universität innsbruck
Universitäts- und Landesbibliothek Tirol

Universitäts- und Landesbibliothek Tirol

Allgemeine Physiologie der Muskeln und Nerven

Rosenthal, Isidor

Leipzig, 1899

Drittes Kapitel

urn:nbn:at:at-ubi:2-6463

gedehnt und die jeder Belastung entsprechende Zunahme seiner Länge auf der Glastafel in Form einer Curve aufgezeichnet.

DRITTES KAPITEL.

1. Reizbarkeit der Muskeln; 2. Zuckung und Tetanus; 3. Hubhöhe und Arbeitsleistung; 4. Innere Arbeit beim Tetanus; 6. Wärmebildung und Muskelton; 6. Formveränderung bei der Zusammenziehung.

1. Wenn wir einen Froschmuskel aus dem Körper ausschneiden und in dem oben beschriebenen Myographion befestigen, so werden wir niemals beobachten, dass er sich von selbst verkürzt. Oder wenn er dies einmal thun sollte, so können wir sicher sein, dass irgendeine zufällige, von uns nur nicht wahrgenommene Ursache von aussen her auf ihn eingewirkt hat. Dagegen können wir jederzeit die Verkürzung des Muskels herbeiführen, wenn wir ihn mit einer Pincette kneipen, oder mit einer starken Säure betupfen, oder andere Einflüsse auf ihn wirken lassen, die wir noch kennen lernen werden. Der Muskel geräth also nicht von selbst in Verkürzung, er kann aber dazu veranlasst werden. Diese Fähigkeit des Muskels setzt uns in den Stand, den Zustand der Verkürzung willkürlich herbeizuführen und genauer zu erforschen.

Das Myographion (Fig. 10) kann auch benutzt werden, um die Verkürzung des Muskels durch Hebung der Zeichenspitze auf der berussten Glasplatte aufzuzeichnen. An dieser können wir dann die Grösse der Verkürzung messen. Es wird uns später noch wichtige Dienste leisten. Wenn es sich aber nur darum handelt, zu erkennen, ob unter gewissen Umständen eine Verkürzung auftritt oder nicht, ersetzen wir es vortheilhafter durch einen Apparat, welchen E. Du Bois-Reymond für Vorlesungsversuche angegeben hat, und den er Muskeltelegraph nennt (Fig. 12).

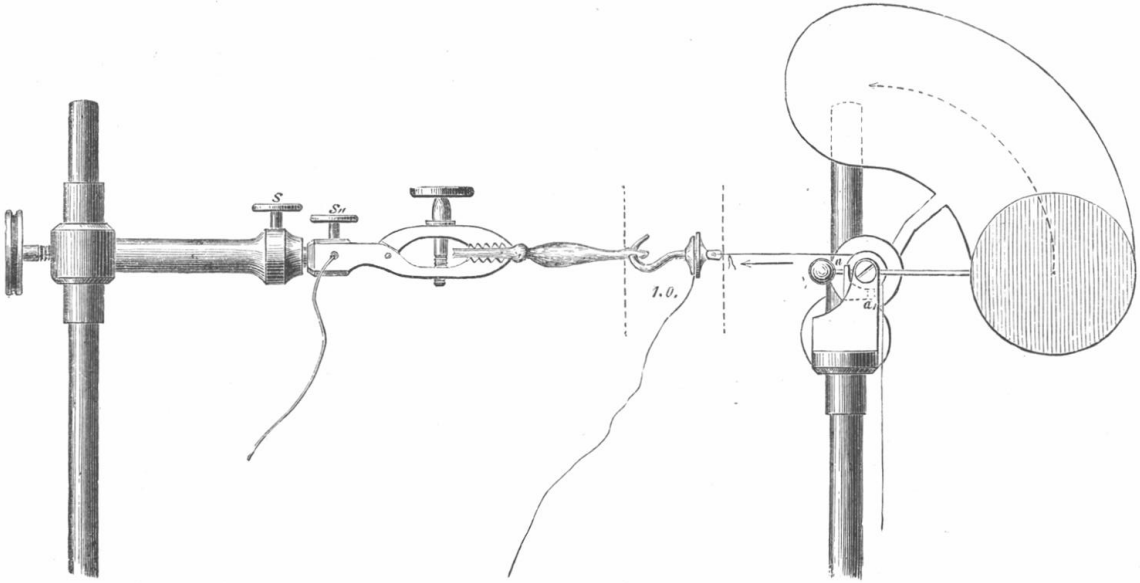

Fig. 12. Muskeltelegraph von E. Du Bois-Reymond.

Der Muskel wird in einer Klemme befestigt; sein anderes Ende wird durch einen Haken mit einem Faden verbunden, welcher über eine Rolle läuft. Die Rolle trägt einen langen Zeiger; an diesem ist eine gefärbte Scheibe befestigt, welche vor einem weissen Hintergrunde spielt. Verkürzt sich der Muskel, so dreht er die Rolle und hebt die Scheibe, was selbst in grösserer Entfernung leicht sichtbar ist. Ein um die Rolle geschlungener zweiter Faden trägt einen Eimer von Messingblech, der mit Schrotkörnern gefüllt werden kann, um den Muskel mehr oder weniger zu belasten.

Solche Einwirkungen, welche den Muskel zur Verkürzung veranlassen, wie das Kneipen oder das Betupfen mit Säure, nennt man Reize. Man sagt, der Muskel sei reizbar, weil er eben durch Reize zur Verkürzung veranlasst werden kann. Die oben angeführten Reize waren mechanische und chemische; sie haben den Nachtheil, dass der Muskel, wenigstens an der angegriffenen Stelle, zerstört oder doch so verändert wird, dass er bald aufhört reizbar zu sein. Es gibt aber eine andere Art von Reiz, welche diesen Nachtheil nicht hat. Verbinden wir die Zange, welche das obere Muskelende trägt, und den Haken, welcher an seinem untern Ende befestigt ist, mit den beiden Belegungen einer geladenen Kleist'schen oder Leidener Flasche, so geht in dem Moment, wo diese Verbindung hergestellt wird, die Entladung vor sich und ein elektrischer Schlag fährt durch den Muskel. In demselben Augenblick sehen wir den Muskel sich verkürzen und mit einem plötzlichen Ruck die Scheibe in die Höhe schleudern. Um den Versuch zu wiederholen, müssten wir die Kleist'sche Flasche von neuem laden. Wir können aber solche elektrische Schläge auf bequemere Weise erzeugen mit Hülfe der sogenannten Induction. Nehmen wir zwei Rollen von übersponnenem Kupferdraht und verbinden die Enden der einen *B* (Fig. 13) mit dem Muskel. Durch die andere Rolle *A* leiten wir den elektrischen Strom einer Batterie. Da beide Rollen durchaus von-

einander isolirt sind, kann der Strom, welcher durch die Rolle *A* geht, nicht in die Rolle *B* und den mit dieser verbundenen Muskel eindringen. Wenn wir aber den elektrischen Strom in der Rolle *A* plötzlich unterbrechen, so entsteht in der Rolle *B* ein kurzdauernder elektrischer Strom, ein sogenannter Inductionsschlag; dieser geht durch den Muskel und reizt ihn, d. h. wir sehen in dem Moment der Oeffnung des Stromes in der Rolle *A* eine plötzliche Verkürzung des Muskels, welche die mit ihm verbundene Scheibe in die Höhe schleudert. Dasselbe geschieht, wenn wir den Strom in der Rolle *A* wieder schliessen; auch in diesem Moment entsteht

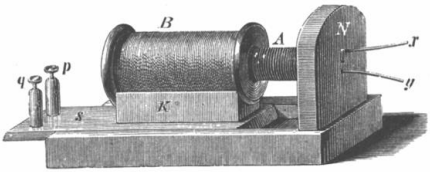

Fig. 13. Inductionsrollen.

Die Rolle *A* ist mit Hülfe der Drähte *x* und *y* mit der Batterie verbunden; die Rolle *B* mit Hülfe von Drähten, die in *p* und *q* eingeklemmt sind, mit dem Muskel.

in der Rolle *B* ein Inductionsschlag. Wir haben somit in dem elektrischen Reiz ein einfaches und bequemes Mittel, beliebig oft in dem Muskel eine solche plötzliche Verkürzung hervorzubringen. Wir wollen sie eine Zuckung nennen. Aus den bisher beschriebenen Versuchen lernen wir, dass ein einzelner elektrischer Schlag, wie ihn die Entladung einer Kleist'schen Flasche oder der ihm ähnliche Inductionsschlag bietet, das bequemste Mittel ist, solche Zuckungen beliebig oft hervorzurufen.

Auch der elektrische Strom der Batterie selbst kann auf den Muskel als Reiz wirken. Verbinden wir die Pole der Batterie mit dem Muskel, so strömt ein constanter Strom durch denselben. Wir wollen den einen Verbindungsdraht aus zwei Stücken bestehen lassen und

zwischen diesen durchschnittenen Enden ein kleines mit Quecksilber gefülltes Näpfchen einschalten. Das eine Ende des Drahtes lassen wir ein für allemal in das Quecksilber eintauchen; das andere Ende krümmen wir in die Gestalt eines Hakens, den wir bequem in das Quecksilber eintauchen und wieder herausnehmen können. So können wir mit Leichtigkeit den Strom im Muskel schliessen und wieder unterbrechen. Was sehen wir in diesem Falle? In dem Moment der Schliessung des Stromes erfolgt eine Zuckung, ähnlich derjenigen, welche durch einen elektrischen Schlag hervorgerufen wurde. Der Muskel verkürzt sich, die Scheibe wird emporgeschleudert und fällt wieder zurück. Aber sie kehrt nicht ganz in ihre frühere Lage zurück; sie bleibt etwas erhoben und zeigt uns so, dass der Muskel jetzt dauernd verkürzt ist, und diese schwächere Verkürzung hält an, solange der constante Strom durch den Muskel fliesst.

Unterbrechen wir den Strom, so sehen wir zuweilen, nicht immer, eine Zuckung, welche den Hebel in die Höhe schleudert, dann aber nimmt der Muskel seine natürliche Länge wieder an und bleibt in dieser, bis ein neuer Reiz ihn trifft. Der constante Strom scheint also bei der Schliessung und Oeffnung ganz ähnlich zu wirken wie ein Inductionsschlag. Wie wir aber später erfahren werden, sind seine Wirkungen verwickelter. Wir wollen uns deshalb vorläufig, da es uns nur darauf ankommt, die Verkürzung des Muskels zu untersuchen, ausschliesslich der Inductionsschläge bedienen.

2. Wir haben in diesen Versuchen zwei Arten der Verkürzung des Muskels kennen gelernt, nämlich die kurz dauernde Verkürzung, die wir Zuckung nannten, und eine länger dauernde, wie sie der constante elektrische Strom hervorbringt. Diese länger dauernde Verkürzung können wir noch besser hervorrufen, wenn wir einen Reiz, der an und für sich nur eine einzelne Zuckung bewirken würde, schnell vielmals hintereinander auf den Muskel wirken lassen. Nehmen wir wieder die beiden

Rollen *A* und *B* (Fig. 13 auf S. 31); verbinden wir *A* mit einer Kette, *B* mit dem Muskel. In den Kreis der Kette, welcher die Rolle *A* enthält, schalten wir ausserdem eine Vorrichtung ein, welche den Strom schnell hintereinander wiederholt zu schliessen und zu öffnen gestattet. Wir bedienen uns dazu eines sogenannten Blitzrades (Fig. 14). Das Rad *z* ist aus einer leitenden Substanz, z. B. Kupfer, gefertigt; an seinem Umfange sind Zähne eingeschnitten, ähnlich wie an dem Steigrad einer Uhr. An diesem Umfang schleift der federnde Kupferdraht *b*. Die Achse des Rades sowie der Draht *b* sind vermittelst der Klemmschrauben *d* und *f* in den Kreis der elektrischen Kette und der Rolle *A* (Fig. 12) eingeschaltet. Steht die Feder auf einem Zahn des Radumfangs, so kann der Strom durch das Rad und somit auch durch die Rolle *A* gehen; er ist aber unterbrochen während der Zeit, wo die Feder von einem Zahn zum andern überspringt. Wenn wir das Rad um seine Achse drehen, bekommen wir also abwechselnde Schliessungen und Oeffnungen des Stromes in der Rolle *A*. In der danebenstehenden Rolle *B* entstehen demnach fortwährend Inductionsströme, welche den Muskel durchströmen. Jeder dieser Ströme reizt den Muskel. Wenn wir das Rad langsam drehen, so sehen wir einzelne Zuckungen des Muskels. Drehen wir aber schneller, sodass die einzelnen Reize schnell aufeinanderfolgen, so hat der Muskel nicht Zeit, dazwischen zu erschlaffen, er bleibt dauernd zusammengezogen. Eine solche dauernde Zusammenziehung nennen wir zum Unterschied von einer einzelnen Zuckung einen Tetanus des Muskels.*

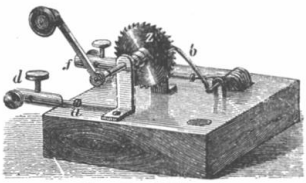

Fig. 14. Blitzrad.

Man kann die häufig wiederholte Schliessung und Oeff-

* Tetanus (griechisch) = Spannung.

nung des Stromes auch durch einen selbstthätigen Apparat, welcher durch den Strom selbst in Bewegung gesetzt wird, bewirken. Wir nennen ihn den Wagner'schen Hammer. Er ist in Fig. 15 abgebildet. Der Strom der Kette wird durch die rechts gezeichnete Säule der platten Neusilberfeder *oo* zugeleitet. Auf dieser ist ein kleines Platinplättchen *c* angebracht, welches durch Federkraft gegen die darüber befindliche Spitze angedrückt wird. Von dieser gelangt der Strom zu den Windungen eines kleinen hufeisenförmigen Elektromagneten und nachdem er diese durchlaufen, durch die in der Figur hinten sichtbare Klemme zur Kette zurück. An der Feder *oo* befestigt schwebt über den Polen des Elektromagneten ein Anker von weichem Eisen, *n*. Wenn man den Strom schliesst, so entsteht in dem Hufeisen Magnetismus; der Anker *n* wird angezogen, reisst das Plättchen *c* von der Spitze ab und unterbricht den Strom. Dadurch verliert der Elektromagnet seinen Magnetismus; er lässt den Anker los und das Plättchen *c* wird wieder durch die Wirkung der Feder gegen die Spitze angedrückt. Dadurch wird der Strom wieder geschlossen, der Elektromagnet erlangt von neuem seine Kraft, zieht den Anker wieder an, unterbricht den Strom von neuem, und so geht es fort, solange die Kette zwischen der Säule rechts und der hintern Klemme eingeschaltet bleibt. Will man diesen Hammer zur Erregung von Inductionsströmen benutzen, so schaltet man die Rolle *A* (des Apparats Fig. 12, S. 31) zwischen den beiden vorderen Klemmen ein.*

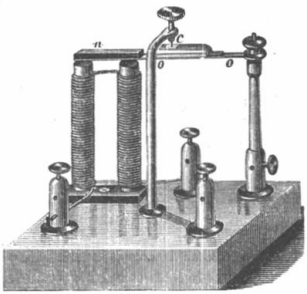

Fig. 15. Wagner'scher Hammer.

* Soll der Wagner'sche Hammer für sich allein in Gang gesetzt werden, so müssen die beiden vordern Klemmen durch

Man kann den Wagner'schen Hammer in vereinfachter Form mit der Rolle *A* ein für allemal verbinden. Die zweite Rolle *B* setzt man am besten auf einen Schlitten, mit welchem sie auf einer Schlittenbahn der Rolle *A* mehr oder weniger genähert werden kann; hierdurch ist man im Stande, die Stärke der in ihr erzeugten Inductionsströme nach Belieben abzustufen. Einen solchen Apparat stellt Fig. 16 vor. Die zweite Rolle, in welcher die Inductionsströme entstehen, ist hier mit *i*, die erste Rolle,

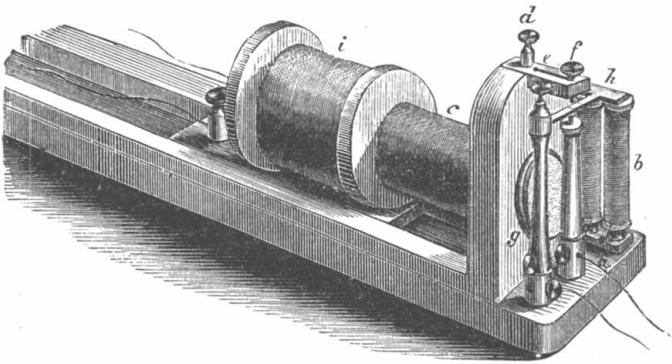

Fig. 16. Schlitteninductorium von Du Bois-Reymond.

durch welche die constanten Ströme fliessen, mit *c* bezeichnet; *b* ist der Elektromagnet; *h* der Anker des Hammers; *f* eine Schraube, an deren Spitze die den Anker *h* tragende Neusilberfeder mit einem auf ihrer obern Fläche angebrachten Plättchen anliegt. Der Strom geht von der Säule *g* über *f e d* zur Rolle *c*, von da durch die Windungen des Elektromagneten *b* und über *a* zur Kette zurück. Sobald *h* von *b* angezogen wird, ist der Strom unterbrochen.

---

einen Draht verbunden sein, wodurch erst die Leitung von der Spitze zu den Windungen des Elektromagnets und von da zurück zur Kette vervollständigt wird.

Einen solchen Apparat bezeichnet man als Schlitten-inductorium. Wir haben nur nöthig, die Enden der Rolle *i* mit dem Muskel zu verbinden, zwischen den Säulen *a* und *g* die Kette einzuschalten.* Dann wird sofort das Spiel des Hammers beginnen; die in *c* erzeugten Inductionsströme werden durch den Muskel gehen und der Muskel wird sich tetanisch zusammenziehen.

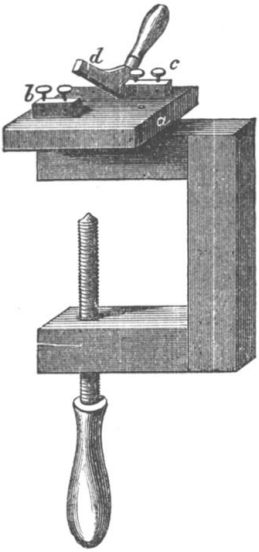

Fig. 17. Vorreiberschlüssel von Du Bois-Reymond.

Statt die Rolle *i* unmittelbar mit dem Muskel zu verbinden, führen wir besser die Drähte von der Rolle zu den beiden Klemmen *b* und *c* des in Fig. 17 abgebildeten Apparats, welchen wir Schlüssel zum Tetanisiren oder auch Vorreiberschlüssel nennen. Von denselben Klemmen *b* und *c* gehen zwei andere Drähte zum Muskel weiter. Wenn das Inductorium arbeitet, so wird der Muskel in Tetanus gerathen. Sobald wir aber den Hebel *d* herunterdrücken, sodass er *b* und *c* miteinander verbindet, können die Ströme der Rolle *i* durch den Hebel gehen. Da derselbe aus einem kurzen dicken Messingstück gebildet ist, welches dem Strome fast gar keinen Widerstand bietet, während der Muskel einen grossen Widerstand hat, so geht fast nichts von dem Strome durch den Muskel, sondern alles durch den Hebel *d*. Der Muskel bleibt also in Ruhe. Sobald wir aber den Hebel *d* heben, müssen die Inductionsströme

* Die Bedeutung der Säule bei *a* und der an ihrem obern Ende befindlichen Schraube wird später erklärt werden.

wieder durch den Muskel gehen. Ein Druck auf den Griff des Hebels *d* genügt also, den Tetanus nach Belieben hervorzurufen und wieder zu beseitigen. So sind wir in den Stand gesetzt, diesen Vorgang in dem Muskel genauer zu studiren.

Wir haben jetzt den Muskel in zwei Zuständen kennen gelernt. In dem gewöhnlichen, in welchem er sich in der Regel im Körper und nach der Herausnahme aus demselben befindet, und in dem der Verkürzung, welche durch Reize hervorgerufen wird. Wir wollen den ersten Zustand den der Ruhe, den zweiten den der Thätigkeit des Muskels nennen. Die Thätigkeit des Muskels tritt in zwei Formen auf, als plötzliche, einmalige Verkürzung oder Zuckung und als dauernde Zusammenziehung oder Tetanus. Letzterer ist wegen seiner längern Dauer leichter zu untersuchen. Für viele Fragen ist es gleichgültig, ob wir sie am zuckenden oder am tetanisirten Muskel studiren. Wir werden daher in den folgenden Untersuchungen uns je nach den Umständen bald der einen, bald der andern Reizungsart bedienen.

3. Wenn wir an den Muskel ein nicht zu schweres Gewicht hängen, so ist er im Stande dieses Gewicht zu heben, sobald er in Thätigkeit versetzt wird. Er hebt die Last auf eine bestimmte Höhe und leistet dabei eine Arbeit, welche nach den Principien der Mechanik in Zahlen ausgedrückt werden kann, indem wir das gehobene Gewicht mit der Höhe, auf welche es gehoben worden ist, multipliciren. Die Höhe, bis zu welcher das Gewicht gehoben wird, die Hubhöhe des Muskels, können wir messen, wenn wir das schon beschriebene Myographion benutzen. Wenn an den Hebel des Myographions das Gewicht gehängt wird, so wird zunächst der Muskel gedehnt. Wir legen jetzt den Schreibstift an die Glasplatte des Myographions an, und lassen den Muskel zucken, indem wir einen Inductionsschlag durch den Muskel leiten. Der Muskel verkürzt sich und seine Hub-

höhe wird auf der berussten Glasplatte durch einen verticalen Strich aufgezeichnet. Stellen wir so eine Reihe von Versuchen mit demselben Muskel, aber verschiedenen Belastungen an, so finden wir, dass der Muskel nicht jede Last auf die gleiche Höhe zu heben im Stande ist. Bei geringen Belastungen ist die Hubhöhe gross. In dem Maasse, wie die Belastung wächst, wird die Hubhöhe geringer und zuletzt bei einer bestimmten Belastung ganz unmerklich. Fig. 18 ist die Copie einer solchen Versuchsreihe. Die unter jedem verticalen Strich stehende Zahl gibt die Grösse der Belastung in Grammen an, welche gehoben wurde; die Höhe der Striche ist das Doppelte der wahren Hubhöhe, da unser Apparat dieselben zweimal vergrössert darstellt. Zwischen je zwei

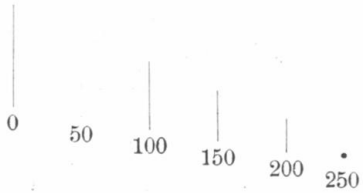

Fig. 18. **Hubhöhe bei verschiedenen Belastungen.**

Versuchen wurde die Glasplatte um eine kleine Strecke verschoben, damit die einzelnen Hubhöhen nebeneinander aufgezeichnet werden konnten. Die erste dieser Hubhöhen, mit 0 bezeichnet, wurde bei sehr geringer Belastung ausgeführt. Das Gewicht des Schreibhebels selbst war durch ein Gegengewicht fast vollständig äquilibrirt. Man sieht, dass hierbei die Hubhöhe am grössten ist. Die folgenden Hubhöhen beginnen alle von etwas niedrigern Punkten, weil durch die Belastungen der Muskel gedehnt wurde. Aber sie erheben sich auch um immer geringere Grössen, und zuletzt bei einer Belastung von 250 g ist die Hubhöhe Null.

Wir sehen also aus dieser Versuchsreihe, dass mit steigender Belastung die Hubhöhen immer kleiner werden.

Welche Folgerung ergibt sich daraus für die Arbeitsleistung des Muskels? Für die Belastung 0 ist die Hubhöhe gross; da aber hier nichts gehoben wurde, so ist auch die geleistete Arbeit = 0. Bei der grössten Belastung von 250 g ist die Hubhöhe 0; also wurde auch hier keine Arbeit geleistet. Nur bei den zwischenliegenden Belastungen leistete der Muskel Arbeit und zwar wuchs diese anfänglich bis zur Belastung von 150 g und nahm dann wieder ab. Berechnen wir die geleistete Arbeit für jede der aufgezeichneten Zuckungen, so erhalten wir folgende Werthe:

Belastung:	0	50	100	150	200	250 g
Hubhöhe:	14	9	7	5	2	0 mm
Geleistete Arbeit:	0	450	700	750	400	0 g mm.

Dieselbe Erfahrung würden wir mit jedem andern Muskel machen. Wir können daher ganz allgemein den Satz aufstellen, dass es für jeden Muskel eine bestimmte Belastung gebe, für welche seine Arbeitsleistung am grössten ist; für kleinere und grössere Belastungen wird die Arbeitsleistung geringer. Dasselbe gilt natürlich auch für Gruppen von Muskeln, welche bei einer Arbeitsleistung zusammenwirken, z. B. bei der Arbeitsleistung durch einen Menschen, ein Pferd u. s. w. Die Hubhöhen sind für eine und dieselbe Belastung bei verschiedenen Muskeln nicht dieselben. Vergleichen wir dünne und dicke Muskeln miteinander, so sehen wir, dass dicke Muskeln bei steigender Belastung weniger gedehnt werden, und dass die Abnahme der Hubhöhe bei steigender Belastung langsamer erfolgt; daher können dicke Muskeln viel grössere Lasten heben als dünne. Auf der andern Seite aber sehen wir, dass bei gleicher Dicke die Hubhöhe um so grösser ausfällt, je länger die Muskelfasern sind. Die Hubhöhen wachsen bei gleicher Dicke und gleicher Belastung mit der Länge der Muskelfasern. Sie nehmen ab mit steigender Belastung, und zwar schneller bei dünnen als bei dicken Muskeln.

4. Bei der Berechnung der Arbeitsleistung eines Muskels kommt nur die Hebung des Gewichts in Betracht. Zuckt der Muskel, so sinkt nach der Hebung das Gewicht wieder auf seine frühere Höhe zurück. Die bei der Zuckung geleistete Muskelarbeit geht also wieder verloren. Man kann dies verhindern, indem man das Gewicht in

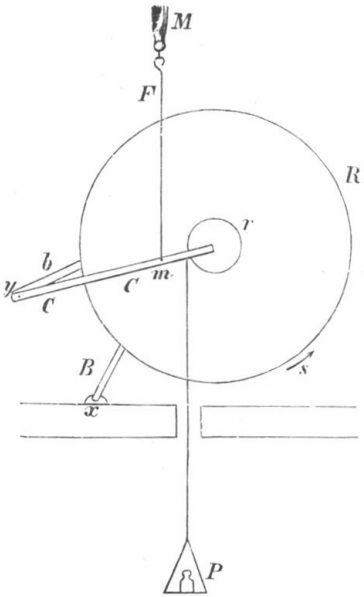

Fig. 19. Arbeitssammler von A. Fick.

der Höhe, auf welche es der Muskel gehoben hat, festhält. Das geschieht z. B. bei der Winde, mit welcher Bausteine u. dgl. in die Höhe gewunden werden. Eine ähnliche Vorrichtung hat A. Fick für die Arbeitsleistung eines einzelnen Muskels construirt. Ein mit dem Muskel verbundener leichter Hebel *cc* (Fig. 19) nimmt vermöge des Bälkchens *b* bei jeder Hebung ein Rad mit, während

er beim Wiederheruntersinken dasselbe unbewegt lässt. Die Rückwärtsdrehung des Rades wird durch das Bälkchen *B* verhindert. Um die Achse des Rades ist ein Faden geschlungen, an welcher das Gewicht hängt. Durch diese Anordnung wird bewirkt, dass der Muskel bei jeder Zuckung das Rad um eine geringe Grösse dreht und so das Gewicht langsam in die Höhe windet. Lässt man den Muskel mehrmals hintereinander zucken, so steigt das Gewicht bei jeder Zuckung etwas und man erhält zuletzt die Summe aller bei den einzelnen Zuckungen geleisteten Arbeiten. Fick hat deshalb den Apparat „Arbeitssammler" genannt. In ähnlicher Weise summiren sich die Arbeitsleistungen einzelner Muskelcontractionen bei der Haspel oder Winde. Bei dieser ist an der Achse ein Sperrrad und ein Sperrhaken angebracht, welche die Drehung in der einen Richtung gestatten, die entgegengesetzte verhindern. Die einzelnen Muskelanstrengungen, welche das Gewicht heben, können sich also summiren, ja die Arbeiter können längere Pausen eintreten lassen, ohne dass der Erfolg der einmal geleisteten Arbeit durch ein Zurücksinken des Gewichts wieder vernichtet würde.

Anders als bei der einzelnen Zuckung ist das Verhältniss beim Tetanus. Hier leistet der Muskel zunächst Arbeit, indem er das Gewicht hebt, dann aber verhindert er es durch eigene Anstrengung am Fallen. Wir können daher von der Hubhöhe noch die Traghöhe unterscheiden, d. h. diejenige Höhe, auf welcher das Gewicht dauernd gehalten wird. Bei diesem Act leistet der Muskel keine Arbeit im Sinne der Mechanik, denn Arbeit besteht nur in Hebung eines Gewichts. Wenn ich einen Stein bis zur Tischhöhe hebe, so leiste ich damit eine bestimmte Arbeit; lege ich ihn auf den Tisch, so drückt er vermöge seiner Schwere auf denselben; der Tisch verhindert ihn am Fallen, aber man kann nicht sagen, dass der Tisch dabei Arbeit leiste. Ebenso ist es mit dem Muskel. Wenn ich ein Gewicht mittels meiner Arm-

muskeln bis zur Schulterhöhe hebe und dann den Arm horizontal halte, so verhindern die Armmuskeln das Gewicht am Fallen; sie spielen dabei eine ähnliche Rolle wie der Tisch; sie leisten also keine Arbeit im Sinne der Mechanik. Nichtsdestoweniger weiss jeder, wie schwer es ist, ein Gewicht in dieser Weise längere Zeit zu halten, und wir fühlen es an der bald eintretenden Ermüdung, dass hierbei im physiologischen Sinne wol gearbeitet wird. Wir können diese Arbeitsleistung als innere Arbeit des Muskels im Gegensatz zur äussern, welche er bei Hebung von Gewichten leistet, bezeichnen.

5. Worauf beruht nun die Arbeitsleistung des Muskels überhaupt? Wir sind berechtigt anzunehmen, dass auch hier, wie in andern Fällen, die Arbeit nicht von selbst entsteht. Untersuchen wir den Muskel während des thätigen Zustandes, so finden wir, dass in ihm chemische Processe vorgehen, welche zwar im einzelnen noch nicht ganz bekannt sind, aber doch auf einer Oxydation eines Theiles der Muskelsubstanz beruhen müssen, da sie mit Wärmebildung und Entwickelung von Kohlensäure verbunden sind. In dieser Beziehung verhält sich also der Muskel ähnlich wie die in der Technik gebrauchten Kraftmaschinen, in welchen gleichfalls unter Entwickelung von Wärme und Bildung von Kohlensäure Arbeit geleistet wird. So viel ist klar: ein Theil der Stoffe, welche den Muskel zusammensetzen, wird bei der Thätigkeit oxydirt, und die durch diesen chemischen Process frei gewordene Energie ist die Quelle der geleisteten Muskelarbeit. Eine solche Wärmebildung können wir schon im Muskel bei einer einzelnen Zuckung nachweisen; beim Tetanus aber wird die Wärmebildung viel beträchtlicher. Wärme ist aber, wie wir aus der Physik wissen, nur eine andere Form von Bewegung, eine Bewegung der kleinsten Theilchen oder Molekeln der Körper. Wir können also hieraus schliessen, dass während des Tetanus die ganze durch die chemischen Processe erzeugte Kraft in Wärme um-

gesetzt wird, während bei der Hebung eines Gewichts im Beginn des Tetanus oder bei der einzelnen Zuckung ein Theil derselben in Form mechanischer Arbeitsleistung auftritt.

Es müssen aber in dem tetanisch zusammengezogenen Muskel trotz der scheinbaren äussern Ruhe im Innern noch andere Bewegungen stattfinden, als die molekularen Bewegungen der Wärme. Setzt man auf einen Muskel, z. B. des Oberarms, ein Hörrohr auf und lässt dann den Muskel sich zusammenziehen, so hört man ein tiefes summendes Geräusch. Man kann dasselbe auch sehr deutlich wahrnehmen, wenn man die äussern Gehörgänge mit Wachspfropfen verstopft und dann die Muskeln des Gesichts zusammenzieht; oder wenn man den kleinen Finger fest in den äussern Gehörgang stopft und dann die Muskeln des Arms zur Zusammenziehung bringt. Im letztern Falle leiten die Knochen des Arms den Muskelton dem Ohre zu. Dieser Muskelton beweist, dass im Innern des Muskels Schwingungen vor sich gehen müssen, so scheinbar stetig auch die äusserlich sichtbare Gestalt des zusammengezogenen Muskels sein mag. Da aber die im Innern stattfindenden Bewegungen die Masse des Muskels oder des an ihm hängenden Gewichts nicht von ihrem im Anfang des Tetanus eingenommenen Platze fortbringen, so leisten sie eben keine äussere, sondern nur innere Arbeit, und diese wird ganz in Wärmebewegung umgesetzt.*

Wir haben gefunden, dass ein scheinbar stetiger Tetanus durch einzelne schnell aufeinanderfolgende Reize hervorgebracht wird, und Helmholtz hat nachgewiessen, dass jedem dieser Reize in der That eine Schwingung entspricht; denn wenn man die Zahl der einzelnen Reize verändert, so ändert sich auch der Ton des Muskels;

---

* Etwas Aehnliches sehen wir an Stäben, die in longitudinale Schwingungen versetzt werden und die gleichfalls tönen, ohne dass äusserlich eine Formveränderung sichtbar wäre.

die Höhe des Muskeltons entspricht stets der Zahl der ihn treffenden Reize.

Wir können hieran gleich die Frage knüpfen, wieviel solcher einzelnen Reize nöthig sind, um den Muskel zu einer stetigen Zusammenziehung zu bringen. Mit Hülfe des eben beschriebenen Wagner'schen Hammers (Fig. 15) oder des Blitzrades (Fig. 14) sind wir im Stande die Zahl der Reize abzustufen. Bei Froschmuskeln genügen 12—18 einzelner Reize in der Secunde, um eine stetige Zusammenziehung des Muskels hervorzubringen; bei Säugethiermuskeln sind dazu mindestens 18—20 Reize in der Secunde nöthig. Auch im lebenden Körper bei der willkürlichen Zusammenziehung der Muskeln scheint die tetanische Zusammenziehung durch ebenso viel Reizungen hervorgebracht zu werden. Man hat nämlich gefunden, dass der Muskelton, welchen man bei willkürlicher Contraction der Muskeln hört, etwa die Höhe des Tons d^1 hat, was einer Schwingungszahl von 36 in der Secunde entsprechen würde. Aber Helmholtz hat es wahrscheinlich zu machen gewusst, dass dies nicht die wahre Schwingungszahl des Muskels sei, sondern dass dieser nur halb soviel Schwingungen macht. Weil aber so tiefe Töne für unser Ohr unhörbar bleiben, so hören wir statt dessen den nächsten Oberton, der doppelt so vielen Schwingungen entspricht.

6. Wir haben bisher nur die Verkürzung des Muskels betrachtet. Diese ist ja auch für die Arbeitsleistung, die im Heben von Gewichten besteht, allein maassgebend. Betrachten wir einen zusammengezogenen Muskel, so sehen wir aber, dass derselbe nicht nur kürzer, sondern auch dicker geworden ist. Es fragt sich, ob der Muskel dabei seinen Rauminhalt gänzlich unverändert erhalten hat, oder ob seine Masse dabei verdichtet worden ist. Bedenken wir, dass der Muskel aus feuchter Substanz besteht, dass ungefähr drei Viertel seines ganzen Gewichts Wasser sind, welches fast incompressibel ist, so müsste

selbst eine geringe Volumsabnahme schon die Folge eines sehr beträchtlichen Druckes sein. Dementsprechend hat man denn auch gefunden, dass eine Volumsveränderung nur dann eintritt, wenn der Muskel durch feste Einspannung seiner beiden Enden an der Verkürzung verhindert wird. Es wird dann aber ein Theil des in ihm enthaltenen Wassers durch die Poren des Sarkolemmaschlauchs nach aussen gepresst.

An platten dünnen Muskeln, welche durchsichtig genug sind, um die Fasern unter dem Mikroskop zu sehen, kann man sich davon überzeugen, dass bei der Zusammenziehung auch jede Muskelfaser kürzer und zugleich dicker wird. Hat man, um dies zu beobachten, einen Muskel auf einer Glasplatte unter das Mikroskop gebracht, so sieht man, wenn die Reizung aufhört, dass der Muskel scheinbar in der verkürzten Gestalt verbleibt. Die einzelnen Muskelfasern nehmen zwar, sobald die Reizung aufhört, ihre ursprüngliche Länge wieder an, aber sie legen sich in Zickzackform, wenn sie nicht durch eine äussere Gewalt gestreckt werden. Ich führe diese Erscheinung hier nur an, weil sie ein historisches Interesse hat. Die ersten Forscher, welche diesen Gegenstand untersuchten, Prevost und Dumas, glaubten, dass die Verkürzung des Muskels durch diese Zickzackkrümmung der Muskelfasern zu Stande komme. Sie waren mit ihren damals noch unvollkommenen Apparaten nicht im Stande, eine dauernde Reizung des Muskels zu bewirken. Es ist deshalb nicht zu verwundern, dass sie den Zustand der Erschlaffung mit dem der Zusammenziehung verwechselten.

Die mikroskopische Untersuchung der Muskelfasern hat noch zu keinem klaren Ergebniss über die während der Verkürzung eintretenden Veränderungen der kleinsten Muskelelemente geführt. Sichergestellt ist nur, dass die dunkeln (doppelbrechenden) Streifen einander näher rücken und schmaler werden, dass aber dabei keine Aenderung in ihrem optischen Verhalten eintritt.