

- a) fördernd auf den Kraftumsatz,
- b) fördernd auf die Verkürzung und
- c) hemmend auf die Verkürzung.

---

## Kritische Bemerkungen zu Seegen's Abhandlung „Muskelarbeit und Glycogenverbrauch“<sup>1)</sup>.

Von

Dr. **Fr. Schenck.**

---

Von vielen Physiologen wird zur Zeit angenommen, dass die Muskelcontraction auf einem unmittelbaren Umsatz chemischer Spannkraft in mechanische Arbeit beruhe. Nach dieser Annahme ist die Muskelcontraction ein Problem der physikalischen Chemie und es darf erwartet werden, dass wir neue wesentliche Aufschlüsse über das Wesen dieses Vorgangs erhalten werden durch combinirte Untersuchung der chemischen und physikalischen Aenderungen des Muskels in der Thätigkeit. Es ist daher eine kürzlich erschienene Arbeit Seegen's zu begrüßen, in der der Versuch gemacht wird, die Beziehung des Glycogenumsatzes zur Arbeitsleistung des Muskels festzustellen. Die Ueberlegungen aber, die Seegen an seine Beobachtungen anknüpft, geben zu grossen Bedenken Anlass. Durch die folgenden Zeilen soll der Nachweis erbracht werden, dass die Schlüsse Seegen's durchaus unberechtigt sind und zugleich aufmerksam gemacht werden auf gewisse Regeln, die bei weiteren derartigen Untersuchungen nicht ausser Acht gelassen werden dürfen.

Seegen lässt durch den vom Nerven aus künstlich gereizten Musculus quadriceps von Hunden Arbeit leisten — zu dem Zwecke war

---

1) Du Bois Reymonds Archiv 1895. S. 242.

die durchschnittene untere Sehne des Muskels mit dem zu hebenden Gewicht verknüpft. Ausserdem bestimmt er die Glycogenabnahme im Muskel während der Thätigkeit. Er findet nun, dass die geleistete Arbeit nur einen sehr geringen Theil der Kraft repräsentirt, die bei der Verbrennung des verschwundenen Glycogens frei geworden sein kann, meist weniger als 5 %. Da nun nach Helmholtz und Fick reichlich der vierte Theil der Arbeit chemischer Kräfte im Muskel für äussere mechanische Arbeit verwendet werden kann, so soll das Glycogen nicht das Brennmaterial für die Körperarbeit bilden können, denn die Ausnutzung der vom Glycogen gelieferten Kraft bliebe ja weit unter jener zurück, die beim Muskel thatsächlich beobachtet wird. Seegen schreibt daher dem Glycogen die Aufgabe zu, für erhöhte Wärmebildung bei stärkerer Arbeitsleistung aufzukommen, während der Blutzucker als eigentliche Quelle der Muskelkraft dienen soll.

In dieser Ueberlegung steckt ein Widerspruch. Seegen berücksichtigt nicht, dass in dem von Helmholtz und Fick der Berechnung des Nutzeffects zu Grunde gelegten Gesamtkraftumsatz auch der durch Verbrennung des Glycogens bewirkte Kraftumsatz mit eingeschlossen ist. Helmholtz und Fick berechnen den Nutzeffect für die gesammte im Körper frei werdende Kraft, einerlei von welcher Substanz sie geliefert wird, Seegen dagegen bloss für einen Theil der Kraft, nämlich nur für die vom Glycogen gelieferte. Wenn nun Seegen trotzdem einen kleineren Werth bekommt, als Helmholtz und Fick, so hätte er sich sagen müssen, dass in den Grundlagen seiner Ueberlegung irgendwo ein Fehler steckt. Es sind also entweder seine Beobachtungen nicht richtig, oder er legt seinen Beobachtungen eine verkehrte Bedeutung bei.

Die Beobachtungen werden richtig sein, aber sie sind thatsächlich von Seegen falsch aufgefasst worden. Seegen's Ueberlegungen liegt nämlich die Annahme zu Grunde:

1. dass die in seinen Versuchen erhaltene Arbeitsleistung die maximale mögliche sei;

2. dass das verschwundene Glycogen vollständig verbrannt sei.

Ersteres ist sicher falsch, für letzteres ist der Beweis nicht erbracht.

## I.

Die Arbeitsleistung in Seegen's Versuchen ist nicht gleich dem maximalen Nutzeffect.

1. Seegen lässt den tetanischen Muskel Arbeit leisten durch Erheben eines an ihn angehängten Gewichts. Hierbei ist Folgendes zu bedenken. Die Arbeitsleistung des Muskels ist 0 in 2 Fällen:

1. wenn das zu hebende Gewicht gleich 0 ist;
2. wenn das zu hebende Gewicht so gross ist, dass eine Verkürzung nicht mehr möglich ist.

Gewichte von 0 bis zu dem nicht mehr zu hebenden werden vom Muskel gehoben, dabei ist aber die Arbeitsleistung des Muskels für alle die verschiedenen Gewichte nicht immer die gleiche, sondern sie nimmt mit Zunahme des zu hebenden Gewichts zunächst zu bis zu einem gewissen Maximum, um von da wieder abzunehmen bis auf 0, wenn man das Gewicht weiter zunehmen lässt<sup>1)</sup>. Es können also bei dieser Anordnung die Werthe für die Arbeitsleistung des Muskels je nach der Grösse der Last verschieden sein; sie liegen zwischen 0 und einem bestimmten Maximum. Wahrscheinlich wird in Seegen's Versuchen, in denen die Last nach Gutdünken gewählt wurde, das Maximum selten getroffen worden sein.

2. Aber selbst wenn dieses Maximum zufällig immer getroffen sein sollte, wäre doch noch nicht der maximale Nutzeffect erhalten worden. Denn der Muskel leistet durch einfaches Erheben eines Gewichts nie die grösstmögliche Arbeit. Letztere kann er nur leisten, wenn er während des Hubes entlastet wird, oder wenn er träge Massen schleudert. Betreffs der ausführlichen Begründung dieses Satzes sei verwiesen auf die Auseinandersetzungen Fick's in seinem Compendium der Physiologie 4. Aufl. S. 14—19. In dem von Fick gewählten Beispiel leistet der Muskel durch einfache Erhebung eines an ihn gehängten Gewichts nur die Hälfte der Arbeit, die er bei Entlastung während des Hubes leisten kann. Fick hat ferner auch gezeigt, dass die Arbeitsleistung unter Entlastung oder durch Schleudern träger Massen gerade bei dem Gebrauche des Muskels während des Lebens meist die normale ist.

---

1) Siehe die Auseinandersetzungen darüber in Hermanns Lehrbuch der Physiologie 10. Aufl. S. 272 u. 273.

Beiläufig sei bemerkt, dass der Arbeitssammler Ficks so construirt ist, dass an ihm der Muskel gerade durch Schleudern träger Massen erhebliche Arbeit leistet. Das Schwungrad, das sich am Arbeitssammler befindet, stellt die Masse mit grossem Trägheitsmoment dar. Seegen hat die Bedeutung dieses wichtigen Theiles des Arbeitssammlers offenbar nicht verstanden, denn er lässt das Schwungrad bei seinem Arbeitssammler ganz weg. Deshalb muss er auch die Last an dem Faden *f* seiner Figur S. 255 sehr gross machen um erhebliche Arbeitsleistungen zu erhalten.

Seegen's Arbeitssammler leistet übrigens noch aus einem anderen Grunde sogar weniger, als die Anordnung, bei der das zu hebende Gewicht mit seiner ganzen Last von vorneherein am Muskel hängt. Das Gewicht, dass am Faden *D* hängt, belastet den Muskel vor dem Versuch nicht. Der Muskel muss sich also zunächst ohne Arbeitsleistung contrahiren, bis seine Spannung um das Gewicht an *D* gewachsen ist, dann findet erst die Verkürzung des Muskels statt. Würde das Gewicht an *D* von vorneherein mit seiner ganzen Last am Muskel hängen, so wäre seine Erhebung grösser, als bei Seegen's Anordnung, die dem sogenannten Ueberlastungsverfahren entspricht.

Uebrigens möchte ich vermuthen, dass bei Seegen's Arbeitssammler noch sehr viel Arbeit durch Reibung etc. verloren geht.

3. Seegen tetanisirt den Muskel<sup>1)</sup>. Wenn beim Tetanisiren ein möglichst grosser Nutzeffect erzielt werden soll, muss die Reizung sofort aufhören, wenn die Arbeitsleistung erfolgt ist, damit nicht weitere Kraft ohne Nutzen umgesetzt wird. Seegen giebt nun thatsächlich an, dass nur durch ganz kurze Zeit hindurch tetanisirt wurde. Genaue Zeitangaben macht er nicht, man kann aber die Dauer des Tetanus entnehmen aus der Curve *a* auf Seite 253. Der Abstand der einzelnen Tetani von einander soll 2" betragen. Nach Ausweis der Curven beträgt dann die Dauer jedes einzelnen Tetanus etwa  $\frac{2}{3}$ ", oder sagen wir wenigstens  $\frac{1}{2}$ ". Die Curven lassen erkennen, dass der Tetanus nicht sofort nach der höchsten Erhebung des Gewichts aufhört, sondern noch länger anhält. Es muss also durch eine Zeit von etwa  $\frac{1}{2}$ " hindurch der Muskel tetanisirt sein, ohne dass er während dessen noch mehr Arbeit leistet, und er fragt sich, wie gross die in dieser Zeit nutzlos verbrauchte Kraft sein kann.

Anhaltspunkte zur Beurtheilung dieser Frage bieten die Resultate einiger meiner Versuche über Wärmebildung des thätigen

---

1) Nur in Versuch IV wurde mit Induktionsöffnungsströmen gereizt, hier beträgt der Nutzeffect aber auch verhältnissmässig viel, nämlich 9,7 %.

Muskels bei verschiedenen Temperaturen<sup>1)</sup>. In Gruppe V, S. 603 finden sich Zuckungen und Tetanus des warmen Muskels mit einander verglichen. In Seegen's Versuchen handelt es sich ja auch um den warmen Muskel. In meiner Versuchsreihe I entfällt im Mittel auf eine Zuckung: 14,8, auf einen Tetanus von 1": 171,8 Skalentheile, also rund 12 mal mehr Wärme bei dem Tetanus, als bei der Zuckung. In Versuchsreihe II entfällt auf eine Zuckung (berechnet aus Nr. 1 und 8): 19,8, auf den Tetanus (Nr. 4 u. 5) 247, also etwa 12,5-mal mehr; in Versuchsreihe III: pro Zuckung (Nr. 1 u. 8): 8, auf den Tetanus (Nr. 4 u. 5) 153,5, also 19 mal mehr, in Versuchsreihe IV (Nr. 1 u. 8) pro Zuckung 21,4, auf den Tetanus (Nr. 4 u. 5) 324, also 15 mal mehr. In diesen Versuchen würde also für einen Tetanus von  $\frac{1}{2}$ " das 6—10 fache des Kraftumsatzes der Einzelzuckung statt haben. Die Möglichkeit, dass bei Seegen's Versuchsmuskeln auch ein solcher Unterschied bestanden hat, ist nicht auszuschliessen. Der Unterschied in der Arbeitsleistung bei Einzelzuckung und Tetanus kann aber nicht so gross sein. Die Figur auf S. 253 bei Seegen lässt zum Beispiel erkennen, dass die Arbeitsleistung im Tetanus nur etwa doppelt so gross ist, als bei Einzelzuckung. Demnach würde Seegen in Folge der unzweckmässigen Art des Tetanisirens nur etwa  $\frac{1}{3}$  bis  $\frac{1}{5}$  des möglichen Nutzeffects erhalten haben, also nur 5—8 % statt der von Helmholtz und Fick angegebenen 25 %. Diese Werthe müssen aber aus den unter 1 und 2 angeführten Gründen noch weit kleiner sein. Man wird nicht fehl gehen, wenn man annimmt, dass sie dadurch noch um weit mehr als die Hälfte kleiner anzunehmen sind. So erhalten wir aber Grössen, die den von Seegen meist gefundenen entsprechen.

Ich glaube damit bewiesen zu haben, dass die Arbeitsleistung in Seegen's Versuchen nicht gleich dem maximalen Nutzeffect ist.

## II.

Der Beweis ist nicht geliefert, dass das in Seegen's Versuchen verschwundene Glycogen vollständig oxydirt ist.

Diese Behauptung bedarf keiner ausführlichen Begründung,

---

2) Dies Archiv Bd. 57. S. 572.

weil Seegen ja weiter nichts festgestellt hat, als dass nach der Arbeitsleistung weniger Glycogen im Muskel ist, als vorher.

Seegen discutirt auf S. 265 und 266 selbst die Möglichkeit, dass das Glycogen nicht vollständig oxydirt wird, dass es vielleicht nur gespalten worden ist. Er hält die Möglichkeit für sehr unwahrscheinlich, einmal, weil Spaltungsproducte, z. B. Milchsäure, niemals in grosser Menge im Muskel vorkommen sollen, und weil Bunge gezeigt hat, dass es eine zweckwidrige Verschwendung wäre, wenn nur die bei Spaltung frei werdenden Kräfte zur Arbeitsleistung verwendet würden.

Seegen discutirt hier aber nur eine einzige der vielen Möglichkeiten, die in Betracht kommen könnte. Deshalb ist diese Auseinandersetzung bedeutungslos.

Wunderbarer Weise bringt Seegen gleich danach eine zweite Möglichkeit vor, ohne sich aber, wie es scheint, dessen bewusst zu werden, dass er sich damit selbst widerlegt. Auf S. 266 unten schreibt er nämlich: „Es ist wohl zweifellos, dass das Glycogen, ehe es der Oxydation anheimfällt, in Zucker verwandelt wird“; und weiter S. 267 oben: „Man könnte sich denken, dass zu einer Zeit eine beträchtliche Menge Zucker als Umwandlungsproduct im Muskel vorhanden sei, und dass etwas von jenem Zucker mit dem ausströmenden Blut ausgeführt werde.“ Letztere Annahme macht Seegen, um die Beobachtung zu erklären, dass das aus dem thätigen Muskel ausströmende Blut zuweilen zuckerreicher ist, als das einströmende<sup>1)</sup>. Seegen giebt damit also doch selbst zu, dass eine beträchtliche Menge des verschwundenen Glycogens noch nicht verbrannt zu sein braucht, sondern sogar noch in Form eines Kohlehydrats, aber nicht des Glycogens selbst, im Körper vorhanden sein kann.

Seegen sieht im Blutzucker die Quelle der Muskelkraft, im Glycogen nur eine Substanz für erhöhte Wärmebildung. Ehe das Glycogen verbrannt wird, wird es nun erst in Zucker umgewandelt und befindet sich zunächst als Zucker in den Gewebssäften des Muskels, wohin natürlich auch der Blutzucker gelangen muss.

---

1) Ich kann den Beobachtungen über den Zuckergehalt des arteriellen und venösen Blutes keinen grossen Werth beilegen, weil die Methoden der Zuckerbestimmung im Blute so unsicher sind, dass die Resultate nicht als genügend gesichert angesehen werden dürfen.

Ich möchte gerne wissen, woran nun die Muskelfaser eigentlich erkennt, welcher Zucker dem Glycogen, welcher dem Blute entstammt, welchen sie also zur Heizung, welchen sie zur Arbeitsleistung benutzen darf. Und wie verhält sich der Zucker, der aus dem Glycogen des Muskels stammt, darauf nach Seegen ins Blut gelangen soll und schliesslich nach Vollendung des Kreislaufs wieder zum Muskel hingelangt. Wird dieser jetzt auch nur zur Wärmebildung verwendet, oder ist er jetzt auch zur Arbeitsleistung befähigt, nachdem er in rechtsgiltiger Weise auch auf den Namen „Blutzucker“ Anspruch machen kann?

---

Die Versuche Seegen's beweisen also durchaus nicht das, was Seegen damit beweisen will; es ist die vom Glycogen gelieferte Kraft nicht zu gross, um das Glycogen als Kraftquelle des Muskels gelten zu lassen. Ja im Gegentheil, in einzelnen der Versuche Seegen's ist die vom Glycogen gelieferte Kraft eher zu klein. Wenn die vom Muskel gelieferte Arbeit um das 6fache erhöht gedacht werden muss, um den maximalen Nutzeffect zu erhalten, so reicht z. B. in dem Versuche, in dem der Nutzeffect 34 % betrug, die vom Glycogen gelieferte Kraft nicht mehr aus, um die ganze Arbeitsleistung zu erklären, selbst wenn alles Glycogen vollständig verbrannt wäre, und wenn die ganze Kraft in Arbeit umgesetzt wäre, ohne dass ein Theil in Wärme übergeführt worden wäre. Es geht also aus diesem Versuche hervor, dass das Glycogen nicht die alleinige Quelle der Muskelkraft sein kann. Dies ist nun nichts Neues, denn es geht schon hervor aus der Thatsache, dass unter Umständen der Glycogengehalt der Muskeln ein minimaler und der Muskel trotzdem leistungsfähig sein kann. Seegen führt auch dies zur Stütze seiner Blutzuckerhypothese an. Ich will auch durchaus nicht leugnen, dass der Blutzucker als Kraftquelle dienen kann; dass er aber immer die Kraftquelle sein muss, ist jedenfalls nicht richtig. Denn wir können aus einem ausgeschnittenen Frostmuskel alles Blut mit physiologischer Kochsalzlösung ausspülen, ohne dass der Muskel merklich an Leistungsfähigkeit einbüsst.

Die Frage nach der Bedeutung der Kohlehydrate für den Muskel lässt sich zur Zeit dahin beantworten: Die Kohlehydrate können sehr wohl als Kraftquelle dienen, sie sind aber nicht die

einzigste Kraftquelle und sie dienen höchst wahrscheinlich auch nicht als unmittelbare Kraftquelle. Auf diesen Punkt will ich schliesslich noch kurz eingehen, weil ich mich hier wieder im Gegensatz zu Seegen befinde.

Wie eingangs erwähnt, findet im Muskel wahrscheinlich eine unmittelbare Umsetzung chemischer Spannkraft in mechanische Arbeit statt. Dies ist nur dann möglich, wenn die Substanzen, die bei der Thätigkeit eine chemische Aenderung erleiden, im Muskel so beschaffen und in solcher Ordnung aufgestellt sind, dass sie bei ihrer Zersetzung alle Kraft in gleicher Richtung entwickeln. Die Molecüle, die direct als Quelle der Muskelkraft dienen, müssen also „organisirt“ sein. Eine solche Organisation kommt aber nicht dem in den Gewebssäften befindlichen aus dem Blute stammenden Zucker zu, auch nicht dem Glycogen, sondern nur der eigentlichen lebendigen Substanz des Muskels, die wir uns als dem Eiweiss nahe verwandt denken. Nach der Theorie der unmittelbaren Kraftumsetzung muss also das lebendige Eiweiss die unmittelbare Kraftquelle des Muskels sein. Kohlehydrate dienen als mittelbare Kraftquelle insofern, als sie sich an dem Wiederaufbau des Eiweiss theiligen können, aber ebensogut wie Kohlehydrate können auch andere kraftliefernde Substanzen zum Wiederaufbau dienen.

Bekanntlich ist diese Theorie von Pflüger<sup>1)</sup> in sehr bestimmter Form ausgesprochen worden. Pflüger nimmt an, dass das lebendige Eiweiss höchst zersetzbar und kohlenstoffreicher, als das todte ist, und dass es aus Eiweissresten und anderen kraftliefernden Stoffen, sei es Eiweiss, Fett oder Kohlehydrat durch Synthese entsteht. Hiergegen wendet nun Seegen ein, dass die Beweise für die Neubildung dieses hypothetischen Eiweisskörpers noch nicht erbracht sind. Das kann man Seegen ruhig zugeben, das hat auch noch Niemand behauptet, denn wenn man erst den Beweis für die Neubildung erbracht hätte, so wäre Pflüger's Ansicht nicht mehr Hypothese, sondern Thatsache. Pflüger's Ansicht erhält aber dadurch ihre Berechtigung, dass sie die chemischen und mechanischen Aenderungen des thätigen Muskels von einheitlichem Gesichtspunkte aus erklärt. So lange Seegen die Theorie Pflüger's nicht durch eine bessere zu ersetzen vermag, ist er nicht berechtigt, sie bei Seite zu thun; er selbst giebt keine Vorstellung

---

1) Dies Archiv Bd. 10 u. Bd. 50.



von der Art, wie sein Blutzucker im Muskel oxydirt wird, und vor allem giebt er gar keine Erklärung für den Vorgang der Muskelcontraction, die nach allem, was wir von ihr wissen, mit den chemischen Processen im thätigen Muskel in so unmittelbarem Zusammenhang stehen muss. Wenn Seegen gegen Pflüger vorbringt, dass die mechanische Arbeitsleistung des Muskels durch Oxydation von Kohlehydraten zu Stande kommen kann, so übersieht er dabei ganz, dass dies mit der Pflüger'schen Theorie nicht in Widerspruch steht, dass vielmehr die Pflüger'sche Theorie eine Erklärung dieses Vorgangs giebt, die Seegen selbst zu geben sich nicht bemüht.

Auch im Sinne der Pflüger'schen Theorie ist die Auffassung zulässig, dass das aus dem thätigen Muskel verschwundene Glycogen noch nicht ganz verbrannt zu sein braucht, weil auch nach dieser Theorie das Glycogen erst gewisse Umwandlungen erfahren muss, ehe die in ihm enthaltene Kraft zur Arbeitsleistung verwendet werden kann.

---