

schieden und dadurch könnten Verschiedenheiten in der Wärmebildung mit bedingt sein. Auf diesen Einfluss könnte man die Thatsache zurückführen, dass die Curve der Wärmebildung zuerst steil ansteigt, bis etwa zu dem Punkte, der der grössten erreichten Spannung entspricht, von da ab weniger steil.

Der eigenartige Verlauf der Curve der Wärmebildung bei isotonischen Zuckungen, lässt sich auch erklären aus der Annahme, dass sich hier zwei Einflüsse auf die Erregbarkeit combiniren. Auch hier wird erstens die Ermüdung Einfluss haben, ähnlich wie bei Isometrie. Zweitens müssten wir noch die Annahme machen, dass die Erregbarkeit des Muskels um so geringer ist, je grösser der Contractionszustand. Der erste Einfluss würde hauptsächlich die Gestalt der Curve der Wärmebildung in ihrem Anfangstheile bedingen, während der zweite seine grösste Einwirkung in der Mitte der Curve zeigt und hier das relative Minimum bedingt.

Von besonderem theoretischen Interesse ist ferner noch die Abhängigkeit des Nutzeffects von dem Reizintervall. Darüber finden sich in der folgenden Abhandlung noch einige Bemerkungen.

(Aus dem physiologischen Institut zu Würzburg.)

Ueber den Einfluss der Spannung auf die Erschlaffung des Muskels.

Von

Dr. **Fritz Schenck.**

Mit 4 Holzschnitten.

Ich habe in einigen früheren Arbeiten den Satz aufgestellt und vertheidigt, dass die Spannung die Erschlaffung des Muskels beschleunigt, und zwar nicht nur den mechanischen Vorgang der Erschlaffung, sondern auch den chemischen Process, der nach Fick's Hypothese den mechanischen Vorgang der Erschlaffung

verursacht. Dieser Satz ist nun neuerdings von Gad¹⁾ und Kohnstamm²⁾ verworfen worden. Zweck der folgenden Auseinandersetzung soll sein, erstens zu zeigen, dass die Thatsachen, auf die Gad und Kohnstamm ihre Ansicht gründen, auch leicht nach meiner Auffassung erklärt werden können, und zweitens weitere,

1) J. Gad: Zur Theorie der Erregungsvorgänge im Muskel. Verh. d. physiol. Ges. zu Berlin. 14. Oktob. 1892.

2) O. Kohnstamm, Du Bois' Archiv 1893. S. 49 u. 125.

Ich sehe mich genöthigt, noch einen Vorwurf zurückzuweisen, den mir Kohnstamm a. a. O. S. 61 macht. Er behauptet nämlich, ich scheine in einen Irrthum verfallen zu sein, weil ich hinsichtlich der beiden Processe im Muskel die Contractionswelle anzöge, obwohl Gad und Heymans nachgewiesen hätten, dass für die Betrachtung der isotonischen Curve alle Muskelemente als in gleicher Contractionsphase begriffen, angesehen werden müssten. Ich habe mich nicht geirrt, denn Gad und Heymans haben jenen Nachweis nicht erbracht, sondern nur bewiesen, dass die Aenderungen der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Contractionswelle durch Aenderung der Temperatur zu gering ist, um die Veränderungen im Zuckungsverlaufe zu erklären. Dieser Beweis steht nicht im Widerspruch mit meiner Annahme, dass Verkürzungsprocess und Erschlaffungsprocess, wenn sie gleichzeitig und zusammen auf die Gestalt des ganzen Muskels wirken, in verschiedenen Elementen des Muskels sich abspielen.

Vielleicht ist es zweckmässig, hier nochmals darauf hinzuweisen, welche Erwägungen mich zu jener Annahme geführt haben. Sie ist, wie mir scheint, eine Folgerung aus der Theorie, dass die Verkürzung der directe Ausdruck der im Muskel sich abspielenden Processe ist. Man gelangt zu ihr durch folgende Ueberlegung: Der vollständige Ablauf des ersten chemischen Processes ist insofern die Vorbedingung zum Zustandekommen des zweiten, als das hypothetische Zwischenproduct nicht eher verbrannt werden kann, als es gebildet ist, falls überhaupt Contraction erfolgen soll. Denn es ist zur Contraction erforderlich, dass das Zwischenproduct eine bestimmte Zeit lang seine contrahirende Wirksamkeit ausübt. Ohne Zwischenproduct keine Contraction. Nach Gad's Auffassung ist es nun möglich, dass in einem Element sich Verkürzungsprocess und Erschlaffungsprocess gleichzeitig abspielen, weil darin mehrere Molecüle des Zwischenproducts gebildet werden. Wenn die letzten Molecüle desselben noch gebildet werden, können die ersten schon verbrannt werden. Wenn aber die Verkürzung als der directe Ausdruck der chemischen Processe aufgefasst wird, dann ist jedes Molecül des Zwischenproducts identisch mit einem verkürzten Element. Folglich kann sich dann Verkürzung und Erschlaffung in einem Element allein nicht gleichzeitig abspielen.

zum Theil neue Beobachtungen beizubringen, die meinen Satz stützen, dagegen mit der Auffassung Gad's und Kohnstamm's unvereinbar sind.

Ich habe meinen Satz zuerst aufgestellt, weil ich damit die Aenderungen im Zuckungsverlaufe erklären konnte, die dann auftreten, wenn der Muskel im Verlaufe der Contraction träge Massen schleudert¹⁾. Gad und Kohnstamm geben nun den beschleunigenden Einfluss der Spannung auf die Erschlaffung auch für diesen Fall zu, weil hier „äussere mechanische Kräfte, wie die Trägheit von Massen, auf den Ablauf der Zuckung Einfluss haben“. Sie leugnen ihn aber für Isotonie und Isometrie.

In der Auseinandersetzung Kohnstamm's über diesen Punkt ist mir eins unverständlich geblieben. Kohnstamm weist meinen aus den Constructionen der Integralcurven der beiden im thätigen Muskel sich abspielenden Processe für Schleuderzuckungen entnommenen Satz zurück mit folgender Begründung (a. a. O. S. 73):

„Integralcurven dürfen aber, wie wir wiederholen müssen, nur für den Fall gezeichnet werden, dass träge Massen nicht erheblich ins Spiel kommen, und wir zweifeln nicht, dass, wenn man eine elastische Feder gegen träge Massen schnellen liesse, die sie überwinden kann, um dann ihren Weg fortzusetzen, sich ebenso „eine Förderung des zweiten Processes“ herausstellen würde.“

Das ist selbstverständlich, aber ich weiss nicht, warum Kohnstamm mir das vorhält. Ich habe dagegen bei der Ableitung meines Satzes nicht verstossen. Mein Satz ist nämlich abgeleitet aus dem Theil der Schleuderzuckungscurve, den der Muskel zeichnet, wenn er nach der Schleuderung isotonisch seinen Weg fortsetzt, wenn also träge Massen thatsächlich nicht mehr ins Spiel kommen. Hier kann von einer directen Wirkung der trägen Massen auf die Gestalt des Muskels nicht mehr die Rede sein, sondern nur noch von der indirecten, die sich in Aenderung des Ablaufes der Processe äussert. Gerade diese indirecte Wirkung wollen wir mit Hülfe unserer Constructionen festzustellen suchen.

Kohnstamm's Bemerkungen scheinen mir nur verständlich unter der Annahme, dass er meine Auseinandersetzungen missverstanden hat. Er scheint zu glauben, dass ich meinen Schluss auf

1) Dies Archiv Bd. 50 S. 166.

die Veränderungen der Curve gründe, die sie erleidet während der Schleuderung selbst, d. h. während der Zeit, wo der Schleuderhebel dem Längenzeichner aufliegt. Dieser Theil der Curve hat allerdings Aehnlichkeit mit der Curve, die eine elastische Feder dann zeichnen würde, wenn sie gegen träge Massen schnell, die sie überwinden kann. Aber ich betone nochmals, dass ich diesen Theil der Curve für meine theoretische Betrachtung unberücksichtigt lasse. Nur den Theil vom Ende der Schleuderung an bis zum Ende der Zuckung ziehe ich in Betracht; dieser Theil ist mit der Bewegung einer entspannten Feder gar nicht zu vergleichen. Ich will hier zur Bestätigung meiner Angaben meine eigenen Worte über diesen Punkt citiren. Nachdem ich die Integralcurven für die Schleuderzuckungen construiert habe, sage ich, ehe ich theoretische Folgerungen daraus ziehe, Folgendes¹⁾:

„Im Voraus ist zu bemerken, dass die Curve für den zweiten Process bei Schleuderung in dem Theile gleich, nachdem sie sich von der der isotonischen abgehoben hat, nicht rein ist, weil hier die Dehnung des Muskels durch die Schleudermassen während einiger Zeit eine Rolle spielt. Dies ist zu erkennen an der geschlängelten Form der Curve, besonders auffallend bei *a* und *c* (sc. der Fig. 5, Tafel I). Erst geht die Curve steil an — Dehnung — dann schwächer — Entlastung — dann wieder steiler. Nur aus dem letzten Theil lässt sich schliessen, wie der zweite Prozess im Vergleich zum ersten geändert ist.“

Wenden wir uns nun zu dem Eingangs aufgestellten Satze zurück. Ich habe Gad und Kohnstamm, die seine Richtigkeit bezweifeln, vor allem eins entgegenzuhalten, auf das ich schon früher einmal hingewiesen habe²⁾. Mein Satz entspricht einem physikalischen Postulate, insofern er aussagt, dass die nach der Contraction erfolgende Bewegung der Theilchen des Muskels auseinander durch eine in derselben Richtung und in demselben Sinne wirkende Kraft beschleunigt wird. Der Satz muss also gelten für alle Fälle, in denen die inneren Umlagerungen stattgehabt haben, die bei der Erschlaffung rückgängig gemacht werden. Er gilt daher auch für Isotonie: es muss die Erschlaffung bei

1) A. a. O. S. 182.

2) Dies Archiv Bd. 53 S. 406.

isotonischen Zuckungen um so mehr beschleunigt sein, je grösser die Belastung des Muskels, was auch thatsächlich der Fall ist¹⁾. Aber auch bei einer isotonischen Zuckung ist die Beschleunigung der Erschlaffung nicht in allen Elementen gleich, sondern hängt ab von den inneren Spannungen, die der Verkürzung entgegenwirken und die insgesamt um so grösser sein werden, je grösser die Verkürzung. So erklärt sich der von Gad und Kohnstamm aufgestellte Satz, dass der zweite Process sich um so plötzlicher entladet, je beträchtlicher die inneren Umlagerungen sind.

Für die Erklärung der Isometrie würden wir nun aber nach Gad und Kohnstamm das physikalische Postulat nicht ohne weiteres heranziehen dürfen, weil hier die inneren Umlagerungen so stark eingeschränkt sein sollen, dass sie für die theoretische Betrachtung vernachlässigt werden können. Um meine theoretischen Erörterungen nicht übermässig auszudehnen, will ich diese Auffassung hier zulassen, obwohl ich anderer Ansicht bin. Die Contractionstheorie, der ich mich angeschlossen habe, verlangt nämlich im Gegentheil, dass die Spannung bei Isometrie durch dieselben inneren Umlagerungen in den activen Theilen des Muskels hervorgebracht wird, wie die Verkürzung bei jedweder anderen Zuckung.

Die Annahme der beschleunigenden Wirkung der Spannung auf die Erschlaffung bei Isometrie lässt sich aber auch festhalten, wenn man zugeben wollte, dass bei Isometrie keine erheblichen inneren Umlagerungen statt haben, denn es bleibt mir dann immer noch meine Hypothese von der Wirkung auf den chemischen Process, der die Erschlaffung verursacht. Aber gerade hiergegen wenden sich nun Gad und Kohnstamm, indem sie behaupten, dass im Gegentheil die Spannung den Erschlaffungsprocess verzögert. Es wird daher nöthig sein, auf die Erörterungen einzugehen, die sie zu diesem Schlusse führen.

Die Beobachtung, von der sie ausgehen, ist folgende²⁾: Die isometrische Zuckung hat, im Vergleich zur isotonischen, eine kürzere Gipfelzeit mit folgendem Plateau. Der Schluss, dass dies bedingt sei durch Verzögerung der Erschlaffung, wird gezogen auf Grund der schematischen Darstellung des Verlaufs der beiden im Muskel sich abspielenden Processe in Form zweier Integral-

1) Dies Archiv Bd. 52 S. 457 u. 465.

2) Kohnstamm, a. a. O. S. 62.

curven, deren Abscissen die Zeit, deren senkrechte Entfernung von einander die jeweils vorhandene Länge, resp. Spannung des Muskels bedeutet. Nennen wir mit Kohnstamm die Integralcurve für den ersten Process F_1 , für den zweiten F_2 und die zugehörige Zuckungscurve F .

Kohnstamm discutirt nun, durch welche Veränderungen der Integralcurven die charakteristischen Variationen der Muskelcurve F bedingt sein müssen¹⁾. Allein er discutirt nicht die sämtlichen möglichen Fälle. So schliesst er, um „die allgemeinsten Regeln in Kürze aussprechen zu können“ erstens einmal diejenigen Fälle aus, in denen F_1 sich ändert. Aber auch von den Fällen, in denen F_2 allein sich ändert, bringt er nur folgende vor, die er in seinem Satze 3 zusammenfasst.

„Die Gipfelzeit (von F) wird relativ klein,

a) wenn F_2 sich spät und langsam erhebt,

b) wenn F_2 sich früh und schnell an F_1 anschliesst“

Und er fügt dann noch hinzu, dass man Fall a von b dadurch unterscheidet, dass bei a in Curve F ein Plateau auf den Gipfel folgt, bei b ein jäher Abfall.

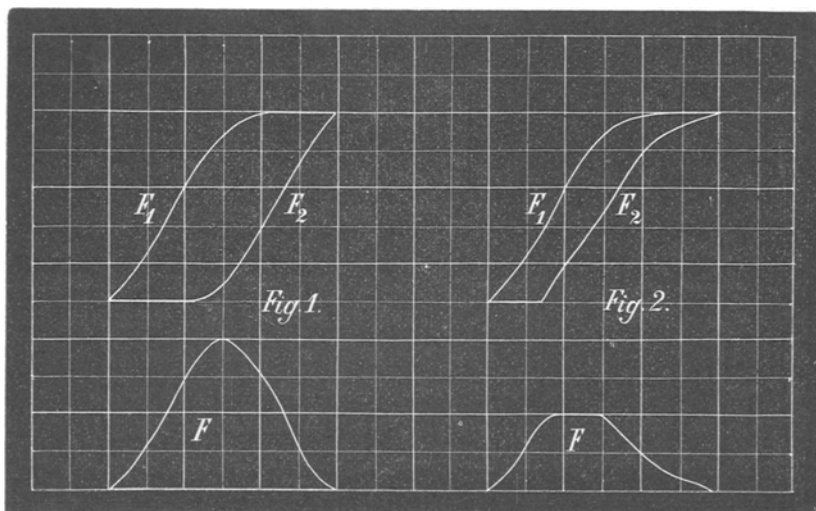
Unter Fall a würde nun, nach Ansicht von Gad und Kohnstamm, die isometrische Zuckung bei Vergleich mit der isotonischen zu bringen sein.

Auch für ein unverändertes F_1 sind mit diesen Fällen nicht alle Möglichkeiten erschöpft. Ich will unter anderen besonders noch eine hervorheben, die für uns Interesse hat.

Es kann nämlich Verkleinerung der Gipfelzeit mit Plateaubildung dann auftreten, wenn F_2 bei etwa gleichbleibender Steilheit sich früher abhebt. In der nebenstehenden Figur 1 sind F_1 und F_2 die beiden Integralcurven für F . Wenn wir F_2 bei gleicher Steilheit sich früher erheben lassen, erhalten wir Figur 2 F_1 und F_2 . Die dazu gehörige Curve F zeigt verkleinerte Gipfelzeit mit Plateau. In Figur 2 ist die horizontale Entfernung von F_2 bis F_1 kleiner, als in Fig. 1, d. h. mit Worten: Der Erschlaffungsprocess ist beschleunigt. Wir können also auch mit unserem Satze eine Verkleinerung der Gipfelzeit mit Plateaubildung erklären, selbst wenn wir F_1 unverändert lassen.

1) S. 59.

Kohnstamm's Erklärung ist also nicht die einzig mögliche. Sie ist aber sogar auch unwahrscheinlich, weil die ihr zu Grunde liegende Annahme, dass F_1 unverändert



bleibt, nicht zutrifft; denn bei Isometrie wird mehr Wärme gebildet, als bei Isotonie, und Kohnstamm giebt selbst zu, dass der Grenzwert, dem F_1 asymptotisch sich nähert, um so grösser ist, je grösser die nach Ausweis der myothermischen Messungen unter diesen Verhältnissen entwickelte Wärmemenge ist¹⁾. F_1 geht also für Isometrie höher hinauf und wird dementsprechend auch steiler, als für Isotonie. Dies spricht aber zu meinen Gunsten. Denn grössere Steilheit von F_1 hat — bei gleichbleibender senkrechter Entfernung beider Integralcurven — zur Folge, dass auch F_2 steiler werden muss und dass der horizontale Abstand von F_2 bis F_1 kleiner wird — was also wieder der Beschleunigung der Erschlaffung entspricht.

Aber es ist nicht blos der Unterschied im Stoffumsatz, der uns zwingt, F_1 für Isometrie höher und steiler anzunehmen, als für Isotonie, sondern auch noch ein anderer Umstand, auf den wir jetzt zu sprechen kommen.

F_1 bedeutet nach Gad den Verlauf des chemischen Processes, der zur Contraction führt. Wenn wir nun isotonische und iso-

1) A. a. O. S. 60.

metrische Höhen und Wärmen in der Weise vergleichen, wie Gad und Kohnstamm es thun, so legen wir dem stillschweigend noch die Annahme zu Grunde, dass bei gleicher Reizstärke immer der gleiche Theil der beim ersten Process frei werdenden Kraft nach aussen in Erscheinung tritt, einerlei ob der Muskel isotonisch oder isometrisch zuckt. Bei der isotonischen Zuckung würde dieser Theil als geleistete Arbeit, bei der isometrischen als Spannung erscheinen.

Diese Annahme scheint mir unzulässig. Weil bei Isotonie mehr innere Widerstände zu überwinden sind, muss hier ein kleinerer Theil der Kraft nach aussen erscheinen als bei Isometrie, und dieser Theil ist um so kleiner, je grösser die Verkürzung, weil mit der Verkürzung die inneren Widerstände wachsen, auf deren Ueberwindung der andere Theil der Kraft entfällt. Da F_1 nur den Verlauf des Theils des chemischen Processes angeben kann, der nach Aussen, in der Curve F, in Erscheinung getreten ist, so muss also bei Isotonie F_1 nicht der gesamten Wärmebildung entsprechen, sondern nur einem Theile derselben. F_1 ist also auch noch aus diesem Grunde für Isotonie weniger steil zu setzen und zu kleinerer Höhe hinaufzuführen, als für Isometrie¹⁾.

Aus diesen Betrachtungen dürfte hervorgehen, dass Gad und Kohnstamm zu ihrem Schlusse nicht berechtigt sind, weil die ihm zu Grunde liegenden Annahmen nicht zutreffen. Die Richtigstellung dieser Annahmen fällt für meinen Satz günstig aus. Wenn man F_1 für Isometrie bedeutend steiler zu setzen hat, als für Isotonie, so ist es nicht mehr schwierig, sich die horizontale Entfernung von F_2 bis F_1 für Isometrie kleiner vorzustellen als für Isotonie, sogar für den Fall, dass die senkrechte Entfernung grösser gesetzt werden müsste.

Die senkrechten Entfernungen der Integralcurven entsprechen den Höhen der zugehörigen Zuckungscurven. Nun werden die isotonischen und isometrischen Höhen mit verschiedenem Masse

1) Uebrigens habe ich vor dem Irrthum, in den hier Gad und Kohnstamm verfallen sind, schon in einer früheren Abhandlung ausdrücklich gewarnt, als ich auseinandersetzte, dass die Integral-Curven nicht den Verlauf der chemischen Prozesse selbst, sondern den ihrer Wirkung angeben. (Dies. Archiv, Bd. 52, S. 464).

gemessen und sind deshalb nicht ohne Weiteres vergleichbar. Man wird deshalb fragen: Wie gross haben wir die isometrischen Höhen beim Vergleiche mit den isotonischen anzunehmen? Die Frage ist von grosser Bedeutung aus folgendem Grunde:

Wir wollen der Einfachheit halber mit Gad und Kohnstamm die unrichtige, aber für unsere Auffassung ja ungünstige Annahme der Unveränderlichkeit von F_1 zulassen. Wenn nun der senkrechte Abstand der Integraleurven bei Isometrie kleiner anzunehmen sein sollte, als bei Isotonie, so ist es klar, dass dann auch der horizontale Abstand, unserem Satze entsprechend, kleiner wird. Der senkrechte Abstand wird kleiner, wenn die isometrische Höhe kleiner als die isotonische zu setzen sein sollte. Für diesen Fall würde also schon bei unverändertem F_1 eine Beschleunigung der Erschlaffung bei Isometrie anzunehmen und damit Gad's und Kohnstamm's Ansicht widerlegt sein.

Auffallender Weise berühren Gad und Kohnstamm diesen so wichtigen Punkt in ihrer Besprechung mit keinem Worte. Sie haben zwar ihrer Auffassung, wie leicht zu ersehen, die Annahme zu Grunde gelegt, dass die isometrischen Höhen grösser sind als die isotonischen; mit welchem Rechte sie das gethan haben, berichten sie aber nicht.

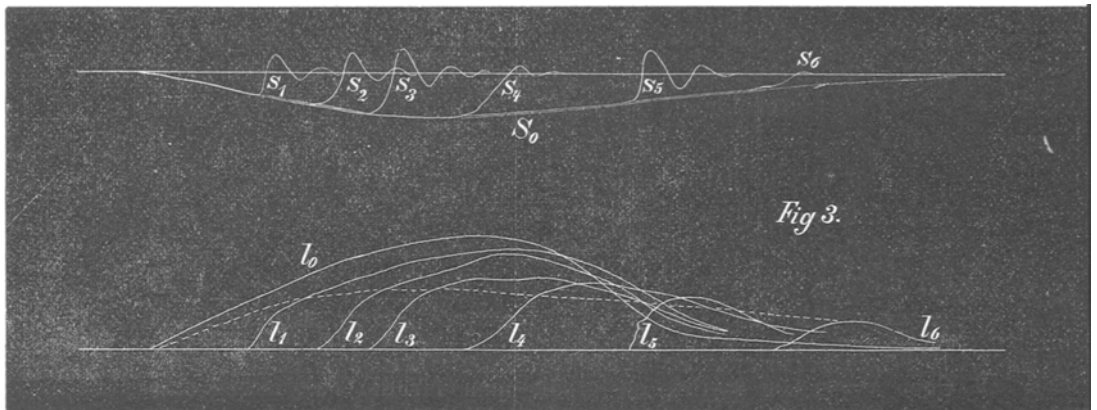
Die hier aufgeworfene Frage ist aber, so weit ich ersehe, bis jetzt noch nicht beantwortet worden, und sie kann auch nicht durch theoretische Erwägungen entschieden werden, sondern nur durch das Experiment.

Der entscheidende Versuch ist in folgender Weise anzustellen:

Der Muskel wird im Beginn der Zuckung an seiner Verkürzung gehindert, dann in einem bestimmten Zeitpunkte freigelassen. Er bewege einen isotonisch schreibenden Zeichenhebel. Mit Hilfe der alsdann gezeichneten Curve wird der Punkt festgestellt, bis zu dem sich der Muskel in Folge der Entspannung verkürzt. Wenn man den Zeitpunkt der Entspannung bei mehreren derartigen Versuchen variirt, so erhält man für die Verkürzung eine entsprechende Zahl von Punkten. Verbindet man diese Punkte durch eine Curve, so giebt die Curve die Verkürzungen an, die den Spannungen der zugehörigen Spannungscurve entsprechen. Diese Curve kann mit der Verkürzungscurve der isotonischen Zuckung bezüglich der Höhen verglichen werden.

Bei der Ausführung der Versuche bediente ich mich des in diesem Archive Bd. 52 S. 108 beschriebenen Apparats, der es gestattet, mit den Längenänderungen auch die Spannungsänderungen des Muskels festzustellen. Die Spannungscurven lieferten die Controle, dass die Entspannung auch in gewünschter Weise sehr schnell erfolgte. Die Belastung des Muskels betrug 200 gr an der Rolle des Längenzeichners, entsprechend 10 gr am Angriffspunkt. Unter dem Längenzeichner wurde ein verstellbares Lager so eingestellt, dass der Zeichner ihm gerade auflag. Am Längenzeichner unter dem Angriffspunkt des Muskels war ein nach unten hängender Faden befestigt. Diesen Faden hielt ich fest angezogen, so dass der Längenzeichner gegen das Lager angedrückt wurde und der zuckende Muskel den Zeichner nicht erheben konnte. In einem bestimmten Momente wurde nun während der Zuckung des Muskels der Faden losgelassen, so dass die Entspannung erfolgen konnte.

So erhaltene Curven stellen sich in Figur 3 dar, bei l_0 eine isotonische, bei s_0 eine isometrische, ferner bei l_1, l_2 etc. die Zuckungen mit Anfangshemmung, bei s_1, s_2 etc. die zugehörigen Spannungscurven. Es handelt sich nun darum, in den Curven des Längenzeichners die Punkte für die Verkürzung nach der Entspannung zu suchen.



Um dies zu können, werden wir erst zu discutiren haben, welche Factoren von Einfluss auf die Gestalt der Curven sind. Es sind deren drei, die wir berücksichtigen müssen.

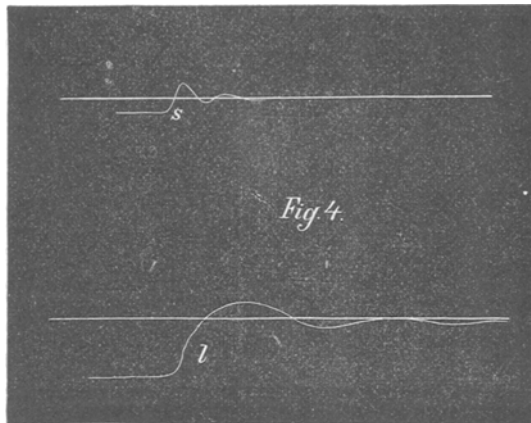
1. Während der Verkürzung in Folge der Entspannung ver-

läuft im Muskel der Contractionsprozess weiter; er kann jene Verkürzung unterstützen und dadurch bewirken, dass der gesuchte Punkt zu hoch fällt.

2. Bei der plötzlichen Verkürzung nach Entspannung ist es unvermeidlich, dass eine Schleuderung des Schreibhebels trotz dessen geringer Trägheit stattfindet.

3. Es ist in hohem Grade wahrscheinlich, ja sicher, dass die Verkürzung des Muskels langsamer verläuft, als die Entspannung, weil bei der Verkürzung innere Widerstände überwunden werden müssen. Aus letzterem Grunde ist der gesuchte Punkt nicht in dem Zeitpunkte anzunehmen, wo die kleine Spannung erreicht ist, sondern später.

Die Wirkung des zweiten und dritten Factors lässt sich getrennt von der des ersten zur Anschauung bringen, wenn man den unthätigen Muskel plötzlich entlastet. Der Muskel wird durch ein Gewicht so gespannt, dass seine Spannung ungefähr so gross ist, wie die, welche er bei Isometrie erreicht. Dann wird er plötzlich entlastet bis zu der Spannung von 10 gr. Die alsdann gezeichnete Curve stellt sich in Figur 4 dar. Man erkennt die Wirkung des zweiten Factors darin, dass der Zeichner erst über den neuen Gleichgewichtszustand hinausgeht. Die Verkürzung darf als vollendet angesehen werden,



wenn der Längenzeichner zum zweiten Male die Abscisse für die kleine Spannung schneidet, denn die in der Curve von da ab noch weiter zum Vorschein kommende elastische Nachwirkung ist von so geringem Betrage, dass sie für unsere Betrachtung vernachlässigt werden kann.

Für die Betrachtung der Curven des thätigen Muskels gewinnen wir aus dem eben beschriebenen Versuche einen für uns wichtigen Anhaltspunkt. Wir entnehmen daraus, dass bei der Umkehr der Curve des unthätigen Muskels von ihrem höchsten Punkte der Zeichner sicher höher als der von uns gesuchte Punkt steht. Wenn wir uns in der Curve des thätigen Muskels den Punkt suchen, der diesem Umkehrpunkt entspricht, so haben wir sicher die isometrischen Höhen zu hoch, also für unsere Auffassung zu ungünstig, für die Gad's und Kohnstamms zu günstig geschätzt. Dieser Punkt markirt sich nun allerdings in der Curve des thätigen Muskels nicht deutlich als Umkehrpunkt. Es wirkt hier der 1. der genannten Factoren auf die Curve mit ein; wenn nämlich der Längenzeichner nach unten zu gehen sich anschickt, ist der Muskel durch weitere Contraction so weit verkürzt, dass die Verkürzung dem Stande des Längenzeichners entspricht. Aber der genannte Punkt liegt da, wo die Curve, die anfangs steil emporsteigt, mit geringerer Steilheit zu verlaufen beginnt.

Diesen Punkt, der also für den gesuchten zu hoch liegt, wollen wir in allen Curven aufsuchen und aus den erhaltenen Punkten die Curve construiren, die theoretisch die Verkürzungscurve der isometrischen Zuckung darstellt. Sie wird angegeben durch die gestrichelte Linie. Der Vergleich mit der Verkürzungscurve der isotonischen Zuckung ergibt, dass die isometrischen Höhen bis auf einen kleinen Theil gegen Ende der Zuckung immer kleiner sind als die isotonischen. Dieses Resultat habe ich in allen Versuchen bekommen.

Damit ist der Beweis für die Richtigkeit meiner Auffassung auch bei Isometrie erbracht, und Gad's und Kohnstamm's Erklärung widerlegt, auch schon für den Fall, dass F_1 bei Isometrie und Isotonie unverändert angenommen wird. Die Beschleunigung der Erschlaffung muss natürlich noch grösser werden, wenn F_1 aus den vorhin erörterten Gründen für Isometrie steiler angenommen wird, als für Isotonie. Dann kann eine Beschleunigung der Erschlaffung auch noch zu Tage treten im letzten Theile der Zuckung, in dem die isometrischen Höhen vielleicht grösser sind, als die isotonischen.

Dass Gad und Kohnstamm ihren Satz nun mit weiteren Beobachtungen ¹⁾, die isotonische und isometrische Zuckungen bei

1) Dass die isometrische Höhe trotz der von uns angenommenen Be-

verschiedener Reizstärke betreffen, in Einklang bringen können, beweist deshalb nicht seine Richtigkeit, weil auch hier immer wieder die eben als unzulässig bewiesenen Annahmen ihren Betrachtungen zu Grunde gelegt werden, besonders die Unveränderlichkeit von F_1 . Wenn ich, beiläufig bemerkt, bei der Betrachtung der Schleuderzuckungen auch die Unveränderlichkeit von F_1 angenommen hätte, so würde ich auch da eine Verzögerung der Erschlaffung durch die Spannung erhalten haben.

Ich führe nun noch weiter einige Thatsachen an, die mit der Auffassung Gad's und Kohnstamm's unvereinbar sind. Es sind das Fälle, bei denen die Forderung erfüllt ist, „dass träge Massen nicht erheblich in's Spiel kommen.“

Zunächst einmal sind es meine Beobachtungen an isotonischen Zuckungen, die bei verschiedener Belastung des Muskels erhalten wurden, und zwar vor allem solche, die der Muskel ausführt, wenn er eine Temperatur von etwa 30° C. hat. Aus früher auseinandergesetzten Gründen¹⁾ haben wir hier eher Berechtigung, F_1 als annähernd unverändert für die verschiedenen Curve F zu betrachten. Demnach kann nur F_2 verändert sein und die kleinere Hubhöhe, Gipfelzeit und Zuckungsdauer bei grösserer Spannung kann nur dadurch bedingt sein, dass F_2 näher an F_1 heran rückt, also durch Beschleunigung des zweiten Prozesses. Da es zweifellos ist, dass durch die grössere Spannung der Grad der Verhinderung der inneren Umlagerung im Sinne Gad's auch grösser werden muss,

schleunigung der Erschlaffung bei verschiedenen Reizstärken etwa proportional dem Gesamtstoffumsatz ist, ist ebenso zu erklären, wie die Zunahme der Hubhöhe bei Erwärmung des Muskels von 19° bis 30°, die trotz beschleunigter Erschlaffung erfolgt, weil F_1 , entsprechend dem gesteigerten Stoffumsatz steiler wird und höher hinaufgeht.

Unter Berücksichtigung des Umstandes, dass ein Theil der aufgewendeten Kraft nicht in der Verkürzung zum Ausdruck kommt, weil er zur Ueberwindung innerer Widerstände verbraucht wird, und dass dieser Theil relativ um so grösser ist, je grösser die Verkürzung, wird sich wohl auch das Verhalten, der isotonischen Hubhöhe zur gebildeten Wärme erklären lassen ohne die Annahme Gad's und Kohnstamm's, dass die Erschlaffung um so mehr beschleunigt ist, je stärker der Reiz. Zu dieser Annahme zwingt nämlich keine der dafür angeführten Thatsachen.

1) Dies Archiv Bd. 52 S. 457 u. S. 465.

so widersprechen diese Thatsachen direct dem Satze von der Verzögerung der Erschlaffung durch Verhinderung der inneren Umlagerung.

Noch mehr beweisend sind aber die Resultate der Untersuchung über die Wärmebildung bei Summation, die in der dieser vorangehenden Abhandlung von Bradt und mir mitgetheilt sind.

Nach Gad und Kohnstamm wäre hier nämlich Folgendes zu erwarten: Bei Summation isotonischer Zuckungen müsste die Erschlaffung um so mehr beschleunigt werden, je grösser der Grad der gestatteten inneren Umlagerung. Deshalb müsste durch Interferenz der beiden Processe ein um so kleinerer Theil der frei werdenden Kraft zur Verwendung nach Aussen gelangen, je grösser die Verkürzung, das ist also für zwei summirte Zuckungen bei der Ausgangshöhe 0,68 im aufsteigenden Schenkel. Thatsächlich aber ist hier der grösste Nutzeffect erhalten, ungefähr gerade so gross, wie bei einer einzelnen Zuckung.

Nach unserer Auffassung erklärt sich dies dagegen sehr leicht. Danach ist nämlich die Beschleunigung der Erschlaffung bei Isotonie nur bedingt durch die Wirkung der inneren Spannungen. Wenn diesen inneren Spannungen durch eine gleich grosse contractile Kraft das Gleichgewicht gehalten wird, so findet die Beschleunigung der Erschlaffung nicht statt. Es gehört also ein vielleicht nur sehr kleiner Theil der vom zweiten Reiz ausgelösten Kraft dazu, um die Erschlaffung in den Elementen, die der erste Reiz zur Contraction gebracht hatte, bedeutend zu verzögern. Durch diese Verzögerung wird der grössere Rest der Kraft, der zu weiterer Contraction benutzt wird, in der Arbeitsleistung unterstützt.

Wenn die Erschlaffung der ersten Zuckung in dem Moment, wo die zweite sich aufsetzt, schon erheblich um sich gegriffen hat, muss ein Theil der Kraft der zweiten Zuckung dazu verwendet werden, um die Bewegung der sich von einander entfernenden Theile aufzuhalten, und dieser Theil wird grösser sein, als derjenige, der bei Ausgangshöhe 0,68, im aufsteigenden Schenkel nur den inneren Spannungen das Gleichgewicht zu halten hatte. Daher der geringere Nutzeffect bei Ausgangshöhe im absteigenden Schenkel der ersten. Der geringere Nutzeffect bei Ausgangshöhe etwa in der Mitte des aufsteigenden Schenkels erklärt sich vielleicht so: Wenn in einem Querschnittstheile die Contraction von der ersten Zuckung her ihr Maximum erreicht hat, so kann durch weiteres

Hinzufügen gleichzeitig sich contrahirender Elemente durch den zweiten Reiz die Verkürzung nicht mehr vergrössert werden, es wird also ein Theil der vom zweiten Reiz ausgelösten Kraft nicht ausgenutzt und daher der Nutzeffect geringer.

Nach der Auffassung von Gad und Kohnstamm müsste ferner das Verhältniss von Höhe zur Wärme bei Summation isometrischer Zuckungen grösser sein, als bei Isotonie, weil bei Isometrie der Einfluss der Beschleunigung der Erschlaffung auf die Höhe wegfällt. K o h n s t a m m kommt durch seine Betrachtungen S. 152 zu dem entsprechenden Schlusse; er sagt: „Die Grösse des der isometrischen Summationscurve entsprechenden Umsatzes würde demnach, wie bei der Einzelzuckung der Höhe ungefähr proportional sein.“ Wir sehen aber auch hier, bei Summation isometrischer Zuckungen, das Gegentheil von dem, was nach Gad und Kohnstamm zu erwarten ist: das Verhältniss bei Isometrie immer kleiner als bei Isotonie, und zwar am kleinsten da, wo nach unserer Auffassung etwa die grösste Beschleunigung der Erschlaffung durch die Spannung zu erwarten ist.

Zu den Erörterungen K o h n s t a m m's habe ich schliesslich noch eins zu bemerken. Er stellt den Satz von der Verzögerung der Erschlaffung bei Isometrie so dar, als ob er eine „theoretische Folgerung“ sei aus der „mathematischen Entwicklung der Fick-Gad'schen Theorie“, wie er die Uebersetzung des Fick'schen Satzes in die mathematische Formelsprache nennt. Dadurch könnte das Missverständniss hervorgerufen werden, dass man Fick's Hypothese preisgeben müsste, wenn man die angebliche Folgerung verwirft. Das ist nicht der Fall, weil jener Satz thatsächlich nicht eine Folgerung ist, zu der die Theorie zwingt, sondern nur eine hypothetische Zuthat zu derselben. Meine entgegengesetzten Ansichten stehen ja auch auf dem Boden der Theorie Fick's.

Ich glaube nun zur Genüge bewiesen zu haben, dass der Satz Gad's und Kohnstamm's den Thatsachen nicht gerecht wird. Mit dem Preisgeben dieses Satzes fallen natürlich auch alle daran geknüpften Folgerungen und Hypothesen, vor allem die Annahme Gad's dass der zweiten Process unter verschiedenen äusseren Bedingungen verschieden sein soll. Uebrigens machen es auch noch andere Erwägungen in hohem Grade unwahrscheinlich, dass das hypothe-

tische Zwischenproduct bald verbrannt wird, bald nach Aussen diffundirt.

Ich habe eingangs erwähnt, dass der Satz von dem beschleunigenden Einfluss der Spannung auf die Erschlaffung nicht nur das physikalische Postulat enthält, sondern auch die Hypothese, dass die Spannung auf den chemischen Process der Erschlaffung wirke. Ueber diese Hypothese seien mir hier noch einige kurze Bemerkungen gestattet.

Vorausschicken möchte ich eine Richtigstellung der Bezeichnungen in der von mir früher vertheidigten Theorie. Ich habe damals auseinandergesetzt, dass an der Verkürzung zwei Factoren¹⁾ theilhaftig seien, und als Erschlaffungsprocess dann nur denjenigen bezeichnet, der den zweiten an der Contraction theilhaftigen Factor rückgängig macht. Es muss natürlich aber auch der ersten Factor seinen Erschlaffungsprocess haben.

Der erste Factor besteht nach der von Pflüger und Fick vertretenen Contractionstheorie, der ich mich angeschlossen habe, in der Anziehung von Atomen in der Längsrichtung des Muskels. Wenn die Atome sich angezogen haben, erschläfft der Muskel dadurch, dass die Atome sich loslösen von den Atomgruppen resp. Massen, mit denen sie bis dahin verbunden waren. Die Loslösung der Atome nach der Anziehung ist also der Erschlaffungsprocess des ersten Factors. Es ist klar, dass mit dieser Richtigstellung der Bezeichnung an dem Wesen der Theorie nichts geändert ist.

Unsere Hypothese dürfte nun wohl, soweit sie den Erschlaffungsprocess des ersten Factors betrifft, sehr plausibel erscheinen, wenn man bedenkt, dass die Atome, die die Theilchen des Muskels in der Längsrichtung, also entgegen der Spannung festhalten, nach der Contraction schon ohnehin die Tendenz zur Loslösung von diesen Theilchen haben.

Schwieriger wird es sein, sich die von mir auch angenommene Wirkung der Spannung auf den Erschlaffungsprocess des zweiten Factors vorzustellen, weil wir über diesen zweiten Factor kaum Vermuthungen aufstellen können. Da ist mir nun eine Folgerung sehr

1) Dies Archiv Bd. 52 S. 122 u. Bd. 53 S. 416.

willkommen, die Gotschlich¹⁾ aus den Resultaten seiner interessanten, unter Heidenhain's Leitung angestellten Untersuchungen über die Längenänderung des Muskels durch Erwärmen zieht. Gotschlich stellt den Satz auf, dass verstärkte Belastung eine Beschleunigung des spontan ablaufenden Ausgleichungsvorganges der thermischen Dauerverkürzung bewirkt²⁾. Dieser Satz scheint mir principiell übereinzustimmen mit meiner Annahme, dass die Spannung auch den Erschlaffungsprocess des zweiten Factors, die Restitution³⁾ beschleunigt. Denn jener Ausgleichungsprocess und dieser Erschlaffungsprocess sind identisch, weil der zweite an der Contraction betheiligte Factor identisch ist mit dem die Starreverkürzung verursachenden Vorgang und daher auch nach Gotschlich's Auffassung sich an der thermischen Dauerverkürzung betheiligt. Gotschlich's Satz ist übrigens auf Grund ganz anderer Betrachtungen gewonnen, als meine entsprechende Hypothese.

(Aus dem physiologischen Institut zu Würzburg.)

Ueber die Bestimmung der Residualluft.

Von

Dr. Fritz Schenck.

Berenstein³⁾, der nach dem Principe der Davy-Gréhan't'schen Methode die Residualluft an einer Reihe von Individuen bestimmt hat, findet im Mittel bei erwachsenen Männern etwa 800 ccm und als Verhältniss der Residualluft zur Vitalcapacität 1:3,7 bis 1:5,8. Diese Zahlen stimmen sehr schlecht mit den von G a d

1) Dies Archiv Bd. 54 S. 109.

2) A. a. O. S. 161.

3) Dies Archiv Bd. 52 S. 117.

4) Dies Archiv Bd. 50 S. 363.