

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Breslau.)

Zur Analyse der Muskelcontraction.

Ueber den Einfluss des Assimilirungsmateriales und der Dissimilirungs-
producte auf die Muskelcurve.

Von

Dr. **Paul Jensen**, Privatdocenten und Assistenten.

(Mit 4 Textfiguren und Tafel I—III.)

Inhalt:

	Seite
Einleitung	47
Versuchsmethode.	57
Historische Vorbemerkungen	63
V Versuchsergebnisse.	65
I. Zuckungsreihen bei normaler Blutcirculation	66
II. Zuckungsreihen bei behinderter Blutzufuhr.	72
III. Zuckungsreihen bei behinderter Harnausscheidung	74
IV. Zuckungsreihen bei behinderter Athmung	76
V. Sonstige von der Norm abweichende Zuckungsreihen	77
Theoretische Schlussfolgerungen.	79

Einleitung.

In der vorliegenden Abhandlung ist der Versuch gemacht, die Muskelcontraction auf einige Factoren zurückzuführen, welche wir mit Sicherheit als die wichtigsten Componenten des Lebensvorganges im Muskel annehmen dürfen. Es sind dies diejenigen Processe in der lebendigen Substanz des Muskels, auf welche E. Hering seine bekannte Theorie des Lebensvorganges aufgebaut hat¹⁾. Auf den Boden dieser Theorie, welche durch ihre tiefe und ausgedehnte Fundamentirung meines Erachtens die sicherste Grundlage für jede

1) E. Hering, Zur Theorie der Vorgänge in der lebendigen Substanz. Lotos Bd. 9. 1888.

theoretische Untersuchung der Lebensprocesse darbietet, werde auch ich mich im Folgenden stellen¹⁾.

Schon früher habe ich in kurzen Zügen angedeutet, wie man aus dem Wechsel der „absteigenden“ und „aufsteigenden Aenderung“ der lebendigen Substanz die Muskelzuckung im Allgemeinen ableiten könne²⁾. In der Weiterbildung dieser Anschauungen möchte ich jetzt versuchen, festzustellen, in welcher Weise die einzelnen Theile der Muskelcurve von den beiden Hauptphasen der stofflichen Aenderung des erregten Muskels (nämlich der absteigenden und aufsteigenden Aenderung) abhängig sind; im Besonderen ist die Abhängigkeit der Muskelcurve von der Grösse und dem Verlauf dieser beiden Aenderungen, ihren gegenseitigen Beziehungen und den daraus resultirenden jeweiligen inneren Zuständen der Muskelsubstanz zu untersuchen. Unser Ziel muss sein, alle diese Abhängigkeiten so genau zu erkennen, dass wir in jedem speciellen Fall aus bestimmten Veränderungen der Curve auf bestimmte Aenderungen der inneren Processe des Muskels schliessen können.

Um ein einigermaassen zusammenhängendes Bild von den Beziehungen zwischen der Muskelcurve und den inneren Vorgängen im Muskel zu gewinnen, müssen wir natürlich eine Reihe von Voraussetzungen machen, die hier zunächst angegeben werden mögen: Wir haben uns darüber zu verständigen, inwieweit wir aus der Curve des „Gesamtmuskels“ einen Schluss ziehen dürfen auf den Verlauf der Vorgänge in einem „Muskelelement“³⁾. Sodann haben wir zu gedenken der Differenzirung der Muskelsubstanz in Sarkoplasma und Fibrillen und endlich der verschiedenen Componenten des Erregungsvorganges und ihrer zeitlichen Verhältnisse.

Bekanntlich hängt die Form der Muskelcurve von dreierlei Factoren ab: von der Geschwindigkeit, mit der sich der

1) Andere Anschauungen, wie z. B. die vielfach anerkannte Fick'sche Contractionshypothese, rechnen m. E. zu wenig mit den mannigfachen Grundeigenschaften der lebendigen Substanz.

2) Vgl. P. Jensen, Ueber den Aggregatzustand des Muskels und der lebendigen Substanz überhaupt. Pflüger's Archiv Bd. 80 S. 224 ff. 1900; ferner: In Sachen des Aggregatzustandes etc. Ebendasselbst Bd. 83 S. 4. 1900.

3) Das Wort „Muskelelement“ ist hier in dem in der Muskelphysiologie üblichen Sinne gebraucht.

Erregungsvorgang im Muskel fortpflanzt, von der Vollkommenheit der Ausbreitung dieses Vorgangs und von seiner Grösse und Dauer in jedem Muskelement. Es erhebt sich daher die Frage, in welchem Maasse sich diese drei Factoren an den Modificationen der Muskelcurve betheiligen. Was diesen Punkt betrifft, so weiss man, dass im Allgemeinen mit einer Abnahme der Fortpflanzungsgeschwindigkeit und Vollkommenheit der Erregung ihre Dauer im Muskelquerschnitt zunimmt¹⁾. Genauer untersucht sind die Aenderungen der Fortpflanzungsgeschwindigkeit und der Erregungsdauer bei Temperaturschwankungen von Gad und Heymans²⁾, welche feststellten, dass die Grösse der ersteren Veränderungen selbst in extremen Fällen nur etwa 1% der letzteren beträgt. Wir dürfen annehmen, dass das Verhältniss dieser beiden Factoren auch unter anderen Umständen, wie bei Ermüdung und sonstigen Schädigungen, ein ähnliches ist; und eine noch geringere Bedeutung als die Veränderungen der Fortpflanzungsgeschwindigkeit dürften bei nicht ganz abnormen Verhältnissen diejenigen der Vollkommenheit der Erregungsausbreitung auf die verschiedenen Theile der Muskelsubstanz für den Verlauf der Muskelcontraction besitzen. Daraus ergibt sich die für die Analyse der Contractionsvorgänge wichtige Folgerung, dass die Veränderungen der isotonischen Zuckungcurve vorwiegend auf Aenderungen der Vorgänge im Muskelement zurück zu führen sind.

Ferner müssen wir bedenken, dass der Vorgang der Erregung in zwiefacher Hinsicht ein sehr complicirter ist: Die von den Nervenendorganen herkommende Erregung muss zunächst das Sarkoplasma durchsetzen, ehe sie bei den Fibrillen anlangt³⁾. Wir haben also mit einer Erregung dieser beiden Substanzen zu rechnen, und es erhebt sich für unsere Untersuchung die Frage, in welchem Maasse neben der Aenderung der Fibrillensubstanz auch diejenige des Sarkoplasmas für den Verlauf der mechanischen Vorgänge des

1) Vgl. hierüber Hermann, Handbuch der Physiologie Bd. 1 Th. 1 S. 58. Leipzig 1879.

2) Gad und Heymans, Ueber den Einfluss der Temperatur auf die Leistungsfähigkeit der Muskelsubstanz. Archiv f. Physiologie 1890 Suppl.-Bd. S. 94 ff.

3) Unsere Kenntnisse von der Histologie der quergestreiften Muskeln nöthigen uns zur Zeit zu dieser Annahme.

Muskels in Betracht kommt¹⁾. Von den in dieser Hinsicht möglichen Voraussetzungen möchte ich derjenigen den Vorzug geben, nach welcher das Sarkoplasma vorwiegend als Leitungsorgan²⁾ für die den Fibrillen zuzuführende Reizwirkung dient, neben seinen Functionen als Stoffreservoir und vorläufige Abladestelle für die Dissimilirungsproducte der Fibrillen. Man kann sich vorstellen, dass die Erregungswelle zunächst das Sarkoplasma der Muskelfaser durchheilt und nach einander in jedem Querschnitt, in welchem sie anlangt, die zur Contraction führenden Veränderungen der Fibrillen auslöst. Somit wäre zu erwarten, dass der Verlauf der Contraction zunächst insoweit vom Sarkoplasma abhängt, als die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung in diesem in's Gewicht fällt. Da diese aber, wie oben erwähnt, eine ziemlich constante ist, so würde sich in dieser Hinsicht das Sarkoplasma also nur wenig an den Aenderungen der Muskelcurven betheiligen.

Wenn wir aber auch den stofflichen Aenderungen der Fibrillen die Hauptrolle bei der mechanischen Leistung zusprechen, so dürfen wir doch eine etwaige Mitwirkung des Sarkoplasmas nicht aus dem Auge verlieren; es sei daher im Folgenden der Vorsicht halber stets an ein Zusammenwirken von Sarkoplasma und Fibrillen gedacht³⁾. In diesem Umstande liegt die eine Complication des Erregungsvorganges.

1) Analoges gilt ja auch für die elektrischen Erscheinungen des erregten Muskels. Von einer Reihe von Annahmen, welche mir die vorliegenden Probleme mehr zu verschieben als einer Lösung entgegenzuführen scheinen, möchte ich vorläufig ganz absehen: so von der besonders von Bottazzi (Journ. of Physiology t. 24 p. 51 ff., 1899 und a. a. O.) vertretenen Anschauung, dass das Sarkoplasma sich auch direct am Contractionsact betheilige, ferner von derjenigen der „inneren Unterstützung“, welche bald mit den Vorstellungen Bottazzi's, bald mit der Annahme besonderer combinirter Wirkungen der „blassen“ und „rothen“ Muskelfasern in Verbindung gebracht wurde.

2) Eine solche Annahme haben auch Schenck und Engelmann gemacht.

3) Nach der von mir vertretenen Contractionshypothese (vgl. Pflüger's Archiv Bd. 80 S. 224 ff., 1900 und Bd. 83 S. 4, 1900) muss irgend welche derartige Theilnahme des Sarkoplasmas vorhanden sein: Diese Hypothese macht nämlich die Contraction vorwiegend abhängig von der nach der Reizung vorhandenen Oberflächenspannung an der Grenze von Sarkoplasma und Fibrillen; da die jeweilige Oberflächenspannung aber nicht nur von der stofflichen Beschaffenheit der Fibrillen, sondern auch von derjenigen des Sarkoplasmas abhängt, so kommt für sie also auch die Grösse der absteigenden

Die andere Complication besteht darin, dass in dem, was wir unter der Bezeichnung der Erregung zusammenzufassen pflegen, offenbar eine Reihe verschiedener Theilprocesse enthalten ist. Sehen wir von der energetischen Seite (Production von mechanischer, thermischer und elektrischer Energie) vorläufig ganz ab und betrachten nur die stoffliche (chemische) Seite des Vorganges: Diese stoffliche Phase der Erregung beginnt in einem bis dahin „ruhenden“ Muskelement in dem Augenblick, wo die stoffliche (absteigende) Aenderung daselbst Platz greift, und sie ist zu Ende, wenn das Muskelement¹⁾ den vorherigen „Ruhezustand“ wieder annähernd erreicht hat. In dieser Zeit finden wir aber in der Muskelsubstanz verschiedene Vorgänge und Zustände: Zunächst treffen wir auf den Vorgang der absteigenden Aenderung²⁾; dieser setzt in jedem Punkte des lebendigen Substrates eine allerdings wohl sehr rasch vergehende Zustandsänderung, welche in einer Abnahme der dissimilirbaren Substanz und einer Zunahme der Dissimilirungsproducte besteht; rückgängig gemacht wird dieser Zustand der relativen „Unterwerthigkeit“³⁾ der Substanz einerseits durch die nachfolgende verstärkte compensirende Assimilirung⁴⁾ und andererseits durch die Entfernung der Dissimilirungsproducte, welche beiden Vorgänge als „aufsteigende Aenderung“ zusammengefasst seien; durch die letztere wird dann unter normalen Lebensbedingungen der vor der Reizung vorhandene Zustand der Substanz annähernd wieder hergestellt.

Um zur Lösung unserer obengestellten Fragen zu gelangen, müssen wir ferner Aufschluss suchen über die Dauer der eben besprochenen Processe, sodann über das zeitliche Verhältniss

Aenderung des letzteren in Betracht. Und ebenso würde für den Erschlaffungsprocess auch der Verlauf der aufsteigenden Aenderung des Sarkoplasmas in Rechnung zu ziehen sein.

1) Als Schauplatz aller im Folgenden zu betrachtenden Vorgänge ist ein Muskelement gedacht, sofern nicht ausdrücklich Anderes bemerkt wird.

2) Dieser Vorgang ist stets gemeint, wenn von „absteigender Aenderung“ schlechthin gesprochen wird.

3) Vgl. Hering, l. c.

4) Die auf eine „allonome“ Dissimilirung (Hering) folgende verstärkte (autonome) Assimilirung sei künftig kurz als „compensirende“ Assimilirung bezeichnet.

derselben zu einander und zu den mechanischen Aenderungen der Muskelsubstanz (*Contraction und Expansion*).

Was zunächst die Dauer der absteigenden Aenderung betrifft, so dürfte diese etwa bestimmt sein durch die Zeit, innerhalb welcher die elektrische Potentialänderung des Elements ihr Maximum erreicht¹⁾; sie würde also etwa dem mechanischen Latenzstadium gleich sein. Gleichzeitig mit der absteigenden Aenderung beginnt jedenfalls auch schon die Entfernung der Dissimilirungsproducte, welche mit dem Höhepunkt der ersteren wohl ebenfalls ihren grössten Umfang gewinnt, um alsdann zunehmend langsamer zu verlaufen²⁾. Und wahrscheinlich setzt auch die Componente der aufsteigenden Aenderung, d. h. die compensirende Assimilirung, fast unmittelbar nach dem Anfang der absteigenden Aenderung ein: Schönlein³⁾ fand nämlich, dass zu einer Zeit, wo die „negative Schwankung“ eines Muskelements noch nicht ihr Maximum erreicht hat (ca. 0,0015" nach Beginn der elektrischen Potentialänderungen), schon eine Summation der elektrischen Aenderungen bei entsprechend rascher Nachfolge eines zweiten Reizes eintreten könne. Dies ist aber, unter der naheliegenden Voraussetzung, dass bei maximaler Erregung alle disponible⁴⁾ dissimilirbare Substanz zerstört wird, nur dann möglich; wenn schon vor Erreichung des Höhepunktes der absteigenden Aenderung eine merkliche Neubildung von dissimilirbarer Substanz stattfindet; es müssten demnach schon sehr bald nach Beginn der absteigenden Aenderung die ersten Anfänge einer

1) Auf die Wahrscheinlichkeitsgründe für diese Annahme will ich hier nicht eingehen.

2) Vielleicht gibt die Curve des Actionsstromes ungefähr Maass und Geschwindigkeit der Zu- und Abnahme der Dissimilirungsproducte des Muskelementes an.

3) K. Schönlein, Versuche über den zeitlichen Verlauf des Muskelstroms im Tetanus. Pflüger's Archiv Bd. 45 S. 163 ff. 1889.

4) Es wäre ja auch denkbar, dass im Verlaufe einer absteigenden Aenderung sich in der Muskelsubstanz Verhältnisse entwickeln, durch welche ein Rest von dissimilirbarer Substanz der Spaltung entzogen wird. Doch möchte ich es für wahrscheinlicher halten, dass alle Bestandtheile der lebendigen Substanz, welche sich gleichzeitig in demselben labilen Zustande befinden, bei maximaler Reizung der Dissimilirung verfallen, und dass nur weniger labile Vorstufen dieser Substanz übrig bleiben, deren Umwandlung in die labile dissimilirbare Materie jedes Mal im Anschluss an die absteigende Aenderung zu Stande kommt.

aufsteigenden Aenderung mit ihr interferiren. Schon Schönlein hat, indem er die erwähnte Voraussetzung von der jeweiligen Zerstörung aller disponiblen dissimilirbaren Substanz stillschweigend machte, eine so rasch erfolgende Neubildung des „die negative Schwankung bestreitenden Materiales“ angenommen¹⁾. Von der etwaigen Dauer der compensirenden Assimilirung wird etwas weiter unten die Rede sein.

Bezüglich der zeitlichen Verhältnisse der soeben behandelten stofflichen Einzelprocesse zu den mechanischen Veränderungen des Muskelements sahen wir schon, dass wahrscheinlich die ganze absteigende Aenderung und die Anfänge der beiden Componenten der aufsteigenden Aenderung vor dem Beginn der Contraction, also in der mechanischen Latenzzeit, liegen; von hier erstrecken sich die beiden letzteren dann jedenfalls weit in die Zeit der mechanischen Aenderungen der Substanz hinein; man könnte sich etwa vorstellen, dass die compensirende Assimilirung noch vor dem Maximum der Contraction ihren Höhepunkt erreicht, und dass sie bereits vor dem Ende der Expansionsphase der Zuckung abgelaufen ist. Um die Schlusszeit der letzteren mag auch die Entfernung der Dissimilirungsproducte ziemlich vollendet sein. Damit ist dann der frühere „Werthigkeitszustand“ (vgl. S. 51) der Substanz wieder erreicht²⁾.

Alle diese Verhältnisse mögen durch die Textfig. 3 veranschaulicht werden, wo die Senkrechte *b* den Beginn der Erregung im Muskelement, die Curve *d* den Verlauf der absteigenden Aenderung, *a* die compensirende Assimilirung, *dp* den Verlauf der Entfernung der Dissimilirungsproducte und *z* die Zuckungcurve bedeutet.

Unter solchen Umständen würde analog der Contraction auch für die Erschlaffung des Muskels ein Latenzstadium bestehen; es wäre nämlich noch vor Erreichung des Curvengipfels die

1) l. c. S. 163.

2) Man könnte daran denken, was in ähnlicher Weise auch Hering annimmt, dass die Wiederkehr der ursprünglichen elektrischen Potentialverhältnisse des Muskelementes die Wiederherstellung des damaligen Werthigkeitszustandes anzeige, und dass die Curve der Potentialänderungen zugleich die Aenderungen der Werthigkeit der Substanz zum Ausdruck bringe: somit also zuerst die Abnahme der dissimilirbaren Substanz und Zunahme der Dissimilirungsproducte (absteigende Aenderung), dann die allmähige Entfernung der letzteren und die Vermehrung der dissimilirbaren Substanz (aufsteigende Aenderung).

materielle Beschaffenheit der contractilen Substanz derart, dass ihr ein anderer als der derzeitige dynamische und morphologische Zustand entspricht, welcher in Folge der kinetischen Energie der Moleküle den ihm entsprechenden materiellen Zustand der Substanz noch kurze Zeit überdauert.

Machen wir vorläufig diese freilich in manchen Punkten noch sehr der Discussion bedürftigen Voraussetzungen, so haben wir wohl die wesentlichen Factoren beisammen, mit welchen bei der Analyse der Muskelcurve zu rechnen ist.

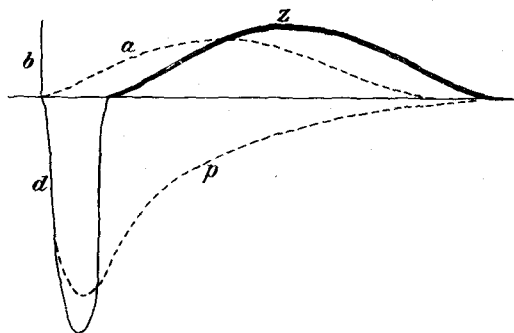


Fig. 1.

Um die Abhängigkeit der Zuckungcurve von den genannten Factors nochmals kurz zusammenzufassen, so ist also zunächst die *Crescente*¹⁾ der Curve oder die *Contractionsphase* des Muskels bestimmt durch die Vorgänge, welche von Beginn der elektrischen Potentialänderungen in jedem Element bis zum erreichten Verkürzungsmaximum desselben von Statten gehen²⁾: also die ganze absteigende Aenderung und einen Theil der aufsteigenden Aenderung (der compensirenden Assimilirung und der Abgabe der Dissimilirungsproducte).

Die Erschlaffung des Muskels und somit die *Decrescente*³⁾ der Muskelcurve ist nach unseren Voraussetzungen abhängig von den Werten, welche die drei Variablen, nämlich die absteigende Aende-

1) Mit „*Crescente*“ werde ich nach Rollett stets den aufsteigenden, mit „*Decrescente*“ den absteigenden Theil der Zuckungcurve bezeichnen.

2) Nochmals sei daran erinnert, dass für die hier zu besprechenden Verhältnisse die Erscheinungen des ganzen Muskels ziemlich genau auch die Vorgänge im Muskelement zum Ausdruck bringen (vgl. S. 49 ff.).

3) Siehe Anm. 1.

rung und die beiden Componenten der aufsteigenden Aenderung (compensirende Assimilirung und Entfernung der Dissimilirungsproducte) von einem Zeitpunkte kurz vor der Erreichung des Curvengipfels bis gegen Ende der Zuckung durchlaufen (vgl. oben). Von diesen Grössen ist, wie vorausgesetzt, die erstere zur Zeit des Curvengipfels längst gleich Null geworden; die zweite befindet sich gleichzeitig in der Nähe ihres Maximums, während die dritte inzwischen schon auf einen ziemlich niedrigen Werth gesunken ist.

Für die weitere Analyse der Zuckungscurve erhebt sich nun die Frage, wie gross der Antheil der einzelnen Factoren an der Gestaltung dieser Curve ist, und wie durch die Aenderungen dieser Factoren, welche durch innere und äussere Einflüsse verursacht sein können, Unterschiede in der Form der Zuckungscurve bewirkt werden, kurz, was für mathematische Functionen der mechanischen Erscheinungen des Muskels diese einzelnen Variablen sind. Zur Lösung dieser Fragen sollen die folgenden Versuche einen Beitrag liefern. Und zwar wurden zu diesem Zwecke einzelne der genannten Variablen in der Hauptsache nach bekannter Weise verändert und die zugehörigen Aenderungen der mechanischen Erscheinungen, wie sie die Zuckungscurve zum Ausdruck bringt, festgestellt.

Als Vergleichsgrundlage für die Veränderungen, welche die Zuckungscurven durch die erwähnten Aenderungen der (unabhängigen) Variablen erfuhren, dienten die Curven normal durchbluteter¹⁾ Muskeln des Frosches. Die Aenderungen der Variablen wurden in verschiedener Weise bewirkt; bei der einen, nämlich der Menge der D-Producte²⁾, wurden sie direct herbeigeführt, indem die Entfernung dieser Stoffe aus dem Muskel erschwert wurde. Dagegen wurden die beiden anderen Variablen, die absteigende Aenderung und die compensirende Assimilirung, indirect verändert, und zwar durch eine Verringerung des A-Materiales³⁾, welche nach allgemeiner Annahme zu einer durchschnittlichen Verminderung der Assimilirung und somit auch der dissimilirbaren Substanz und absteigenden Aenderung führt.

Zuerst wurde, immer bei constanter Temperatur, die Vermehrung der D-Producte und die Verminderung des A-Materiales gleichzeitig

1) Näheres hierüber später S. 57 ff.

2) und 3) Diese Abkürzungen mögen künftig für „Dissimilirungsproducte“ und „Assimilirungsmaterial“ gebraucht werden.

und in ziemlich gleichem Maasse bewirkt, indem ein Muskel, dessen Blutcirculation aufgehoben war, wiederholt rasch hinter einander gereizt wurde. Die so gewonnenen Curven zeigten aber, wie wir sehen werden, keine derartigen Unterschiede gegen diejenigen des normal durchbluteten Muskels, dass sich aus ihnen ein Aufschluss über die Functionsbeziehungen zwischen den genannten Variabeln und der Form der Zuckungscurven ergeben hätte. Daher machte ich den Versuch, für sich allein einerseits den Einfluss der Vermehrung der D-Producte, andererseits den der Verminderung des A-Materials auf den Verlauf der Muskelcurve zu studiren.

Ersteres wurde durch Aufhebung der Harnausscheidung zu erreichen gesucht; auf diesem Wege kann die Anhäufung aller Dissimilirungsproducte des Organismus mit Ausnahme der Kohlensäure ihre Wirkung auf den Muskel entfalten, während das Assimilirungsmaterial wohl im Wesentlichen unverändert zur Verfügung steht. Bezüglich der D-Producte denke ich an alle diejenigen Stoffe, welche im Harn ausgeschieden werden, an die organischen Bestandtheile sowohl als auch an die anorganischen Salze. Dieselben mögen zunächst summarisch behandelt werden, zumal beim Frosch über dieselben noch wenig Näheres bekannt ist. Was die Kohlensäure betrifft, so spielt diese vielleicht, wie es nach den Untersuchungen von J. Ranke¹⁾ den Anschein hat, in der gedachten Hinsicht eine geringere Rolle als die meisten anderen D-Producte.

Die Verminderung des A-Materials geschah durch Behinderung der Athmung; mittelst dieses Eingriffes sehen wir, da eine völlige Entfernung des A-Materials aus dem Blute ohne sonstige schwere Störungen nun mal nicht möglich ist, wenigstens die Verminderung eines wichtigen Bestandtheiles desselben, nämlich des Sauerstoffs, zur Geltung kommen, freilich complicirt mit der Wirkung der Kohlensäure-Ueberladung des Blutes. Wir wissen aber aus den Untersuchungen Verworn's²⁾, dass bei gleichzeitiger Beschränkung der Sauerstoffzufuhr und der Kohlensäure-

1) J. Ranke, Tetanus. Eine physiologische Studie. S. 350 ff. Leipzig 1865. Ranke fand, dass die Kohlensäure im Vergleich zu Milchsäure, Kreatin und anderen Stoffen eine recht geringe „ermüdende“ Wirkung auf den Muskel ausübt; vgl. hierüber auch S. 82 Anm. 4 und S. 86 Anm. 2.

2) M. Verworn, Ermüdung, Erschöpfung und Erholung der nervösen Centra des Rückenmarkes. Archiv für Physiologie 1900 Suppl.-Bd. S. 164 ff.

Abfuhr sich erstere viel rascher und in höherem Grade störend geltend macht als letztere. Und ferner hat Verworn festgestellt, dass es von dem A-Material der Sauerstoff ist, welcher in hervorragendem Maasse die Erregbarkeit der Neurone bedingt; danach ist es wahrscheinlich, dass auch unter dem A-Material des Muskels der Sauerstoff in erster Reihe steht. Wir dürfen nach alledem wohl annehmen, dass die Erscheinungen, welche bei behinderter Athmung des Muskels auftreten, innerhalb gewisser Grenzen hauptsächlich der Verminderung dieses wichtigsten Bestandtheiles des A-Materials, des Sauerstoffs, zuzuschreiben sind.

Versuchsmethode.

Meine Versuche wurden sämmtlich an *Rana esculenta* ausgeführt, und zwar zu verschiedenen Jahreszeiten. Die Anordnung der Experimente ist im Allgemeinen die folgende: Die beiden *Musculi gastrocnemii* des Frosches werden gleichzeitig rhythmisch und mit eingeschalteten verschieden langen Pausen von ihren Nerven aus maximal gereizt und zeichnen gleichzeitig ihre Zuckungscurven auf eine um eine horizontale Achse rotirende Trommel. Nachdem man sich überzeugt hat, dass die beiden Muskeln zu Anfang gleiche Curven schrieben, kann man nun einen von ihnen besonderen Bedingungen (Abklemmung der Arterien u. s. w.) unterwerfen und die so gewonnenen Curven mit denjenigen des relativ normal gehaltenen vergleichen. Hat man erst eine grössere Anzahl Curvenreihen von „Normalmuskeln“ oder „n-Muskeln“¹⁾ gesammelt, so bilden diese in manchen Fällen eine genügende Vergleichungsgrundlage für solche Curven, welche mit Ausnahme der einen, gerade zu untersuchenden Bedingungsänderung bei sonst gleicher Versuchsanordnung erzeugt wurden.

Bei der Herrichtung der Frösche für die Versuche, welche mannigfache Verletzungen erfordert, kommt es sehr darauf an, möglichst wenig Blut zu vergiessen. Zunächst wurde dem in Bauchlage fixirten Thier das Grosshirn subcutan vor den *Lobi optici* abgetrennt, um jenes gegen die nachfolgenden Eingriffe unempfindlich zu machen und der willkürlichen Bewegungen zu berauben. Durch

1) Diese kurze Bezeichnung wird künftig für den mit normaler Blut-circulation versehenen Muskel gebraucht werden.

den Einstichcanal wurde ein Wattetampon in die Schädelhöhle hineingedrückt, wodurch eine etwaige stärkere Blutung bald zum Stillstand zu bringen ist. Sodann wurden beiderseits der Nervus ischiadicus und die Arteria ischiadica blossgelegt und ersterer in möglichster Ausdehnung völlig freipräpariert, letztere so weit isoliert, als zum Anlegen einer kleinen Klemmpincette erforderlich ist. Bei einiger Sorgfalt gelingt es meist, fast ohne Blutung zum Ziele zu kommen; mitunter lässt es sich freilich kaum vermeiden, einmal eine kleine Muskelarterie durchzureissen. Einige nähere Angaben sind vielleicht nicht überflüssig: Von den den Nerven überbrückenden Muskelarterien müssen die Arteria profunda femoris und ein grösseres zum Musculus iliofibularis¹⁾ hinziehendes Gefäss jedenfalls geschont werden. Man isoliert den Nerven am besten in folgender Weise: Er wird mit der ihn umgebenden bindegewebigen Scheide möglichst hoch oben medial von der Arteria ischiadica vorsichtig vorgezogen und nach Lösung des ihn an die Arterie fesselnden Bindegewebes durchschnitten; hat man ihn alsdann nahe der Kniekehle ebenfalls völlig isoliert, und zwar jetzt lateral von der Arterie, so lässt er sich von hier aus mittelst eines Suchers leicht aus seiner bindegewebigen Scheide und unter den Arterienästen hervorziehen²⁾. Ist dies geschehen, so wird noch der Nervus peroneus durchschnitten, um das Mitzucken der Extensoren bei der Reizung des Ischiadicus zu verhindern. Endlich umschnürt man den isolierten Nerven an seinem freien Ende mit einem kleinen Faden, an dem er künftig bei allen Manipulationen geleitet wird. Die erforderliche Isolierung der Arterienstrecke hat jetzt keinerlei Schwierigkeiten. Nach vollendeter Operation wird der Nerv wieder zwischen die Muskeln eingebettet. Den Abschluss der operativen Vorbereitungen bildet die beiderseitige Präparation der Achillessehne. Um recht unblutig zu verfahren, dürfte es sich empfehlen, den hierfür erforderlichen Hautschnitt in der Längsrichtung über die Mitte der Achillessehne zu führen, ziemlich genau von Crurotarsalgelenk bis gegen den Ansatz der Muskelfasern; der Schnitt darf nicht zu kurz sein, damit die vom Muskelhaken durchbohrte Sehne bei der Zuckung des Gastrocnemius nicht

1) Nach Gaupp, Anatomie des Frosches Bd. 2 S. 339 ff., 2. Aufl. Braunschweig 1899.

2) Es schadet nichts, wenn hierbei einige zu den angrenzenden Muskeln hinführende Nervenästchen abgestreift werden.

an der Haut einen Widerstand findet. Bei der Lösung der Sehne kommt es darauf an, mit dem Messer möglichst dicht hinter der Unterfläche derselben zu bleiben, ohne jedoch die Sehne zu spalten¹⁾, und distalwärts nur wenig über das Crurotarsalgelenk hinaus zu gehen.

Hier möge auch gleich die Schilderung der anderen im Verlaufe der Untersuchung vorgenommenen operativen Eingriffe angereiht werden.

Zunächst kann man von dem Operationsfeld des Oberschenkels aus auch die beiden grossen Schenkelvenen, die Vena femoralis und ischiadica, ohne Schwierigkeit erreichen und verschliessen.

Um die Harnabgabe zu verhindern, verfährt man am einfachsten in der Weise, dass man die Ureteren beiderseits unterbindet. Hierzu bedarf es nur je eines kurzen Einschnittes in die Flanken des Thieres, welcher bei einiger Vorsicht ohne besondere Blutung möglich ist. Aus der geöffneten Leibeshöhle kann man die Nieren etwas hervorziehen und die mit der Vena iliaca communis zusammen verlaufenden Ureteren leicht erreichen und allein oder mit letzterer zusammen abschnüren. Dass die Unterbindung gelungen, zeigt sich nach einiger Zeit bei der Section stets an der prallen Füllung des centralen Ureter-Abschnittes. Eleganter wäre es vielleicht, nur die Blutgefässe der Niere zu unterbinden. Erreichen liesse sich dies dadurch, dass man die Nieren von hinten her freilegt, indem man ein Stück der Rückenwand (ein Stück Wirbelsäule u. s. w.) des Thieres nach entsprechender Umschnürung excidirt. Aber wenn das auch angehen mag, so ist doch die Unterbindung der zahlreichen Venen²⁾ und Arterien nur mühsam durchzuführen. Daher erscheint ein solches Verfahren kaum empfehlenswerth³⁾.

Bei den Versuchen über die Folgen beschränkter Athmung dachte ich zunächst daran, die beiden Art. pulmo-cutaneae zu unterbinden. Diese sind aber ohne tiefgreifende Verletzungen nicht zu erreichen. Nachdem ich anfangs Anderes versucht, schien es mir endlich am praktischsten, den Kehlkopf von der Mundhöhle aus mit Watte zu verschliessen. Und um wenigstens einen Theil der Haut-

1) Anderenfalls würde sich der Muskel nicht ganz frei contrahiren können.

2) Gaupp (l. c. S. 331 und 418) lässt jede Niere mit 16 einzelnen Venenstämmchen und sechs bis sieben Arterien in Verbindung stehen.

3) Eine summarische Unterbindung der kurzen Gefässe wäre wohl ohne eine Zerrung und Verengung der Aorta nicht möglich.

athmung auszuschalten, unterband ich ein Mal auch die beiden *Venae cutaneae magneae*. Da auch der grosshirnlose Frosch nach Verschluss seiner Luftwege leicht grössere Luftmengen in den Magen befördert, so wurde, um dies zu verhindern, auch der Oesophagus verschlossen, und zwar durch ein keilförmiges Korkstück¹⁾.

Die Zuckungscurven der beiden *Gastrocnemien* wurden durch ein Paar von Schreibhebeln gezeichnet, welche sich in einer horizontalen Ebene bewegten. Der einfache Apparat ist in Textfig. 2 in der Ansicht von oben ein wenig schematisirt wiedergegeben. *A* ist ein starker Metallrahmen, welcher mittelst des Ringes *S* an einem Stativ befestigt wird. Dieser Rahmen *A* trägt zwei Metallplatten, von denen nur die obere zu sehen ist; sie enthalten die Achsenlager für die beiden zweiarmligen Hebel *H* und *H*₁. An jedem Hebel greifen zwei über Rollen laufende Fäden an; das eine, über

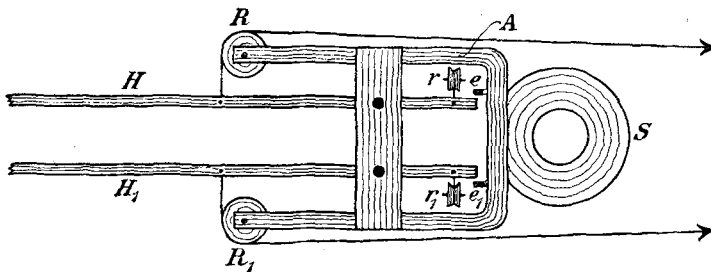


Fig. 2.

die horizontalen Rollen *R* und *R*₁ gehende Fadenpaar führt zu den Muskeln, das andere, dessen Rollen *r* und *r*₁ vertical stehen, trägt Gewichte (20 bis 30 g). *e* und *e*₁ sind Stifte, welche als Hemmungen für die belasteten Hebel dienen.

Bei der Befestigung des Frosches, welche die Blutcirculation möglichst wenig behindern aber auch eine sichere Fixation der Hinterbeine gewähren soll, verfuhr ich folgendermaassen: Alle kräftigen und beweglicheren Thiere wurden auf ein geeignetes Brettchen (ich benutzte den Deckel einer Cigarrenkiste) mit einer Gazebinde über dem Rücken locker umschlungen, ohne dass ein störender Druck ausgeübt wurde²⁾. Dann wurde eine mittelgrosse Stecknadel

1) Von einer Anwendung besonderer Athmungskammern wurde von vornherein Abstand genommen.

2) Bei schlaffen Thieren genügten ausschliesslich die folgenden Maassnahmen.

nicht hinter dem Steiss senkrecht eingestossen, ferner beiderseits der Prähallux durchstochen und so die Beine ein wenig gespreizt in völlig gestrecktem Zustande festgelegt. Ausserdem wurden meistens auch die beiden Oberarme durch je zwei gegenüberstehende Nadeln fixirt. Unter solchen Umständen erwies sich die Befestigung, im besonderen die der Hinterbeine, bei der angewandten Belastung als völlig ausreichend.

Das Brettchen wurde in der Höhe der Hebel wagerecht an einem Stativ angebracht. Waren die Gastrocnemien mittelst kleiner¹⁾ Häkchen mit den Hebeln verbunden, so wurde vor der Ausführung eines Versuches das Froschstativ jedes Mal so weit von dem Hebelapparat entfernt, dass die Hebel durch ihre gespannten Fäden von den Hemmungen abgezogen und somit die Muskeln schon während der Ruhe dem Zuge der angehängten Gewichte ausgesetzt wurden.

Zur rhythmischen, elektrischen Reizung benutzte ich das Engelmann'sche Pantokymographion, durch welches ich den Muskeln, in Intervallen von 0,7 Sec. bis 1,1 Sec., die Oeffnungsschläge eines Schlitteninductoriums zuführte. Die Art der Verwendung des Pantokymographions zu diesem Zwecke ist aus Engelmann's bezüglicher Abhandlung zu ersehen²⁾. Hinsichtlich der wesentlichen Punkte der Versuchsanordnung kann ich auf die letztere verweisen; nur einige besondere Maassnahmen, die sich mir als nothwendig darstellten, möchte ich kurz erwähnen. Bei Anwendung von einem Daniellelement für den primären Kreis erhielt ich nicht selten unregelmässige Reizerfolge, welche meistens ausblieben, wenn in die secundäre Leitung noch einige Widerstände (100 und mehr Ohm) eingeschaltet wurden. Es scheint demnach, als ob der Widerstand der „gemeinschaftlichen Strecke“ des Pantokymographions nicht immer genügend klein war gegen denjenigen des secundären Kreises, — eine Möglichkeit, welche schon Engelmann berührt, zugleich mit der Angabe, wie ihrer Verwirklichung vorzubeugen sei. Ferner thut man gut, sich gegen etwaige unipolare Wirkungen der Schliessungsinductionsschläge zu schützen; zu diesem Zweck wurde derjenige Theil der secundären Leitung, welcher direct (durch Vermittlung

1) Zur Vermeidung eines etwaigen Hängenbleibens bei der Zusammenziehung und besonders bei der Erschlaffung des Muskels wurden die Häkchen möglichst klein gemacht.

2) Th. W. Engelmann, Das Pantokymographion. Pflüger's Archiv Bd. 60 S. 28. 1895.

eines Schlüssels und eines Stromwenders) zu den Nerven führte, mit der Gasleitung in Verbindung gebracht.

Bei der Reizung kam es besonders darauf an, dass die Nerven der beiden Schenkel des Thieres stets von gleich starken maximalen Reizen getroffen wurden; sie mussten dazu möglichst an dieselbe Stelle der Elektroden gebracht werden. Obgleich die Nerven nicht sehr lang sind, so lässt sich dies doch mittelst geeigneter Elektroden erreichen. Die in Textfigur 3 angedeutete Vorrichtung genügte dem verfolgten Zweck. Auf einem kurzen Glasstreifen sind zwei mässig dicke Platindrähte mit Siegelack befestigt, wie die Figur zeigt; letztere veranschaulicht auch die Art und Weise, wie die Nerven über die Elektroden gelegt wurden. Ich habe mich durch Wechseln der Stromrichtung und verschiedene gegenseitige Lagerung der Nerven überzeugt, dass sie bei solcher Anordnung beide stets gleich

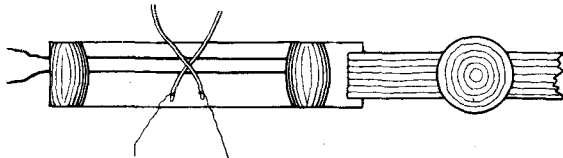


Fig. 3.

stark gereizt wurden. Der Elektrodenträger wurde durch eine Klemme an einem horizontalen Arm desselben Stativs befestigt, welches das Froschbrett trug, so dass bei dem Verschieben des letzteren die Elektroden stets ihre Lage beibehielten. Zum Schutz der Nerven gegen Austrocknung benutzte ich eine sehr einfache feuchte Kammer, die aus einem dachförmig gefalteten Stück Filtrirpapier bestand, welches mit physiologischer Kochsalzlösung befeuchtet und über den Elektrodenträger gebrückt wurde.

Zur Aufnahme der Zuckungscurven diente ein Baltzar'sches Kymographion mit horizontal gelegter Trommel; als Umdrehungszeit wurden je nach dem besonderen Zwecke mehrere Minuten oder auch nur Theile einer solchen gewählt; öfters wurde im Verlauf desselben Versuches der Wechsel der Umdrehungsgeschwindigkeit in bekannter Weise herbeigeführt¹⁾. Häufig liess ich auch mehrere Zuckungen bei stillstehender oder jeweils nur ganz kurze Zeit rotirender Trommel aufzeichnen.

1) Näheres hierüber siehe bei den Tafelerklärungen.

Historische Vorbemerkungen.

Ueber die Veränderungen der Zuckungscurve bei wiederholter in geringen Intervallen erfolgender Einzelreizung des Muskels liegen viele Untersuchungen vor. Da ich an diese im Folgenden mehrfach anzuknüpfen habe, so möge hier ein kurzer Ueberblick über die bezügliche weitergestreute Literatur gegeben werden.

Betreffs der gedachten Aenderungen der Muskelcontraction finden sich Angaben sowohl über den *n*-Muskel (vgl. S. 57, Anm. 1) als auch über den *u*-Muskel¹⁾. Doch ist eine völlige Trennung zwischen den Untersuchungen des einen und des anderen nicht durchzuführen, da man vielfach das Verhalten des *n*- und des *u*-Muskels ohne Unterschied als das „normale“ dargestellt hat. Wie wir noch genauer sehen werden, sind auch in der That die Unterschiede zwischen den Zuckungsreihen eines *n*- und *u*-Muskels keine wesentlichen; ebenso äusserte sich schon Rollet²⁾ auf Grund seiner sorgfältigen Untersuchungen über die Veränderlichkeit der Contractionscurven, dass der normal durchblutete Muskel sich von dem nicht mehr durchbluteten und blutlosen hauptsächlich nur durch eine grössere Ausdauer unterscheide.

Für die folgende Uebersicht können wir daher soweit von der gedachten Trennung absehen, als dieselbe nicht von den betreffenden Autoren selbst vorgenommen worden ist. Wie bei meinen eigenen Versuchen werde ich die Literatur über die im Verlauf einer Zuckungsreihe auftretenden Veränderungen der Höhen und der Längen der Zuckungscurven gesondert zusammenstellen; ausserdem soll auch der Einfluss von Erholungspausen auf die genannten Veränderungen berücksichtigt werden.

I. Von den Aenderungen der Zuckungscurven eines frischen *n*- und *u*-Muskels wurden untersucht:

a) bei langdauernder frequenter rhythmischer Reizung:

1) Hierunter sei der nicht mehr durchblutete Muskel verstanden, und zwar sowohl der in situ befindliche, der Blutcirculation beraubte, als auch der ausgeschnittene. Von dem blutlosen, mit indifferenten Flüssigkeiten durchspülten Muskel und dgl. kann in dieser Zusammenstellung abgesehen werden.

2) A. Rollett, Ueber die Veränderlichkeit des Zuckungsverlaufes quergestreifter Muskeln bei fortgesetzter periodischer Erregung und bei Erholung nach derselben. Pflüger's Archiv Bd. 64 S. 518. 1896.

1. die Höhen- oder Ordinatenverhältnisse von E. Weber¹⁾,
Valentin²⁾, Boeck³⁾, Wundt⁴⁾, Marey⁵⁾, Volk-
mann⁶⁾, Kronecker⁷⁾, Bowditch⁸⁾, Tiegel⁹⁾,
Rossbach und Harteneck¹⁰⁾, Buckmaster¹¹⁾,
Mosso¹²⁾, Rollet¹³⁾, Engelmann¹⁴⁾, Novi¹⁵⁾,
Carvallo und Weiss¹⁶⁾.
2. Die Längen- oder Abscissenverhältnisse der Zuckungs-

1) E. Weber, Muskelbewegung, in Wagner's Handwörterbuch der Physiologie Bd. 3 Th. 2 S. 72 ff. 1846.

2) Valentin, Lehrbuch der Physiologie des Menschen S. 247 ff. Braunschweig 1847.

3) Boeck (1855) siehe bei Marey, Du mouvement dans les fonctions de la vie S. 225 ff. Paris 1868.

4) W. Wundt, Die Lehre von der Muskelbewegung S. 187 ff. Braunschweig 1858.

5) Marey, Études graphiques sur la nature de la contraction musculaire. Journ. de l'anatomie et de la physiologie etc. 1866 p. 225 ff. und l. c.

6) A. W. Volkmann, Die Ermüdungsverhältnisse des Muskels. Pflüger's Archiv Bd. 3 S. 372. 1870.

7) H. Kronecker, Ueber die Ermüdung und Erholung der quergestreiften Muskeln. Verhandl. d. kgl. sächs. Gesellsch. d. Wissensch., math.-phys. Classe Bd. 23 S. 690. 1871.

8) H. P. Bowditch, Ueber die Eigenthümlichkeiten der Reizbarkeit, welche die Muskelfasern des Herzens zeigen. Ebendaselbst S. 652.

9) Tiegel, Ueber den Einfluss einiger willkürlich Veränderlichen auf die Zuckungshöhe des untermaximal gereizten Muskels. Ebendaselbst Bd. 27 S. 1.

10) Rossbach und Harteneck, Muskelversuche an Warmblütern. Pflüger's Archiv Bd. 15 S. 1. 1877.

11) Buckmaster, Ueber eine neue Beziehung zwischen Zuckung und Tetanus. Archiv für Physiologie 1886 S. 459.

12) A. Mosso, Ueber die Gesetze der Ermüdung. Archiv für Physiologie 1890 S. 89.

13) A. Rollett, Ueber die Veränderlichkeit des Zuckungsverlaufes quergestreifter Muskeln bei fortgesetzter periodischer Erregung und bei der Erholung nach derselben. Pflüger's Archiv Bd. 64 S. 507. 1896.

14) Engelmann, Das rhythmische Polyrheotom. Pflüger's Archiv Bd. 52 S. 618. 1892.

15) J. Novi, Die graphische Darstellung der Muskelermüdung. Centralbl. für Physiologie Bd. 11 S. 377. 1898.

16) Carvallo et Weiss, Influence de la température sur la disparition et réapparition de la contraction musculaire. Journ. de physiologie et de pathologie générale t. 1 S. 990. 1899.

curven wurden behandelt von Helmholtz¹⁾, Boeck (l. c.), Wundt (l. c.), Harless²⁾, Marey (l. c.), Volkmann (l. c.), Funke³⁾, und Rollet (l. c.).

b) Der Einfluss von Erholungspausen wurde untersucht:

1. in Bezug auf die Ordinatenverhältnisse von Marey (l. c.), Kronecker (l. c.), Funke (l. c.), Rossbach (l. c.), Zoth⁴⁾ und Rollet (l. c.),
2. rücksichtlich der Abscissen der Curven von Funke (l. c.) und Rollet (l. c.).

II. Bei der Vergleichung von Zuckungsreihen der *n*- und *u*-Muskeln hat man bis jetzt nur die Ordinatenverhältnisse der einzelnen Zuckungen berücksichtigt; und selbst in dieser Hinsicht liegen keine vollständigen und genauer vergleichbaren Zuckungsreihen vor, wie auch die Vergleiche nicht auf den Einfluss der Erholungspausen ausgedehnt worden sind. Von solchen Untersuchungen sind hier zu erwähnen die von Tiegel (l. c.), Rossbach und Harteneck (l. c.), Mosso und Maggiora⁵⁾. (Ueber eine bezügliche Angabe Marey's siehe später S. 72 Anm. 3).

Versuchsergebnisse.

Bei der Darstellung der thatsächlichen Ergebnisse meiner Experimente werde ich das einer grösseren Reihe von Versuchen Gemeinsame mittheilen und dies an entsprechend ausgewählten Curvenreihen erläutern. Dabei wird im Allgemeinen die (S. 63 ff.) angedeutete Disposition Verwendung finden. Nach der Mittheilung der Versuche mit dem *n*- und *u*-Muskel wird das Verhalten derjenigen Muskeln besprochen werden, welche einerseits nach Unterbindung der Ureteren des Frosches den vermehrten *D*-

1) Helmholtz, Messungen über Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Reizung in den Nerven. Archiv für Physiologie 1852 S. 212.

2) E. Harless, Sitzungsber. d. kgl. bayr. Akad. d. Wissensch. 1861 S. 43.

3) O. Funke, Ueber den Einfluss der Ermüdung auf den zeitlichen Verlauf der Muskelthätigkeit. Pflüger's Archiv Bd. 8 S. 213. 1874.

4) Zoth, Zwei ergographische Versuchsreihen über die Wirkung orchitischen Extractes. Pflüger's Archiv Bd. 62 S. 345 ff. 1896.

5) Maggiora, Ueber die Gesetze der Ermüdung. Archiv für Physiologie 1890 S. 191.

Producten ¹⁾, andererseits durch Behinderung der Athmung einer Verminderung des *A*-Materials ausgesetzt waren. Endlich sei noch ein Bericht über einige beiläufig beobachtete hierher gehörige Erscheinungen angereiht.

Der Vollständigkeit wegen werden hier und dort auch einige Einzelheiten in die Darstellung aufgenommen werden, welche bei der Behandlung der vorliegenden Fragen zunächst noch keine Verwendung finden.

I. Zuckungsreihen des *n*-Muskels.

Wir wenden uns zunächst zu den Zuckungsreihen des normal durchbluteten frischen Muskels und zwar:

a) zu den Veränderungen der Zuckungscurven einer ununterbrochenen langen Zuckungsreihe. Hier sei im Voraus auf die individuellen Eigenthümlichkeiten hingewiesen, welche die einzelnen Muskeln bei solchen Versuchen darbieten. Auf Grund derselben könnte daher z. B. die Zuckungsreihe eines Gastrocnemius mit behinderter Blutcirculation für sich allein betrachtet auch als diejenige eines, freilich nicht sehr leistungsfähigen, normal durchbluteten Muskels gelten. Sie weist sich aber stets als erstere mit Bestimmtheit aus, sobald der Vergleich mit dem normal durchbluteten zweiten Gastrocnemius desselben Frosches gezogen wird.

Dass das Verhalten der *n*- und *u*-Muskeln im Wesentlichen das gleiche ist, wurde von den meisten Autoren, welche längere Zuckungsreihen untersucht haben, theils festgestellt theils von vornherein angenommen. Diese Angaben der verschiedenen Autoren zeigen aber zum Theil Abweichungen von einander, welche meines Erachtens nicht mehr innerhalb der Grenzen der Variationsfähigkeit liegen, die frische *n*- und *u*-Muskeln besitzen. Daher möchte ich versuchen, die Norm einer solchen Zuckungsreihe festzustellen, ohne vorläufig auf die feineren Unterschiede der *n*- und *u*-Muskeln einzugehen; dazu mögen die Curvenschaaren von Fig. 1—7 (auf Taf. I) verwendet werden. An der Hand dieser Curven seien auch die häufig ohne Unterscheidung für *n*- und *u*-Muskeln gemachten Angaben anderer Forscher besprochen. Die obigen Curven stammen theils von Sommer-, theils von Herbstfröschen²⁾. Ueber die Art der

1) Vgl. S. 53 ff.

2) Näheres siehe in den Tafelerklärungen.

Reizung siehe S. 61. Bezüglich der Umdrehungszeit der Schreibtrommel ist in den Tafelerklärungen Näheres angegeben; die schnellere Gangart wurde während des Versuches durch Verschiebung der Zahnräder in dem Baltzar'schen Uhrwerk bewirkt, öfters auch wurde zur Raumersparniss die Trommel längere Zeit oder ganz kurz in sehr geringen Intervallen angehalten, wie aus den betreffenden Figuren ohne weiteres zu entnehmen ist. Die Rotationen des Schreibeylinders waren nicht immer ganz gleichförmig, worauf die kleinen Unregelmässigkeiten in der Entfernung der einzelnen Curven im Anfang und Ende der Reihen (z. B. von Fig. 1—3) zurückzuführen sind. Wie aus den Angaben über die jeweilige Umdrehungsgeschwindigkeit der Trommel (siehe die Tafelerklärungen) zu erkennen ist, betrug das Reizintervall 0,9 bis 1,4 Sec.

1. Betrachten wir zunächst die Ordinatenverhältnisse der Zuckungsreihen, wie sie besonders in Fig. 5—7 auf Taf. II zum Ausdruck kommen. Folgende kurze Bezeichnungen werden im Folgenden Anwendung finden: Den aufsteigenden Ast der Zuckungscurve werde ich stets, wie schon früher, nach Rollet *Crescente*, den absteigenden *Decrescente* benennen. Die Verbindungslinie der sämtlichen Curvengipfel möge kurz als *Ermüdungscurve* bezeichnet werden¹⁾, diejenige, welche die Fusspunkte der Crescenten berührt, heisse *Fusslinie*.

Während der ersten (etwa 3—6) Zuckungen fällt die Ermüdungscurve mehr oder minder steil gegen die Abscisse ab; wir haben hier die „*einleitenden Zuckungen*“ Buckmaster's²⁾ vor uns, welche, wie es scheint, wenig bekannt sind. Ich finde sie seit ihrer Entdeckung nur noch einmal bei v. Frey³⁾ erwähnt und graphisch wiedergegeben; eine Zuckungsreihe von Rollet⁴⁾ zeigt nur eine Andeutung davon, doch ohne bezüglichen Vermerk.

Mit den niedrigsten der einleitenden Zuckungen beginnt die

1) Diese Bezeichnung wird gewöhnlich nur für den absteigenden Theil der genannten Linie gebraucht; da aber die Anfänge der die Ermüdung bedingenden Veränderungen des Muskels schon mit der ersten Reizung beginnen, so ist jener kurze Name wohl auch für die ganze Linie zulässig.

2) Vgl. S. 64 Anm. 11.

3) v. Frey, Versuche zur Auflösung der tetanischen Muskelcurve. Beiträge zur Physiologie (Festschrift zu C. Ludwig's 70. Geburtstage) 1887 S. 64 Leipzig.

4) Rollett, l. c. Taf. VIII Fig. 10 m.

„Treppe“, ein mehr oder minder schnelles Ansteigen der Ermüdungscurve, welches nach etwa 100 Zuckungen sein Maximum erreicht; in diesem Punkte beträgt die Ordinate gewöhnlich mindestens um die Hälfte mehr als zu Beginn des Anstiegs. Diese Erscheinung der Treppe ist bekanntlich von Bowditch am Herzen entdeckt und nachher von vielen Autoren auch am Skelettmuskel beobachtet worden, am durchbluteten sowohl als am blutlosen, gleicherweise bei Frosch, Kaninchen, Katze, Hund (Rossbach und Harteneck) und Mensch. Bei letzterem waren es Versuche mittelst des Mossoschen Ergographen, welche bei percutaner Nervenreizung sowie bei willkürlicher Muskelthätigkeit zu demselben Ergebniss führten¹⁾.

Auf dem Höhepunkte der Treppe hält sich die Ermüdungscurve dann, wie ebenfalls mehrfach festgestellt worden ist, meist längere Zeit, etwa während der Dauer von 100 und mehr Zuckungen. Dieser Theil der Curve heisse das Plateau.

Jenseits des Plateaus beginnt die Ermüdungscurve anfangs schneller, dann immer langsamer gegen die Abscisse abzusinken. Und zwar stellt dieser Ermüdungsabfall zunächst eine gegen die Abscisse concave Linie dar, welche nach 100 und mehr Zuckungen allmählig in eine convexe übergeht. Der Ermüdungsabfall ist häufig Gegenstand der Untersuchung gewesen und ist mehrfach mit einem Eifer behandelt worden, dessen sich manche bedeutungsvollere Frage der Physiologie nicht hat erfreuen dürfen. Ihren Ursprung fand diese Discussion in der Behauptung Kronecker's, dass der Ermüdungsabfall beim Frosch eine gerade Linie darstelle; dieser Satz wurde unterstützt von Tiegel und seine Gültigkeit in Anspruch genommen für den bluthaltigen und blutlosen, für den direct und indirect gereizten Froschmuskel. Beim Herzen fand Bowditch den Abfall bald geradlinig, bald convex gegen die Abscisse, Rossbach und Harteneck erhielten vom *n*-Muskel des Warmblüters (Kaninchen, Katze, Hund) stets einen gegen die Abscisse convexen Ermüdungsabfall, lassen denselben aber beim *u*-Muskel geradlinig sein²⁾.

1) Vgl. Mosso, l. c., und Zoth, l. c.; ferner Maggiora, Ueber die Gesetze der Ermüdung. Archiv für Physiologie 1890 S. 191.

2) Der Vollständigkeit halber sei erwähnt, dass die Ergographversuche am Menschen von Mosso (l. c.), Maggiora (l. c.) und Anderen, sowohl bei percutaner Nervenreizung als auch bei willkürlicher Muskelthätigkeit, bald gerade, bald concave, bald convexe Linien ergaben; Zoth (l. c.) und Pregl erhielten dagegen

Diesen Angaben gegenüber möchte ich den zuvor bezeichneten Standpunkt einnehmen und mit Hermann die häufig angegebene Geradlinigkeit des Ermüdungsabfalles der Froschmuskeln als eine nur scheinbare, durch die Länge der Curven vorgetäuschte, ansehen. So lässt sich bei den meisten mitgetheilten Curven dieselbe Gesetzmässigkeit erkennen, die auch den von mir wiedergegebenen zu Grunde liegt. Sehr deutlich kommt dieselbe auch zum Ausdruck in Curven, die Engelmann einmal beiläufig veröffentlicht hat¹⁾.

Was die Fusslinien der auf Fig. 1--3 (Taf. I) wiedergegebenen Curvenreihen anbetrifft, so zeigten dieselben, da stets Belastungszuckungen vorlagen (vgl. S. 60), einen Abstand gegen eine Abscissenlinie, welche in der Weise geschrieben wurde, dass der Muskel ganz entspannt und der Hebel unter dem Einfluss der Belastung bis gegen die Hemmung gezogen war. Dieser Abscissenlinie nähert sich die Fusslinie gewöhnlich im Verlauf der ersten Zuckungen ein wenig, um endlich, wenn die Zuckungen schon stark erniedrigt sind, wieder mehr oder weniger ihren anfänglichen Abstand von jener zu gewinnen.

Da die Zuckungen nicht völlig isotonisch waren (der Angriffspunkt der Last war 2,5 cm von der Achse des Hebels entfernt), so ist die Senkung der Fusslinie wohl hauptsächlich auf eine durch Schleuderung bewirkte Dehnung des Muskels zurückzuführen, welche später bei geringerer Hubhöhe des Muskels kleiner und auch durch

bei willkürlichen Contractionsreihen concav beginnende und convex endigende Linien. (Pregl, Zwei weitere ergographische Versuchsreihen über die Wirkung orchitischen Extractes. Pflüger's Archiv Bd. 62 S. 379. 1896.) Versuche von J. Novi führen uns einen Ermüdungsabfall vor, der von allen bisher genannten Formen abweicht (Die graphische Darstellung der Muskelermüdung. Centralbl. f. Physiologie Bd. 11 S. 377. 1898); Novi erkennt die geradlinige Curve Krones's nicht an, bezeichnet dieselbe aber dennoch seltsamer Weise als „klassisch“. Seine Curve zeigt manche Eigenthümlichkeiten, welche durch die arhythmische Reizung bedingt sind, die stets erst nach völliger Erschlaffung des Muskels erfolgte; daher ist ein directer Vergleich mit den in gleichbleibendem Intervall gereizten Muskeln nicht zulässig. Eine Erklärung für diese Abweichungen von der Norm ergibt sich leicht aus den jeweiligen Decrescenten-Abscissen. Gewisse von Carvallo und Weiss (vgl. S. 64 Anm. 16) mitgetheilte Curven lassen überhaupt kaum eine Gesetzmässigkeit erkennen. Freilich debatten sich die bezüglichen Versuche bei beträchtlichem Reizintervall über mehrere Stunden aus, während deren die Lebensbedingungen der Muskeln in nicht übersehbarer Weise geschwankt haben können.

1) Engelmann, Das rhythmische Polyrheotom. Pflüger's Archiv Bd. 52 S. 618. 1892.

eine Contractur des letzteren zum Theil compensirt wird. Dass die Schleuderung anfangs nicht unerheblich ist, zeigt die Verlängerung der Decrescenten über die Fusslinie hinaus bis zur Abscissenlinie hin, was besonders im zweiten Theil der Treppe hervortritt; und dass gegen Ende einer längeren Zuckungsreihe eine Contractur vorhanden ist, erhellt aus dem Sinken der Fusslinie bei einer grösseren Unterbrechung der Reizung.

2. Von den Abscissenänderungen, welche die einzelnen Zuckungen mit dem Fortgang der Ermüdungscurve erleiden, seien hauptsächlich nur diejenigen behandelt, welche auch schon bei mässig schnellem Trommelgang deutlich hervortreten.

Sehr sorgfältige eingehende Untersuchungen über die Abscissenverhältnisse der Crescenten aufeinander folgender Zuckungen längerer Reihen verdanken wir Rollet. Nach ihm ist bei der ersten Zuckung eines Froschmuskels gewöhnlich die Abscisse von Crescente und Decrescente gleich oder erstere ein wenig grösser; dann nehmen beide lange Zeit zu, und zwar etwa bis zur 150. Zuckung vorwiegend die der Crescente, nachher aber in viel höherem Grade die der Decrescente, welche somit den grössten Antheil an der Dehnung der späteren Zuckungen hat. Nach etwa der 400. Zuckung soll die Decrescenten-Abscisse mit der grossen Erniedrigung der Curven wieder abnehmen. Das sind zum Theil Bestätigungen, zum Theil beträchtliche Erweiterungen der älteren Erfahrungen von Helmholtz, Boeck und vielen Anderen (vgl. S. 64 f.).

Die besprochenen Abscissenänderungen und ihr Verhältniss zu den jeweiligen grössten Ordinaten der einzelnen Zuckungen kommen im Wesentlichen in den Fig. 4–7 (Taf. I) ziemlich anschaulich zum Ausdruck. Bezüglich der Gewinnung der Curven ist noch Folgendes zu bemerken: Da beim plötzlichen Uebergang der geringeren zur grösseren Umdrehungsgeschwindigkeit erst allmähig das Maximum der letzteren erreicht wird, so wurden bei dem rascheren Tempo jedes Mal drei Curven geschrieben, von denen die dritten stets bei ziemlich gleicher Rotationsgeschwindigkeit entstanden und daher untereinander vergleichbar sind. Dieser Vergleich zeigt unter Anderem besonders, dass man zu jeder Zuckung der Treppe stets eine gleich hohe Curve aus dem Ermüdungsabfall finden kann, welche sich aber durch grössere Abscissen der Crescente und vor Allem der Decrescente von jener unterscheidet.

b) Der Einfluss von Erholungspausen im Verlauf einer

Zuckungsreihe ist in charakteristischer Weise abhängig einerseits von dem Ermüdungsstadium, in dem sich der Muskel vor der Reizunterbrechung befand, andererseits von der Dauer der Reizpause.

1. Was zunächst die bezüglichen Ordinatenänderungen der Zuckungscurven anbelangt, so hat Rollet darauf hingewiesen, dass eine Erholungspause im Treppentheile bei wieder einsetzender Reizung nun Curven zur Folge hat, welche anfangs niedriger sind als die letzten vor der Pause: Die Treppe fängt noch einmal an. Dies ist beiläufig zu sehen bei Fig. 18 u (auf Taf. III). Findet eine mässige Erholungspause während des Ermüdungsabfalls statt, so ist die erste Zuckung nach ihr stets höher als die letzte vor derselben, wie schon Marey, Kronecker und Andere beobachtet haben. Ist die Reizunterbrechung im Verhältniss zur vorherigen Ermüdung nicht zu gering, so zeigt sich nach der ersteren auch wieder eine Treppe; eine solche sieht man beiläufig, freilich sehr verkürzt, in Fig. 2 bei p (Taf. I) und Fig. 18 bei p und p_1 (Taf. III), wo die Erholungszeiten bezw. eine 1', 5' und 30' betrug. Ordinatenvergrösserungen nach verhältnissmässig kurzen Pausen finden wir auf Taf. I Fig. 1; hier dauerte die Unterbrechung bei $p_1 = 15''$, $p_2 = 2''$ und $p_3 = 5''$.

Ein abermaliges Auftreten der einleitenden Zuckungen (vgl. S. 67) bemerkt man bei kurzer Reizzeit schon nach geringer Pause, wie beiläufig Fig. 18 n (Taf. III), und Fig. 12 p (Taf. II) darthun (vgl. hierzu S. 73). War längere Zeit gereizt worden, so erscheinen die einleitenden Zuckungen erst wieder nach mehrstündiger Erholungspause (Taf. II, Fig. 10 und 11; vgl. hierzu S. 73).

2. Funke und Rollet haben schon festgestellt, dass nach Erholungspausen mit der Ordinaterhöhung der Zuckungscurven stets auch eine (mehr oder minder grosse) Verkürzung der Abscissen einhergeht. Dieselbe kommt zum Ausdruck auf Taf. I, Fig. 6 p und 7 p ; hier bemerken wir ferner, dass die Abnahme der Abscissen sehr flüchtig ist, in Fig. 7 ebenso kurz dauernd wie die Erholung der Ordinaten, in Fig. 6 noch vergänglicher als diese; denn hier hat die Dehnung der Curve schon wieder beträchtlich zugenommen zu einer Zeit, wo die Ordinaten sich noch nicht wieder vermindert haben.

Vergleichen wir die fortschreitenden Veränderungen der Höhen und Längen der Zuckungscurven, welche durch wiederholte Reizung bewirkt werden, so kann man im Allgemeinen sagen, dass im absteigenden Theile der Ermüdungsreihe die Abscissen der einzelnen

Zuckungen um so grösser werden, je mehr ihre Ordinaten sich verringern. Lässt man einen Muskel zwei längere Zuckungsreihen zeichnen, nach deren erster er sich mehrere Stunden hatte erholen können, so haben die Zuckungen, welche im Ermüdungsabfall der beiden Reihen gleiche Ordinaten aufweisen, in der Regel auch ziemlich gleiche Abscissen¹⁾. Anders ist dies meist, wie wir sahen (S. 71), nach kurzen Erholungspausen: Hier kann die Erholung²⁾ der Ordinaten dauerhafter sein als diejenige der Abscissen.

II. Zuckungsreihen des *u*-Muskels.

Die Ermüdungserscheinungen des Muskels mit behinderter Blutcirculation sind im Wesentlichen denen des *n*-Muskels gleich; doch treten sie hier sehr viel schneller und hochgradiger ein³⁾, wie ein Blick auf Fig. 1*u* (Taf. I) und Fig. 6*u* (Taf. I) erkennen lässt.

a) Vergleichen wir die ganzen Zuckungsreihen des *n*-Muskels und *u*-Muskels mit einander, so erscheinen

1. Die Ordinatenverhältnisse in den die einleitenden Zuckungen und die Treppe umfassenden Theilen bei beiden Muskeln nicht merklich verschieden. Dagegen beginnt die Ermüdungslinie des *u*-Muskels schon sehr bald nach Erreichung ihrer grössten Ordinate ziemlich rasch gegen die Abscisse hin zu fallen; und zwar sind zu einer Zeit, wo die Höhen der *n*-Curven noch mehr als 0,6 ihres Plateau-Maximums besitzen, diejenigen des *u*-Muskels schon auf weniger als 0,1 ihres Maximums gesunken. Auch hier bildet der Ermüdungsabfall eine gegen die Abscisse *convexe* Linie⁴⁾.

1) War die Erholungspause zwischen den beiden Zuckungsreihen keine ausreichende, so vermisst man in der zweiten Reihe öfters jene beträchtliche Dehnung der späteren Zuckungen; in solchen Fällen spricht Rollett von „nicht anpassender“ Erholung (l. c. S. 536).

2) „Erholung“ bedeutet für die Ordinaten der Curven stets eine Verlängerung, für die Abscissen eine Verkürzung.

3) Diese allgemeine Thatsache ist schon von Valentin (l. c. S. 106 ff.) und Marey angegeben worden; letzterer bildet auch bezügliche Curvenpaare ab, über deren Gewinnung jedoch nichts Näheres mitgetheilt wird (Du mouvement dans les fonctions de la vie p. 342. Paris 1868); vielleicht liegt hier zudem ein Versehen vor, da an einem anderen Orte (La méthode graphique p. 515. Paris 1878) genau dieselben Curven zur Demonstration der Kältewirkung benutzt werden.

4) Rossbach und Harteneck geben, wie schon erwähnt (S. 68), für den *u*-Muskel des Warmblüters einen geradlinigen Ermüdungsabfall an.

2. Bei der Untersuchung der Abscissenverhältnisse des *u*-Muskels kam es mir vor Allem darauf an, festzustellen, ob gleich hohe Zuckungscurven aus dem Ermüdungsabfall des *n*-Muskels und des *u*-Muskels auch gleiche Abscissen haben; denn es wäre denkbar, dass durch die Verschliessung der Arterie entweder die Verminderung der Ordinaten oder die Verlängerung der Abscissen in höherem Maasse gefördert werde, woraus sich bestimmte Folgerungen ergeben hätten.

Diese als denkbar bezeichneten Verhältnisse erwiesen sich als nicht verwirklicht, wie die Curven von Fig. 8—12 (Taf. II) veranschaulichen mögen. Von diesen stammen Fig. 8 und 10 von dem linken, Fig. 9 und 11 von dem rechten Gastrocnemius desselben Frosches. Und zwar wurde zuerst der linke Gastrocnemius bei behinderter, dann der rechte bei freier Blutcirculation gereizt; hierauf folgte nach mehrstündiger Erholungspause der beiden Muskeln die Reizung des linken bei freier und die des rechten bei behinderter Circulation. Wie man sieht, zeigen die vier Zuckungsreihen anfangs ziemlich gleichen Verlauf, und die Zuckungen des Plateaus haben überall nur wenig von einander abweichende Ordinaten und Abscissen: Die individuellen Differenzen der vier Präparate sind also nicht bedeutend. Beim Fortgang der einzelnen Zuckungsreihen wurden nun bei allen zeitweilig Curven von möglichst übereinstimmenden Höhen bei rascherem Trommelgang aufgenommen. Es ergibt sich, dass die Abscissenunterschiede zwischen gleich hohen Curven von je einem *n*- und *u*-Muskel nicht grösser sind als diejenigen zwischen zwei *n*-Muskeln und zwei *u*-Muskeln.

Zum gleichen Ergebniss führt uns Fig. 12 (Taf. II). Hier wurden zunächst kurze Zeit hindurch beide Gastrocnemien unter ganz gleichen Bedingungen gereizt; dann wurde links die Art. ischiadica zugeklemmt und nur auf der rechten Seite die Reizung fortgesetzt. Als für den *n*-Muskel der Ermüdungsabfall begann, wurde auch beim *u*-Muskel (Fig. 12 bei *p*) die Reizung wieder aufgenommen, die jetzt hier abermals mit einleitenden Zuckungen und Treppe anfängt. Da aber beim *u*-Muskel der Ermüdungsabfall sich von vornherein rascher entwickelt, so kommt bald ein Punkt, an dem beide Muskeln gleich hohe Zuckungen zeichnen; das ist etwa bei *hh* der Fall. Die kleine Abscissendifferenz, welche wir zwischen den beiden Curven bemerken, liegt innerhalb der Grenzen der individuellen Schwankungen.

b) Die Zuckungsreihen, welche ein *u*-Muskel nach einer Erholungspause ausführt, verlaufen besonders charakteristisch, wenn die vorherige Ermüdung schon ziemlich beträchtlich war und die Reizpause kurz gewählt wird.

1. Dann erhöhen sich die Zuckungscurven zunächst sehr bedeutend gegen die letzten vor der Pause, verhältnissmässig vielmehr, als es beim *n*-Muskel der Fall ist. Doch ist diese Ordinatenenerholung viel flüchtiger als die des *n*-Muskels, und schon nach wenigen Zuckungen ist das Niveau wieder erreicht, auf welchem die Zuckungsgipfel vor der Pause angelangt waren. Der Ermüdungsabfall ist hier eine sehr stark gegen die Abscisse convex gekrümmte Linie (Taf. I Fig. 1*u* bei *p'*₁).

Eine Treppe tritt nach Erholungspausen, die zur Zeit des Ermüdungsabfalls eingeschaltet werden, nur bei langer Dauer der Unterbrechung ein.

2. Die ersten Zuckungen nach einer Pause, während des Ermüdungsabfalls, haben im Allgemeinen die gleichen Abscissen wie die letzten gleich hohen Curven vor der Unterbrechung (vgl. Fig. 6 auf Taf. I, wo die Pause bei *p'* war). Gewöhnlich geht dann aber die Abscissenverlängerung bald verhältnissmässig rascher vor sich als die Verkürzungen der Ordinaten. Das wird um so deutlicher, je langsamer die Ordinaten abnehmen.

Zum Schlusse dieses Capitels sei noch hinzugefügt, dass die Verschliessung der grossen Venen des Oberschenkels im Allgemeinen dieselbe Wirkung erzielt wie diejenige der Arterie.

III. Zuckungsreihen bei behinderter Harnausscheidung.

Wenn man kurze Zeit nach der Unterbindung der beiden Ureteren eine Zuckungsreihe registriert, so zeigt diese keine besondere Abweichung von der des *n*-Muskels. Eine solche macht sich erst mehrere Stunden nach dem genannten Eingriff deutlich bemerkbar.

Bei der Untersuchung derartiger Zuckungsreihen müssen wir uns zum Theil auf eine Vergleichung derselben, mit denen der früher behandelten *n*-Muskeln (oder auch *u*-Muskeln) beschränken. Zwar habe ich auch einige Male vor oder kurz nach der Unterbindung Curven zeichnen lassen, um die Leistungsfähigkeit der benutzten Muskeln im Allgemeinen festzustellen; von diesem Verfahren wurde im Uebrigen Abstand genommen, da es galt, die Erscheinungen des

vorwiegend mit Dissimilirungs-Producten überschwemmt Muskels an noch nicht zuvor ermüdeten Präparaten zu studiren; diese Erscheinungen können aber, wie sich herausstellte, nach vorhergegangener längerer Reizung durch eine „nicht anpassende“ Erholung verschleiert werden (vgl. S. 72 Anm. 1).

a) Betrachten wir eine längere Zuckungsreihe, zunächst Fig. 13 (Taf. II). Dieselbe wurde etwa sechs Stunden nach der Unterbindung der Ureteren hergestellt; der letzteren war die sonstige Herrichtung des Versuchsthieres unmittelbar vorausgegangen. Auch war nach Erledigung der operativen Vorbereitungen eine kurze bis in den Beginn des Ermüdungsabfalles reichende Zuckungsreihe als Vorversuch aufgenommen worden. Die betreffenden Curven brauche ich nicht abzubilden; sie stimmen im Wesentlichen völlig mit denjenigen von Fig. 6*n* u. s. w. überein.

1. In den Ordinatenverhältnissen unterscheiden sich die sechs Stunden nach der Unterbindung erhaltenen Zuckungen nur wenig von den normalen; einmal waren die maximalen Ordinaten etwas grösser als im Vorversuch, sonst zeigten diese sowohl im Vergleich zu den Curven des letzteren als auch zu dem Verhalten des *n*-Muskels im Allgemeinen nichts besonders Bemerkenswerthes.

2. Dagegen sind es sehr beträchtliche und abnorm früh auftretende Verlängerungen der Abscissen, welche diese Zuckungsreihen auszeichnen. Diese Zunahme der Abscissen gilt vor Allem der Decrescente, in geringerem Maasse der Crescente. Schon im Plateautheil der Serie finden wir Dehnungen der Curven, wie sie dem *n*-Muskel erst zukommen, wenn seine Zuckungshöhe etwa auf die Hälfte ihres Maximums gesunken ist. Bei demselben Muskel sind 15 Stunden später die bedeutenden Abscissenzunahmen schon bis an das Ende des Treppentheiles vorgerückt (Fig. 14, Taf. II). Andere Muskeln boten die besprochenen Veränderungen nicht in so auffälliger, aber doch in unverkennbarer Weise dar. Als Beispiel hierfür diene das etwa sechs Stunden nach der Operation unter gleichen Bedingungen arbeitende Muskelpaar der Fig. 15 (Taf. III).

Es sei noch darauf hingewiesen, dass die angegebenen bedeutenden Abscissenzunahmen sich besonders schon am Anfang der Decrescente geltend machen; in den späteren Theilen derselben wächst die Dehnung verhältnissmässig¹⁾ wenig, so dass der Muskel

1) Vgl. in dieser Hinsicht S. 77.

bis zur nächsten Reizung wieder soweit erschlaffen kann, dass keine beträchtlichere Contractur hervortritt.

b) Nach Erholungspausen sind die erörterten Erscheinungen ebenfalls deutlich ausgeprägt. In Fig. 14 bei p zeigt sich nach einer weiteren Unterbrechung von l' einerseits die typische Ordinaten-erholung mit kurzer Treppe und rasch folgendem Ermüdungsabfall; was andererseits die Abscissen betrifft, so nehmen diese schon während der Treppe erheblich zu; die Dehnung wächst dann ungemein schnell und eilt der Abnahme der Ordinaten viel rascher voran als beim n -Muskel¹⁾. Das gilt auch noch, wenn wir die Curven auf gleiche Umdrehungsgeschwindigkeit der Trommel reduciren.

IV. Zuckungsreihen bei behinderter Athmung.

Ganz andere Bilder als die zuvor geschilderten liefern die Frösche mit behinderter Athmung. Auch hier gelangen indessen, wie das bei den Athmungsverhältnissen des Frosches nicht anders zu erwarten ist, die Wirkungen der aufgehobenen Lungenathmung (und etwa eines Theiles der Hautathmung) erst mehrere Stunden nach dem Eingriff zu ausgeprägter Entfaltung.

a) Als Beispiel sei die Zuckungsreihe Fig. 16 *b* (Taf. III) gewählt; sie wurde vier Stunden nach Verschliessung der Lungen ausgeführt.

1. Bei diesen Curven bemerken wir durchweg eine bedeutende Abnahme der Ordinaten im Verhältniss zu denjenigen, welche vier Stunden zuvor in einem kurzen Vorversuch zum Ausdruck kamen. Besonders beträchtlich ist das Ueberragen der dem letzteren Versuche angehörigen maximalen Ordinaten, welche in Fig. 16 *a* wiedergegeben sind. Bezüglich der Zuckungshöhen des ungenügend athmenden Muskels fällt ferner auf, dass er nur wenig ausgezeichnete einleitende Zuckungen und eine sehr geringe Treppe erzeugt; in Fig. 16 *b* ist dies aus dem Vergleich der ersten und der höchsten Zuckung der Reihe zu entnehmen. Es sei noch hinzugefügt, was sich aus der beigegebenen Figur nicht ersehen lässt, dass der Ermüdungsabfall unter den soeben bezeichneten Bedingungen im Allgemeinen steiler ist als beim n -Muskel.

Die geschilderten Veränderungen nehmen mit der Zeit ziemlich rasch zu, derart, dass am Tage nach dem Eingriff die maximalen

1) Vgl. S. 71.

Ordinaten schon etwa auf die Hälfte des Werthes gesunken sind, der ihnen im Vorversuch zukam.

2. Die Abscissen verändern sich im Verlauf einer Zuckungsreihe etwa in dem gleichen Verhältniss zu den Ordinaten, wie wir es beim *n*-Muskel kennen gelernt haben. Sind nach ein- oder zweitägiger Dauer des Lungenverschlusses die Ordinaten einer Zuckungsreihe in deren ganzem Verlaufe geringer geworden als am Tage des Eingriffs, so verhält sich ein solches Präparat jetzt wie ein *n*-Muskel, der von Anfang an diese geringen Ordinaten gehabt. Vergleichen wir nämlich eine beliebige Curve aus dem Endtheil einer späteren Zuckungsreihe mit einer, ebenfalls dem Endtheil angehörenden, gleich hohen Curve einer etwa einen Tag früher aufgenommenen Serie, so finden wir bei der letzteren eine grössere Abscisse als bei jener; diese grössere Abscisse wird in der anderen Reihe erst bei einer niedrigeren Curve erreicht.

b) Nach einer Erholungspause treten beim ungenügend athmenden Muskel analoge Erscheinungen auf, wie etwa bei einem minder leistungsfähigen *n*-Muskel. Die Zuckungen der Fig. 16*c* bilden den Beginn einer Reihe, welche nach einer Pause von 10' auf diejenige von Fig. 16*b* folgte.

V. Sonstige von der Norm abweichende Zuckungsreihen.

Im Anschluss an die behandelten verschiedenartigen Zuckungsreihen sei hier noch berichtet über einige beiläufig beobachtete Erscheinungen, die zu den vorliegenden Problemen in Beziehung stehen.

Als ich einem Frosch, der bei der operativen Herrichtung zum Versuche stark geblutet hatte, zur quantitativen Ergänzung seiner Blutflüssigkeit etwa 2 ccm physiologischer Kochsalzlösung in den Rückenlymphsack eingebracht hatte, zeigten die Zuckungscurven seiner Gastrocnemien alsbald ganz auffallende Dehnungen. Ein Probe derselben gibt Fig. 17 (Taf. III); die ersten Zuckungen derselben sind zum Theil bei stillstehender Trommel geschrieben worden. Durch die starken Dehnungen, welche sich schon im Treppentheile der Zuckungsreihe deutlich bemerkbar machen, wird die Fusslinie immer mehr von der Abscisse entfernt; wir sehen hier, in einem gewissen Gegensatz zu den S. 75 f. besprochenen Dehnungen, dass besonders der Endtheil der Decrescente einer starken Verlängerung unterliegt und somit eine jedes Reizintervall überdauernde beträchtliche Contractur bedingt.

Diese Erscheinungen veranlassten mich, einige Zuckungsreihen von Kochsalzfröschen aufzunehmen, die sich in der That meistens in der oben geschilderten Weise verhielten. Doch muss hinzugefügt werden, dass die Veränderungen sich nicht immer mit derselben Prägnanz einstellen; es scheint sehr darauf anzukommen, in welchem Maasse das Blut durch die Salzlösung verdrängt ist, wie lange diese bereits auf den Muskel eingewirkt hat u. dergl.

Curvenreihen, welche mit denen der Salzfrösche grosse Aehnlichkeit haben, lieferten mir auch einmal einige „normale“ Individuen, welche mehrere Tage einer Temperatur von wenig über 0° C. ausgesetzt gewesen waren. Vier nach einander untersuchte Frösche boten den gleichen Befund dar. Von zweien seien die Zuckungsreihen hier wiedergegeben (Fig. 18 und 19). Bei dem einen Thiere (Fig. 18) wurden beide Gastrocnemien gereizt, zunächst ein paar Mal unter gleichen Bedingungen, dann wurde auf der rechten Seite die Art. ischiadica zugeklemmt. Die aus der Figur zu entnehmenden Reizpausen betragen 5' bzw. 30'.

Wir sehen hier die Zuckungsreihen schon bei einem Reizintervall von 1,2" allmählig in einen feinzackigen Tetanus übergehen, während gewöhnlich für einen solchen ein Intervall von weniger als 0,2" erforderlich ist¹⁾. Der Grund für die Verschmelzung der Einzelzuckungen liegt auch hier in der zunehmenden beträchtlichen Dehnung der Decrescente; diese Dehnung ist schon an den Zuckungscurven der Fig. 18 zu erkennen, besonders an den Schlusslinien der ganzen Reihen bei s und s_1 ²⁾. Ferner ergibt sich dieser Sachverhalt aus den bei grösserer Trommelgeschwindigkeit gezeichneten Curven der Fig. 19, aus denen auch deutlich zu ersehen ist, dass die Dehnung im Endtheil der Decrescente noch sehr bedeutend zunimmt, im Gegensatz zu den durch die Unterbindung der Ureteren bedingten Dehnungen.

Die in diesem Abschnitt beschriebenen hochgradigen Verlängerungen der Decrescenten erinnern an die zuerst von Tiegel³⁾ be-

1) Vgl. Hermann, Handbuch der Physiologie Bd. 1 S. 42; ferner Biedermann, Elektrophysiologie Bd. 1 S. 102. Jena 1895.

2) Die Curve bei n ist die eines n -Muskels, die andere diejenige eines u -Muskels.

3) Tiegel, Ueber Muskelcontractur im Gegensatz zu Contraction. Pflüger's Archiv Bd. 13 S. 71. 1876; vgl. auch F. Schenck, Pflüger's Archiv Bd. 61 S. 494. 1895.

obachtete (mehr oder minder lang dauernde) Contractur, welche Froschmuskeln unter Umständen im Anschluss an jede Einzelzuckung darbieten. Für diese Contracturen gibt Tiegel freilich ausdrücklich an, dass sie nur bei directer Reizung des Muskels auftreten. Dementsprechend habe auch ich oft feststellen können, dass Muskeln, welche bei indirecter Reizung keiner nennenswerthen Contractur verfielen, eine solche sogleich in hohem Grade zeigten, sobald sie direct gereizt wurden. Die Aehnlichkeit der beiden Contracturarten machte eine gewisse Verwandtschaft derselben wahrscheinlich, und man könnte daher vermuthen, dass die Eigenthümlichkeiten der Muskelsubstanz, welche diese Contracturen bedingen, in beiden Fällen nur quantitativ verschieden seien; dann hätte derjenige Muskel, welcher schon bei indirecter Reizung in Contractur geräth, die bezügliche Disposition in höherem Maasse, da er zur Versetzung in jenen Zustand nicht erst der stärkeren Einwirkung der directen Reizung bedarf.

Als eine Thatsache, welche mit der besprochenen Disposition in Zusammenhang zu stehen scheint, sei erwähnt, dass das Bindegewebe und die Muskeln der zur Contractur neigenden Frösche stets etwas ödematös waren.

Schliesslich möge hier noch kurz derjenigen Erscheinung gedacht werden, die Rollet als „nicht anpassende“ Erholung bezeichnet (vgl. S. 72). Die letztere besteht darin, dass blutdurchströmte Muskeln, welche wiederholt in grösseren (12- und mehrstündigen) Zwischenräumen zu Zuckungsversuchen gebraucht worden waren, hernach in späteren Theilen einer Zuckungsreihe verhältnissmässig viel geringere Dehnungen der Curven zeigen, als dies „normaler Weise“ der Fall ist. Rollett sieht nämlich in der Curvendehnung des ermüdeten Muskels eine zweckmässige Anpassung desselben und spricht auch von einer „anpassenden Erholung“, und zwar dann, wenn in wiederholten Zuckungsreihen jene typischen Abscissenzunahmen vorhanden sind. Auch ich habe öfters nach mehrfacher Inanspruchnahme eines Muskels in grösseren oder geringeren Zwischenräumen eine nicht anpassende Erholung beobachtet. Dieselbe scheint mir bei im Uebrigen ganz verschieden gehaltenen Muskeln vorzukommen und ist gewiss beachtenswerth.

Theoretische Schlussfolgerungen.

Aus den mitgetheilten Versuchen ergeben sich einige Thatsachen, welche uns Anhaltspunkte gewähren für die Feststellung des Antheils,

welchen die im Muskel jeweils vorhandene Menge des A-Materials und der D-Producte an der Form der Zuckungscurve haben; und damit gewinnen wir auch etliche Ergänzungen zu den Vorstellungen, die wir uns bis jetzt von den Functionsbeziehungen der absteigenden Aenderung und der beiden Componenten der aufsteigenden Aenderung zum Verlauf der mechanischen Aenderungen des erregten Muskels zu machen vermochten.

Ehe wir zur weiteren Analyse der Muskelcontraction schreiten, haben wir uns die Frage vorzulegen, wie weit wir berechtigt sind, aus den obigen Veränderungen der Zuckungscurven, welche bei indirecter Reizung des Muskels beobachtet wurden, Schlüsse auf die Veränderungen der Muskelsubstanz selbst zu ziehen. Bekanntlich ermüdet das motorische Nervenendorgan sowohl bei Tetanus als auch bei Einzelzuckungen rascher als die Muskelsubstanz selbst¹⁾: daher sind Aenderungen der Muskelcurve denkbar, welche durch Veränderungen der Substanz des ermüdeten Nervenendorgans verursacht werden und bei directer Reizung des Muskels ausbleiben. Dies kommt jedenfalls in Betracht für die Crescente, im Besonderen ihre Ordinaten; doch ist auch zu beachten, dass die bei wiederholter Reizung auftretenden Veränderungen der Zuckungscurve, wie sie in den „einleitenden Zuckungen“, der „Treppe“ und dem „Ermüdungsabfall“ zum Ausdruck kommen, bei indirecter und directer Reizung im Wesentlichen gleich sind. Wenn wir daher vorläufig die Aenderungen der Zuckungscurven bei wiederholter Reizung ausschliesslich als Folgen der Aenderungen der Muskelsubstanz selbst ansehen und zunächst von der Mitwirkung des Nervenendorgans absehen, so müssen wir gewärtig sein, bezüglich der Zuckungshöhen vielleicht später, auf Grund weiterer Untersuchungen, zu einer, wenn auch kleinen, Correctur genöthigt zu werden.

Auf Grund der früher angegebenen Gesichtspunkte und der mitgetheilten Beobachtungen wollen wir jetzt einen Schritt weiter gehen in der Analyse der Muskelcontraction. Und zwar sei versucht, die Antheile etwas genauer anzugeben, welche die Variablen der absteigenden Aenderung, der Menge der D-Producte, der compensirenden Assimilirung und der Menge des A-Materials an dem Verlauf

1) Vgl. F. Schenck, Kleinere Notizen zur allgemeinen Muskelphysiologie. Pflüger's Archiv Bd. 79 S. 333 ff. 1900.

der Muskelcontraction haben. Hierbei mögen nacheinander die Ordinaten- und Abseissen-Verhältnisse der Crescente und der Decrescente der Zuckungscurve besprochen werden.

Was zunächst die Höhe der Crescente anbetrifft, so ist wohl nicht daran zu zweifeln, dass diese in hohem Grade mit der Grösse der absteigenden Aenderung steigt und fällt. Und in gleichem Sinne ist wohl die letztere (bei maximaler Reizung) von der Menge der verfügbaren dissimilirbaren Substanz abhängig. Eine Stütze hierfür gewährt der obige Versuch über die Wirkung verminderter Sauerstoffzufuhr; wir sahen, dass durch die Verminderung dieses wichtigen Bestandtheiles des A-Materials die Zuckungshöhe herabgedrückt wird, ohne dass die Zuckungscurve sonstige besondere Veränderungen erleidet. Demnach dürfen wir wohl auch annehmen, dass die Höhenabnahmen der Curven bei der Ermüdung in Folge wiederholter Reizung ebenfalls vorwiegend der fortschreitenden Einschmelzung des A-Materials (vielleicht vornehmlich des Sauerstoffes) zur Last fällt.

Bezüglich der Bedeutung des zweiten Factors, der compensirenden Assimilirung, für die Höhe der Zuckungscurve wäre nach den obigen Voraussetzungen anzunehmen, dass mit der Beschleunigung dieses Processes der Erfolg der absteigenden Aenderung und damit die Zuckungshöhe entsprechend verringert werde und umgekehrt¹⁾. Ueber den Antheil, welchen jeder dieser beiden letztgenannten Factoren an der Zuckungshöhe hat, lässt sich vorläufig nichts Bestimmtes aussagen. Von Wichtigkeit wäre eine bezügliche Entscheidung besonders für die Erklärung der Treppe; wollte man diese allein aus dem wechselnden Verhältniss jener beiden Factoren erklären, so würde sich etwa die folgende nicht sehr ansprechende Consequenz ergeben: Da durch eine Beeinträchtigung der Assimilirung nach jeder Reizung auch die Neubildung von dissimilirbarer Substanz und damit gleichfalls eine rasch nachfolgende absteigende Aenderung vermindert wird, so müsste (wenn obige Voraussetzung richtig wäre) während der Treppe bei jeweils gleich grosser Verminderung der Assimilirung und Dissimilirung die ordinatenerhöhende Wirkung der ersteren rascher anwachsen als die ordinatenvermindernde

1) Diese Anschauung von dem Interferiren zweier Factoren hat einige Aehnlichkeit mit Vorstellungen von Gad (Archiv f. Physiologie 1890 Suppl.-Bd. S. 99) und Schenck (Pflüger's Archiv Bd. 52 S. 124 ff. 1892), die aber mit erheblich anders gedachten chemischen Processen rechnen.

Wirkung der letzteren; wären die beiden Wirkungen einander einfach proportional, so käme keine Treppe zu Stande.

Indes sind wir nicht genöthigt, einen so eingreifenden directen Einfluss der compensirenden Assimilirung auf die Zuckungshöhe anzunehmen; vielmehr bietet sich uns statt dessen der dritte der besprochenen Factoren, nämlich die Anhäufung resp. Entfernung der D-Producte zur Erklärung dar. Zu diesem Zwecke möchte ich an die von mir aufgestellte Hypothese der Muskel-Contraction anknüpfen. Sie führt die Contraction auf eine Vergrößerung der Oberflächenspannungs-Constante der Fibrillengrenzschicht und diese auf die Zunahme der molekularen Concentration der Fibrillensubstanz in Folge der absteigenden Aenderung zurück¹⁾. Bei einmaliger Erregung ist natürlich die Zunahme der durch die absteigende Aenderung bewirkten molekularen Concentration fast ausschliesslich²⁾ von der Grösse der letzteren abhängig. Folgt aber eine Erregung ziemlich rasch der anderen, so kann jede absteigende Aenderung noch eine grössere Menge von Producten der vorherigen Aenderung vorfinden; somit vermöchte *cet. par.* durch eine solche Zunahme der molekularen Concentration eine Erhöhung der Zuckungcurve bewirkt zu werden³⁾.

Vielleicht handelt es sich bei der beträchtlichen Höhe derjenigen Curven, welche durch die Unterbindung der Ureteren erzielt wurden, um eine derartige Wirkung⁴⁾.

1) Vgl. S. 48 Anm. 2.

2) Vgl. hierzu auch S. 49 und 50.

3) Siehe später S. 87 ff.

4) Aus den bekannten Untersuchungen von J. Ranke (Tetanus. Eine physiologische Studie. Leipzig 1865) könnte man folgern wollen, dass die D-Producte, wie Milchsäure, Kreatin etc. erniedrigend auf die Zuckungshöhe wirkten. Doch darf man den wässerigen Extract der Muskeln, Mischungen aus Kochsalzlösung und Milchsäure etc., sicher nicht dem mit D-Producten überladenen Blute gleichstellen. Das beweist zudem der Erfolg der genannten Flüssigkeiten (l. c. S. 345, 352 etc.), indem der Abnahme der Zuckungshöhe fast stets eine gesteigerte Erregbarkeit, Zuckungen und Tetanus vorausgingen. Aehnliche Erscheinungen bewirkten ausserdem verschiedene andere Stoffe, sowohl Säuren als Alkalien. Es dürfte sich daher in diesen Fällen um eine starke Störung des Muskelstoffwechsels handeln, welche durch rechtzeitiges Eingreifen antagonistischer Mittel wieder rückgängig gemacht werden kann. Keineswegs ergibt sich also aus den Versuchen Ranke's, dass *cet. par.* eine Anhäufung der D-Producte im Muskel, wenn sie nicht die natürlichen Grenzen zu weit überschreitet, eine Verminderung der Zuckungshöhe zu Stande bringt.

Für die Abscissen der Crescenten kommen natürlich ebenfalls die genannten Variablen in Betracht. Da aber die Crescenten-Abscisse bei den vorliegenden Untersuchungen meist nur geringe Veränderungen zeigt, so möge sie hier nur kurz behandelt werden. Es sei darauf hingewiesen, dass dieselbe bei den nach Unterbindung der Ureteren gewonnenen Curven verhältnissmässig stark verlängert erscheint. Man könnte vielleicht hier daran denken, dass die angesammelten D-Producte, sei es primär oder secundär (vgl. später S. 84 f.) die Entwicklung der mechanischen Aenderung der Fibrillen-substanz aus der vorangegangenen stofflichen verzögerten¹⁾.

An der Decrescente, dem Ausdruck der Expansion des Muskels, haben wir vorwiegend nur die Abscissenverhältnisse, d. h. die Geschwindigkeit zu untersuchen, mit welcher sich die Curve wieder der Fusslinie nähert. Eine Verringerung dieser Geschwindigkeit, also eine Dehnung der Decrescente, wie sie mit der Ermüdung einzutreten pflegt, könnte, wie wir sahen (S. 54 f.), auf zweierlei Ursachen beruhen: auf einer zu langsamen compensirenden Assimilirung und einer zu sehr verzögerten Abführung der D-Producte.

Was zunächst die letztere anbetrifft, so fanden wir, dass nach Unterbindung der Ureteren des Frosches schon abnorm frühe und hochgradige Dehnungen der Decrescenten der Zuckungcurve zur Entwicklung gelangen. Es ist bemerkenswerth, dass diese Abweichungen von der normalen Curvenform bei den ersten Zuckungen der betreffenden Reihe noch nicht hervortreten. Demnach darf man sich vielleicht folgende Vorstellung von dem Verhalten und der Wirkungsweise der D-Producte nach der Unterbindung der Ureteren machen. In der Zeit vor der Reizung sammeln sich diese aus den Muskeln und den anderen lebendigen Theilen des Körpers herstammenden Stoffe langsam im Blute an, was auch eine fortwährende Zunahme derselben in der Muskelsubstanz zur Folge haben

1) Das erschiene wahrscheinlich, wenn sich nachweisen liesse, dass der Verlauf der elektrischen Potential-Aenderungen im gedachten Falle nicht erheblich von der Norm abweiche. Die geringe Abnahme der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der absteigenden Aenderung (vgl. S. 49), welche mit der Ermüdung eintritt, dürfte zur Erklärung für die Dehnung der Gesamtcontraction des Muskels wohl kaum ausreichen. Die für diese Frage in Betracht kommenden Gesichtspunkte können auch auf die auffälligen Crescenten-Dehnungen Anwendung finden, welche Gad und Heymans (Archiv für Physiologie 1890 Suppl.-Bd. S. 78 ff.) durch Abkühlung des Muskels erzielten.

muss; da nämlich das von dem Muskel gegen das Blut gerichtete Concentrationsgefälle der einzelnen D-Producte unter den erwähnten Verhältnissen mehr und mehr abnimmt, so vermindert sich auch nach dem Fick'schen Gesetz die Diffusionsgeschwindigkeit derselben. Beim Kaltblüter werden hierdurch aber, wenn seine Muskeln nicht längere Zeit zu gesteigerter Thätigkeit gebracht werden, selbst während zahlreicher Stunden keine besonderen Störungen verursacht. Anders bei Reizung eines Muskels; da wird jetzt die Masse der D-Producte erheblich über die Norm gesteigert und ihre Entfernung entsprechend verzögert. Dieser Umstand könnte sowohl primär als auch secundär eine Verlangsamung des Erschlaffungsprocesses herbeiführen. In ersterer Hinsicht würde sich auf Grund der oben (S. 82) angeführten Contractionshypothese folgende Vorstellung nahelegen: Durch die langsame Entfernung der D-Producte wird die Abnahme der molekularen Concentration der contractilen Substanz verzögert, und da die Verkürzung in geradem Verhältniss mit der molekularen Concentration abnehmen soll, so muss mit der verzögerten Abnahme der letzteren die Erschlaffung verlangsamt werden¹⁾. Es ist aber auch an die Möglichkeit zu denken, dass durch die Anhäufung der D-Producte die Assimilierung gehemmt werde, was gleichfalls eine Verlängerung der Expansionsphase zur Folge hätte. Eine fernere secundäre Wirkung der D-Producte wäre in folgender Weise denkbar: Abgesehen davon, dass, besonders nach der Reizung, die Partialdrucke der einzelnen D-Producte im Muskel grösser sind als im Blute, ist jedenfalls auch der Gesamtdruck aller osmotisch wirkenden Stoffe im ersteren grösser. Da nun nach Untersuchungen von Róth²⁾ die Geschwindigkeit der aus den Organen in das Blut diffundirenden Stoffwechsel-Producte eine geringere ist als diejenige des osmotischen Wasserstromes, welcher nach den Orten höherer molekularer Concentration, d. h. nach den Organen gerichtet ist, so muss mit der Ansammlung der D-Producte im Muskel

1) Auch mag der Gedanke ausgesprochen werden, dass die stoffliche Aenderung eine Erhöhung der inneren Reibung der contractilen Substanz zur Folge habe, durch welche die Geschwindigkeit der Massenbewegung gehemmt werden könnte.

2) Róth, Beiträge zu der Lehre von den osmotischen Ausgleichsvorgängen im Organismus. Archiv für Physiologie 1898 S. 542.

auch sein Wassergehalt zunehmen¹⁾. Diese Veränderung der Substanz könnte, analog der directen Einwirkung der D-Producte, ebenfalls in zwiefacher Weise den Process der Erschlaffung verzögern: erstens durch Behinderung des Rückganges der mechanischen Aenderung in Folge der vergrösserten und langsamer abnehmenden molekularen Concentration²⁾ und vermehrten inneren Reibung (vgl. S. 84); zweitens durch Erschwerung der Assimilirung. Ranke hat schon darauf hingewiesen, dass die Muskelsubstanz durch ihre stoffliche Veränderung bei der Thätigkeit gewissermassen verdünnt³⁾ und dadurch weniger leistungsfähig werde, womit auch eine Schwächung der Assimilirung verbunden sein könnte.

Oben ist angegeben worden, dass die Decrescentenabscisse ausser von dem Verhalten der D-Producte auch noch von dem Verlauf der Assimilirung abhängen müsse. Für die Feststellung des Anthells, welchen die der absteigenden Aenderung (verstärkte Dissimilirung) folgende compensirende Assimilirung an der Geschwindigkeit des Erschlaffungsprocesses hat, können vielleicht die obigen Versuche über die Behinderung der Athmung in Betracht gezogen werden. Diese scheinen dafür zu sprechen, dass die genannte Geschwindigkeit nicht in besonders hohem Maasse von der Grösse der Assimilirung abhängt; dort finden wir nämlich keine ungewöhnlichen Abscissendehnungen, obgleich die Assimilirung in Folge der fortschreitenden Einschmelzung des A-Materials bei der wiederholten Reizung zunehmend geschwächt wird. Daher dürfte die Grösse der Assimilirung mehr für die Höhe der Zuckungscurve als für die Länge der Decrescente bestimmend sein.

Dasselbe gilt dann auch für die Factoren, welche vorwiegend oder ausschliesslich für den Verlauf der Assimilirung maassgebend sind. In dieser Hinsicht fällt besonders die zur Zeit jeder Reizung

1) In der That ist schon von J. Ranke (l. c. S. 63 ff.) festgestellt worden, dass der Muskel in Folge grösserer Thätigkeit erheblich reicher an Wasser wird, und dass dieses Plus an Wasser wirklich aus dem Blute stammt. Für eine derartige Wasseraufnahme des Muskels sind aber in den oben erwähnten Versuchen die Bedingungen offenbar besonders günstig.

2) und 3) Die molekulare Concentration der contractilen Substanz kann nämlich auch dadurch erhöht werden, dass die letztere mehr Wasser in sich löst; das schliesst aber nicht aus, dass gleichzeitig die dissimilirbare Biogensubstanz an Dichtigkeit verringert wird (vgl. P. Jensen, In Sachen des Aggregatzustandes der lebendigen Substanz. Pflüger's Archiv Bd. 83 S. 3. 1900).

verfügbare Menge von A-Material in's Gewicht¹⁾. Dieser hätten wir daher auch keinen besonderen Einfluss auf die Geschwindigkeit des Erschlaffungsprocesses zuzuerkennen²⁾.

In den vorhergehenden Ausführungen habe ich versucht, eine Möglichkeit zu zeigen, wie etwa aus dem Zusammenwirken einiger im Lebensprocess des Muskels unzweifelhaft mitwirkender Factoren die Muskelcurve und ihre Modificationen hergeleitet werden könnten. Es mögen nun noch einige Anwendungen auf gewisse, bei wiederholter Einzelreizung auftretende Erscheinungen gemacht werden, wobei sich etliche Ergänzungen zu den angedeuteten Zusammenhängen ergeben werden.

Betrachten wir zunächst die Ordinatenverhältnisse einer ganzen Zuckungsreihe eines *n*-Muskels (etwa von Fig. 1), also diejenigen der einleitenden Zuckungen (S. 67), der Treppe, des Plateaus und des Ermüdungsabfalles. Wenn man sich diese mannigfachen Höhenänderungen nach den obigen Gesichtspunkten verständlich machen will, so kann man zu folgenden Vorstellungen gelangen, welche ich, ihres hypothetischen Characters mir wohl bewusst, hier zur Discussion stellen möchte. Die Zuckungshöhe wurde als die Function von hauptsächlich drei Variablen aufgefasst, der absteigenden Aenderung, der compensirenden Assi-

1) Den D-Producten konnten wir eine Einwirkung auf den Verlauf der Assimilirung nicht unbedingt absprechen, doch beruht ihre Hauptbedeutung, wie wir sahen, auf einer anderen Rolle (vgl. S. 83 ff.).

2) Die entgegengesetzte Ansicht hat F. Schenck (Ueber den Erschlaffungsprocess des Muskels. Pflüger's Archiv Bd. 52 S. 117 ff.) einmal ausgesprochen und durch Versuche zu stützen gesucht. Er meint, dass die Dehnung der Decrescente bei der Ermüdung durch Mangel an Reservestoffen (A-Material) nicht aber durch die Anhäufung der „Ermüdungsstoffe“ (D-Producte) bedingt sei; letztere erniedrige nur die Curven, wie schon Ranke annahm (vgl. S. 82). Ohne auf die Versuche Schenck's näher einzugehen, möchte ich nur nochmals betonen, dass die Wirkung der Milchsäure-Durchspülung keineswegs identisch mit der Ermüdung resp. Ansammlung von „Ermüdungsstoffen“ im Muskel ist. Jedenfalls ist im Milchsäure-Muskel von Schenck die molekulare Concentration geringer als in dem „normal“ ermüdeten. Also kann bei dem letzteren, ebenso wie in meinen Versuchen, die erhöhte molekulare Concentration als ausreichende Erklärung für die Verzögerung der Erschlaffung gelten. Der Umstand, dass die Durchspülung eines Muskels mit einer Lösung von 0,1—0,2% Soda in physiologischer Kochsalzlösung einige Male eine Erhöhung der Zuckungscurve und Dehnung ihrer Decrescente zur Folge hatte, dürfte kaum so einfach zu erklären sein, wie Schenck meint.

milirung und der Menge der D-Producte. Ferner wurde angegeben, dass die Grösse der compensirenden Assimilirung direct, die der absteigenden Aenderung indirect, aber in gleichem Sinne, ausser einigen Constanten vorwiegend von dem variablen A-Material abhängig ist. Wir können daher für die vorliegende Frage die beiden erstgenannten Variablen durch die letztere ersetzen. Demnach wäre die Zuckungshöhe eine Function zweier Variablen, nämlich der Menge des A-Materials und derjenigen der D-Producte und zwar soll sie, wie wir sahen, mit diesen beiden Grössen zunehmen. Die Menge des A-Materials und der D-Producte ferner kann man bei einer in gleichen Intervallen erfolgenden frequenten Reizung (z. B. bei 1 Reiz pro 1") als Functionen der Zeit darstellen¹⁾; und es steht wohl ausser Zweifel, dass von der ersten Reizung an die Menge des A-Materials im Muskel ab- und die am Ende jeder absteigenden Aenderung vorhandene maximale Menge der D-Producte anfangs längere Zeit zu- und nachher ebenfalls abnimmt. Angenommen nun, es geschehe diese Verminderung des A-Materials und die Erhöhung der jeweiligen maximalen Menge der D-Producte im *n*-Muskel derart, wie die Curven *AM* bzw. *DP* in Textfigur 4 angeben, und es sei die Zuckungshöhe stets der Summe der zugehörigen (vgl. unten) Ordinaten der Curven *AM* und *DP* einfach proportional: dann liegen die einzelnen Zuckungsgipfel auf einer Curve, wie sie etwa *ZH* veranschaulicht²⁾.

1) Demnach beständen, kurz formulirt, folgende Beziehungen: $z = f(m, p)$, wo *z* die Zuckungshöhe, *m* das A-Material und *p* die D-Producte bedeutet; ferner: $m = f(t)$ und $p = g(t)$, wo durch $f(t)$ und $g(t)$ verschiedene Functionen der Zeit, *t*, bezeichnet sind. Diese Functionen sind durch die Curven *AM* bzw. *DP* ausgedrückt, deren Abscissen die Zeit und deren Ordinaten die Menge des A-Materials bzw. der D-Producte angeben. Dass die Veränderungen der Menge des A-Materials und der D-Producte im *n*-Muskel anfangs rascher, nachher langsamer erfolge, ist eine naheliegende Annahme; die Voraussetzung ferner, dass die Curve *AM* im Beginn steiler, hernach aber gestreckter verlaufe als *DP*, ist zwar zu Gunsten der zu analysirenden Curve *ZH* gemacht, liesse sich aber wohl durch Gründe stützen.

2) Was die Functionsbeziehungen zwischen den Zuckungshöhen und den entsprechenden Ordinaten der Curven *AM* und *DP* betrifft, so ist oben eine der verschiedenen, im Wesentlichen zum selben Ergebniss führenden Möglichkeiten zu Grunde gelegt, nämlich diejenige, dass die Zuckungshöhe mit der Menge des A-Materials und der D-Producte stets in gleichem Maasse zu-

Zur Erläuterung der Textfig. 4 sei noch bemerkt, dass für die einzelnen Zuckungshöhen, die zum Theil durch Ordinaten angedeutet sind, von dem A-Material stets diejenige Menge in Betracht kommt, welche beim Beginn der absteigenden Aenderung im Muskelement vorhanden ist, von den D-Producten aber diejenige Quantität, welche dem Höhepunkt der absteigenden

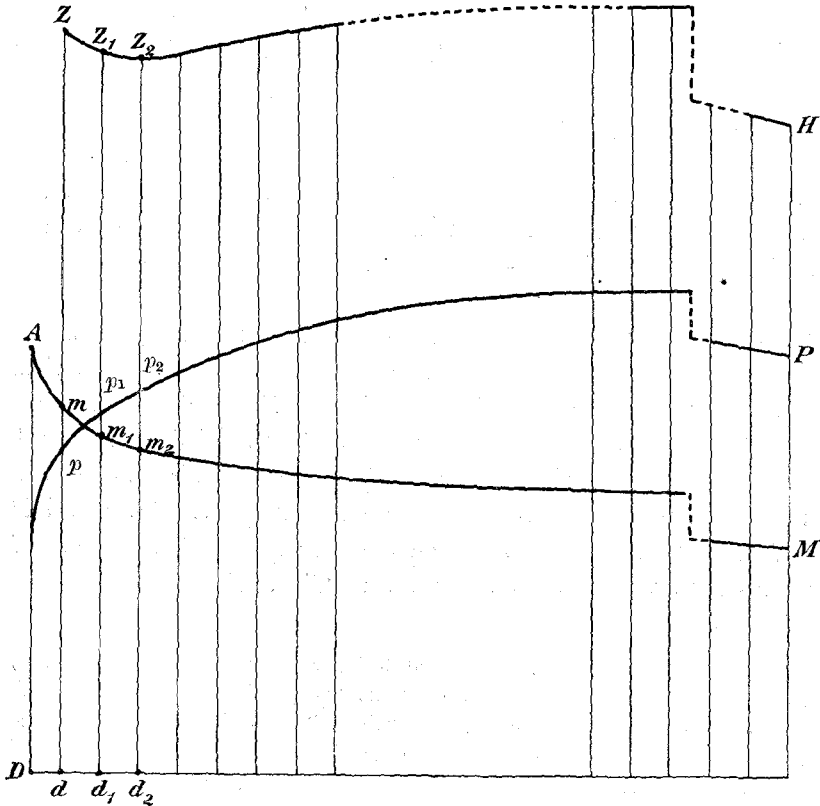


Fig. 4.

Aenderung entspricht. Ist daher der Moment der ersten Reizung (Beginn der absteigenden Aenderung) durch die Linie DA , der Höhepunkt der absteigenden Aenderung durch dp bezeichnet, so ist die

bezw. abnehme. Statt diese einfachen Functionen beliebig anzunehmen, könnten wir natürlich auch durch Voraussetzung verschiedener complicirter Functionen (Potenzen etc.) im Allgemeinen das gleiche Ergebniss gewinnen.

entsprechende erste Zuckungshöhe zusammensetzen aus: $DA + dp$ ($= dZ$), die nächste aus $dm + d_1 p_1$ ($= d_1 Z_1$)¹⁾ u. s. w. In Wirklichkeit wird zwischen den einzelnen Erregungen die Menge der D-Producte bei der Erschlaffung des Muskels jedes Mal bis zu einem relativen Minimum heruntergehen; die Curve DP ist also, wie schon erwähnt, nur die Verbindungslinie der bei jeder Reizung auftretenden maximalen Mengen der D-Producte. Endlich sehen wir die drei Curven jenseits des Plateaus unterbrochen und einige spätere Theile bruchstückweise dargestellt.

Nach den erörterten Gesichtspunkten scheinen mir mehrere unter verschiedenen Umständen auftretende Höhenänderungen der Zuckungscurven ohne Schwierigkeit verständlich zu sein: So die Thatsache, dass während der Treppe die einem längeren Reizintervall folgende Zuckung niedriger ist als die vorhergehende; dass hingegen zur Zeit des Ermüdungsabfalles dieselbe Unterbrechung eine vorübergehende Erhöhung der Curve zur Folge hat (vgl. S. 71); auch der ein Mal beobachtete höhere Treppenanstieg des durch Unterbindung der Ureteren beeinflussten Muskels im Vergleich zum n -Muskel lässt sich ungezwungen deuten, desgleichen die raschere Höhenabnahme des u -Muskels beim Ermüdungsabfall.

Die Abscissenänderungen, welche die Zuckungcurve im Verlauf einer Contractionsreihe erleidet, sowie die bezüglichlichen Unterschiede zwischen dem n -Muskel, dem u -Muskel und den durch Ureteren-Unterbindung u. s. w. beeinflussten Muskeln sind im Wesentlichen schon oben besprochen worden und dürften sich im Uebrigen aus den gegebenen Voraussetzungen leicht ableiten lassen. Es sei nur der unter Capitel V (S. 77 ff.) erwähnten abnormen Decrescenten-Dehnungen nochmals kurz gedacht. Eine besondere Anhäufung von D-Producten anzunehmen, liegt in jenen Fällen kein Grund vor. Jene „Contracturen“ unterscheiden sich aber auch von den Decrescenten-Dehnungen, welche nach Unterbindung der Ureteren auftreten; vielleicht können wir als Ursache jener der „Tiegel'schen Contractur“ ähnlichen Erscheinungen eine übermäßige Wassersammlung in der Muskelsubstanz vermuthen, von deren etwaiger

1) Hier ist diejenige Menge von A-Material in Rechnung zu ziehen, welche der dieser Erregung vorhergehenden compensirenden Assimilierung zur Verfügung stand; also mindestens die durch Ordinate dm ausgedrückte, nämlich diejenige, welche am Ende der vorhergehenden absteigenden Aenderung im Muskelement noch existirte.

Wirkungsweise oben die Rede war (vgl. S. 85); die Beschaffenheit des Muskels und gewisse äussere Umstände (Injectionen von physiologischer Kochsalzlösung) sprechen auch in diesem Sinne.

Ob das Ausbleiben der Decrescenten-Dehnungen bei der „nicht anpassenden Erholung“ (vgl. S. 72 und 79) auf einer besonders schnellen Entfernung der D-Producte oder auf einer theilweisen Compensirung ihrer Wirkungen beruhe, das möge dahingestellt bleiben.

Zu den vorliegenden theoretischen Auseinandersetzungen sei, falls dies in der Darstellung nicht genügend zum Ausdruck gekommen wäre, nochmals ausdrücklich bemerkt, dass dieselbe nur einen Versuch bedeuten sollen, einmal mittels aller mit Sicherheit gegebenen wesentlichen Factoren in die Mechanik der Muskelcontraction einzudringen; einmal nachzusehen, wie weit wir zur Zeit etwa zu gelangen vermögen, und an welchen Stellen weitere Untersuchungen einzusetzen haben. Im Interesse der Sache kann ich den Voraussetzungen und den Folgerungen nichts Anderes wünschen als eine eindringliche und strenge Kritik.

Tafelerklärungen.

Alle Originalcurven sind in natürlicher Grösse wiedergegeben. Die Curven sind stets von links nach rechts zu lesen. n bezeichnet die Curven von n -Muskeln, u diejenigen der u -Muskeln.

Tafel I.

Fig. 1. Herbstfrosch. 1 mm Abscisse entspricht 1,4 Sec. Bei p_1 und p'_1 war eine Erholungspause von 15 Sec., bei p_2 eine solche von 2 Sec., bei p_3 eine solche von 5 Sec.

Fig. 2. Herbstfrosch. 1 mm Abscisse = 1,4 Sec. Bei s mehrere Curven auf die stillstehende Trommel geschrieben. p bedeutet eine Pause von 1 Min.

Fig. 3. Im Allgemeinen wie in voriger Figur. Pause bei p = 1 Min.

Fig. 4. Sommerfrosch. Abwechselnd geringe Trommelgeschwindigkeit (1 mm = 0,7 Sec.), grössere (1 mm = 0,04 Sec.) und intermittirendes Anhalten der Trommel.

Fig. 5. Wie zuvor.

Fig. 6. Sommerfrosch. Trommelgeschwindigkeiten wie zuvor. Bei p 5 Min. Pause.

Fig. 7. Im Allgemeinen wie zuvor. Bei p 3 Min. Pause.

Tafel II.

- Fig. 8. Sommerfrosch. Trommelgeschwindigkeiten wie zuvor. Linker Gastrocnemius, *u*-Muskel.
- Fig. 9. Im Allgemeinen wie zuvor. Rechter Gastrocnemius desselben Thieres; *n*-Muskel.
- Fig. 10. Im Allgemeinen wie zuvor. Derselbe Muskel wie in Fig. 8, nach einer Erholungszeit von 2 Stunden; diesmal *n*-Muskel.
- Fig. 11. Im Allgemeinen wie zuvor. Derselbe Muskel wie in Fig. 9, nach 2stündiger Erholungszeit; diesmal *u*-Muskel.
- Fig. 12. Sommerfrosch. Trommelgeschwindigkeiten wie zuvor. Näheres im Text S. 73.
- Fig. 13. Sommerfrosch. 6 Stunden zuvor beide Ureteren unterbunden. Trommelgeschwindigkeiten wie zuvor.
- Fig. 14. Derselbe Muskel wie zuvor, 15 Stunden nach dem Versuch von Fig. 13. Bei *p* Pause von 1 Min. Einiges Näheres im Text S. 75f. Trommelgeschwindigkeiten wie zuvor.

Tafel III.

- Fig. 15. Sommerfrosch. 6 Stunden zuvor beide Ureteren unterbunden. Beide Gastrocnemien unter gleichen Bedingungen gereizt. Trommelgeschwindigkeiten wie zuvor.
- Fig. 16. Sommerfrosch. Beide Muskeln unter gleichen Bedingungen gereizt. Näheres S. 76. Trommelgeschwindigkeiten wie zuvor.
- a) Die höchsten Zuckungen des Vorversuches.
 - b) Zuckungsreihen derselben Muskeln, 4 Stunden nach Verschliessung der Lungen.
 - c) Fortsetzung der Zuckungsreihen der vorigen Muskeln nach einer Pause von 10 Min.
- Fig. 17. Sommerfrosch. Trommelgeschwindigkeit wie zuvor. Wirkung der Injection von physiologischer Kochsalzlösung in den Rückenlymphsack. Näheres S. 77f.
- Fig. 18. Herbstfrosch. 1 mm Abscisse = 1,4 Sec. Bei *s* und *s*₁ sieht man die nach Schluss der Reizung noch andauernde Contractur. *p* = 5 Min., *p*₁ = 30 Min. Pause.
- Fig. 19. Herbstfrosch. Umdrehungsgeschwindigkeit der Trommel abwechselnd geringer (1 mm = 1,4 Sec.) und grösser (1 mm = 0,19 Sec.). Contractur.
-