

Deutsche Medizinische Wochenschrift

Begründet von Dr. Paul Börner

HERAUSGEBER:

Geh. San.-Rat Prof. Dr. Schwalbe

Berlin-Charlottenburg, Schlüterstr. 53

VERLAG:

GEORG THIEME · LEIPZIG

Antonstraße 15

Nr. 8

BERLIN, DEN 21. FEBRUAR 1918

44. JAHRGANG

Neuere Untersuchungen zur Muskeltätigkeit.¹⁾

Von v. Kries in Freiburg i. B.

M. H.! Bei der Untersuchung der Muskeltätigkeit wird dem Physiologen als höchstes Ziel der Wunsch vorschweben, die im Muskel wirkenden Kräfte auf die uns auch in der unbelebten Natur bekannten Kräfte physikalischer und chemischer Natur zurückzuführen. Die in dieser Richtung gemachten Versuche gruppieren sich hauptsächlich um zwei Gedanken. Der eine, von Engelmann angeregte, sucht die Grundlage des Zusammenziehungsvorganges in einer Wasserverschiebung, einer Quellung. Der andere, auf Bernstein zurückgehende, zieht die Verhältnisse der Oberflächenspannung heran und vergleicht die Formveränderung der Muskelelemente der Tendenz eines Tropfens, Kugelform anzunehmen. Beide Betrachtungen, wiewohl auch in neuerer Zeit vielfach verfolgt und ausgebildet, haben nicht zu so sicheren Ergebnissen geführt, daß eine zusammenfassende oder abschließende Darstellung sich für die heutige Gelegenheit empfehlen könnte. Mehr Aussicht auf gesicherte Erfolge haben die Bestrebungen, die sich zunächst beschränktere Aufgaben stellen. So kann man etwa lediglich eine Zergliederung in Angriff nehmen, d. h. versuchen herauszubringen, ob und in welcher Weise die ganze physiologische Tätigkeit des Muskels sich aus einzelnen unterscheidbaren Teilvorgängen zusammensetzt. Eine andere, ebenfalls unter speziellem Gesichtspunkt geführte Betrachtung ist diejenige, die den energetischen Verhältnissen der Muskeltätigkeit gilt. Als bald nach Gewinnung der Einsicht in die ganz allgemeine Bedeutung des Energieprinzips ist auch seine Anwendung auf den belebten Organismus, insbesondere den Muskel, versucht worden. Und seit lange ist uns die Anschauung geläufig, daß im Muskel, ähnlich wie in der Dampfmaschine, teils mechanische Energie (Arbeitsleistung), teils Wärme durch Aufwendung chemischer Spannkraft, d. h. durch ein chemisches Geschehen, gewonnen werden. Eine positive Grundlage hat diese Annahme als bald in zwei Beobachtungen gefunden. Erstens wurde der chemische Unterschied zwischen dem frischen und dem erschöpften Muskel dargetan, der vor allem in der Aenderung der Reaktion, der Säuerung, zum Ausdruck kommt. Zweitens wurde gezeigt, daß bei der Muskeltätigkeit eine Zunahme der Verbrennungsprozesse in einer gesteigerten Ausscheidung von Kohlensäure sich kundgibt.

Die Ergebnisse der Muskelchemie haben nun in immer verstärktem Maße die Aufmerksamkeit auf die bei der Tätigkeit sich bildende Milchsäure gerichtet. Es ist dabei auch an die Beziehungen zu anderen Vorgängen zu erinnern, die zuweilen in überraschend genauer Weise quantitativ festgelegt sind. So entsteht Milchsäure auch bei den Starren (Totenstarre, Chloroformstarre usw.), und zwar eine bestimmte Menge, wenn der frische Muskel in diesen Zustand versetzt wird. Läßt man den Muskel vorher arbeiten, so entsteht schon dabei eine gewisse Menge von Milchsäure, und die alsdann herbeigeführte Chloroformstarre entwickelt nun um diesen Betrag weniger, sodaß Tätigkeit und nachträglich darauffolgende Starre zusammen genau den gleichen Betrag ergeben, wie wenn sogleich der frische

Muskel in die Starre versetzt wird. Ganz der gleiche Zusammenhang besteht beachtenswerterweise für die Wärmebildungen. Es lag hiernach nahe, die chemische Grundlage der Muskeltätigkeit in einer Bildung von Milchsäure, weiter aber die Muttersubstanz der Milchsäure in den Kohlehydraten (dem Glykogen) des Muskels zu erblicken. Der Vorgang scheint sich damit den sonst als Fermentwirkung bekannten Gärungsprozessen anzuschließen. Diese Anschauung führte nun aber sogleich auf einen zunächst nicht lösbaren Widerspruch. Denn die Energiemengen, die bei der Vergärung eines Zuckers zu Milchsäure verfügbar werden, sind viel zu gering, als daß sich die Kraftleistungen des Muskels auf sie zurückführen ließen. Dem entspricht denn auch, daß solche fermentative Bildung von Milchsäure ohne Sauerstoffverbrauch stattfindet. Einer ähnlichen, von der Sauerstoffaufnahme unabhängigen (anoxymbiotischen) Tätigkeit ist der Muskel freilich in gewissem, aber doch immer nur in beschränktem Umfange fähig, während stärkere Muskelleistungen stets an hohe Sauerstoffverbräuche geknüpft sind. — Eine Lösung dieser scheinbaren Widersprüche scheint sich aus den Beobachtungen von Hill¹⁾ zu ergeben, die zunächst darauf gerichtet waren, die zeitlichen Verhältnisse der Wärmeentwicklung bei der Muskelzuckung des Genaueren festzulegen. Sie lehren, daß ein erheblicher Teil der ganzen Wärmeentwicklung erst nach Ablauf der Zuckung eintritt.

Läßt man nämlich in der seit lange üblichen Weise die Erwärmung des Muskels sich auf eine Thermosäule übertragen und in der Ablenkung der Bussole zur Erscheinung kommen, so findet man stets, daß die in unmittelbarem Anschluß an die Zuckung erhaltene Ablenkung allmählich wieder schwindet, in einer Weise, die der Wiederabkühlung der erwärmten Lötstellen entspricht und durch die Wärmeleitungsverhältnisse des Genaueren bestimmt wird. Es zeigt sich nun aber, daß die Wiederabkühlung beim lebenden Muskel regelmäßig langsamer erfolgt, als wenn man am abgestorbenen Muskel eine gleiche Erwärmung (etwa durch Wechselströme) hervorgebracht hat. Daraus folgt, daß am lebenden Muskel im Anschluß an die Tätigkeit noch eine weitere Wärmeproduktion stattfindet, die die Wiederabkühlung in gewissem Betrage verlangsamt. Man kann so eine initiale und eine verzögerte Wärmebildung unterscheiden. Und bezieht man die erstere auf den eigentlichen sichtbaren Tätigkeitsvorgang, die letztere auf eine sich anschließende Restitution, so kann man, wie es Hill tut, eine Wärmebildung der Tätigkeit und eine solche der Erholung gegenüberstellen. Der Betrag dieser Wärmeproduktion läßt sich berechnen, indem man die zeitliche Kurve, nach der der Rückgang der Bussole am lebenden Muskel (nach Tätigkeit) stattfindet, mit der am toten Muskel zu erhaltenden Kontrollkurve vergleicht. Nach den Beobachtungen von Hill ist zwar die erstere stets die größere; doch kann die zweite ihr nahekommen, sodaß fast die Hälfte der ganzen Wärmeerzeugung auf Rechnung dieses verzögerten Teiles zu setzen ist. Von großer Bedeutung ist weiter die Tatsache, daß, wenn der Muskel in Stickstoff untersucht wird, die initiale Wärmebildung unverändert bleibt, die verzögerte dagegen ganz fortfällt. Die durch den Reiz ausgelöste Tätigkeit verläuft also ohne Sauerstoffverbrauch; erforderlich ist ein

¹⁾ Siehe namentlich A. V. Hill, Die Beziehungen zwischen der Wärmebildung und den im Muskel stattfindenden chemischen Prozessen. Ergebnisse d. Physiol. 15. 1916 S. 340, wo auch die älteren Arbeiten desselben Verfassers aufgeführt sind.

¹⁾ Nach einem in der Med. Gesellsch. in Freiburg i. B. am 13. XI. 1917 gehaltenen Vortrag.

solcher dagegen für andere im allgemeinen an die Tätigkeit sich anschließende Vorgänge.

Eine Lösung der erwähnten Widersprüche und ein befriedigender Einblick ergibt sich nun, sobald man annimmt, daß gerade diese letzteren Vorgänge einen unerläßlichen Bestandteil der Muskeltätigkeit bilden, daß sie nicht nur an die Tätigkeit sich anschließen, sondern daß sie in ähnlicher Weise ihr auch schon vorausgegangen sein müssen, damit diese überhaupt stattfinden kann. Das Verhalten wäre danach etwa ähnlich, wie wenn durch die Tätigkeit einer Dampfmaschine eine mechanische potentielle Energie erzeugt (eine Feder gespannt oder ein Gewicht aufgewunden) wird. Ist dies geschehen, so kann dann durch einen einfachen Anstoß die mechanische Arbeitsleistung in die Wege geleitet werden, wobei, rein theoretisch gesprochen, chemischer Prozeß und Wärmeentwicklung sogar ganz fehlen könnten. Danach wäre die verzögerte Wärmebildung zutreffender als eine solche der Vorbereitung zu bezeichnen. Eben diesen Gedanken hat Weizsäcker¹⁾ mit dem Ausdruck der Zweimaschinen-theorie festgelegt. Er vergleicht die Einrichtung des Muskels einer Batterie von Leidener Flaschen, deren Entladung der sichtbaren Tätigkeit (Zusammenziehung) entsprechen würde, während die verzögerte Wärmebildung eine Begleiterscheinung ihrer Ladung wäre. Die ganze Tätigkeit des Muskels erscheint hiernach in zwei mehr oder weniger unabhängige, auch zeitlich auseinanderfallende Teile zerlegt. — Eine Stütze findet diese Vorstellung darin, daß die Partialvorgänge unabhängig zu beeinflussen sind, wie dies zum Teil schon in älteren Versuchen von Rohde, namentlich aber in neueren von Weizsäcker²⁾ erkennbar ist. Der mit Sauerstoffverbrauch verknüpfte vorbereitende Prozeß wird, ähnlich wie durch die schon erwähnte O-Entziehung auch durch Vergiften mit Cyaniden unmöglich gemacht, die andererseits die sichtbare Tätigkeit weit weniger schädigen. Im Gegensatz dazu wird durch die eigentlichen Narkotika (Alkohole und Urethane) ähnlich wie auch durch Kohlensäure die sichtbare Tätigkeit beeinträchtigt, eventuell ganz aufgehoben, die Oxydationen aber nur in geringerem Maße gehemmt, wie dies die folgende Tabelle (nach Weizsäcker) erkennen läßt.

Tabelle 1.

Völlige Aufhebung der Kontraktilität bei	Oxydation noch nach- weisbar bei	
KaCn etwa 0,05 %	0,005—0,003 %	} fast vollständige Hemmung
NaCN 0,07 %	0,005—0,003 %	
Aethylalkohol 7—8 %	12—20 %	}
Amylalkohol 1,5—1,7 %	2—3 %	
Aethylurethan 1,5—2 %	4—6 %	}
Phenylurethan 0,095 %	0,1—0,2 %	

Ein besonders wichtiger Prüfstein der theoretischen Anschauungen ist überall die Gewinnung fester quantitativer Beziehungen. In dieser Hinsicht sind an die Spitze zu stellen die bekannten ausgezeichneten Untersuchungen von Zuntz, nach denen, wie übereinstimmend für Mensch, Pferd und Hund festgestellt wurde, für je ein Kilogramm-Meter geleistete Arbeit eine Mehraufnahme von Sauerstoff (über den Ruheverbrauch) von 1,5 ccm stattfindet. Ein strenger Parallelismus zwischen Leistung und Sauerstoffverbrauch ist ferner von Rohde³⁾ für das überlebende Säugerherz gefunden worden. Hier handelt es sich stets um längere Arbeitsperioden, wobei offenbar beide Seiten der Muskeltätigkeit einbezogen sind. Dagegen ist eine feste Beziehung zwischen der Muskelleistung und der initialen Wärmeentwicklung, wie sie von vornherein ja auch erwartet werden darf, bis jetzt nicht gefunden worden. Diese Lücke auszufüllen, ist Hill gelungen, und zwar dadurch, daß er nicht die Arbeitsleistungen, sondern die bei isometrischem Verfahren entwickelten Spannungen als Maß der mechanischen Leistung heranzieht, die er als das primär Gegebene betrachtet und gegenüber den sich erst daran anschließenden und von mancherlei Bedingungen abhängigen Zusammenziehungen und Arbeitsleistungen in den Vordergrund stellt. Zwischen ihnen und der initialen Wärmeentwicklung findet er in der Tat für einzelne Zuckungen oder ganz kurz dauernde Tetani eine weitgehende Proportionalität. Die folgende, der Hillschen Arbeit entnommene Tabelle zeigt, daß das Verhältnis der entwickelten

Spannung zu der erzeugten Wärme (in passenden Einheiten gemessen) sich sehr wenig ändert, sei es nun, daß die Stärke einzelner Reizanstöße oder daß die Dauer kurzer Tetani oder daß endlich die Anfangsspannung verändert wird. Ob in diesem Verhältnis wirklich, wie Hill zu vermuten geneigt ist, eine biologische Konstante von ganz universeller Bedeutung zu erblicken ist, wird sich wohl erst bei weiterer Ausdehnung der Beobachtungen beurteilen lassen.

Tabelle 2.

I. Variierung der Stärke eines einzelnen Induktionsschlages.							
W.	26	40,5	49	63	43,5	23	6
Sp. W.	0,46	0,41	0,42	0,39	0,40	0,49	0,41
II. Variierung der Dauer eines kurzen Tetanus.							
Dauer des Tetanus	0,016	0,031	0,061	0,061	0,061	0,061	0,061
W.	80	52,5	70	70	70	70	70
Sp. W.	0,80	0,80	0,79	0,79	0,79	0,79	0,79
III. Variierung der Anfangsspannung.							
Anfangsspannung	2	8,5	22	36	48	22	11
W.	55	61	66	68	66	62	63
Sp. W.	0,83	0,93	0,57	0,73	0,68	0,85	0,85

Eine quantitative Frage von hervorragender Bedeutung ist die folgende. Nach den entwickelten Anschauungen ist der Muskel in einem bestimmten Zeitpunkt durch die vorausgegangenen oxydativen Vorgänge zu einer bestimmten Summe von Leistungen befähigt, die er hergeben kann, ohne weiteren Sauerstoff zu benötigen. Man kann hier von einer ersten Reserve sprechen, deren Umfang also durch das Maß jener vorbereitenden Vorgänge bestimmt sein würde. Steht andererseits dem Muskel Sauerstoff in genügender Menge zur Verfügung, so wird er zu einem jedenfalls größeren Quantum von Leistungen befähigt sein, dessen Betrag sich durch seinen Gehalt an verbrennlichem Material, in erster Linie wohl Glykogen, bestimmen wird. Diesen Vorrat des Muskels könnte man etwa seine zweite Reserve nennen. Man kann dann fragen, in welchem quantitativen Verhältnis diese erste und die zweite Reserve zueinander stehen, mit anderen Worten, wieviel Arbeit ein Muskel insgesamt zu leisten befähigt ist, wenn er keine Sauerstoffzuführung erhält, und wieviel er andererseits zu leisten vermag, wenn ihm Sauerstoff im Ueberschuß zur Verfügung steht, jedoch keine organischen Nährstoffe zugeführt werden. Zweckmäßig kann man für diese Frage die gesamte Leistung des Muskels (Arbeit und Wärme) zusammenfassen und, da die Leistung ja natürlich zur Masse des Muskels in Beziehung gesetzt werden muß, berechnen, um wieviel Grad die Temperatur des Muskels erhöht werden würde, wenn die gesamte umgesetzte Energie zu seiner Erwärmung verwandt würde. Hierüber liegen bis jetzt nur wenige Beobachtungen vor. Nach Befunden von Weizsäcker würde die ganze, ohne O-Zuführung mögliche Leistung eines Froschherzens sich gleich einer Erwärmung des Organs um etwa 2° berechnen. Und er gibt an, daß ein Froschherz unter O-Konsum mit Leichtigkeit das Fünf- bis Zehnfache von dem leisten kann, was es ohne solchen herzgeben vermag. In Versuchen, die Hill am Skelettmuskel angestellt hat, erreicht die ganze mit Sauerstoff mögliche Leistung einen Wert, der die Masse des arbeitenden Muskels um 20 bis 60° erwärmen würde. Der Verbrauch einer Glykogenmenge, die 0,4 % der Muskelmasse ausmacht, wie sie von van't Hoff bei seinen Versuchen an Tauben gefunden worden ist⁴⁾, würde eine Erwärmung der Muskelmasse etwa um 16° ergeben. Diese quantitativen Verhältnisse bilden noch ein lohnendes Gebiet weiterer Forschung.

Wesentlich verschoben erscheinen durch die Annahme einer im obigen Sinne zweigeteilten Muskeltätigkeit die Ermittlungen bezüglich des ökonomischen Quotienten. Wünschen wir zu wissen, welchen Bruchteil der chemischen Spannkraft der Muskel in Arbeit umzusetzen vermag, so kann dies nach den aus der Zuckung selbst verknüpften Vorgängen nicht beurteilt werden. Vielmehr müssen auch die vorbereitenden Vorgänge mit in Betracht gezogen werden. So könnte ja in dem vorhin als Beispiel herangezogenen Falle die Zuckung selbst ganz ohne Wärmeentwicklung verlaufen. Man wird Hill darin zustimmen müssen, daß im Hinblick auf diese Verhältnisse die bekannten alten Ermittlungen von Fick nicht mehr einwandfrei erscheinen. Aber auch seine eigenen Veranschlagungen sind wohl keineswegs frei von großen Bedenken. Denn für die langsam verlaufenden nachträglichen

¹⁾ M. m. W. 1915 S. 217 u. 257. — ²⁾ Ueber die Energetik der Muskeln, insbesondere des Herzmuskels und ihre Beziehungen zur Pathologie des Herzens. Sitzungsberichte der Heidelberger Akademie 1917. — ³⁾ Arch. f. experim. Path. u. Pharm. 68. 1912.

⁴⁾ Arch. f. Phys. 1910 S. 85.

Wärmebildungen läßt sich der Gesamtbetrag nach dem thermoelektrischen Verfahren nur unsicher veranschlagen. Dazu kommt, daß, streng genommen, nicht die an eine bestimmte Tätigkeit sich anschließende, sondern die bei ihrer Vorbereitung verbrauchte, also eine vorausgegangene Wärmebildung in Rechnung zu bringen wäre. Ob diese Beträge zu identifizieren sind, mit anderen Worten, ob der Muskel durch die der Tätigkeit sich anschließende Restitution alsbald und genau in den der Tätigkeit vorausgegangenen Zustand zurückversetzt wird, ist mindestens recht fraglich. Dazu kommt endlich, daß Hill die Arbeitswerte nicht wirklich beobachtet, sondern aus den beobachteten Spannungen berechnet hat. Auch diese Berechnung ist mit manchen hier nicht genauer zu erörternden Unsicherheiten behaftet. So kann denn auch das Ergebnis, zu dem Hill gelangt, daß der ökonomische Quotient sich unter günstigen Bedingungen dem Werte 0,5 nähern könne, nicht als erwiesen gelten. Vielmehr wird man sagen müssen, daß das thermoelektrische Verfahren, das naturgemäß nur die initialen Wärmebildungen mit Sicherheit zu beobachten gestattet, nach der Entdeckung der verzögerten überhaupt nicht mehr für diesen Zweck geeignet erscheint. Wir werden hier auf die Beobachtungen am Gesamtorganismus zurückgreifen müssen. Hier besitzen wir die vorhin erwähnten Beobachtungen von Zuntz, aus denen sich ein ökonomischer Quotient $\frac{1}{3,4}$ berechnet. Auch die Beurteilung dieser Zahlen aber hat sich geändert. Bis vor einigen Jahren konnte man den Höchstbetrag an Arbeit, der z. B. bei der Verbrennung eines Kohlehydrats im Hinblick auf physikalische Gesetze überhaupt erhalten werden kann, mit anderen Worten den theoretisch möglichen Höchstwert des ökonomischen Quotienten, nicht ermitteln. Es erschien daher denkbar, daß jener im tierischen Organismus erreichte Wert, etwa $\frac{1}{3,4}$, jene Grenze darstelle oder sich ihr doch sehr nähere, wie man dies nach Gesichtspunkten der Zweckmäßigkeit erwarten konnte. Durch das von Nernst aufgestellte sogenannte Wärmethorem kann nun aber jener theoretisch denkbare Höchstbetrag berechnet werden. Und nach den Berechnungen von Baron und Polanyi scheint es, daß er weit höher liegt, etwa der Einheit gleichkommt. Ist dies der Fall, so würde der tierische Organismus in dieser Hinsicht hinter der Vollkommenheit, die wir seinen Einrichtungen sonst zuzutrauen geneigt und gewohnt sind, weit zurückbleiben, ein merkwürdiger und zunächst noch nicht geklärter Sachverhalt.

Natürlich kann die besprochene Zweiteiligkeit der Muskelfunktion vorderhand nicht als eine erwiesene Tatsache gelten, sondern nur als eine wohl begründete, aber doch noch weiterer Prüfung und namentlich auch Ergänzung bedürftige Vermutung. Unvollständig erscheint sie vor allem insofern, als die Natur jener vorbereitenden Prozesse zunächst dunkel bleibt. Wenn Hill der Meinung ist, daß immer die nämliche Quantität Milchsäure, ähnlich den Platten eines Akkumulators, auf Kosten der Oxydation irgendwelcher anderer Körper aufgeladen und wieder entladen werde, so erscheint diese sehr eigenartige und interessante Vorstellung zurzeit als möglich. Die andere, eigentlich wohl näher liegende, daß, wenn zunächst bei einer Tätigkeit Milchsäure gebildet worden ist, die Weiterverbrennung gerade dieser es ist, die zur Vorbereitung späterer Tätigkeiten dient, wird von Hill abgelehnt, aber auf Grund von Betrachtungen, die wohl keineswegs vollkommen zwingend sind. Zweifelhaft aber ist namentlich auch, ob durch jene vorbereitenden Oxydationen chemische Energieformen gebildet werden (etwa in der Form hochoxydierter explosiver Körper) oder andere nichtchemische, z. B. mechanische oder elektrische, wie dies in dem von Weizsäcker zur Erläuterung herangezogenen Vergleich der Fall sein würde. Im ersteren Falle würde man zur endgültigen Begründung der Hypothese den direkten chemischen Nachweis der unter Energieaufwand gebildeten Körper wünschen müssen; im letzteren würde eine genauere Vorstellung von solchen nichtchemischen Energieformen zu fordern sein, wozu wohl eine Anknüpfung an die Hypothesen der Quellung oder der Oberflächenspannung erforderlich sein würde.

Jedenfalls aber sind die besprochenen neuen Anschauungen von Bedeutung und Interesse, und zwar nicht nur für die Auffassung der Muskelfunktion selbst, sondern auch im Hinblick auf andere Organe. Vielleicht wird sich durch eine ähnliche Annahme hinsichtlich des motorischen Nerven der scheinbare

Widerspruch lösen, daß ein Sauerstoffbedarf wenigstens für länger dauernde Tätigkeit sicher erforderlich ist, eine Wärmebildung dagegen bis jetzt nicht nachgewiesen werden kann. Für viele Drüsen ist uns seit langem die Tatsache geläufig, daß sie in der Zeit der „Ruhe“, d. h. wenn sie nicht absondern, keineswegs untätig sind, sondern das für die Absonderung bestimmte Material Vorbilden. Hier besteht also eine zeitliche Funktionsteilung, die der jetzt für den Muskel anzunehmenden jedenfalls sehr ähnlich ist, wodurch denn die Frage nahegelegt wird, ob nicht vielleicht auch beim Muskel die vorbereitenden Vorgänge im histologischen Bilde erkennbar sind.

Ueberhaupt aber sind durch die Hillsche Entdeckung viele weitere Fragen gestellt, und es läßt sich hoffen und erwarten, daß sie sich durch die Anregung mannigfaltiger Untersuchungen wertvoll und fruchtbar erweisen wird.

Zusammenfassung. Es wird besprochen, daß die mit der Muskel-tätigkeit verknüpfte Wärmebildung zum Teil nicht während, sondern nach der Zuckung eintritt (sogenannte verzögerte Wärmebildung), und es werden die namentlich von Hill und Weizsäcker hieran geknüpften Folgerungen über die energetischen Verhältnisse der Muskel-tätigkeit erörtert. Es wird angenommen, daß die Muskeltätigkeit im ganzen sich aus zwei verschiedenartigen, auch zeitlich auseinanderfallenden Vorgängen zusammensetzt. Der eine, unmittelbar durch den Reiz ausgelöste, umfaßt die sichtbare Tätigkeit (Spannung oder Verkürzung); der andere stellt eine Vorbereitung für jenen dar. Er verläuft unter Wärmebildung und Sauerstoffverbrauch; es muß also dabei die von Hause aus gegebene chemische Energie in eine andere, vorderhand nicht genauer bekannte Energieform umgewandelt werden.