

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Marburg.)

## Über den Einfluss der Belastung auf den Kontraktionsakt.

### I.

#### Wirkung von Spannungsänderungen auf die isometrische Zuckung.

Von

Dr. **J. Seemann**, Marburg.

---

(Mit 18 Textfiguren.)

---

### I. Einleitung.

Die Untersuchungen über den Einfluss der Belastung auf die Muskelkontraktion haben bekanntlich zu dem Ergebnis geführt, dass keine allgemeine Gleichung besteht zwischen Zeit, Länge und Spannung des Muskels [Fick<sup>1)</sup>], oder, mit anderen Worten, dass die Belastung den Kontraktionsakt selbst in seinem Entstehen und in seiner Entwicklung verändert [v. Kries<sup>2)</sup>]. Weil man damit ein relativ leicht zu übersehendes und bis zu einem gewissen Grade zu dosierendes und zu variierendes physiologisches Mittel in der Hand hat, um auf den Kontraktionsakt einzuwirken, durfte und darf man noch hoffen, durch ein umfassendes Studium dieser Verhältnisse in vielfachen Variationen bei isotonischem sowohl wie bei isometrischem Verfahren und der Kombination beider das Wesen der Kontraktion allmählich dem Verständnis näherzubringen. Darin liegt denn auch die grosse Bedeutung der hierhergehörigen, manchmal nicht genügend gewürdigten Arbeiten Fick's, v. Kries', Schenck's, Gad's, Blix', u. a. Wohl nur seine Gering-

---

1) A. Fick, Mechanische Arbeit und Wärmeentwicklung bei der Muskel-tätigkeit S. 138. Leipzig 1882.

2) v. Kries, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1880 S. 372.

schätzung (S. 288) der in dieser Weise gewonnenen Ergebnisse konnte v. Üxküll<sup>1)</sup> zu seiner an sich grob schematischen Vorstellung führen, dass Spannungsentwicklung und Verkürzung zwei heterogene Funktionen des Muskels seien, die auch nicht an einen und denselben Apparat, an eine und dieselbe histologische Basis gebunden sein sollen. Nach seiner Meinung ist es „sicher, dass wir die Spannung nicht“, wie u. a. Fick ausgeführt hätte, „als Ursache der Verkürzung ansprechen dürfen, sondern dass wir den beiden Funktionen zwei distinkte Apparate zuerkennen müssen: einen Verkürzungsapparat und einen Sperrapparat, der einer Wiederausdehnung Spannung entgegensetzt“. Diese Auffassung verstösst aber so sehr gegen Grundanschauungen der Physik, dass es schwer ist, ihr zu folgen, geschweige denn ihr sich anzuschliessen. Was heisst denn Spannung? Jedes beliebige Lehrbuch der Physik definiert die „Spannung“ als eine „Zugkraft“. Ein Apparat, der Kräfte zum Ziehen entwickelt, welche nachher nicht ziehen können, ist nicht denkbar. Dagegen entspricht der Satz von Fick<sup>2)</sup>, dass „der isometrische Muskelakt eigentlich der allereinfachste, elementarste ist, sofern ja die Änderung der Spannung das Ursprüngliche, die Änderung der Länge erst die Folge davon ist“, der natürlichen und allein berechtigten Anschauung, wenn man, wie es gemeint ist, die Differentiale betrachtet. Dass nicht erst potentielle Energie im grossen angesammelt wird, die nun Verkürzung erzeugt — wenngleich auch das bis zu einem gewissen Grade möglich ist und der Muskel sogar ihm künstlich durch Dehnung zugeführte Energie ausnutzen kann<sup>3)</sup> —, das hat Fick ja selbst beweisend erhärtet, dadurch, dass er die Wärmeentwicklung einer gehemmten (isometrischen) Zuckung verglich mit derjenigen einer solchen Zuckung, bei der der Muskel anfangs gehemmt, auf der Höhe der Kontraktion aber freigelassen wurde: er fand die Wärme im ersteren Fall geringer als im zweiten und schliesst<sup>4)</sup> daraus mit Recht „mit grösster Wahrscheinlichkeit, dass im Muskel nicht zum voraus potentielle mechanische Energie durch chemische Arbeit erzeugt wird und zu mechanischen Leistungen verfügbar gehalten werden kann, dass vielmehr der die mechanischen Leistungen kom-

---

1) v. Üxküll, Zeitschr. f. Biol. Bd. 44 S. 269.

2) Fick, Pflüger's Arch. Bd. 41 S. 177.

3) Fick, Pflüger's Arch. Bd. 51 S. 568.

4) Fick, Myothermische Untersuchungen S. 267. Wiesbaden 1889.

pensierende chemische Prozess notwendig zur Zeit dieser Leistungen selbst stattfinden muss“.

Die Konstruktion eines prinzipiellen Gegensatzes zwischen den beiden Funktionen, die nur Grenzfälle derselben mechanischen Erscheinungsweise der Muskeltätigkeit darstellen, ist also unstatthaft und kann darum für die mangelnde Übereinstimmung der isotonischen und isometrischen Kurve des sich kontrahierenden Muskels unter keinen Umständen eine Erklärung verschaffen; eine Erklärung dafür kann aber aus den wechselnden äusseren Verhältnissen und aus ihrer Einwirkung auf den Kontraktionsprozess mit Recht abgeleitet werden.

Über den Kontraktionsvorgang selbst ist man, wesentlich auf Grund der mechanisch und myothermisch festgestellten Tatsachen, zu einer Anschauung gelangt, welche im Prinzip von allen Autoren, die sich selbst mit solchen physikalischen Untersuchungen beschäftigt haben, angenommen ist und zur Erklärung der von ihnen gefundenen neuen Tatsachen herangezogen wird. Durch Ableitung<sup>1)</sup> aus dem zweiten Hauptsatz der mechanischen Wärmetheorie hat Fick die Vorstellung mehr als wahrscheinlich gemacht, die Pflüger<sup>2)</sup> auf spekulativem Wege aus seinen Ansichten über den Vorgang der physiologischen Verbrennung überhaupt sich gebildet hatte: dass nämlich „die chemischen Anziehungskräfte von vornherein schon mehr oder weniger im Sinne der zu erzielenden mechanischen Wirkung geordnet und unmittelbar an dieser beteiligt seien,“<sup>3)</sup> dass also die Verbrennung der kraftgebenden Substanz unmittelbar ohne irgendwelchen Umweg, sei es über die Wärme, sei es über einen neuen chemischen Prozess, die mechanische Wirkung entfaltet. Diesem durch die Verbrennung bedingten ersten, zur Kontraktion (Spannungsentwicklung oder Verkürzung, eventuell mit Arbeitsleistung) führenden Prozess folgt dann nach der geltenden Ansicht ein zweiter als unmittelbare Fortsetzung, welcher zur Erschlaffung führt und den Muskel in den ursprünglichen Zustand zurückversetzt. Nach der Vorstellung Fick's beruht er auf einem ähnlichen chemischen Prozess wie der erste, vielleicht auf vollständiger Verbrennung von während der ersten Phase gebildeten Zwischenprodukten; andere

---

1) Siehe z. B. Fick, Mechanische Arbeit und Wärmeentwicklung S. 157.

2) Pflüger's Arch. Bd. 10 S. 329.

3) Fick, Mechanische Arbeit und Wärmeentwicklung S. 158.

Autoren sehen ihn als einen assimilatorischen Vorgang an, als den Restitutionsvorgang der während der ersten Phase verbrauchten kontraktile Materie auf Kosten von aussen zugeführter oder im Muskel selbst vorrätiger Nährstoffe und des Sauerstoffs. In jedem Falle läge ihm also eine Art Verbrennungsvorgang zugrunde, und es ist wahrscheinlich, dass auch der zweite Muskelprozess unter positiver Wärmetönung abläuft.

Auf beide Prozesse kann sich die Einwirkung der Spannung erstrecken, und der Einfluss der wechselnden Belastung auf den Muskelakt kann also a priori ein doppelter sein.

Schon nach Ed. Weber's<sup>1)</sup> Untersuchungen nimmt mit steigender Belastung die Grösse der geleisteten Arbeit bis zu einer gewissen Grenze der Last zu und erst bei höheren Belastungen wieder ab. Heidenhain<sup>2)</sup> hat nachgewiesen, dass der Verbrauch an Stoffen, gemessen an der Säuerung des Muskels, und die überhaupt entwickelte Energie, gemessen an der Wärmeentwicklung, mit der Belastung wächst, allerdings innerhalb bestimmter, ziemlich hochgesteckter Grenzen. Aber nicht nur das, — auch der Nutzeffekt, d. h. das Verhältnis der als Arbeit nutzbar gemachten Energie zu der als Wärme verloren gehenden, wird für die Arbeit bei weitem (bis ca. fünfmal) günstiger bei grösserer Last [Fick<sup>3)</sup>].

In diesen Wirkungen sieht man mit Recht die Kontraktion, also im wesentlichen den ersten Prozess fördernde; demgegenüber sind aber auch scheinbar ungünstige, hemmende Wirkungen bekannt, die sich in einer Herabsetzung der Kontraktionsgrösse äussern, soweit sie mechanisch in die Erscheinung tritt. Bei gestatteter Verkürzung (z. B. isotonischem Verfahren) wird schon durch die Dehnung, die infolge der stärkeren Belastung der Muskel erfährt, in rein physikalischer Weise bis zu einem gewissen Grade den kontraktile Kräften entgegengewirkt. Diese direkte Behinderung der Kontraktion durch die Dehnung kann aber nur gering angeschlagen werden, und den unter Umständen stark hervortretenden hemmenden Einfluss der Belastung (resp. Spannung) hat Schenck<sup>4)</sup>

1) Wagner's Handwörterbuch der Physiologie Bd. 3 (2) S. 93 ff. u. 99.

2) R. Heidenhain, Mechanische Leistung, Wärmeentwicklung und Stoffumsatz bei der Muskeltätigkeit. Leipzig 1864.

3) A. Fick, Pflüger's Arch. Bd. 16 S. 59. und Mechanische Arbeit usw. S. 221.

4) F. Schenck, Pflüger's Arch. Bd. 57 S. 614.

in der Weise gedeutet, dass dieselbe den zweiten, den Erschlaffungsprozess beschleunigt, dadurch, dass sie auf den ihm zugrunde liegenden chemischen Prozess unmittelbar ihre Wirkung in ähnlicher Weise entfaltet, wie es auch für den ersten Prozess angenommen wird. Die wichtigsten Tatsachen, auf welche sich diese Deutung stützt, sind folgende. Den Grund legten die Erfahrungen an Zugschleuderzuckungen<sup>1)</sup> und insbesondere die aus den Kurven derselben abgeleiteten Integralkurven für die Wirkung der beiden Prozesse, von denen die des zweiten Prozesses eine grössere Steilheit besitzt als bei Isotonie. Ferner zeigte sich an Zugzuckungen<sup>2)</sup>, bei denen der Muskel während einer sonst isotonisch verlaufenden Kontraktion plötzlich und für kurze Zeit gedehnt wurde, dass das Endstück der Kurve nicht wesentlich anders als die isotonische Kurve verläuft, wenn die Spannungsänderung gleich im Beginn der Zuckung erfolgt; je später man aber den Beginn der Spannungsänderung auf den Beginn der Verkürzung folgen lässt, desto mehr tritt eine Verfrühung des Endstücks ein; Ermüdung schränkt die hemmende Wirkung der Spannung ein, hebt sie aber nicht vollständig auf. Hierher gehört auch der beschleunigte Abfall der Muskelkurve, welche bei Anschlagszuckungen<sup>3)</sup> des erwärmten Muskels auftritt; Schenck ist auch geneigt<sup>4)</sup>, die von v. Kries gemachte Beobachtung hierherzurechnen, dass bei Entlastungszuckungen das erreichte Kontraktionsmaximum immer unter der isotonischen Zuckungshöhe bleibt. Diese Tatsachen führen, wie an den genannten Orten ausgeführt wird, zu dem Satze, dass sich die Wirkung der Spannung auf beide Muskelprozesse erstreckt; die Wirkung auf die eine Phase äussert sich in einer Förderung, die auf die andere in einer Hemmung der Verkürzung; durch Interferenz der durch die Spannung abgeänderten Prozesse lassen sich nicht nur die angeführten Tatsachen zwanglos erklären, sondern auch insbesondere die Inkongruenz der Längen- und der Spannungskurve des zuckenden Muskels.

Indessen ist diese Deutung nicht ohne Widerspruch geblieben; einige Autoren haben geglaubt, sich ihr nicht anschliessen zu können.

---

1) Pflüger's Arch. Bd. 50 S. 173 ff. und 183.

2) Pflüger's Arch. Bd. 61 S. 88.

3) Pflüger's Arch. Bd. 55 S. 626 und Bd. 57 S. 608.

4) Pflüger's Arch. Bd. 59 S. 394.

Gad und Kohnstamm<sup>1)</sup> sind zu der entgegengesetzten Auffassung gelangt; sie schliessen, dass die Spannung (nach ihnen = Verhinderung der inneren Umlagerung) den zweiten Muskelprozess verzögere. Für ihre Begründung ist Voraussetzung, dass alle Muskelelemente während der Kontraktion als in gleicher Schwingungsphase befindlich angesehen werden dürfen, und dass die Spannung die inneren Umlagerungen hindert, dass bei Isometrie die der Isotonie entsprechende innere Umlagerung unterbleibt, — Ansichten, über deren Berechtigung begründete Zweifel erhoben werden können<sup>2)</sup>. Über die Art der Konstruktion der Integralkurven, die die genannten Autoren vornehmen, sind von Schenck Einwände erhoben worden; allerdings ist über die Zulässigkeit derselben in der literarischen Diskussion unter den Autoren eine Einigung nicht erzielt worden.

Blix<sup>3)</sup> bestreitet überhaupt den Einfluss der Spannungsvermehrung auf den Kontraktionsakt, weil bei der Aufstellung des genannten Satzes Verschiedenheiten in der Ausgangslänge des Muskels nicht genügend berücksichtigt seien, und möchte die Tatsachen, aus denen er abgeleitet ist, durch Verschiedenheiten im Verlaufe der sekundären elastischen Vorgänge und durch verschieden grosse Beteiligung der nicht-kontraktilen elastischen Teile des Muskels an der Kontraktion bedingt sein lassen.

Trotz der schon von Professor Schenck selbst gegebenen Widerlegungen<sup>4)</sup> dieser Einwände, welche grösstenteils mehr indirekter Art waren, und deren ausführliche Wiedergabe hier unterbleiben kann, lag doch der Wunsch nahe, seinen Satz durch erneute Untersuchungen zu prüfen und eventuell zu stützen.

Zu diesem Zwecke empfahl sich eine erneute Untersuchung der Zugzuckungen mit Hilfe der Spannungsregistrierung; denn beim isometrischen Verfahren fallen zunächst einmal alle die Einflüsse fort, wie elastische Nachwirkung, Nachschrumpfung usw., welche Blix

1) Gad, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1893 S. 170, 1894 S. 400, 1897 S. 336. — Kohnstamm, ebenda 1893 S. 49 und 125.

2) v. Kries, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1895 S. 147. — Schenck, Pflüger's Arch. Bd. 55 S. 179 ff.

3) Skandin. Arch. Bd. 5 S. 152, Bd. 6 S. 240.

4) Pflüger's Arch. Bd. 55 S. 175 ff., Bd. 59 S. 400 ff., Bd. 62 S. 449, Bd. 64 S. 633, Bd. 71 S. 186.

Veranlassung zu seinen Einwänden gegeben haben, und die Ausgangslänge ist bei dieser Methodik ganz oder nahezu die gleiche in den einzelnen Versuchen; und wenn bei dieser Untersuchungsart die von Schenck beschriebene Erscheinung doch eintritt, so ist es nicht mehr statthaft, sie auf sekundäre elastische Veränderungen in den nicht-kontraktilen Teilen des Muskels zurückzuführen. Da ferner die Kraft direkt gemessen wird, lassen sich aus dem Verlauf der Kurve die zeitlichen Beziehungen auf den Kontraktionsvorgang selbst besser ablesen, während bei der Längenregistrierung wegen der Überwindung der inneren Widerstände die Trägheit der Teilchen sich mehr geltend machen muss und zeitliche Verschiebungen nach dieser Richtung hin vorkommen müssen. Endlich liegt noch ein weiterer Vorteil gegenüber dem isotonischen Verfahren in folgendem begründet. Durch die Dehnung wird der Muskel länger, und es muss schon infolge des Eingriffes an sich ein Sinken der Längenkurve eintreten, das obendrein durch die dem Zeichenhebel durch den Zug erteilte lebendige Kraft noch gesteigert wird; da nun die physiologische Wirkung des Zuges sich ebenfalls in einer Erniedrigung der Kurve äussert, wird es schwerer sein, zu erkennen, was durch die Dehnung direkt und was durch ihre Wirkung auf den Muskelakt zustande gekommen ist. Das ist bei Isometrie anders: der Zug erhöht die Spannung und muss den Zeichner von der Nulllinie fortbewegen, während, wenn die Wirkung hier in derselben Weise zutage tritt, dadurch die Kurve erniedrigt werden muss.

Die Untersuchung bezweckte ferner, eine weitere Frage zu beantworten. Bei der isometrischen Zuckung erfolgt schon ein allmählicher Zug durch die sich im Muskel entwickelnde Spannung selbst. Es fragte sich nun, ob durch einen schneller einwirkenden Zug von aussen her in noch höherem Grade auf den zweiten Muskelprozess eingewirkt werden kann, als es die selbstentwickelte Spannung ohnehin schon tut. Nach Schenck's<sup>1)</sup> Untersuchungen an den Zug- und Anschlagzuckungen ist diese Erwartung wahrscheinlich, da er zu dem Schlusse kommt, dass die Plötzlichkeit des Angriffes der Zugkraft von hoher Bedeutung für das Zustandekommen der Wirkung ist.

Die anfänglich von diesen Gesichtspunkten aus vor zwei Jahren bereits begonnenen Versuche haben allmählich durch sich erweiternde

1) Schenck, Pflüger's Archiv Bd. 61. S. 77.

Fragestellungen an Ausdehnung gewonnen; wenngleich sie bis jetzt noch nicht zu dem gewünschten Abschluss gediehen sind, glaube ich doch mit der Publikation der bis dahin gemachten Beobachtungen<sup>1)</sup> nicht mehr zurückhalten zu sollen, um so mehr, als ich in dem letzten Jahre durch andere Untersuchungen von der Weiterführung dieser Arbeit abgehalten wurde und auch in der nächsten Zeit an eine Wiederaufnahme derselben nicht denken kann.

## II. Experimenteller Teil.

### Versuchsordnung.

Die für die Untersuchungen benutzte Versuchsaufstellung war folgende (Fig. 1). An dem Schönlein'schen Stativ wurde der Längenzeichner ersetzt durch einen äquilibrierten Messinghebel *A*, dessen Schwerpunkt in der Achse lag; an demselben wurde das untere Ende des Muskels befestigt, während das obere Ende desselben an einem über ihm befindlichen, nach dem Blix-Bürker'schen Prinzip hergestellten Spannungszeichner *C* angriff. An der zweiten in der Verlängerung der ersten liegenden Achse des Statives befand sich ein ebenfalls äquilibrierter Stahlhebel *B*. Derselbe trug an dem einen Ende seitlich angeschraubt einen Stift (in der Figur, da an der abgewandten Seite liegend, nicht sichtbar), mit Hilfe dessen er auf den neben ihm liegenden Messinghebel *A* aufschlagen konnte, wenn er, nachdem er bis dahin elektromagnetisch festgehalten war, nach Aufhebung des Magnetismus — das geschah, indem ein Unterbrecher, der in den Magnetstromkreis eingeschaltet war, durch die rotierende Trommel zu bestimmter Zeit geöffnet wurde — durch die Kraft einer gespannten Feder *D* zurückschnellte. Remanenter Magnetismus wurde nach Möglichkeit ausgeschaltet durch Auflegen eines Blättchens Papier auf das Magnetenpaar *E*. Dadurch, dass die Feder in den aufeinanderfolgenden Versuchen gleichmässig gespannt war, wurde der Hebel in der einzelnen Versuchsreihe mit gleicher Kraft geschleudert.

---

1) Eine kurze Mitteilung über die gewonnenen Resultate habe ich in der Novembersitzung 1903 in der Gesellsch. zur Bef. d. ges. Naturwissensch. zu Marburg gegeben.



Die starken Schwingungen, die der Zeichner durch das Aufschlagen des Stahlhebels auf den Muskelhebel erfuhr, liessen sich vermeiden dadurch, dass eine starre Zeichenfeder (hohlgestanztes Aluminiumblech) gewählt wurde, welche steil, d. h. in der Richtung einer Sekante, ziemlich fest an die Trommel angelegt wurde. Auf der bewegten Trommel geschah die Einstellung der Feder, wie aus den mitgeteilten Kurven zu ersähen ist, mit hinreichender Schnelligkeit, durch die steile Richtung aber dämpfte sie ihre transversalen Schwingungen selbst.

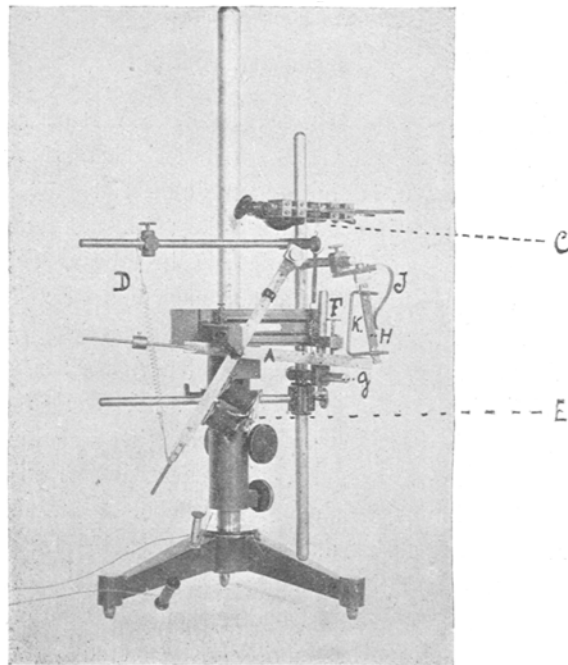


Fig. 1.

Um eine übermässige Dehnung des Muskels durch das Aufschlagen des Hebels *B* zu verhindern, wurde in entsprechender Entfernung unterhalb des Messinghebels *A* ein festes Widerlager *G* angebracht.

Es kam darauf an, dem ganzen System die nötige Festigkeit zu geben und dabei doch dem Muskel möglichst genau eine konstante, nahezu 0 g betragende Anfangsspannung zu geben, die auch dann bestehen blieb, wenn der Muskel plötzlich, aber vorübergehend ge-

dehnt war. Dazu reichten die sonst zum Einstellen gebräuchlichen Aufhängehaken mit Schraubenvorrichtungen nicht aus, da sie den während des Versuchs benötigten plötzlichen Spannungserhöhungen nicht den nötigen Widerstand boten. Es wurde deshalb über dem Muskelhebel, auf dessen Kante sie aufstiess, eine fest fixierte, ziemlich fein geschnittene Schraube *E* angebracht. Mit dieser wurde, nachdem das Muskelpreparat eingespannt war, der Messinghebel *A* verstellt und damit der Muskel gespannt, und zwar so, dass nach einmaliger, kurzer, kräftiger Dehnung des Muskels die Stellschraube so lange gedreht wurde, bis der Messinghebel auf dem unter ihm befindlichen Querbalken *G* fest fixiert auflag. Dann wurde der Querbalken mit dem so auf ihm befestigten Muskelhebel so weit gesenkt, bis der Spannungszeichner, von dem vorher bei ungespanntem Muskel die Nulllinie aufgezeichnet war, eine Spannung<sup>1)</sup> von 100–300 g, je nach dem Versuch, anzeigte; das war dann also der Maximalbetrag, um den die Spannung in dem einzelnen Versuch erhöht werden konnte. Danach wurde die Stellschraube wieder so weit zurückgedreht, bis der Zeichner nur äusserst wenig mehr über der Nulllinie stand, die Spannung also wenig mehr als 0 g betrug.

Durch Wiederholung der Aufzeichnung der Spannung in der Ruhe am Schluss der Versuchsreihe wurde endlich festgestellt, dass der Betrag dieser geringen Anfangsspannung (10 bis höchstens 20 g) der gleiche oder nahezu der gleiche geblieben war; denn die vielen Züge, welche während einer Versuchsreihe vorgenommen waren, bewirkten bisweilen eine geringfügige Abnahme der dem Muskel von vornherein erteilten Spannung, hatten also nur eine minimale dauernde Dehnung im Gefolge.

Als Präparat wurde in den meisten Fällen das Fick'sche Doppelpreparat der Adduktoren des Froschschenkels in kurzer Anordnung benutzt, seltener der Gastrocnemius, in einer Anzahl von Fällen kurarisiert, meistens ohne Anwendung von Kuraré; ein Unterschied zwischen diesen Präparaten zeigte sich in keiner Weise. Von der Zuckungsreihe, deren ein Muskelpaar fähig war, konnte nur ein Teil für die Versuche benutzt werden. Die ersten Zuckungen eines Muskels eigneten sich wegen der sich öfter zeigenden (isometrischen!)

---

1) Das entspricht etwa einer Dehnung um 2–5 mm der ca. 40–50 mm langen Muskeln.

Treppe nicht gut zum Vergleich untereinander; deswegen liess ich in der Regel den Muskel erst eine Reihe von Zuckungen (4—8) ausführen, bis die beiden unmittelbar nacheinander aufgenommenen Kurven aufeinanderfielen. Ermüdete Muskeln zeigten den Einfluss der Dehnung nicht mehr so gut, ganz abgesehen davon, dass an solchen Präparaten die Spannungswerte natürlich bedeutend niedriger waren als zu Anfang des Versuchs; nach etwa 30—40 Zuckungen war deswegen ein Muskelpräparat für die weiteren Versuchszwecke nicht mehr zu verwenden.

Als Schreibtrommel diente das Zylindermyographion in der leichten und handlicheren Form, die Herr Professor Schenck den Apparaten für unsere Kurs- und Institutszwecke gegeben hat.

Der Reiz, maximale Öffnungsinduktionsschläge, wurde dem Muskel direkt zugeleitet. Die Unterbrechung des Elektromagnetstromkreises geschah durch einen auf dem oberen Rande der Trommel verstellbar angebrachten Stift.

#### a) Versuche mit einfacher Dehnung.

Das Resultat, welches die Zugzuckungen unter isometrischem Verfahren geliefert haben, lässt sich leicht aus den Kurven, welche in den Fig. 3—7 abgebildet sind, entnehmen. Es ist in den einzelnen Figuren über jeder Abszisse eine isometrische Kurve aufgenommen

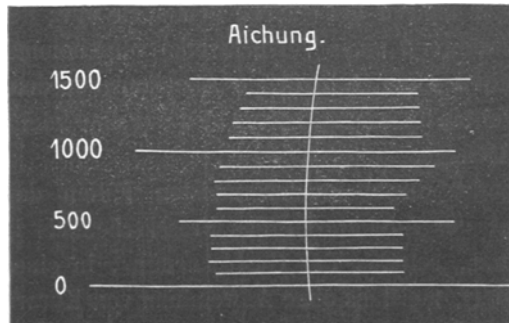


Fig. 2.

und in dieselbe hineingezeichnet noch eine oder mehrere, in deren Verlauf der Muskel plötzlich gedehnt wurde. Es steigt infolge der Schleuderung des Zeichenhebels die Kurve schnellend an und fällt ebenso rasch wieder, wobei sie meistens über die Gleichgewichtslage hinausfährt, und erst, nachdem sie einmal oder einige Male hin- und

her geschwungen hat, zeigt sie dann wieder den richtigen Verlauf der Spannung an. In der Fig. 2 ist die Aichungsskala des verwendeten Spannungszeichners wiedergegeben. Die horizontalen Linien geben die Stellung der Zeichnerspitze bei um je 100 g wachsenden Spannungen von 0—1500 g an.

Die Fig. 3, 4 und 5 geben ein paar Versuche wieder, in denen nach und nach zu verschiedenen Zeiten des Zuckungsverlaufes die

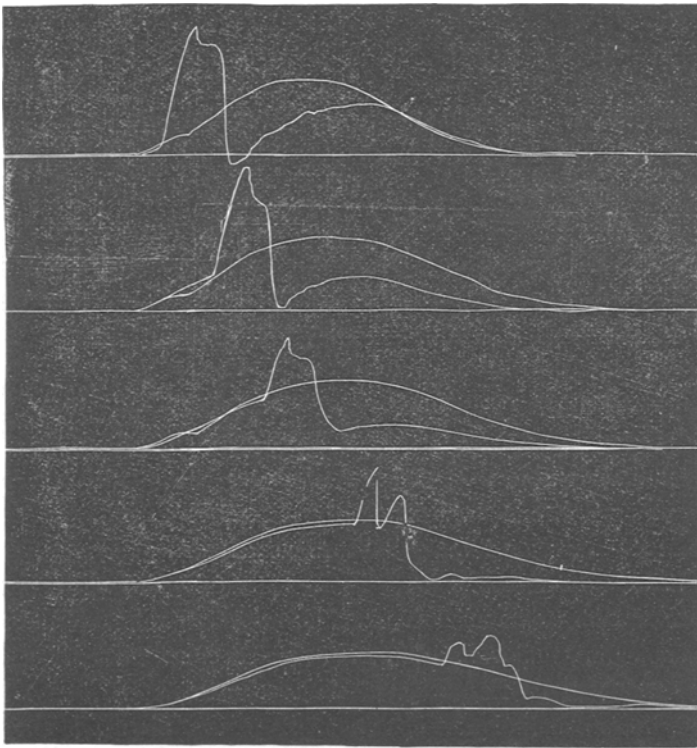


Fig. 3.

Dehnung vorgenommen wurde; Fig. 6 gibt in einer Reihe von Kurven Aufklärung über den Effekt von Dehnungen, welche im Beginn der Kurve, im Stadium der latenten Reizung und vor demselben, vorgenommen wurden. Wo es von Wichtigkeit ist, wurde durch einen nach abwärts von der Abszisse ziehenden Strich der Reizmoment markiert.

Die Kurven zeigen, dass nach der plötzlich einsetzenden Spannungsvermehrung des Muskels der Ordinatenwert der Kurven

sinkt. Im Verhältnis das grösste Absinken weist die Kurve dann auf, wenn die Dehnung um die Zeit des Kurvengipfels eintritt; es kann hier die Spannung, auch wenn sie beträchtliche Grade erreicht hatte, bis auf minimale Werte hinuntergehen. Gerade bei frischen Muskeln, welche hohe Spannungen entwickelten (vergl. z. B. Fig. 10), trat das starke Absinken besonders gut in die Erscheinung; auch

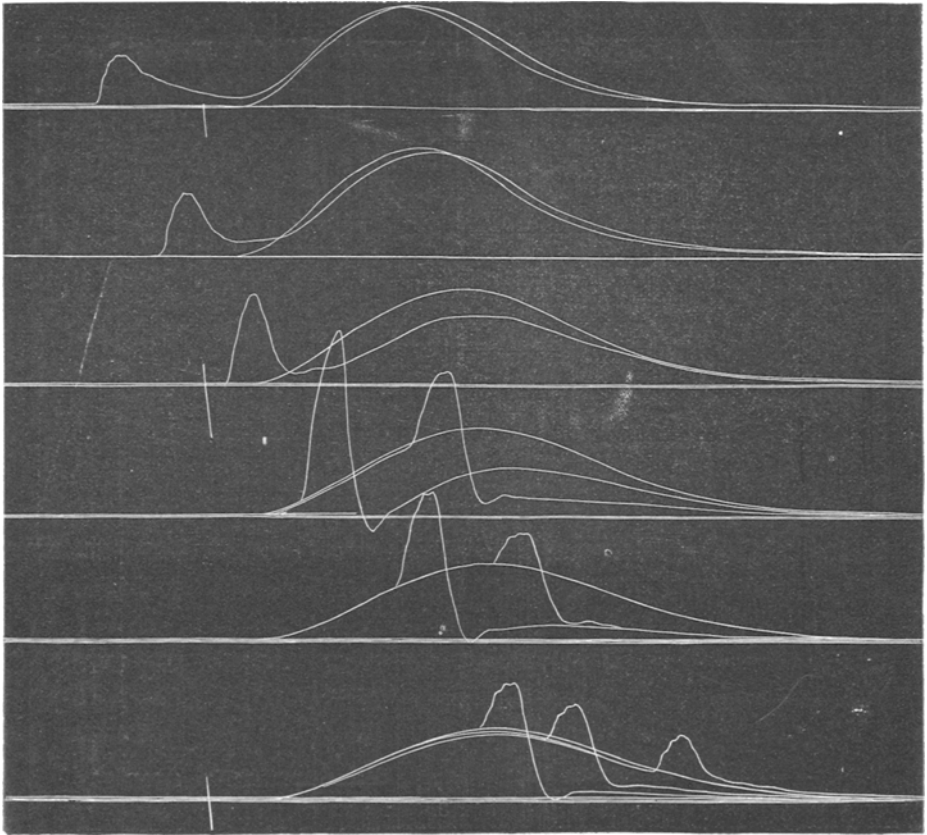


Fig. 4.

Schenck und Freisfeld haben gefunden, dass der hemmende Einfluss der Spannung auf die Verkürzung um so undeutlicher wird, je mehr der Muskel ermüdet ist.

Auf den absolut niedrigsten Wert sinken die Kurven, wenn die Dehnung in die Zeit nach dem Gipfel, in den Anfang des absteigenden Schenkels, fällt, während ganz gegen das Ende der Zuckung an-

gestellte Dehnungen wegen der geringen Ordinatenwerte der unbeeinflussten Kurve die Erscheinung weniger gut erkennen lassen.

Tritt die Dehnung vor dem Gipfel ein, so bewirkt sie ebenfalls Verminderung der Höhe; nur ist in diesem Falle der Einfluss geringer, als wenn die Dehnung später erfolgt; er lässt sich aber auch noch erkennen, wenn die Dehnung im Latenzstadium vorgenommen wird.

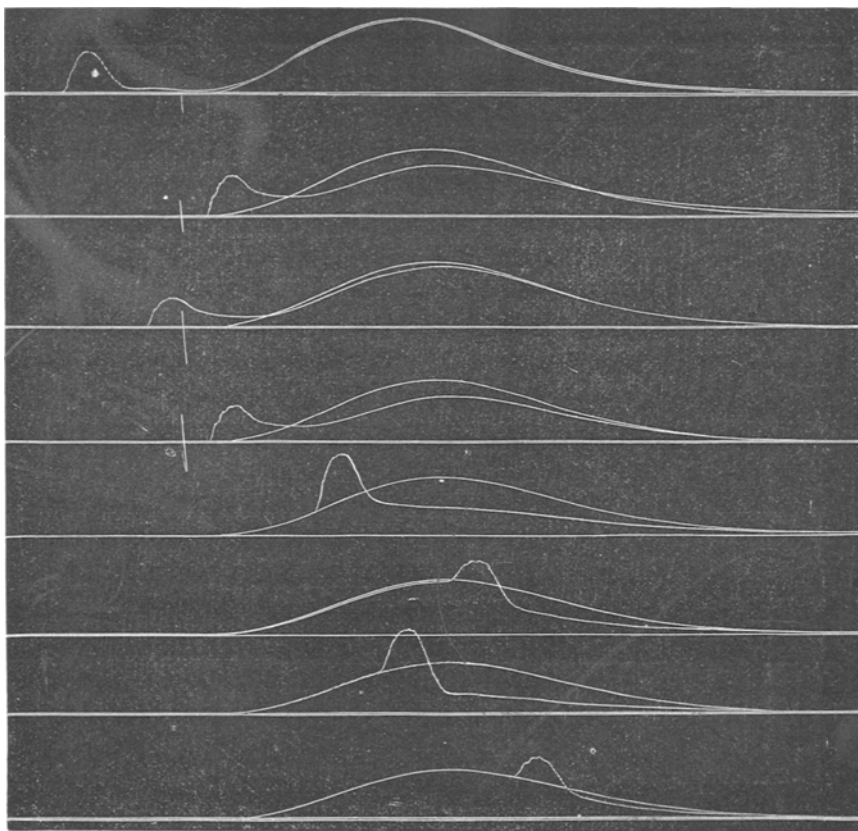


Fig. 5.

Wird der Muskel dagegen vor dem Reizmoment gedehnt, und erstreckt sich die Nachwirkung der Dehnung nicht mehr in die Zeit der Zuckung hinein, so hat sie auch gar keinen oder so geringen Einfluss auf die Kurvenhöhe, dass derselbe wohl vernachlässigt werden darf. (Fig. 6 und die ersten Reihen von 4 und 5.)

Bei Dehnung im Anfang der Zuckung fährt die Kurve nach dem Abklingen der Einwirkung in der Regel fort, anzusteigen; es pflegt

sogar der Gipfel einer solchen Kurve zeitlich nach dem der unveränderten isometrischen Zuckung zu liegen. Im Gegensatz dazu verdienen bisweilen erhaltene Kurven besondere Aufmerksamkeit, bei denen infolge von Dehnung während des aufsteigenden Schenkels sofortiges kontinuierliches Sinken eintritt, auch schon zu einer Zeit, in welcher die Zuckung des unbeeinflussten Muskels sich noch vor ihrem Gipfelpunkt befindet. (Fig. 7, Fig. 5, fünfte Reihe.) Die

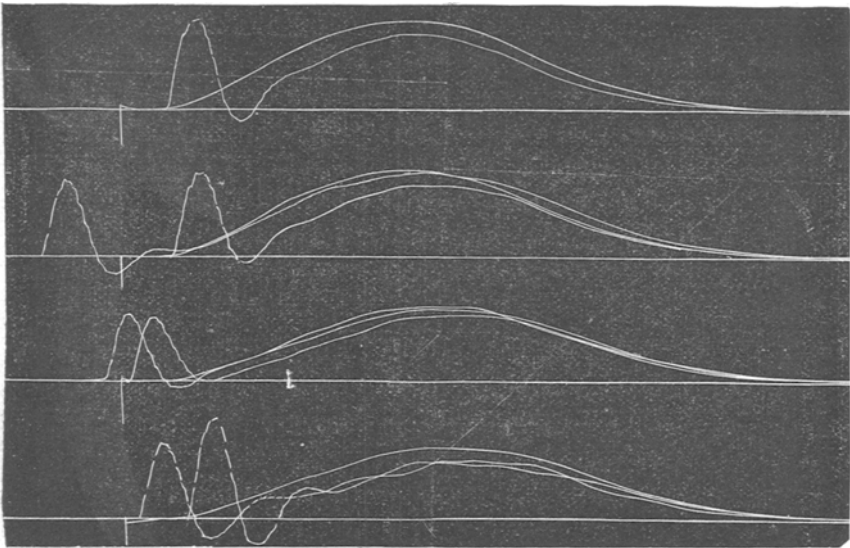


Fig. 6.

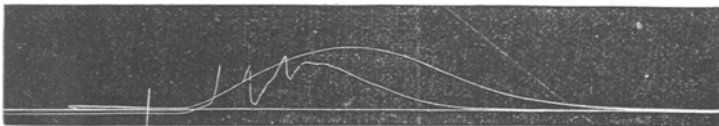


Fig.

gleiche Erscheinung ist von Schenck<sup>1)</sup> für den Verlauf isotonischer Zugzuckungen ebenfalls bisweilen beobachtet.

Die Gesamtdauer der Zuckung solcher während derselben gedehnten Muskeln ist in den in Frage kommenden Versuchen niemals verändert gewesen.

Wenn man die ganze Serie der Kurven eines Versuches be-

1) Pflüger's Arch. Bd. 71 S. 188.

trachtet, so überzeugt man sich leicht, dass, abgesehen von den gegen den Schluss der normalen Kurve vorgenommenen Dehnungen (siehe oben), der Effekt um so stärker ist, je später die Dehnung erfolgt.

#### b) Versuche mit Dehnung und Arretierung.

Gegen die bisher mitgeteilten Versuche ist der Einwand möglich, dass nicht die plötzliche Dehnung, sondern die ihr unmittelbar folgende Entspannung der Ursache des beschriebenen Phänomens sei. Um diesem Einwande, der von Gad in der Tat den Schenck-schen Versuchen gegenüber erhoben wurde, zu begegnen, musste versucht werden, die dem Zuge auf dem Fusse folgende Entlastung im Experiment auszuschalten. Wenn man die plötzlich eintretende Dehnung des Muskels nicht vorübergehen lässt, sondern den Muskel in seinem gedehnten Zustand für den weiteren Verlauf der Zuckung erhält, so fällt natürlich die Entlastung fort, und dann kann nur die Anspannung auf die Zuckung wirken; zeigt sich dann die gleiche Erscheinung, so ist die bis dahin gemachte Annahme richtig. Um diese Frage experimentell zu prüfen, wurde folgendes Verfahren eingeschlagen.

Das äussere, freie Ende des Messinghebels (Fig. 14), an dem der Muskel befestigt war, wurde an seiner oberen Kante auf beiden Seiten firstförmig auf die Länge von einigen Zentimetern abgeschrägt. Darüber wurde ein Messingarm (*H*) angebracht, der um eine mit der des Hebels parallel gerichtete Achse leicht beweglich war, und in welchem sich unten eine Nute mit spitzerem Winkel als dem der abgeschrägten Kante des Hebels befand. Mit dieser Nute lehnte der Arm steil am äussersten Ende des Messinghebels *A* und konnte, wenn der Hebel sich unter der Wucht des aufschlagenden Stahlhebels *B* senkte, durch den Druck einer kräftigen Flachfeder (*J*) auf denselben hinaufgeschoben werden. War der Arm einmal auf den Muskelhebel hinaufgeglitten, dann klemmte sich seine Nute auf dem First mit dem stumpferen Winkel fest; und der Muskel war damit in dem gedehnten Zustande fixiert, die Entlastung konnte nicht folgen. Versuche am ruhenden Muskel ergaben, dass das Aufgleiten momentan geschah, und Kontrollversuche am ruhenden wie am tätigen Muskel mit bekannter geringer Spannung (75 bis 150 g) bestätigten, dass die Fixierung in dem grössten überhaupt möglichen



Dehnungszustand erfolgte. Dabei zeigte sich aber ferner, dass auch durch den kräftigsten Aufschlag des Hebels (im magnetisierenden Strom

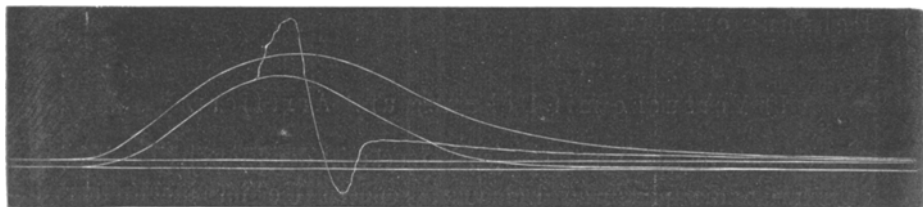


Fig. 8.

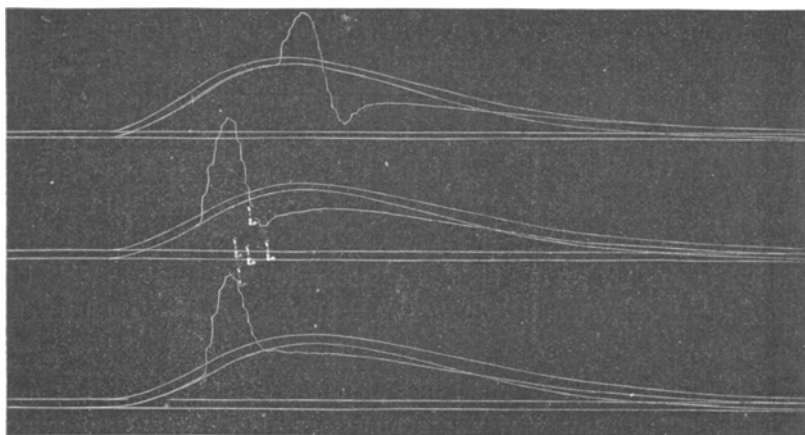


Fig. 9.

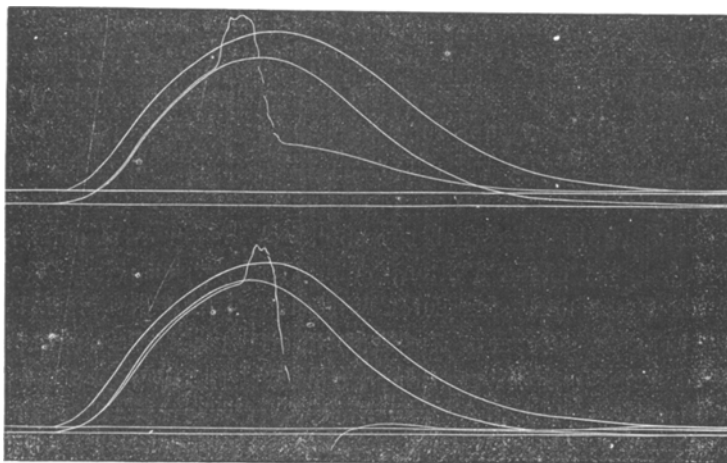


Fig. 10.

4 Dan., Spannung der Feder  $D$  so stark, dass sie nur eben durch den Magnetismus übertroffen wurde) nicht beliebig grosse Spannungsvermehrung im Muskel erhalten wurde, sondern dass dieselbe unter günstigsten Verhältnissen etwa 200 g betrug.

Die unter diesen Bedingungen angestellten Versuche ergaben im wesentlichen dasselbe wie die eingangs geschilderten einfacheren. Zum Vergleich mit der Dehnungszuckungskurve ist natürlich die isometrische Kurve heranzuziehen, welche erhalten wird, wenn der Muskel von vornherein um den gleichen Betrag gedehnt war. In den als Fig. 8, 9, 10 mitgeteilten Kurven sind deswegen zwei isometrische Kurven aufgezeichnet, und zwar die untere mit der gewöhnlichen minimalen Anfangsspannung, die obere mit der dem Muskel schon vor der Zuckung erteilten höheren Spannung. Um die letztere Kurve zu gewinnen, wurde entweder, nachdem die Kurve mit der während des Versuches einsetzenden Dehnung aufgezeichnet war, der Muskel nun in demselben gedehnten Zustand belassen und hinterher seine isometrische Zuckung aufgezeichnet bei derselben Stellung des Zeichners, oder es wurde auch bisweilen umgekehrt vor dem eigentlichen Versuch der Arretierungshebel mit seiner Nute auf den Muskelhebel aufgestellt, erst die Kurve mit der erhöhten Spannung aufgenommen und danach nach Zurückschieben des Hebels  $H$  der Arretierungsversuch angestellt.

Sämtliche so erhaltenen Kurven mit plötzlicher und andauernder Dehnung im Verlauf der Zuckung liegen unterhalb der entsprechenden Kurve mit gleichgrosser Anfangsspannung und zunächst auch unter der gewöhnlichen isometrischen Zuckungskurve; später schneiden sie dieselbe, da sie in die obere Abszisse auslaufen müssen. Ihre Dauer entspricht derjenigen der Zuckung mit Anfangsspannung und ist länger als die der unkomplizierten Zuckung.

Wie beträchtlich die Änderung der Zuckungsgrösse sein kann, mag durch ein paar Zahlenbeispiele, welche durch Ausmessung der mitgeteilten Kurven gewonnen sind, erläutert werden.

In dem Versuch der Fig. 8 betrug die Spannungsvermehrung durch die Dehnung etwa 100 g; an dem Knie der Dehnungszuckungskurve, von dem ab die Kurve wieder als Ausdruck des Spannungsverlaufes im Muskel angesehen werden darf, beträgt die Spannung 200 g; die der mit ihr zu vergleichenden isometrischen Kurve mit der Anfangsspannung 100 beträgt an dieser Stelle etwa 800 g (die der gewöhnlichen isometrischen Kurve etwa 550 g).

In Versuch 10 zeigt die Dehnungszuckungskurve 475 g Spannung statt der 1275 g der isometrischen mit Anfangsspannung (100 g); die gewöhnliche isometrische Zuckung hat 1100 g Spannung. In dem zweiten Versuch der Fig. 10, bei dem die Dehnung etwas später, aber um einen geringeren Betrag (40—50 g) erfolgt, findet sich eine Spannung von 100 statt 850 g; der Unterschied würde noch grösser sein, wenn die starken Schwingungen des Zeichners nach der Dehnung fehlten und man unmittelbar nach der Einwirkung die Spannung aus der Kurve abzulesen vermöchte. Dass auch in diesen Fällen die Wirkung stärker ist, je später die Dehnung erfolgt, lehrt ausser diesem Versuch in Fig. 10 auch eine Versuchsserie in Fig. 9. Dass

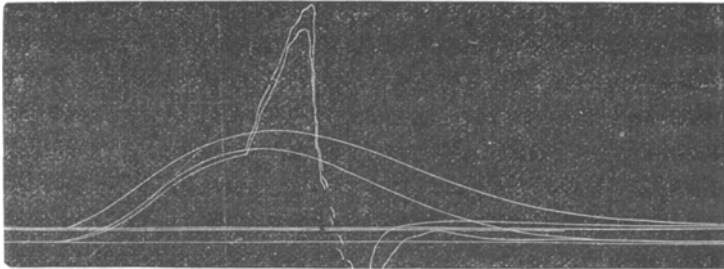


Fig. 11.

diese Kurven um nicht so grosse Beträge abfallen, rührt davon her, dass diese Kurven gegen Ende einer Versuchsreihe angestellt waren, wo der Muskel bereits etwas ermüdet war.

Ein Vergleich von Dehnungszuckungskurven eines Muskels, der im gedehnten Zustande fixiert wurde, und desselben Muskels ohne Arretierung ergibt übrigens einen Unterschied in der Ordinatenhöhe gerade um den Betrag der Dehnung. Solcher Versuche wurde eine Reihe mit dem gleichen Erfolge angestellt; allerdings gelangen dieselben wegen der Schwierigkeit der Technik nicht immer so gut, und die Übereinstimmung war nicht immer so eklatant wie in dem Beispiel der Fig. 11, bei der die beiden Kurven zum Vergleich ineinandergezeichnet sind, einmal mit vorübergehender, das zweite Mal mit dauernder Dehnung.

### c) Entlastungsversuche.

Die geschilderte Versuchsanordnung bot günstige Gelegenheit, auch den Einfluss plötzlicher Abnahme der Spannung in ihrer Wirkung auf die isometrische Zuckung zu untersuchen. Es brauchte

nur dem Messingarm *H*, der in den zuletzt beschriebenen Versuchen den Längenhebel *A* nach der Dehnung des Muskels nach abwärts gedrückt hielt, von vornherein, ehe der Reiz erfolgt war, diese Stellung gegeben und dann an einem bestimmt gewählten Zeitpunkt der Zuckung diese Arretierung des Längenhebels plötzlich gelöst zu werden, so dass der Muskel seine normale Ruhelänge wieder annehmen konnte und für den Rest der Zuckung beibehalten musste. Die Auslösung der Arretierung geschah ebenfalls elektromagnetisch durch denselben Stahlhebel *B*, der in den früheren Versuchen zum Aufschlagen auf den Schleuderhebel *A* verwendet wurde. Statt des Querstiftes, welcher sonst auf den Messinghebel aufschlug, wurde ein kürzerer angeschraubt, der den Messinghebel nicht mehr treffen konnte; mit Hilfe desselben schlug der Hebel, wenn er durch Federkraft vorschnellte, auf einen Bügel *K* auf, der in passender Stellung auf den arretierenden Messingarm *H* aufgelötet war. Die Arretierungsvorrichtung schlüpfte dadurch von der Kante des Schleuderhebels momentan herunter und konnte, wenn dies geschehen war, nicht wieder auf den Messinghebel hinaufgleiten.

Während man bei ungestörtem Verlauf der Entspannungsversuche hätte erwarten sollen, dass die Kurve um den Betrag der Entlastung sinken würde und dann annähernd parallel mit der ursprünglichen Kurve weiterverliefe, ist das tatsächlich nicht der Fall. Der Effekt der Entlastung ist vielmehr der gleiche wie bei der plötzlichen Anspannung. Auch bei Entspannung um gar nicht so hohe Werte (ca. 100 g) tritt, wie die Figuren 12 und 13 zeigen, Verminderung der Kurvenhöhe um sehr bedeutende Beträge ein; und zwar ist auch hier diese Einwirkung um den Kurvengipfel herum am grössten und nimmt gegen den Beginn der Zuckung zu ab; sie ist aber auch im Latenzstadium noch nachweisbar, während, wenn die Entlastung der Zuckung vorausgeht, eine Wirkung so gut wie nicht vorhanden ist.

Ganz reine Entlastungsversuche — das darf nicht verschwiegen werden — sind die so angestellten Versuche nicht; denn auf die Entlastung folgte in dem Anschlag des Schleuderhebels an die Schraube *F*, die den Muskel an der Verkürzung über seine Ruhelänge hinaus hindert, ein neuer Regimewechsel, ein neues Spannungsmoment, über dessen mehr oder weniger plötzliches Eintreten nur Vermutungen gehegt werden können. Es kommen ferner möglicherweise elastische Nachwirkungen in Betracht, und dazu kommt, dass

während des Stadiums der Zuckung, in welchem sich der Muskel wirklich verkürzt, Kraftaufwand zur Schleuderung des Hebels nötig wird. Es erscheint mir überhaupt fraglich, ob ganz reine Entlastungsversuche bei isometrischer Anordnung zu erzielen sind; bessere Aufklärungen würden hier aus demselben Grunde, weswegen für die Belastungsversuche das isometrische Verfahren günstiger ist, Untersuchungen mit isotonischem Verfahren gaben. Allerdings wirkt für dieses komplizierend, dass nach der Entlastung Arbeit vom Muskel geleistet und nach aussen hin abgegeben wird.

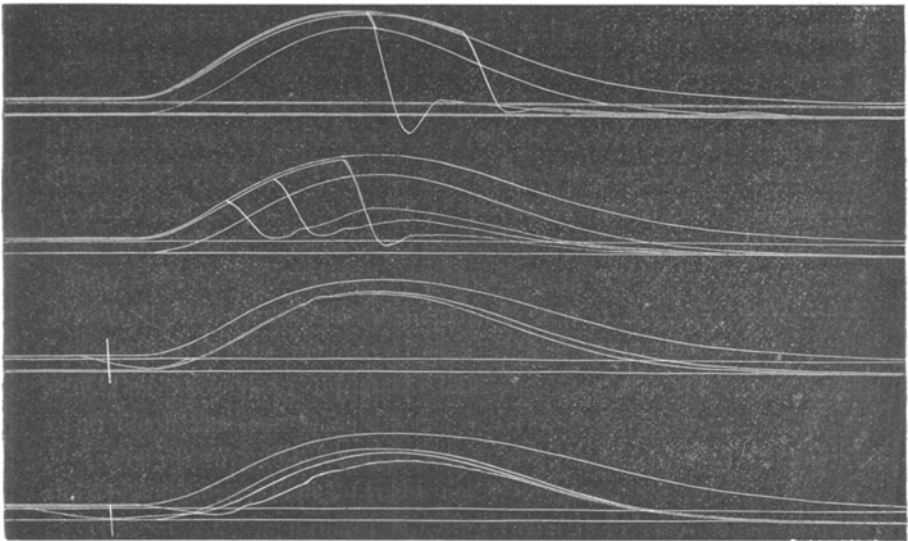


Fig. 12.

Die Ergebnisse meiner Versuche mit Spannungsregistrierung stimmen aber im Prinzip mit der durch das isotonische Verfahren gewonnenen Erfahrung überein, die sich hauptsächlich auf Untersuchungen v. Kries' und Schenck's<sup>1)</sup> gründet. Wenn während der isotonischen Zuckung der Muskel um einen bestimmten

1) v. Kries, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1880. — Schenck, Pflüger's Arch. Bd. 53 S. 494. — v. Kries schliesst daraus, dass die Entlastungsverkürzung und die Tätigkeitsverkürzung nicht unabhängig voneinander sein können, weil sich ihre Effekte nicht einfach algebraisch summieren; er hält vielmehr beide für durch denselben Vorgang im Muskel bedingt. Während der erste Schluss berechtigt ist, kann das für den zweiten nicht zugestanden werden; nur so viel ist zwingend — und das steckt schon im ersten —, dass beide Vorgänge aufeinander einwirken.

Betrag entlastet wird, so verkürzt er sich nicht in dem Masse wie dann, wenn die kleine Last von vornherein vorhanden ist; tritt mit dem ersten Beginn der Verkürzung gleichzeitig die Entlastung ein, so erreicht sie auch hier nicht den Grad der Verkürzung, wie wenn

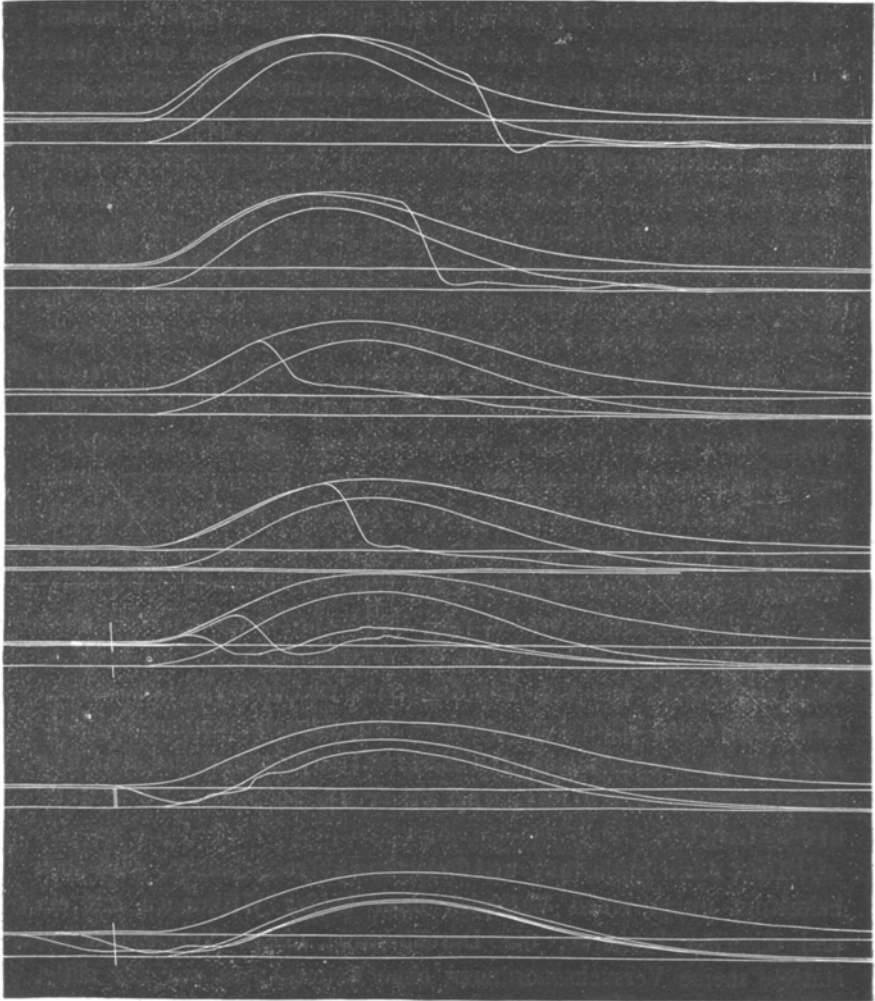


Fig. 13.

die Lastverminderung unmittelbar vor dem Reiz erfolgt ist; und auch bei schon im Latenzstadium vorgenommener Entlastung steigt die Kurve nicht bis zur Höhe der isotonischen Kurve mit kleiner Last, nur scheint es, dass, wenn in diesem Falle die Entlastung sehr

räsch<sup>1)</sup> vorgenommen wird, man bis äusserst nahe an den Beginn des aufsteigenden Schenkels der Kurve mit dem Zeitpunkte der Entlastung herangehen darf, um noch mit der des wenig belasteten Muskels gleich hohe Zuckungen zu erhalten. Nach der Entlastung bleiben die Kurven unter Umständen etwas länger auf der Höhe als die zugehörigen isotonischen und laufen über dieselbe hinaus; das widerspricht aber den anderen Erscheinungen noch nicht; denn das muss jedenfalls mit der Tatsache zusammengestellt werden, dass während einer isometrischen Zuckung infolge schneller Entlastung [Zuckung mit Anfangshemmung<sup>2)</sup>] Verkürzungsgrade erzielt werden, welche im Anfang weit unter der isotonischen Zuckung liegen, in einem kleinen Zeitabschnitt gegen Ende der Zuckung dagegen die isotonische Zuckung an Höhe übertreffen; dafür ist aber die Erklärung darin zu suchen, dass diese Verkürzung nicht ausschliesslich durch die elastischen Kräfte bewirkt wird, welche dem Muskel im Moment der Entlastung<sup>3)</sup> innewohnen, sondern dass die Entlastung, wenigstens auf der Höhe der Zuckung, neue chemische Prozesse auslöst, welche sich an dem Zustandekommen der Verkürzung mitbeteiligen müssen, und deren Betrag grösser ist als der Betrag der chemischen Prozesse, welche höchstwahrscheinlich auch dann im zweiten Stadium der Zuckung stattfinden, wenn die ganze Zuckung isometrisch verläuft.

Wenn nun auch für die Entlastungsversuche die Verhältnisse weit komplizierter liegen als für die Anspannungsversuche, so ist es doch berechtigt, aus den mit Isometrie und Isotonie gewonnenen Erfahrungen den Schluss zu ziehen — denn so weit stimmen sie jedenfalls überein —, dass auch die Entlastung hemmend auf die Kontraktion einwirkt, und zwar um so mehr, je später sie erfolgt.

Dass darin Entlastung und Belastung übereinstimmen, wird noch bekräftigt durch einen Vergleich ihrer beider Wirkungen auf ein und dasselbe Präparat; die Durchführung dieses Vergleiches gestattete meine Versuchsanordnung ohne weiteres; es war nur nötig, an demselben Punkte der Zuckung nacheinander sowohl Entlastung als plötzliche Anspannung eintreten zu lassen. Die Grösse des Effektes war bei beiden fast immer nahezu gleich.

1) Fick, Myothermische Untersuchungen S. 261.

2) Schenck, Pflüger's Arch. Bd. 53 S. 402.

3) v. Kries, 1880. — Schenck, Pflüger's Arch. Bd. 55 S. 184.

Die Kurven der Serie in Figur 14 zeigen in der ersten Reihe wieder zwei isometrische Kurven (Spannungsunterschied etwa 120 bis 150 g) und darein gezeichnet eine Entlastungskurve und eine Kurve, bei deren Aufnahme der Muskel plötzlich dauernd gedehnt wurde, die also in die obere Abszisse ausläuft. Im Endstück liegen die beiden Kurven um den Wert des Spannungsunterschiedes aus-

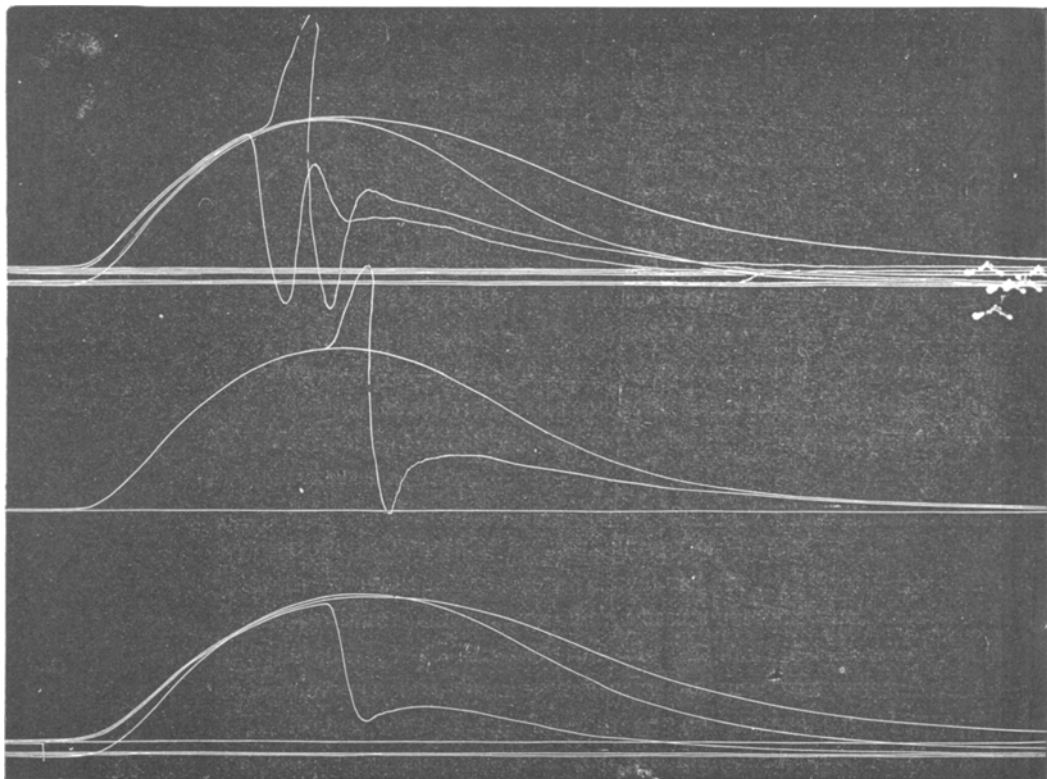


Fig. 14.

einander; nachdem der Zeichner nach den Erschütterungsschwingungen zur Ruhe gekommen ist, betragen die Ordinatenwerte an korrespondierenden Stellen der Kurven:

in der Entlastungskurve . . . . .	ca. 500 g
in der Anspannungskurve . . . . .	ca. 650 „
in der gewöhnlichen isometrischen Kurve . . . . .	ca. 1100 „
in der isometrischen Kurve mit höherer Anfangsspannung	ca. 1200 „



Die zweite Reihe gibt eine isometrische und eine nach dem einfacheren Dehnungsverfahren (mit vorübergehender Dehnung) gewonnene Kurve, bei der der Betrag der Dehnung etwas geringer (100—120 g) war, und bei der die Dehnung etwas später, auf dem

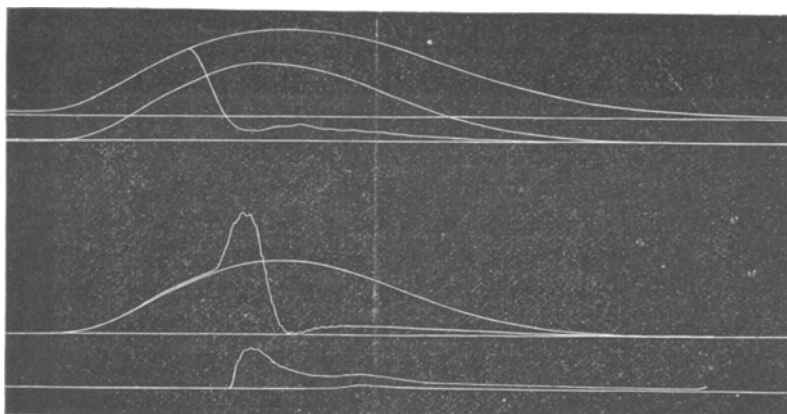


Fig. 15.

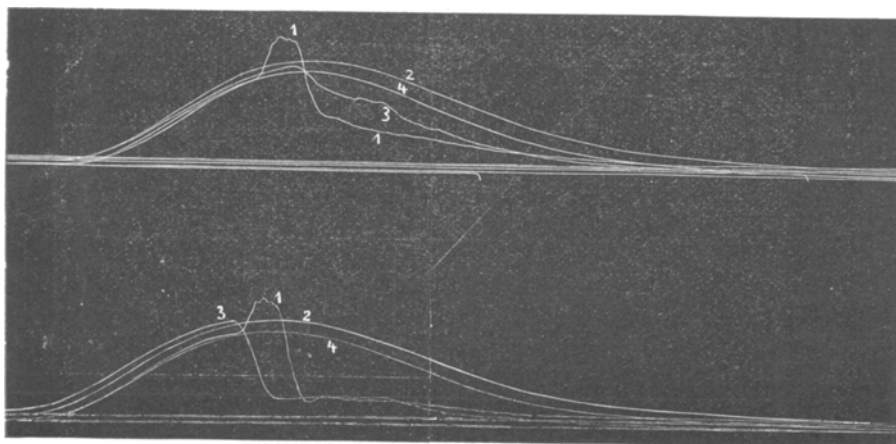


Fig. 16.

Kurvengipfel, erfolgte; in der dritten Reihe ist die zugehörige Entlastungskurve in die beiden isometrischen Kurven eingezeichnet. Die Spannungswerte dieser Kurven sind:

Anspannungskurve . . . . .	ca. 420 g
Entlastungskurve . . . . .	ca. 400 „
gewöhnliche isometrische Kurve . . .	ca. 1100 „
Gipfel beider isometrischer Kurven . .	1150/1200 g

Ferner sei noch auf die Figur 15 hingewiesen, welche bei etwas grösserem Spannungsunterschied (200 g) das gleiche Resultat zeigt.

Dieses Parallelgehen der Entlastungs- und Anspannungskurven war die Regel, doch trat es nicht immer auf; dann war aber die Wirkung der Spannungsvermehrung merkwürdigerweise grösser als die der Entspannung; dafür sind die in der Figur 16 wiedergegebenen Kurven Beispiele. Die Entlastungskurve liegt während des grössten Theiles ihres Verlaufes über der Anspannungskurve; bis sie, da letztere wegen der dauernden Dehnung in die höhere Abszisse ausläuft, von derselben geschnitten wird.

### III. Zusammenfassung und Theoretisches.

Die Dehnungsversuche, bei welchen der Muskel nach dem Eintritt der Spannungssteigerung in dem gespannten Zustande erhalten wurde, haben den Beweis erbracht, dass wirklich die Spannungsvermehrung schuld an dem plötzlichen Absinken der Kurven ist und nicht die Entlastung, welche in den einfacheren Versuchen des ersten Abschnittes auf die Anspannung folgen muss. Dass auch die Entlastung die gleiche Wirkung hat, kann diesen Beweis nicht entkräften. Es muss beiden physikalisch ja allerdings entgegengesetzt zu beurteilenden Massnahmen vielmehr die gleiche Wirkung auf den Muskel zugeschrieben werden, zumal da auch der Grösse nach in der Regel die Effekte übereinstimmen. Das zeigt aber zum Überfluss noch einmal, dass die immerhin auffallend starken Verminderungen der erlangten Spannungswerte durch irgendeine rein physikalische Wirkung auf das kontrahierte Muskelgewebe auch bei der hier innegehaltenen Versuchsmethodik nicht erklärt werden dürfen. Dieses Argument ist vielleicht noch schlagender als der Umstand, dass in Kontrollversuchen am ruhenden Muskel auch bei den stärksten und plötzlichsten der angewandten Spannungssteigerungen eine dauernde Veränderung des Muskels in seinen elastischen Eigenschaften nicht auftrat, und dass in den Versuchen, wo die Dehnung oder Entlastung unmittelbar der Kontraktion vorherging, sie dieselbe nicht in ihrer Art oder Intensität beeinflusste.

Es ist also auch für die mitgetheilten Beobachtungen keine andere Erklärung möglich, als dass die Spannungsänderung, sowohl die Anspannung wie die Entspannung, den Kontraktionsvorgang selbst und direkt alteriert, und wenn man daran denkt, dass das für den Ein-

fluss steigender Belastung als Gesetz bekannt und anerkannt ist, so wird das zunächst Frappierende und Rätselhafte dieser Erscheinung sofort sehr eingeschränkt; neu ist nur, dass nach diesen Versuchen auch die Entlastung in dem angedeuteten Sinne den eigentlich ursächlichen Vorgang der Kontraktion alterieren zu können scheint. Eine Vermutung der Art hat zwar als Einwand gegen Schenck's Ausführungen Gad bereits ausgesprochen, ohne aber dieselbe experimentell begründet zu haben.

Welcher Art ist nun die Einwirkung? Können wir aus den Kurven und den aufgezählten Befunden Anhaltspunkte ersehen für oder gegen die eingangs erwähnte Deutung Schenck's (von ihm natürlich nur für die Spannungsvermehrung gegeben), dass nämlich die Spannungsänderung den zweiten Muskelprozess beschleunigt?

Das plötzliche Absinken der Kurven könnte man erklären auf zwei einander entgegengesetzte Weisen: entweder es kommt zustande dadurch, dass der erste, zur Kontraktion führende (hier Spannungs-entwicklung) Prozess gehindert wird, oder dadurch, dass der zweite, die Erschlaffung herbeiführende und bedingende Prozess beschleunigt wird; denn eine Steigerung desselben ist ausgeschlossen, da er in seiner Intensität natürlich abhängt von der des ihm vorangehenden ersten.

Der Eindruck, den man vielleicht bei Betrachtung von einzelnen Kurven mit Spannungsvermehrung anfänglich gewinnen könnte, als ob die kontraktile Molekularkräfte in ihrem Bestreben, sich zu ordnen, gestört und gehemmt würden, und als ob so durch die Dehnung die durch die Kontraktion entwickelte Spannung aufgehoben würde, scheint mir nicht bestehen zu können. Es würde sonst in den vielen Versuchen wohl einmal vorgekommen sein, dass die entwickelte Spannung ganz verloren gegangen wäre; vollständiges Absinken auf die Nulllinie war aber nie der Fall; der noch in der Entwicklung begriffene Teil des ersten Prozesses kommt noch sehr wohl zur Geltung, so dass unter Umständen die Kurve nach der Dehnung und dem dadurch herbeigeführten Absinken noch ansteigen kann; die Kurve erreicht jedenfalls immer erst ihr Ende dort, wo auch die gewöhnliche isometrische Kurve in die Abszisse ausläuft. Das spricht sich besonders schön aus in den Kurven der Versuche, in denen der Muskel in gedehntem Zustande fixiert gehalten wurde; dieselben zeigen deutlich, dass die vermehrte Belastung, wenn sie dauernd am Muskel bleibt, auch noch sehr spät in der Zuckung einen günstigen Einfluss auf den ersten Prozess entfaltet; denn die Kurve läuft über den End-

punkt der einfachen Kurve hinaus bis an das Ende der Zuckungskurve, welche von dem Muskel bei erhöhter Anfangsspannung geliefert wird. Ganz abgesehen von dem allen würde diesem Eindruck das widersprechen, was man überhaupt und sonst von dem Einfluss der Spannung auf den Kontraktionsakt kennt; denn es besteht kein zwingender Grund für die Annahme, dass eine kurze oder rasch einsetzende Spannungsvermehrung gerade entgegengesetzt wirkt wie eine länger andauernde.

Der Umstand, dass die Grösse des Effektes der Dehnung resp. Entspannung in unseren Versuchen wächst, je später im Verlauf der Zuckung die Dehnung auf den Muskel eingewirkt hat, weist aber darauf hin, dass die Einwirkung derselben sich erstreckt auf einen Vorgang, der im Anfang der Zuckung gering entwickelt ist und gegen den Gipfel zu und noch mehr gegen das Ende der Zuckung allmählich an Intensität gewinnt. Das kann nur der zweite, kontraktionslösende Muskelprozess sein, und die Wirkung, die ihn ergreift, muss eine beschleunigende sein. Durch einen Blick auf eine der mitgeteilten Kurvenserien wird man darüber sofort und am besten belehrt, und es bestätigen somit die isometrischen Versuche die Schenck'sche Deutung vollauf. Von einer Verzögerung des zweiten Prozesses, einem späteren Eintreten desselben, wie Gad und Kohnstamm wollen, kann auch nach den Ergebnissen dieser Versuche nicht die Rede sein; eine solche Auffassung würde genau die den erhaltenen Resultaten entgegengesetzten verlangen.

Der Schenck'schen Deutung von der Beschleunigung des zweiten Prozesses entspricht es durchaus, dass nach dem plötzlichen Abfall die Steilheit des weiteren Verlaufes der Kurve bei weitem geringer ist als die der gewöhnlichen isometrischen Kurve an entsprechender Stelle; durch die Beschleunigung, die plötzlich einsetzt, wird ein Teil des zweiten Prozesses vorweggenommen, so dass von da an die Intensität der Erschlaffung eine bedeutende Einbusse erlitten haben muss; denn die Gesamtintensität derselben muss natürlich in beiden Fällen die gleiche sein, wenigstens sofern man von dem Einfluss der Spannungsänderung auf den ersten Prozess absieht.

Um eine genauere Analyse der erhobenen Befunde durchzuführen, schliesse ich mich der Fick-Pflüger'schen Kontraktionshypothese an, dass die beiden Phasen des Kontraktionsaktes aneinander anschliessend sich in jedem kleinsten kontraktilem Elemente abspielen. Da nicht in allen Muskelteilchen der Prozess zu gleicher Zeit be-

ginnen kann, und da er zudem zu seiner Entwicklung Zeit bedarf, können sich deswegen auch nicht alle Teilchen in der gleichen Phase der Kontraktion befinden, und man muss folgerichtig die Zuckung und ihre Kurve auffassen als die Resultante der in den einzelnen Teilchen sich abspielenden, zum Teil einander entgegengesetzt wirkenden Vorgänge; denn es müssen auf diese Weise beide Prozesse nebeneinander in den verschiedenen Teilen ablaufen, wobei zunächst der zur Kontraktion führende erste Teil des Gesamtprozesses überwiegt, und zwar so lange, bis der Gipfel der Kurve erreicht ist; dann wird die Wirkung beider Prozesse gleich, und von da ab erhält der zweite, kontraktionslösende Teil die Oberhand.

Die Beschleunigung des zweiten Prozesses kann natürlich nur in den Muskelteilchen Platz greifen, in denen derselbe begonnen hat, mindestens aber, in denen der erste Teil des Kontraktionsprozesses vorüber ist. Dementsprechend wird, wenn der Zug fördernd auf den zweiten Prozess einwirkt, seine Wirkung im Anfang der Zuckung gering sein müssen; man wird aber erwarten dürfen, dieselbe von vornherein nachweisen zu können; man wird ferner, da der erste Prozess in den Teilchen, in welchem er noch im Gange ist, sich erst abspielen muss und durch den Zug nach den sonstigen Erfahrungen höchstens verstärkt werden kann, im Anfang nach dem durch den Zug bedingten Schwanken des Zeichners ein erneutes Ansteigen der Kurve voraussetzen. Dem entsprechen die Tatsachen. Es kann aber kurz vor dem Gipfel, wenn der zu erwartende Zuwachs an Spannung (Kontraktion) nur mehr gering ist, in günstig getroffenen Versuchszusammenstellungen die Beschleunigung des zweiten Prozesses ein solches Zeitmass gewinnen, dass der zweite Prozess verfrüht die Oberhand gewinnt, und dass die Kurve vor ihrer eigentlichen Gipfelzeit die kontinuierlich fallende Richtung einschlägt. Beispiele der Art bieten die Figuren 5e, 7, 9c. An Zugzuckungskurven mit Längenregistrierung haben Schenck<sup>1)</sup> und Heinevetter die gleiche Erscheinung beobachtet.

Dass auch im Beginn der Zuckung, schon im Latenzstadium, ein Effekt, wenngleich ein geringer, zu konstatieren ist, macht allerdings unserer Anschauung einige Schwierigkeit, da es nicht ohne weiteres verständlich erscheint, weshalb hier schon der durch den Reiz ausgelöste Kontraktionsprozess in sein zweites Stadium gelangt

---

1) Pflüger's Arch. Bd. 61 S. 90 und Bd. 72 S. 186.

sein sollte. Eine Einwirkung auf den ersten Prozess kann aber nicht angeschuldigt werden, weil nicht einmal die hindernde Wirkung der Dehnung in Betracht kommen kann; denn dieselbe muss, da sie Spannung steigert, zu einer Erhöhung der Ordinaten führen; dazu kommt, dass nach dem Ausfall der Versuche die Entlastung ja ebenfalls schon so früh zu wirken anfängt.

Mit Hilfe der Theorie von der direkten Umsetzung der durch die Verbrennung freiwerdenden chemischen Spannkraft in mechanische Energie der Moleküle fällt es aber nicht sehr schwer, auch diese Beobachtung in die vorgetragene Auffassung einzureihen.

Verbrennen muss der Muskel, weil er lebt, auch in der Ruhe; dass dieser Satz nicht nur eine Annahme a priori, sondern tatsächlich begründet ist, geht aus Untersuchungen, welche Meade-Smith<sup>1)</sup> im Ludwig'schen Laboratorium angestellt hat, hervor. Er konnte nachweisen, dass der normal temperierte ruhende Säugetiermuskel ohne die Beteiligung des Blutstromes Wärme bildet und die in ihm entstandene Wärme nur langsam abgibt, sofern dem Blute der Zufluss verwehrt ist<sup>2)</sup>. Für den ausgeschnittenen Froschmuskel liefern insbesondere die Untersuchungen Fletcher's<sup>3)</sup> über die Atmung des Muskels den Beweis, dass auch in vollkommener Ruhe sich in ihm Verbrennungsvorgänge von gut nachweisbarer Intensität abspielen, welche im Stadium der Starre anwächst und erst nach dem Absterben ganz auf Null absinkt.

Wir haben keinen Grund, uns diesen Verbrennungsprozess in der Ruhe verschieden von dem in der Tätigkeit vorzustellen; vielmehr würden wir im Sinne der Fick-Pflüger'schen Theorie annehmen müssen, dass an den Hauptverbrennungsprozess der Ruhe sich ein dem zweiten Muskelprozess ähnlicher chemischer Vorgang anschliesst. Nur darf dieser Verbrennungsprozess in der Ruhe nicht mechanisch in die Erscheinung treten; es müssen also entweder in der Ruhe nur ungeordnete Molekularbewegungen (Wärme) zustande kommen, oder es müssen jedenfalls die erste und die zweite Phase des Verbrennungsprozesses zeitlich so verteilt sein, dass sie sich in jedem Augenblick das Gleichgewicht halten. Durch den Reiz, der den Muskel zur Kontraktion bringt, muss veranlasst werden:

1) Meade-Smith, Die Temperatur des gereizten Säugetiermuskels. Du Bois' Arch. 1881 S. 105, 1884 S. 261.

2) l. c. 1884 S. 267.

3) Fletcher, Journ. of Physiol. vol. 23 p. 10 ff. u. vol. 28 p. 474 ff.

- 1) eine Steigerung der Verbrennungsintensität;
- 2) eine Bevorzugung geordneter Molekularbewegung gegenüber der ungeordneten; das kann zum Teil mitbedingt sein durch
- 3) eine Verschiebung des Gleichgewichtes der beiden Phasen in dem Sinne, dass nur oder überwiegend nur die ersten zur Kontraktion führenden Elementarprozesse zur Geltung kommen; die zur Erschlaffung führenden zweiten Elementarprozesse müssen aber eine Weile hintangehalten werden.

Nach dieser Vorstellung würde auf den Reiz hin der positive Prozess plötzlich mit vermehrter Intensität einsetzen und allmählich abnehmen; der zugehörige negative Prozess muss plötzlich aufhören und allmählich sich wieder stärker entwickeln; gleichstark wird die Intensität der beiden Prozesse erst wieder auf dem Gipfel der Zuckung; von da an überwiegt im absteigenden Schenkel die zweite Phase, bis am Ende der Zuckung von neuem Gleichgewicht eintritt. Für den zweiten Reiz bei summierten Zuckungen<sup>1)</sup> trifft diese Vorstellung jedenfalls das Richtige, und es ist wohl statthaft, sie wegen der hier zu erklärenden Tatsache auch auf den ersten Reiz zu übertragen und somit überhaupt zu verallgemeinern. Denn so lässt sich auch die Wirkung der Spannungsänderung verstehen, welche schon im Latenzstadium, also vor Beginn der mechanischen Leistung, auftritt, und ebenfalls auf eine Beschleunigung der durch den Reiz verzögerten zweiten Phase des Verbrennungsprozesses zurückführen.

Die Wirkung von Spannungsänderungen auf den isometrischen Kontraktionsakt lässt sich folgendermassen zusammenfassen:

- 1) Spannungsvermehrung steigert nicht nur die Intensität der Spannungsentwicklung, sondern beschleunigt auch das Eintreten der Erschlaffung.
- 2) Auch die Entlastung während der Zuckung beschleunigt den Erschlaffungsprozess.

In welcher Weise die Entlastung auf den Prozess der Spannungsentwicklung<sup>2)</sup> sensu strictiori wirkt, darüber lässt sich wenig Genaueres sagen. Nach den bereits zitierten Versuchen von v. Kries und von Schenck haben Zuckungen mit Anfangshemmung unter Umständen

---

1) F. Schenck, Pflüger's Arch. Bd. 96 S. 431.

2) Ich habe hierhergehörige neue myothermische Untersuchungen begonnen.

eine grössere Höhe gegen Ende der Zuckung als die zugehörige isotonische. Soweit es überhaupt statthaft ist, aus diesen Versuchen Rückschlüsse auf reine Spannungszuckungen zu machen, scheint also auch der Wirkung der Entlastung ein günstiges Moment für den ersten Prozess innezuwohnen. Dafür spricht auch, dass Fick bei auf der Höhe entlasteten Zuckungen grössere Wärmewerte beobachtet hat als bei der isometrischen Zuckung<sup>1)</sup>; das tritt aber nicht immer ein; es scheint vielleicht auf den Zeitpunkt, in welchem die Entlastung erfolgt, sicher aber den Grad der möglichen Verkürzung<sup>2)</sup> und auf die Grösse der Last [Trägheitsmoment des Hebels<sup>3)</sup>], welche nach der Entlastung noch am Muskel hängt, sowie auf die Art, wie sie auf denselben wirkt (Schleuderung oder Isotonie), anzukommen.

Was nun die Wirkung auf den zweiten Muskelprozess anlangt, so lässt sich, wie Schenck ausführt, der Effekt der Dehnung auf Grund der Fick-Pflüger'schen Theorie verstehen, wenn man bedenkt, dass der von aussen her ausgeübte Zug im gleichen Sinne wirkt wie der zweite Prozess, indem beide die kleinsten Muskelelemente auseinanderzuziehen versuchen. Der Zug trägt vielleicht dazu bei, die Trägheit der Teilchen und die innere Dämpfung sowie die ihnen vom ersten Prozess her innewohnende Tendenz, sich einander zu nähern, überwinden zu helfen. Für die Entlastung stösst eine analoge Vorstellung nur bei oberflächlicher Betrachtung auf Schwierigkeiten.

Wenn die beiden Eingriffe, welche, physikalisch genommen, direkte Gegensätze sind, dieselbe Wirkung auf den Muskel entfalten, welche noch dazu meistens auch dem Grade nach bei beiden gleich ist, so muss ihnen noch irgendein gemeinsames Moment anhaften, welchem wir die Wirkung zuschieben können; ein solches Moment können wir in der Plötzlichkeit des Eintrittes der Spannungsänderung erblicken. Aus dem Vergleich der Zug- und Anschlagszuckungen kommt Schenck<sup>4)</sup> zu dem Schluss, dass der Einfluss der Dehnung auf den Erschlaffungsvorgang wesentlich abhängig ist von der Schnelligkeit, mit welcher die Dehnung erfolgt, und sieht in der durch die plötzliche Dehnung bedingte Erschütterung

---

1) Fick, Myothermische Untersuchungen S. 249.

2) Schenck, Pflüger's Arch. Bd. 51 S. 514.

3) l. c. S. 519.

4) Pflüger's Arch. Bd. 61 S. 103 f.



der kontraktile Moleküle das ursächliche Moment der ganzen Erscheinung.

In unserem Falle werden nun alle Schwierigkeiten behoben,

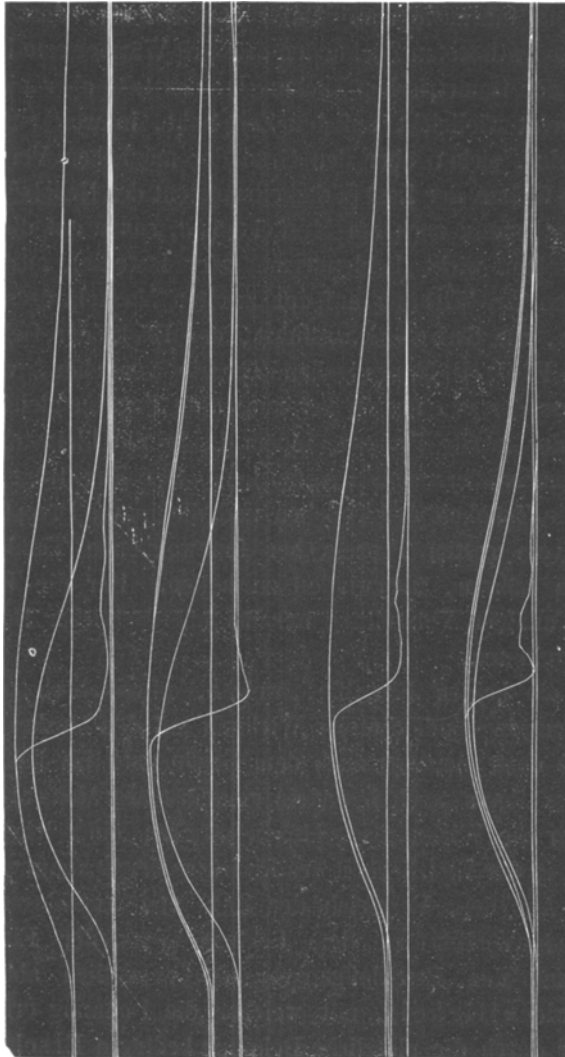


Fig. 17.

wenn man diese Schenck'sche Auffassung auch auf die Entlastungsversuche überträgt. Mit Hilfe des a. a. O. von Schenck gewählten Bildes sei das in Kürze etwas weiter ausgeführt. Stellt man sich mit Pflüger den Muskel aus einer Reihe von Molekülketten vor, welche

sich durch die Annäherung der Atome bei der Verbrennung anspannen und eventuell verkürzen, so kann man sich ein annäherndes Bild von dem Mechanismus, welcher der Wirkung der Spannungsänderungen zugrunde liegt, etwa folgendermassen machen. Solange die Glieder der Kette sich in der Kontraktionsphase befinden, wird sich der Zusammenhalt der Kette immer mehr festigen; in der Masse aber, wie die Teilchen den ersten Prozess durchlaufen haben, wird sich die Verbindung der einzelnen Glieder lockern, und der Zusammenhang der Kette wird also ein äusserst labiler; in dem Stadium wird die Kette dann durch eine Erschütterung sehr leicht gesprengt werden können, sei dieselbe nun durch plötzliches Anspannen der Kette herbeigeführt oder durch plötzliches Loslassen der bis dahin gespannt gehaltenen Kette; in beiden Fällen werden die lose verhakten Glieder ihren Zusammenhalt aufgeben und auseinander-springen. Um die Kette zu sprengen, wird die Stärke des Zuges oder die Grösse der Entspannung ziemlich gleichgültig sein; es wird im wesentlichen auf den Grad der Plötzlichkeit ankommen, mit dem sie erfolgen. Beides trifft für den Muskel zu. Dass gerade bei dem auf Spannung beanspruchten Muskel die Spannungsänderung eine so grosse Wirkung äussert, wird auf Grund des Bildes sofort verständlich.

Schon Kurven wie die der Figuren 10, 14 zeigen, dass es für das Eintreten der Wirkung sowohl der Spannungszunahme als der Entlastung nicht sehr auf die Grösse der Spannungsdifferenzen ankommt. In diesen nebenbei gemachten Beobachtungen ist allerdings nicht immer an der gleichen Stelle des Zuckungsverlaufes die Spannungsänderung vorgenommen, aber auch in besonders daraufhin gerichteten Versuchen liess sich dasselbe feststellen. Als Beleg dafür diene die Figur 17, deren Kurven einer längeren Versuchsreihe von Entlastungszuckungen, bei denen die Prüfung darauf am leichtesten anzustellen war, entstammen; die Entlastungen wurden bei diesem Versuch auf der Zuckungshöhe vorgenommen, und zwar betrug dieselbe 350, 250, 150, 50 g; in allen Fällen zeigt sich der Effekt gleich stark.

Um die Frage zu prüfen, inwieweit die Geschwindigkeit, mit der die Spannungsänderung erfolgte, von Einfluss auf das Zustandekommen der Wirkung auch bei Isometrie ist, erwies sich das Versuchsvorgehen nur für die Spannungsvermehrung geeignet; das Resultat

der Versuche darf auf die Wirkung der Entlastung nicht ohne weiteres übertragen werden, weil möglicherweise sich diese doch etwas anders oder komplizierter verhalten könnte.

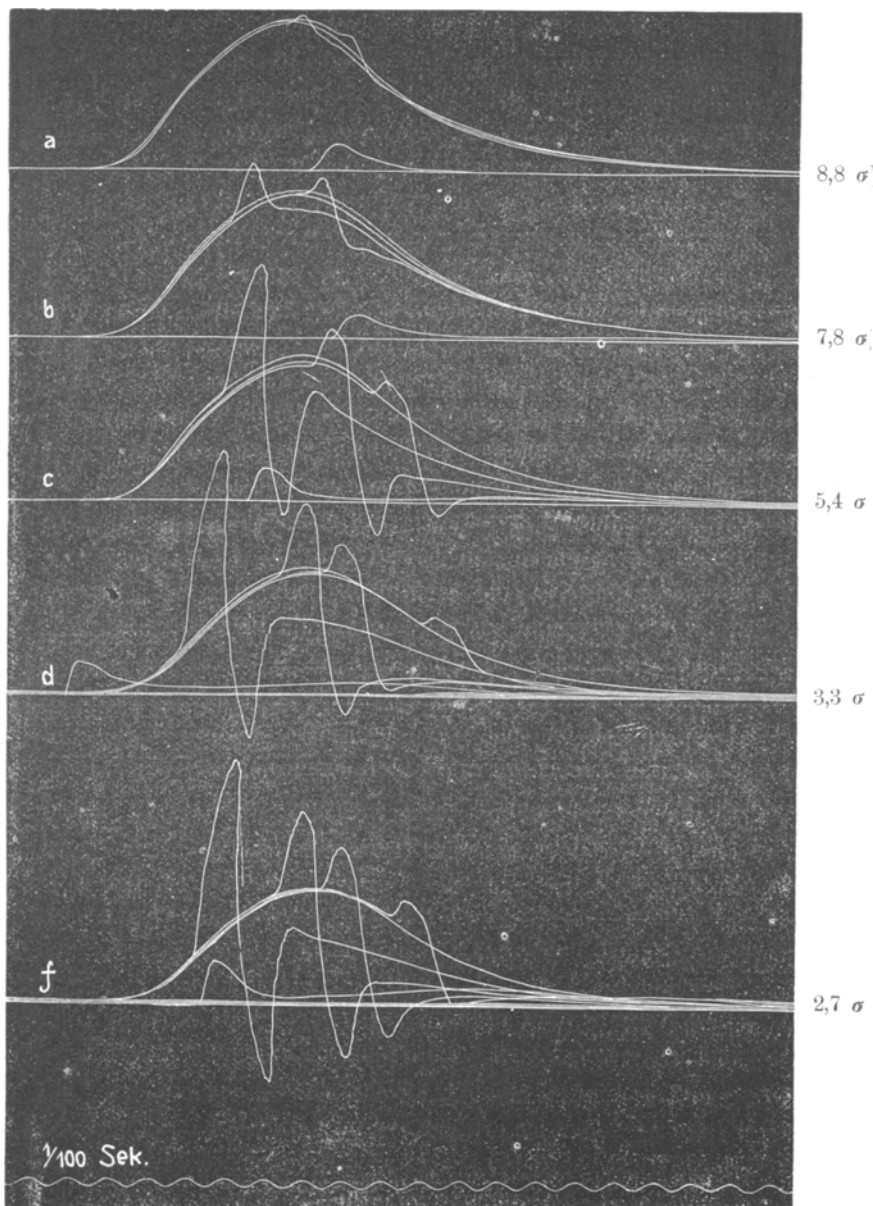


Fig. 18.

Bei der Anstellung der Versuche wurde die Feder  $F$  (Fig. 1), welche den aufschlagenden Stahlhebel  $B$  in Bewegung setzte, verschieden stark gespannt; je nach dem Grade ihrer Anspannung musste sie dem Hebel verschieden grosse lebendige Kraft erteilen; dieser musste also mit verschieden grosser Winkelgeschwindigkeit auf den Messinghebel aufschlagen und damit den an dem Messinghebel befestigten Muskel verschieden plötzlich dehnen.

Dabei kann die Geschwindigkeit der Dehnung gemessen werden nach der Steilheit des Anstiegs der Kurve, welche erhalten wurde, wenn der ruhende Muskel bei der gleichen Spannung der Feder  $F$  plötzlich gedehnt wurde, also nach der Zeit, welche verstrich, bis die Dehnung des Muskels ihr Maximum erreicht hatte; um Vergleichswerte zu haben, genügt es, die Abszissen der Dehnungskurven des ruhenden Muskels auszumessen.

Da die früheren Versuche ergeben haben, dass die Grösse der Schwankung nicht in Betracht kommt, und da ausserdem die Beträge der Anspannung nicht wesentlich verschieden waren, konnten in dem Verfahren etwa zur Geltung kommende Unterschiede in der dehnenden Kraft ausser acht gelassen und die Unterschiede in den Kurven direkt auf die verschiedene Plötzlichkeit der Dehnung bezogen werden.

Ein Beispiel eines derartigen Versuches bringt die Figur 18. Dieselbe enthält in der untersten Reihe die Zeitmarkierung in Schwingungen einer Stimmgabel von  $n = 100$ . (20 Doppelschwingungen haben eine Abszissenlänge von 104,5 mm. Also 1 mm — 1,9  $\sigma$ .) In den oberen fünf Kurvenreihen ist zunächst eine isometrische Kurve gezeichnet und von dieser ausgehend eine Reihe von Anspannungskurven des zuckenden Muskels; auf der Abzisse steht jedesmal auch die Dehnungskurve, welche bei gleicher Trommelgeschwindigkeit und gleicher Spannung der Feder  $F$  von dem ruhenden Muskel aufgenommen wurde. Die Ausmessung der Gipfelzeit dieser kleinen Kurven (des ruhenden Muskels) ergab folgende Zahlen:

In der Reihe	beträgt die zugehörige Abszissenlänge	also die Dehnungszeit
a.	4,6 mm	8,8 $\sigma$
b.	4,1 „	7,8 „
c.	2,8 „	5,4 „
d.	1,7 „	3,3 „
e.	1,4 „	2,7 „

Bei der verschieden starken Spannung der Feder war es nicht möglich, in allen Kurven mit der Anspannung den gleichen Zeitpunkt zu treffen; es war deswegen notwendig, in jedem Fall eine Anzahl Kurven bei verschiedener Stellung des im Magnetisierungsstrom befindlichen Unterbrechungskontaktes gegen die Trommelzirkumferenz aufzunehmen und aus denselben vergleichbare Kurven auszuwählen.

Die Betrachtung der Kurvenserie zeigt, obwohl absichtlich ein Beispiel gewählt wurde, in dem der Einfluss der Ermüdung dem Auftreten der Erscheinung ungünstig ist, auf das deutlichste, dass die Schnelligkeit, mit der die Dehnung erfolgt, bestimmend ist für die Grösse ihrer Wirkung, dass, je plötzlicher der Zug angreift, um so stärker die Spannungswerte der Kurven absinken. Zur weiteren Illustration wähle ich noch zwei Beispiele aus meinem Kurvenmateriale aus und lasse die Ausmessung der Kurven in Tabellenform folgen; die Trommel hatte eine solche Umdrehungsgeschwindigkeit, dass 20 Schwingungen à  $\frac{1}{100}$  Sekunde im Bereich der Zuckungskurven 103 mm Abszissenlänge entsprechen; die erste Spalte gibt die Abszissenlänge des Gipfelpunktes der am ruhenden Muskel aufgenommenen Dehnungskurve (in steigender oder fallender Reihe geordnet), die zweite und dritte Spalte die korrespondierenden Ordinatenwerte der ungestörten Zuckung und der Dehnungszuckung.

	Dehnungskurve des ruhenden Muskels Abszissenlänge	Isometr. Zuckung Ordinatenwert in g	Zugzuckung Ordinatenwert in g
I. {	4,3	650	370
	3,8	600	200
	3,1	650	130
	2,8	500	100
	2,2	500	75
II. {	2,2	720	100
	2,2	720	120
	2,9	700	190
	3,6	700	250
	4,7	700	500

Bemerkenswert ist noch der Umstand, dass die Beschleunigung des zweiten Prozesses in ihrer Grösse nicht abhängig ist von der Dauer der Spannungsvermehrung; das geht aus den Versuchen, wie sie in den Figuren 11, 14—16 wiedergegeben sind, hervor; es zeigte sich, dass es nur auf die Spannungsänderung überhaupt ankommt, einerlei, ob eine Spannungsvermehrung nur für kurze Zeit oder

dauernd am Muskel hervorgerufen wird, oder ob gar eine Entlastung vorgenommen wird.

Die Schenck'schen<sup>1)</sup> Schlüsse aus den Beobachtungen bei isotomischer Anordnung werden also durch die in vorliegender Abhandlung mitgeteilten Tatsachen, welche sich bei isometrischer Anordnung ergeben, vollkommen bestätigt:

Für die Wirkung der Spannung auf den zweiten Prozess ist also vor allen Dingen wichtig die Plötzlichkeit ihres Angreifens, für die Wirkung auf den ersten Prozess kommt es vor allem auf ihre Grösse und die Dauer ihrer Einwirkung an.

Daher lassen die jeweiligen Versuchsbedingungen bald die eine, bald die andere Wirkung hervortreten. Bei den Zugzuckungen ist die Wirkung auf den zweiten Prozess leicht nachzuweisen; aber unter solchen Verhältnissen, bei denen sich die Spannung nur langsam ändert, wie bei den Anschlagzuckungen, lässt sich auch nur ein geringer Effekt erwarten, und er kann, wenn, wie beim abgekühlten<sup>2)</sup> Muskel, der Einfluss der Spannung auf den ersten Prozess gross ist, ganz verdeckt werden. Erst dann wird der Einfluss auf den zweiten Prozess sich in grösserer Deutlichkeit zeigen, wenn der Anschlag, wie beim erwärmten Muskel, mit einer gewissen Geschwindigkeit erfolgt und der Einfluss der Spannung sich ohnehin auf den ersten Prozess weniger erstreckt.

### Sätze.

1. Wenn während einer isometrischen Zuckung in verschiedenen Zeitpunkten des Zuckungsverlaufes der Muskel eine plötzlich eintretende Dehnung erfährt, sei dieselbe nur kurzdauernd und vorübergehend, oder bleibe sie für den weiteren Verlauf der Zuckung bestehen, so sinkt von dem Augenblick an die durch die Kontraktion entwickelte Spannung um ein Beträchtliches und zwar um so mehr, je später in der Zuckung die Dehnung erfolgt. Die Erscheinung tritt schon deutlich ein, wenn im Latenzstadium die Dehnung erfolgt.

2. Den gleichen Einfluss auf den Verlauf der Spannungskurve hat die Entlastung, welche während der Zuckung plötzlich einsetzt.

1) Schenck, Pflüger's Arch. Bd. 61 S. 102.

2) Fick, Myothermische Untersuchungen S. 292. — Schenck, Pflüger's Arch. Bd. 57 S. 574.

3. In der Regel ist die Wirkung auch ihrem Grade nach gleich, einerlei, ob man durch Entlastung oder durch Dehnung auf den Muskel einwirkt.

4. Die Grösse der Spannungsänderung scheint ohne Bedeutung für das Zustandekommen des Effektes zu sein.

5. Dagegen kommt es sehr an auf den Grad der Plötzlichkeit, mit der die dehnende Kraft am Muskel angreift.

---