

beiden anderen Methoden dürften dieser letzteren vorzuziehen sein trotz der Mängel, mit denen auch sie behaftet sind. Der Fehler bei der Berechnung der lebendigen Kraft könnte wohl durch eine empirisch festzustellende Correctur verkleinert werden. Die Bestimmung aus dem Diagramm ist besonders da empfehlenswerth wo die Spannungsänderung langsam verläuft, so dass die Aenderung durch den Zeichner möglichst getreu wiedergegeben wird.

(Aus dem physiologischen Institut zu Würzburg)

Ueber den Erschlaffungsprocess des Muskels.

Von

Dr. **Fritz Schenk.**

Mit 3 Figuren.

Es wird zu einer ausreichenden Erklärung des Vorgangs der Muskelcontraction nöthig sein, auch ausfindig zu machen, welches die Ursache der Erschlaffung des Muskels nach der Thätigkeit ist. Nun erscheint es nicht unmöglich, hierüber Aufschlüsse zu erhalten durch Vergleich der absteigenden Schenkel von Zuckungscurven, die unter verschiedenen Bedingungen verzeichnet wurden, und in denen aufsteigende Schenkel und Zuckungshöhen keine Unterschiede zeigen.

Anhaltspunkte für etwaige Schlüsse liefert, wie mir scheint, Folgendes aus dem bisher Erkannten:

Wir nehmen an, dass die Erregbarkeit des ausgeschnittenen Froshmuskels herabgesetzt werde durch Abkühlung und durch Ermüdung in Folge seiner Thätigkeit. Es zeigt sich, dass beide Einflüsse den Ablauf der Zuckung verlangsamen und die Zuckungs-

höhe verkleinern, jedoch tritt folgender Unterschied zu Tage: Bei Abkühlung ist der Abstieg der Curve gerade so steil, oder steiler, als der Aufstieg ¹⁾, bei Ermüdung nach Angabe sämtlicher Autoren weniger steil.

Die Herabsetzung der Erregbarkeit durch Ermüdung denken wir uns seit Ranke's ²⁾ Untersuchungen zu Stande kommend durch die Wirkung der „Ermüdungsstoffe“, besonders der Milchsäure; diese Stoffe verdanken ihre Wirkung ihren sauren Eigenschaften ³⁾. Man nehme nun an, dass in der Wirkung der Abkühlung und der der Säure auf die Erregbarkeit des Muskels kein Unterschied bestehe und dass beide nur auf die Erregbarkeit wirken, wodurch könnte man dann noch die erwähnten Verschiedenheit in dem Zuckungsverlauf des abgekühlten und des ermüdeten Muskels erklären? Es gibt in diesen Untersuchungen einen nicht zu unterschätzenden Unterschied zwischen dem abgekühlten und dem activ ermüdeten Muskel; in letzterem ist ein geringerer Vorrath von aufgespeicherten kraftliefernden Reservestoffen vorhanden, als in ersterem. Wenn dieser Unterschied die Verschiedenheit im Zuckungsverlauf bedingen würde, so wäre der Satz aufzustellen: Die Erschlaffung geht um so langsamer vor sich, je spärlicher die Reservestoffe im Muskel sind.

Diese Erwägungen haben mich veranlasst zu der im Folgenden mitgetheilten Untersuchung.

Die Annahme, dass Säure und Abkühlung denselben Einfluss haben, ist nicht erwiesen, und daher der Satz, sofern er sich nur hierauf stützt, haltlos. Man wird aber der Lösung des Problems, ob die Erschlaffung in Beziehung steht zu dem Gehalt des Muskels an Reservestoffen, näher kommen, wenn man einen activ ermüdeten Muskel vergleicht mit einem ihm sonst gleichartigen, dessen Erregbarkeit auch durch Säure herabgesetzt wird, ohne dass aber eine Verminderung des Gehalts an Reservestoffen statt hat.

1) Vergl. Gad u. Heymanns, Ueber den Einfluss der Temperatur auf die Leistungsfähigkeit der Muskelsubstanz. Du Bois' Archiv. 1890. Supplementbd. S. 59.

2) J. Ranke, Tetanus. Leipzig 1865.

3) Vergl. die Erörterung, die Hermann in seinem Handbuch Bd. 1. 1. S. 123 zu Ranke's Untersuchung gibt.

Diese Bedingungen dachte ich zu erreichen mittels der Methode der künstlichen Durchspülung der Muskeln, welche bekanntlich von anderen Autoren schon früher zu anderen Zwecken benutzt ist.

Die Ausführung meiner Versuche gestaltet sich so: Durch einen Querschnitt durch den Körper eines Frosches wird die untere Hälfte von der oberen getrennt, die Eingeweide werden aus der unteren Hälfte entfernt, so dass Bauchaorta und Arteriae iliacae frei liegen. Eine Arteria iliaca wird unterbunden, in die Bauchaorta eine Canüle eingebunden und durch diese eine Lösung von 0,125% Milchsäure in physiologischer Kochsalzlösung eingeleitet, welche demnach bloß eine Extremität des Präparats durchspült. Nach genügender Durchspülung werden die Gastrocnemii zur Untersuchung verwendet; es wird die Zuckung des Milchsäuremuskels verglichen mit der des gerade so stark gereizten, nicht durchspülten, welcher letzterer vorher durch Einzelzuckungen soweit ermüdet wird, dass seine Hubhöhe gleich der des Milchsäuremuskels ist. Da es nicht zu erwarten ist, dass die kurze Durchspülung einen erheblichen Theil der Reservestoffe entfernt hat, so muss bei gleicher Hubhöhe und gleichem Aufstieg der Abstieg der Curve des activ ermüdeten Muskels langsamer verlaufen, als der des Milchsäuremuskels, wenn der vorhin aufgestellte Satz richtig ist.

Ueber die Durchspülung und die dabei gemachten Beobachtungen ist noch Folgendes zu bemerken. Nachdem in angegebener Weise das Präparat hergestellt war, wurden beide Füße zusammengebunden und das Präparat aufgehängt, die Füße nach oben, damit die Durchspülungsflüssigkeit leicht ablaufen konnte. Ueber dem Präparat befand sich ein Trichter, von dem ein Gummischlauch zu der Canüle des Präparats führte. Aus dem Trichter floss die Durchspülungsflüssigkeit durch den Gummischlauch in die Extremität ab; der Druck, unter dem die Durchspülung vor sich ging, konnte verändert werden durch Einstellung des Trichters in beliebiger Höhe über dem Präparat. Der Druck betrug meist etwa 40 cm Wasser, das Quantum der Flüssigkeit, welches durchgeleitet wurde, 50 cm.

Ob die Durchspülungsflüssigkeit in den Muskel gelangt war oder nicht, konnte nach der Durchspülung leicht erkannt werden, einmal an der Verschiedenheit der Reaction der Präparate von

beiden Seiten, dann aber ganz zweifellos schon auf den ersten Blick an der Verschiedenheit in der Färbung der Präparate: während das normale die röthliche Färbung des Fleisches hatte, sah das durchspülte blass aus.

Während der Durchspülung war am Präparate, wenn die Durchspülung langsam unter geringem Drucke vorgenommen wurde, keine Aenderung wahrzunehmen, dies im Gegensatz zu der Beobachtung Ranke's¹⁾, der bei ähnlicher Durchspülung Tetanus eintreten sah. Auch war dann nach der Durchspülung das Präparat nicht etwa erstarrt. Nur wenn die Durchspülung rasch unter starkem Druck vor sich ging, zeigten sich im Präparate fibrilläre Zuckungen und in einigen Fällen fielen die Präparate dann schliesslich der Erstarrung anheim, so dass sie zu Versuchen nicht mehr verwerthet werden durften, selbst wenn sie auf Reizung noch geringe Zuckungen gaben.

Die Zuckungen wurden registriert auf die rotirende Trommel eines Baltzar'schen Kymographions.

Die Resultate der Versuche entsprachen nun ganz den gehegten Erwartungen. Der durchspülte Muskel gab immer geringere Hubhöhe als der nicht durchspülte, was den Beobachtungen Ranke's¹⁾ entspricht.

Wurde der normale Muskel soweit ermüdet, dass seine Hubhöhe gleich der war, welche der Milchsäuremuskel unermüdet gegeben hatte, so waren die aufsteigenden Schenkel der Zuckungscurven beider Muskel annähernd gleich steil, dagegen die absteigenden nicht gleich, sondern beim Milchsäuremuskel immer steiler, als beim ermüdeten, und dies Verhalten zeigte sich sowohl bei directer als indirecter Reizung, ferner auch am curaresirten Muskel, und ebensowohl bei der isotonisch registrierten Längenänderung, als in der Spannungscurve bei isometrischer Zuckung.

Nebenstehend gebe ich einige Figuren, die Copien der so erhaltenen Zuckungscurven sind. In Fig. 1 sind isotonische, in Fig. 2 Spannungscurven gegeben. In beiden Figuren gibt *a* die

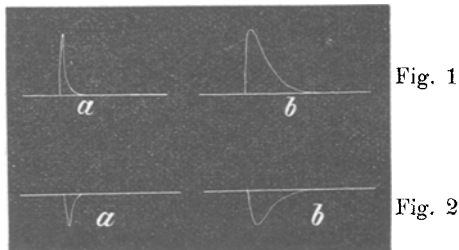


Fig. 1

Fig. 2

1) a. a. O.

Curve des Milchsäuremuskels bei der ersten Reizung, *b* die Curve des undurchspülten, welche erhalten wurde, wenn das Präparat so weit ermüdet war, dass die Hubhöhe, beziehentlich die bei Isometrie erreichte grösste Spannung gleich der des Milchsäuremuskels war.

Um festzustellen, dass nicht etwa die Unterschiede bedingt waren durch irgend einen Einfluss, den die abnorme Durchspülung in meinen Versuchen allein ohne Betheiligung des miteingespülten „Ermüdungsstoffs“ hervorbrachte, stellte ich Controlversuche an, in denen ich den nicht durchspülten Muskel verglich mit einem solchen, der mit einer indifferenten Flüssigkeit durchspült war. Physiologische Kochsalzlösung durfte ich dazu nicht wählen, da dieselbe ja die Alkaleszenz der Gewebssäfte herabsetzen und dadurch gerade so wie die Milchsäure wirken konnte¹⁾. Ich nahm eine Lösung von 0,1—0,2% Soda in physiologischer Kochsalzlösung.

Bei der Durchspülung mit dieser Flüssigkeit geriethen die Muskeln in Tetanus, der in einigen Fällen so heftig war, dass die Muskeln nach der Durchspülung ganz erschöpft und erstarrt waren. Von den sechs Präparaten, mit denen ich solche Versuche anstellte, zeigten dies zwei. Von den übrigen vier brauchbaren Präparaten zeigte eins eine geringere Hubhöhe, als das undurchspülte, eins gleiche, die beiden letzten aber grössere. Ausserdem war der absteigende Schenkel bei den Sodapräparaten von vornherein in allen Fällen weniger steil, als der des zugehörigen normalen Präparats.

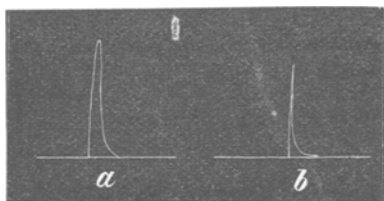


Fig. 3.

Figur 3 zeigt in *a* die erste Zuckung eines Sodamuskels, in *b* die des zugehörigen nicht durchspülten.

Die Beobachtungen am Sodamuskeln finden im Sinne des oben aufgestellten Satzes folgende Erklärung: Die Ermüdungsstoffe,

1) Vielleicht erklärt sich so zum Theil die Herabsetzung der Erregbarkeit, die Carls law (Du Bois' Arch. 1887. S. 430) bei Durchspülung mit 0,5—0,7-procentiger Kochsalzlösung beobachtet hat. Die Contractur, die er bei Einzelzuckungen an solchen Präparaten sah, könnte so gedeutet werden, wie die zu erwähnende Verlangsamung der Erschlaffung des Sodamuskels in meinen Versuchen, weil bei Carls law's Durchspülungen die Muskeln auch in Thätigkeit geriethen.

welche im Tetanus geschaffen wurden, werden ausgespült oder neutralisirt durch die Sodalösung. Hat die Sodalösung einen höheren Gehalt von Alkali, als die vor der Durchspülung im Muskel befindlichen Säfte, so kann durch die Durchspülung die Alkalescenz der Gewebssäfte, mithin die Erregbarkeit gesteigert werden. Der Tetanus hat ferner Reservestoffe verbraucht — im Vergleiche zum undurchspülten Muskel ist im Sodamuskel der Gehalt an Reservestoffen geringer. Wenn die Erschlaffung in der oben bezeichneten Beziehung zum Materialvorrath steht, so muss — was auch thatsächlich beobachtet wurde — trotz der erhöhten Erregbarkeit des Sodamuskels der absteigende Schenkel der Curve bei diesem weniger steil verlaufen, als beim nichtdurchspülten.

Die Resultate der Versuche sprechen für die vorhin aufgestellte Vermuthung, dass die Erschlaffung um so langsamer vor sich geht, je spärlicher die Reservestoffe im Muskel sind.

Wie kann man nun die vermuthete Beziehung zwischen den im Muskel aufgespeicherten Reservestoffen und der Erschlaffung erklären? Wir haben Grund anzunehmen, dass diese Reservestoffe bei der Thätigkeit der Muskeln nicht direct oxydirt werden, sondern dass aus ihnen zunächst aufgebaut wird ein complicirtes Molecül, in welchem dann erst eine Spaltung Platz greift, die die Umwandlung der chemischen potentiellen Energie in kinetische bewirkt. Eine einfache Beziehung zwischen Reservestoffen und Erschlaffung ergibt sich, wenn man sich mit Montgomery¹⁾ die Erschlaffung als Folge des Wiederaufbaues des Molecüls denkt und weiter annimmt, dass der Process des Aufbaues um so langsamer verläuft, je spärlicher das Material ist, aus dem das Molecül aufgebaut wird.

Ich habe mich in einer früheren Arbeit²⁾ für die Pflüger'sche Theorie³⁾ ausgesprochen, nach der die Verkürzungskraft des thätigen Muskels identisch ist mit der Anziehungskraft der Sauerstoff- und Kohlenstoffatome, welche bei der Spaltung auf einander wirken. Diese Anziehungskraft ist natürlich verschwunden, sobald die Kohlensäure gebildet und aus dem Molecül, das identisch sein soll mit dem Protoplasma, abgeschieden ist. Wenn nun die vermuthete Beziehung der Erschlaffung zur Restitution existirt, so

1) Dies Archiv Bd. XXV. S. 497.

2) Dies Archiv Bd. LI. S. 509.

3) Dies Archiv Bd. X. S. 329.

muss der nach der Spaltung zurückbleibende Rest des Protoplasma eine andere Gestalt haben, als das Protoplasma vor der Contraction; er muss kürzer sein und die Verkürzung schwindet erst, sobald die abgespaltenen Atomgruppen wieder ersetzt werden. Demnach müssten wir aber zwei verschiedene, die Verkürzung begünstigende Momente im Muskel annehmen, erstens ein eigentlich verkürzendes, d. i. die Anziehung der Atome, zweitens ein die Verkürzung aufrecht erhaltendes, d. i. die Gestaltänderung des Protoplasma. Haben wir nun zu der Annahme dieser beiden Verkürzungsursachen Grund? Ich glaube ja, und es scheint mir die letztere von beiden Verkürzungen allein zur Erscheinung zu kommen bei der Starreverkürzung. So innige Beziehungen auch zwischen Contraction und Starreverkürzung bestehen, so zeigen sich beide doch in einem Punkte verschieden: Nach den Untersuchungen Fick's¹⁾ ist die Verkürzungskraft bei der Erstarrung bedeutend geringer, als bei der Contraction. Dies erklärt sich so: Bei der Erstarrung wirkt verkürzend nur die durch Gestaltsveränderung der Substanz bedingte elastische Kraft, bei der Contraction dagegen neben dieser noch die jedenfalls stärkere chemische Spannkraft.

Die Starreverkürzung kommt danach so zu Stande: Die Molecüle fallen auch im ruhenden Muskel der Spaltung anheim, jedoch hier nicht gleichzeitig an so vielen Stellen in geordneten Reihen, wie im thätigen, so dass die Verkürzungskraft durch Anziehung der Atome nicht nach aussen in Erscheinung tritt. Die Restitution des in der Ruhe zerfallenden Protoplasmas wird bei der Erstarrung durch denselben Einfluss, der schliesslich zum Absterben führt, gehindert, so dass das Protoplasma seine verkürzte Form beibehält. Die ganze Annahme erklärt mit Heubel²⁾ die Wiederbelebung des erstarrten Muskels auch als Restitution des Protoplasmas.

Man entnimmt nun leicht, dass diese Hypothesen mit der wohl allgemein angenommenen Ansicht übereinstimmen, dass Contraction und Starreverkürzung durch denselben chemischen Process bedingt sind. Die Unterschiede in beiden Verkürzungen beruhen nur darauf, dass der Process bei der Erstarrung dem Orte und der Zeit nach regelloser abläuft, als bei der Contraction.

1) Verh. d. phys. med. Ges. zu Würzburg N. F. Bd. 19. 1884. (Siehe auch Fick: Myothermische Untersuchungen etc. Wiesbaden 1889. S. 271.)

2) Dies Archiv Bd. 45. S. 462.

Da es unzulänglich erscheint, die gewöhnliche Ermüdung der Muskeln durch die lähmende Eigenschaft der Ermüdungsstoffe allein zu erklären, so haben Hermann¹⁾ und Flüger²⁾ die Vermuthung ausgesprochen, dass die Ermüdung die Folge eines zeitweisen Zurückbleibens des restitutiven Processes hinter dem functionellen Verbrauch sei. Ich schliesse mich dieser Ansicht an und glaube aus subjectiven Wahrnehmungen auch hier auf den Zusammenhang zwischen Restitution und Erschlaffung schliessen zu dürfen: Man hat an ermüdeten Muskeln ein Gefühl erhöhter Spannung, das Gefühl des „Gliederziehens“, wie der Volksmund sich ausdrückt. Dies scheint mir darauf zu beruhen, dass das Muskelprotoplasma in Folge mangelhafter Restitution seine kürzere Gestalt beibehalten hat. In wieweit dabei freilich noch ein Zerfall statt haben kann, der tiefer greift, als bei normaler Contraction, das zu erörtern ist hier nicht der Ort.

Anhang: Aus dem Mitgetheilten ist der Satz abzuleiten, dass in einer Reihe auf einander folgender Zuckungen die Erschlaffung bei der folgenden immer später eintritt, als bei der vorhergehenden. Auf Grund dieses Satzes ergibt sich eine einfache Erklärung für die sogenannte „Sekundäre Modification“ oder „Treppe“, d. i. die Erscheinung, dass in einer solchen Reihe von Zuckungen die Hubhöhe zuerst zunimmt, ehe sich die Abnahme in Folge der Ermüdung geltend macht. Bowditch, der sich mit dem Studium dieser Erscheinung eingehend beschäftigt hat, deutet sie so³⁾: Jede Zuckung wird aus der Zusammensetzung zweier in entgegengesetztem Sinne gerichteten Antriebe resultiren, eines beschleunigenden und eines dämpfenden; durch eine vollführte Zuckung werde der dämpfend wirkende theilweise zerstört. Der dämpfende Antrieb Bowditch's ist nach unserer Auffassung der Erschlaffungsprocess, der ja an einzelnen Stellen im Muskel schon Platz greifen kann, während anderswo der Verkürzungsprocess sich noch abspielt, — die „theilweise Zerstörung“ ist eine Verzögerung der Erschlaffung in Folge geringeren Vorraths an assimilirbaren Stoffen in unmittelbarer Nähe der contrahirten Theile.

1) Handbuch d. Physiol. Bd. I. S. 125.

2) Dies Archiv Bd. L. S. 336.

3) Arbeiten aus d. physiol. Anstalt zu Leipzig. 1871. S. 139.

Dass bei verzögerter Erschlaffung die Hubhöhe grösser werden kann, haben Gad und Heymanns sehr anschaulich gezeigt in ihrem Schema des Ablaufs des Verkürzungs- und Erschlaffungsprocesses; ich verweise auf diese Darstellung hin¹⁾.

1) Du Bois' Archiv 1890. Supplementbd. S. 99 und die Fig. H auf Tafel VIII.

Studien über Glykogen.

Von

Sigmund Fränkel

(Wien.)

Seit längerer Zeit mit der Untersuchung der Spaltungsprodukte des Glykogens beschäftigt, schien es mir wünschenswerth, den Einfluss der Siedehitze bei der Darstellung dieses Körpers auszuschalten, da diese vielleicht auch bereits Veränderungen hervorruft.

Ich habe mir nun Glykogen dargestellt, indem ich die Leber in einer Reibschale mit 1% Chlorwasserstoffsäure verrieb, abfiltrirte und nach Ausfällung der kleinen Menge Eiweisskörper, welche in Lösung gegangen, mit Jodquecksilberkalium, das Filtrat mit Alkohol fällte und sonst nach Brücke¹⁾ behandelte.

Epstein und Müller²⁾ haben nämlich durch quantitative Bestimmungen nachgewiesen, dass bereits sehr verdünnte Säuren (z. B. 1 pro mille) die fermentative Saccharificirung des Glykogens hemmen, bei grösserer Concentration vollständig verhindern können. Ich habe dieses nachuntersucht, indem ich mit Trichloressigsäure in 1% Lösung einen Leberauszug auf kaltem Wege bereitete und dessen Drehungsvermögen sofort nach der Bereitung und 24 Stunden später mit einem grossen Lippich'schen Halbschattenapparat genau bestimmte. Der Drehungswerth der Lösung ändert sich gar

1) Brücke, Sitzungsber. d. math.-naturw. Klasse d. Wiener Akademie 1871. Febr.

2) Epstein u. Müller, Berichte d. deutschen chemischen Gesellschaft. Berlin. VIII. a. 679 f.