frac{1 \cdot 3}{2 \cdot 4} \cdot \frac{4 e^2}{5} + \dots \right\} \\ & + \frac{b}{2} \left\{ 1 + \frac{1}{2} \frac{e^2}{3} + \dots \right\}. \quad (h). \end{aligned}$$

Für die Kugel ist $a=b$ und $e=0$, also auch $\frac{d\omega}{da} = 0$, und ω ist ein Minimum, wie aus der Betrachtung von $\frac{d^2\omega}{da^2}$ hervorgeht. Für $a=\infty$ ist $e=1$, und ω wird unendlich. Die Curve von ω auf der Abscisse von a aufgetragen sinkt, ebenso wie in Fig. 1, von $a=0$ aus dem Unendlichen steil herab und besitzt für $a=b$ ein Minimum, steigt dann für $a>b$ erst concav nach oben an und geht durch einen Wendepunkt hindurch convex nach oben gerichtet bis $\omega=\infty$ empor. Die Lage des Wendepunktes lässt sich durch eine Annäherung genügend bestimmen, wenn man in Formel (h) ausser den quadratischen Gliedern von e noch die mit e^4 behafteten berücksichtigt und den daraus für $\frac{d^2\omega}{da^2}$ berechneten Werth gleich Null setzt.

Man erhält alsdann die Gleichung:

$$\begin{aligned} 2 \frac{b}{a} - \frac{23}{24} \left(\frac{b}{a} \right)^2 + \frac{27}{20} \left(\frac{b}{a} \right)^4 + \left[1 - \left(\frac{b}{a} \right)^2 \right] \left[\frac{135}{56} \left(\frac{b}{a} \right)^4 - \frac{27}{20} \left(\frac{b}{a} \right)^2 \right] \\ - \left[1 - \left(\frac{b}{a} \right)^2 \right]^2 \cdot \left[\frac{45}{32} \left(\frac{b}{a} \right)^2 + \frac{3}{160} \right] - \frac{7}{24} = 0. \end{aligned}$$

Diese Gleichung ergibt für $\frac{b}{a} = 0,25$ den Werth $+ 0,004$ und für $\frac{b}{a} = 0,24$ den Werth $- 0,026$, also kann man den Wendepunkt der Curve nahezu bei dem Verhältniss $\frac{b}{a} = 0,25$ annehmen, bei welchem er für den Cylinder genau zutrifft.

Man kommt daher zu dem Resultate, dass in dem betrachteten

Falle $\frac{d\omega}{da}$, also auch $\frac{du}{d\lambda}$ für den Muskel ein Maximum wird, wenn die grosse Achse der contractilen Ellipsoide ungefähr 4 Mal grösser ist als die kleine.

Stellt man nun die Gleichung der Kraft bei natürlicher Länge des Muskels für den betrachteten Fall auf, so erhält man aus (c) und (h) die Gleichung:

$$n \cdot \alpha_k \cdot \pi \left[-\frac{b^2}{a} + \frac{3b^3}{2a^2} \left(0 + \frac{1}{2} \cdot \frac{3}{4} \cdot \frac{4}{5} e^2 + \dots \right) + \frac{b}{2} \left(1 + \frac{1}{2} \frac{e^2}{3} + \dots \right) \right] = k. \quad (9).$$

Um diese Gleichung anzuwenden und daraus einen Werth α_k zu gewinnen, müsste man ausser n den Werth $\frac{b}{a}$ kennen (wodurch auch e gegeben ist). Betrachtet man bestimmte Glieder des Muskelfaches als ellipsoide contractile Elemente, so könnte man durch Messung ihrer Achsen und der Fibrillenzahlen zu einem Werthe von α_k gelangen. Complicirter würde die Aufgabe, wenn man mehrere Glieder eines Faches von verschiedener Länge als contractile Ellipsoide ansehen wollte, und wenn ausserdem noch α_k für diese verschieden angenommen werden sollte. Nimmt man hingegen ausserordentlich kleine ellipsoide Elemente in der Fibrille als contractile an, wie oben ausgeführt worden, so können wir auch durch mikroskopische Beobachtung über den Werth $\frac{b}{a}$ nichts ermitteln.

Es lässt sich leicht zeigen, dass in dem ersteren Falle, wenn wir als ellipsoide Elemente Theile der Fibrillen von den gleichen Dimensionen wie in den obigen Rechnungen (S. 20 ff.) annehmen, wir Werthe für α_k erhalten würden, welche grösser sein würden, als wir sie daselbst erhalten haben. Es lassen sich also gegen diese Annahme dieselben Einwendungen erheben, wie wir sie dort vorgebracht haben, und wir würden nur dann zu wahrscheinlichen Werthen für α_k gelangen, wenn wir die Fibrille noch in kleinere Einheiten spalten würden, als es gewöhnlich geschieht. Ich verweise wiederum auf die oben citirte Arbeit von Martin (S. 295), welche freilich noch der Bestätigung bedarf¹⁾.

1) Martin beschreibt die Querscheiben (disques épais) der Fibrilleneinheit als aus zwei sich berührenden sphärischen Körperchen bestehend. In den Figuren

In dem zweiten Falle hingegen, wenn wir in der Substanz der Fibrille eine sehr grosse Zahl sehr kleiner ellipsoider Elemente angeordnet denken, würde jede Schwierigkeit in Betreff des Werthes von α_k beseitigt sein. Da die Zahl dieser Elemente in der Querschnittseinheit eine sehr grosse sein würde, so kann der Werth der Oberflächenspannung derselben ein verhältnissmässig kleiner sein, wie er zwischen Substanzen und Flüssigkeiten des Organismus sicher vorhanden sein muss, und doch würde damit die thatsächliche Kraft der Muskelcontraction erreicht werden. Es würde schon hinreichen, auf den Durchmesser der Fibrille 20—40 solcher Elemente zu rechnen, welche an der Grenze der mikroskopischen Sichtbarkeit liegen würden, um diesen Forderungen vollständig zu genügen.

Auch Engelmann ist, wie schon erwähnt, vom Standpunkte seiner Quellungstheorie zu einer ähnlichen Vorstellung gelangt¹⁾. Indessen ist es klar, dass die Quellung an sich nicht die Formveränderung mechanisch zu erklären vermag. Die Quellung allein würde nur eine Volumszunahme durch Wasseraufnahme bedingen, ohne dass eine Formveränderung einträte. Ueberall, wo mit der Quellung eine Formveränderung verknüpft ist, wie z. B. beim Quellen der rothen Blutkörperchen in Wasser, gesellt sich wahrscheinlich eine Wirkung der Oberflächenspannung hinzu. Da die Masse des Blutkörperchens weicher wird, so gibt sie der herrschenden Oberflächenspannung mehr und mehr nach und rundet sich zu einer Kugel ab. Von demselben Gesichtspunkte sind, wie ich glaube, die werthvollen Versuche Engelmann's²⁾ über die Zusammenziehung der Darmsaiten beim Erwärmen in Wasser zu beurtheilen. Die contractilen Elemente scheinen in diesem Falle die Bindegewebsfibrillen der Darmserosa zu sein. Ich vermute daher, dass bei der Quellung durch chemische Aenderung ihrer Substanz eine Aenderung der Oberflächenspannungen eintritt, welche die Ursache der Verkürzung ist. Ob diese Wirkungen in diesem Falle nur an der Oberfläche der Fibrillen erfolgen oder auch im Innern derselben an der Oberfläche kleinerer Elemente, mag dahingestellt sein. Die grosse Kraft, welche die Saiten beim Erwärmen

sind sie aber deutlich elliptisch gezeichnet. Er hält diese jedoch nicht für die contractile Substanz, sondern schreibt der einfach brechenden Substanz Contractilität zu.

1) Dieses Archiv Bd. 7 S. 177.

2) Ueber den Ursprung der Muskelkraft. Leipzig 1893.

entwickeln, spräche für das Letztere. In demselben Sinne sind wohl auch die Verkürzungen der Sehnen und der Fibrinfasern zu deuten, welche von Hermann und Engelmann beobachtet worden sind und beim Erhitzen auftreten. Dass die Gerinnung des Faserinhaltes nicht die Ursache der Verkürzung sein kann, wie Hermann anfangs meinte, ist schon von Engelmann (l. c. S. 177) hervorgehoben worden.

III. Folgerungen aus der Theorie.

Durch die vorhergehenden Ueberlegungen und Rechnungen ist, wie ich glaube, die Möglichkeit erwiesen, dass die Muskelcontraction durch Oberflächenspannung contractiler Elemente zu Stande kommen kann. Die Wahrscheinlichkeit dafür, dass es sich so verhält, ist, wie mir scheint, keine geringe, in Anbetracht der guten Uebereinstimmung, die wir für die Werthe der Oberflächenspannung durch die Kraft- und die Arbeitsgleichungen (3) und (8) erhalten haben. Hierbei kam es nicht auf die absoluten, sondern auf die relativen Werthe an, je nach der angenommenen Zahl n von contractilen Elementen in der Querschnittseinheit. Die Rechnung konnte zwar nur unter der Voraussetzung durchgeführt werden, dass die contractilen Elemente cylindrische Fäden von der Länge der Fibrillen seien, aber man sieht leicht ein, dass diese Bedingung sich nicht allzu weit von der Wirklichkeit entfernen würde, wenn wir contractile Elemente von anderer Form annehmen würden, welche die cylindrischen Fäden in möglichst grosser Zahl in longitudinaler Richtung erfüllen. Es würden sich dann die aus beiden Gleichungen resultirenden Werthe für die Oberflächenspannungen α_k und $\alpha_r + \alpha_k$ in gleichem Sinne verschieben und ungefähr dieselbe Grössenordnung behalten.

Es ergeben sich nun vom Standpunkte der Oberflächenspannungstheorie weitere Folgerungen, welche zur Prüfung der Theorie dienen können und derselben mindestens einen heuristischen Werth verleihen würden.

1. Es soll durch gewisse Versuche die Gestalt der contractischen Elemente bestimmt werden. — Man hat sich schon mehrfach mit der Frage beschäftigt, welchen Einfluss die Belastung, resp. Spannung des Muskels auf seine Kraft und seine Arbeitsleistung ausübt. Man weiss schon seit den Versuchen von Ed. Weber, dass die Arbeit des Muskels mit der Belastung bis zu einem gewissen Maximum zunimmt und bei weiter steigender Belastung wieder abnimmt. Wir wissen ferner

aus den Versuchen von Schwann, welche von L. Hermann bestätigt sind, dass die Kraft der Zusammenziehung mit der Verkürzung selbst abnimmt. Ueber die Abhängigkeit der Kraft von der Dehnung des Muskels über seine natürliche Länge sind meines Wissens zuerst Versuche unter meiner Leitung von M. Levy¹⁾ angestellt worden. Später sind unter Leitung von Grützner über denselben Gegenstand Versuche von Feuerstein²⁾ veröffentlicht worden, ohne dass der Arbeit von M. Levy Erwähnung geschah.

Wir fanden in diesen Versuchen, dass die Kraft des Muskels mit zunehmender Anfangsspannung zuerst beträchtlich zunimmt, mit weiterer Spannung aber deutlich abnimmt. Das Erstere wurde auch in den Versuchen von Feuerstein beobachtet. In unseren Versuchen aber haben wir ausserdem die Dehnungen des Muskels gemessen, welche der jedesmaligen Anfangsspannung entsprechen. Diese Werthe erlangen jetzt ein besonderes Interesse. Es wurde an parallelfasrigen Muskeln in gut gelungenen Versuchen gefunden, dass das Maximum der Kraft zwar innerhalb gewisser Grenzen der Dehnung schwankt, aber in den meisten Versuchen etwa zwischen den Werthen $0,15-0,175$ für $\frac{D}{L}$ liegt, wenn D die Dehnung und L die natürliche Länge bedeutet. Dieses Resultat wollen wir im Sinne unserer Theorie ausdrücken.

Gehen wir daher auf unsere Kraftgleichung (3)

$$n \cdot \alpha_k \left(\frac{du}{d\lambda} \right)_k = k$$

zurück, so haben wir bei der Dehnung um die Grösse D auf der rechten Seite die Anfangsspannung in Abzug zu bringen, da sie im Sinne der Contraction wirkt. Für α_k haben wir nun die variable Grösse α_p zu setzen, welche der Spannung p des Muskels bei der Contraction entspricht. Wir haben also die Gleichung:

$$n \cdot \alpha_p \cdot \left(\frac{du}{d\lambda} \right)_a = p - \varepsilon \cdot q \cdot \frac{D}{L} = k_a,$$

welche mit Gleichung (4) dem Sinne nach übereinstimmt.

Die linke Seite besteht nun aus zwei veränderlichen Factoren.

Der Factor α_p variirt mit der Spannung p , der Faktor $\left(\frac{du}{d\lambda} \right)_a$ variirt

1) Ueber den Einfluss der Dehnung auf die Muskelkraft. Inaug.-Dissert. Berlin 1886. — Referat im Jahresbericht d. Anat. u. Physiol. Bd. XV S. 26.

2) Dieses Archiv Bd. 43 S. 347.

mit der Anfangsspannung $\alpha = \varepsilon \cdot q \frac{D}{L}$. Bei einem gewissen Werthe $\frac{D}{L}$ gibt das Product beider ein Maximum. Nun können wir, wie oben gezeigt ist, aus der Gestalt der contractilen Elemente berechnen, bei welcher Dehnung oder Zusammenziehung derselben $\frac{du}{d\lambda}$ ein Maximum wird (s. S. 291, 298 u. 302). Bei Cylindern, deren Mantelfläche nur in Betracht kommt, wächst $\frac{du}{d\lambda}$ mit der Zusammenziehung beständig an; bei Cylindern, deren Grundflächen mitwirken, und bei Ellipsoiden wird $\frac{du}{d\lambda}$ ein Maximum, wenn ihre Länge 4 Mal grösser ist als die Dicke. Umgekehrt könnten wir die Gestalt der contractilen Elemente ermitteln, wenn wir wüssten, bei welchem Werthe von α die Grösse $\frac{du}{d\lambda}$ ein Maximum erreicht. Zu diesem Ende müsste aus obiger Gleichung α_p eliminiert werden.

Wir haben nun vorausgesetzt, dass die Grösse von α von der Stärke des chemischen Processes, d. h. von der chemischen Aenderung der Substanzen abhängt, welche die Oberflächenspannung bewirken. Es liegt daher am nächsten, die Aenderung von α der chemischen Aenderung proportional zu setzen, d. h. der Intensität des chemischen Processes in der Muskelsubstanz. Diese Grösse können wir aber durch die Wärmeentwicklung im Muskel messen. Wir werden daher in dem Falle des isometrischen Tetanus, in welchem alle chemische Energie als Wärme erscheint, $\alpha_p - \alpha_r = c \cdot w_p$ setzen können, wenn w_p die in einer Zeiteinheit erzeugte Wärmemenge, c ein Constante und α_p und α_r die Oberflächenspannung im Tetanus und in der Ruhe bedeuten. Da wir nun oben (S. 296) gesehen haben, dass α_r gegen α_p verhältnissmässig sehr klein ist, so können wir annähernd $\alpha_p = c \cdot w_p$ annehmen¹⁾.

Es ergibt sich daher folgende experimentelle Aufgabe. Wir messen mit Hülfe eines Spannungsmessers die Aenderung der Kraft mit zunehmender Dehnung des Muskels. Ist die Dehnung $\frac{D}{L} = \delta$, so erhalten wir daraus auf der Abscisse δ eine Curve von der Gleichung:

1) Da α_r höchstens $\frac{1}{10} \alpha_k$ ist und dieser Bruchtheil mit Zunahme von α_p abnimmt, so wird man eine Correction der Gleichung anbringen können.

$$k_a = n \cdot \alpha_p \left(\frac{du}{d\lambda} \right)_a = f_1(\delta).$$

Gleichzeitig messen wir bei diesem Versuche nach bekannten Methoden die Wärmemengen w_p , welche wir den Temperaturerhöhungen des Muskels proportional betrachten können. Wir erhalten daraus ebenfalls eine Curve auf derselben Abscisse von der Form:

$$c \cdot w_p = \alpha_p = f_2(\delta).$$

Wir erhalten daher durch Division dieser Gleichungen auf derselben Abscisse eine dritte Curve von der Form:

$$n \cdot \left(\frac{du}{d\lambda} \right)_a = \frac{f_1(\delta)}{f_2(\delta)} = f_3(\delta),$$

welche uns den Verlauf von $\frac{du}{d\lambda}$ mit zunehmender Dehnung angibt.

Aus dieser Curve können wir aber, wie oben auseinandergesetzt, ersehen, welche Form wir den contractilen Elementen zuschreiben dürfen. Aus dem Vorhandensein eines Maximums bei einem bestimmten Werthe von δ würden wir auf das Vorhandensein sehr kleiner ellipsoider oder cylindrischer Elemente schliessen dürfen, steigt aber diese Curve, concav nach oben gerichtet, bis zur natürlichen Länge des Muskels ($\delta = 0$) mit zunehmender Steilheit an, so könnte auf das Vorhandensein von contractilen Längsfäden geschlossen werden, wenn sich nachweisen liesse, dass auch bei weiterer Zusammenziehung des Muskels diese Curve dieselbe Form beibehielte. Die Untersuchung in dem Bereich von der natürlichen Länge bis zum Maximum der Verkürzung wird daher nach derselben Methode anzustellen sein und das Resultat zu ergänzen haben.

Selbstverständlich würde diese Art der Untersuchung auch für sich von Interesse sein, auch wenn wir von gar keiner Hypothese über die Energieform der Muskelcontraction ausgingen. Ein bestimmtes Resultat der obigen Rechnung in dem einen oder anderen Sinne würde aber mit einiger Wahrscheinlichkeit zu Gunsten der Oberflächenspannungshypothese sprechen können.

2) Aus der Beziehung zwischen Arbeitsleistung und Wärmebildung ergibt sich vom Standpunkt dieser Hypothese ferner folgende Betrachtung, welche durch Rechnung näherungsweise geprüft werden kann. Von A. Fick ist festgestellt worden, dass bei der isotonischen Zuckung des Froschmuskels mindestens 30 % der gesamten dabei

verbrauchten Energie in mechanische Arbeit umgesetzt werden kann, während der übrige Theil direct in Wärme übergeht¹⁾.

Prüfen wir nun, wie sich dieses Verhältniss nach unserer Hypothese gestalten würde. Wir gehen hierbei von der Vorstellung aus, dass sich in der Oberflächenschicht, in welcher die Oberflächenenergie entsteht, diese Umsetzung direct aus der chemischen Energie der darin enthaltenen Masse vollzieht, ohne erst vorher Wärme gebildet zu haben. In der übrigen Masse der thätigen Muskelsubstanz aber entsteht aus der chemischen Energie direct Wärme. Der erstere Antheil ist daher nach v. Helmholtz die freie, in andere Energieformen verwandelbare Energie, welche Arbeit leisten kann. Betrachten wir nun den Muskel für unseren Zweck als eine gleichförmige Masse²⁾, in deren Gewichtseinheit durch den chemischen Process eine gewisse Energiemenge umgesetzt wird, so verhält sich die Energiemenge in der ganzen Oberflächenschicht zu der gesammten Energiemenge wie das Volumen der Oberflächenschicht zu dem der thätigen Muskelmasse, welches wir in unserem Falle annähernd gleich dem des ganzen Muskels setzen können. Nennen wir das erstere Volumen v und das letztere V , so würden wir nach dem Fick'schen Versuche erhalten: $\frac{v}{V} = 0,30$, wenn die gesammte Energie der Oberflächenschicht als freie anzusehen ist³⁾.

Um nun das Volumen der wirksamen Oberflächenschicht zu erhalten, haben wir ihre Oberfläche U mit ihrer Dicke d zu multipliciren. Diese Grösse ist nun nach der Laplace'schen Theorie der Oberflächenspannung als der Durchmesser der „molekularen Wirkungssphäre“ anzusehen, indem wir uns um jeden Punkt der Oberfläche eine Kugel von dem Radius der Wirkungssphäre construirt denken. Dieselbe ist von Sohnke⁴⁾ durch Versuche gemessen worden und wurde für Olivenöl zu 111,5 $\mu\mu$, für Rüböl zu 93,6 $\mu\mu$ gefunden. Nehmen

1) Siehe A. Fick, Myothermische Untersuchungen 1889. (S. 51.) Hier kommen meist viel höhere Werthe zwischen 34–55% in der Berechnung vor. In der Rechnung, welche Fick später (dieses Archiv Bd. 53 S. 608) ausgeführt hat, nimmt er für den menschlichen Körper nach Helmholtz 20% der gesammten Energie für die nutzbare Arbeit an.

2) D. h. nur in Bezug auf den mittleren Werth seiner Dichte.

3) Dass dies der Fall ist, geht aus den Lippmann'schen capillar-elektrischen Versuchen hervor.

4) Wiedemann's Annalen Bd. 40 S. 345.

wir als runde Zahl für den Muskel $d = 100 \mu\mu = 10^{-5}$ cm an, berechnen U für 1 ccm Froschmuskel, wenn wir, wie oben, den Radius der Fibrillen $r = 9,994 \cdot 10^{-5}$ cm und ihre Zahl in 1 qcm $n = 31\,460\,000$ annehmen, so erhalten wir für $U = 2 r \pi \cdot n = 19\,750$ qcm. Es ergibt sich also für $\frac{v}{V} = \frac{U \cdot d}{1}$ die Zahl 0,20.

Die Uebereinstimmung dieser Zahl mit der Fick'schen Zahl 0,30 ist der Grössenordnung nach gut genug. Es bedürfte nur einer Vermehrung der contractilen Elemente durch Längstheilung der Fibrillen, wie wir sie oben besprochen haben, um die Zahl 0,30 zu erreichen. Es würde aber keinen Werth haben, eine solche Rechnung auszuführen, da auch die Dicke der molekularen Wirkungssphäre bisher noch eine zu unsichere Grösse ist; auch scheint es, als ob dieselbe nicht für alle Substanzen gleich ist. Wenigstens wird von Drude¹⁾ nach Versuchen an Lamellen von Seifenlösung ein sehr viel geringerer Werth, von $17 \mu\mu$, hierfür angegeben. Würden wir, wie oben (S. 295), den Radius einer Fibrilleneinheit zu 10^{-5} cm (wobei $\alpha_k = 0,036$ g/cm war) und beispielsweise die Dicke der molekularen Wirkungssphäre für die Substanzen des Muskels zu $20 \mu\mu = 2 \cdot 10^{-6}$ cm annehmen, so würden wir für $\frac{v}{V}$ den Werth 0,28 erhalten. Indessen können wir wegen der Unsicherheit der Grösse d dieser Rechnung keine Beweiskraft zuschreiben, dagegen zeigt sie so viel, dass eine Uebereinstimmung der Rechnung nach der Theorie im Bereich der Möglichkeit liegt. Auch ist die Zahl 0,30 nicht als eine wirkliche Constante zu betrachten.

Wir ersehen aus dieser Betrachtung, dass die Oberflächenspannungstheorie der Contraction der Forderung Fick's entspricht, nach welcher der Muskel keine thermodynamische, sondern eine chemodynamische Maschine ist²⁾. Die von ihm gegebene Vorstellung von einer Anziehung chemischer Atome in der Längsrichtung des Muskels möchte ich hingegen nur für eine bildliche halten, die zu einer wirklichen Theorie nicht verwerthet werden kann. Denn überall, wo in der Natur eine Umwandlung chemischer Energie in mechanische Energie erfolgt, geschieht dies durch Vermittlung von Volumenergie, Oberflächenenergie oder elektrischer Energie. Da die Volumsenergie

1) Wiedemann's Annalen Bd. 43 S. 150.

2) Dieses Archiv Bd. 53 S. 608.

wegen der Constanz des Muskelvolumens bei der Contraction ausgeschlossen ist, so bliebe nur noch die elektrische Energie übrig. Indessen geben die elektrischen Eigenschaften des Muskels keinerlei Anhaltspunkte zur Aufstellung einer solchen Theorie¹⁾, zumal der Nerv dieselben elektrischen Eigenschaften ohne die Fähigkeit der Contraction besitzt.

Was die Beziehung der Contractilität zur Doppelbrechung der contractilen Substanz anbetrifft, so gibt die Oberflächenspannungstheorie von einer solchen keine Rechenschaft. Ich halte es aber nicht für bewiesen, dass zwischen Doppelbrechung und Contractilität ein directer causaler Zusammenhang besteht, wie Engelmann es annimmt. Ich halte auch die Frage nicht für entschieden, ob bei der Contraction der quergestreiften Faser nur die doppelbrechenden Schichten an der Zusammenziehung activ betheiligt sind. Wäre dies der Fall, so würden die einfachbrechenden Schichten nur elastisch deformirt werden. Bei der freien isotonischen Contraction würden sie ebenso wie die doppelbrechenden Schichten sich verdicken und verkürzen müssen, so dass hierdurch eine Entscheidung der Frage nicht herbeigeführt werden kann. Dagegen müssten sie bei gehemmter isometrischer Contraction gedehnt werden, während sich die doppelbrechenden Schichten allein verkürzen und verdicken würden, vorausgesetzt, dass die Faser an allen Punkten mit gleicher Kraft zieht, so dass sich keine Contractionswellen bilden können. Eine darauf direct gerichtete Untersuchung, die wohl nur an Froschmuskelpräparaten, vielleicht auch an Krebsmuskeln angestellt werden könnte, ist mir nicht bekannt. Die Eigenschaft der Doppelbrechung kann

1) Von Elias Müller ist eine sehr sinnreiche „Theorie der Muskelcontraction“ (Leipzig) 1891 aufgestellt worden, nach welcher die Disdiaklasten der Faser pyroelektrische Spannungen durch die Wärme bei der Reizung annehmen und sich in der Längsrichtung anziehen sollen. Indessen sind so gerichtete Spannungen im Muskel nie beobachtet worden, und man sieht auch nicht ein, wesshalb diese Krystalle ihre gleichnamigen Pole alle einem beliebigen Muskelende zuwenden, da die Muskelfaser nach beiden Richtungen gleichartig auswächst.

Angeregt durch diese Theorie, hat E. Riecke in einer Arbeit „Thermodynamik des Turmalins und mechanische Theorie der Muskelcontraction“ (Götting. Gesellsch. d. Wissensch. 1893) den Gegenstand mathematisch behandelt. Diese Entwicklungen sind von allgemeinem Werth, denn sie gelten auch, wenn man andere Kräfte der Contraction annimmt.

indess, wie mir scheint, doch für den Aufbau der Fibrille von Bedeutung sein, auch wenn die Contraction selbst mit ihr nichts zu thun haben sollte. Sie ist jedenfalls der Ausdruck einer verschiedenartigen Anordnung der Theilchen in der Längs- und Querrichtung der Fibrille und steht insofern mit ihrem Wachsthum und ihrer Gestaltung in einer engen Beziehung¹⁾.

1) Aus der Literatur über den vorliegenden Gegenstand muss ich nachträglich noch eine Arbeit von A. Imbert¹⁾ erwähnen, die mir erst später zur Kenntniss gekommen ist. Die Theorie Imbert's schliesst sich an die erwähnten Versuche und Ideen von d'Arsonval an; er betrachtet die quergestreifte Fibrille als zusammengesetzt aus Scheiben von einfach- und doppelbrechender Substanz, welche sich wie zwei Flüssigkeiten unter Erzeugung einer Oberflächenspannung berühren. Beide besitzen gegen das umhüllende Plasma eine bestimmte Oberflächenspannung. Die Kreislinie der Berührungsfläche zweier Scheiben bildet eine Linie, in welcher drei Medien aneinander grenzen. Es wird nun (siehe Fig. 2, 3 l. c.) angenommen (wofür freilich der mikroskopische Nachweis fehlt), dass je zwei sich berührende Scheiben mit convexer Krümmung der Oberflächen in die gemeinsame Berührungsfläche übergehen. Die Tangente, welche man an das letzte Element der convexen Oberfläche der Scheiben senkrecht auf den Berührungskreis anlegt, bildet mit dem zugehörigen Durchmesser dieses Kreises einen Randwinkel. Auf einen jeden Punkt des Berührungskreises wirken daher drei Kräfte. Zwei dieser Kräfte F und F' können auf den beiden Tangenten abgetragen werden und bedeuten die Oberflächenspannung zwischen dem Plasma und je einer Scheibe, die dritte F'' kann auf dem Durchmesser des Berührungskreises abgetragen werden und bedeutet die Oberflächenspannung zwischen den beiden Scheiben. Jeder Punkt des Berührungskreises ist in Ruhe, wenn alle drei Kräfte sich das Gleichgewicht halten. Bei der Reizung tritt eine Aenderung dieses Gleichgewichts ein, wodurch sich die Fibrille verkürzt. Die Construction der resultirenden Kräfte R , welche in der Längsrichtung wirken sollen, erscheint mir nach der Darstellung von Imbert nicht einleuchtend. Ein weiteres Eingehen auf die von ihm gemachten Annahmen und Folgerungen möchte ich mir indess vorbehalten.

1) Le mécanisme de la contraction musculaire, deduit de la considération des forces de tension superficielle. Archives de physiolog. 5. Ser. tom. 29 p. 289. 1897.