

Universitäts- und Landesbibliothek Tirol

Allgemeine Physiologie der Muskeln und Nerven

Rosenthal, Isidor

Leipzig, 1899

Viertes Kapitel

VIERTES KAPITEL.

1. Elasticitätsänderung bei der Zusammenziehung; 2. Zeitlicher Verlauf der Zuckung, Myographion; 3. Elektrische Zeitbestimmung; 4. Anwendung derselben auf die Muskelzuckung; 5. Belastung und Ueberlastung—Muskelkraft; 6. Bestimmung der Muskelkraft beim Menschen; 7. Isotonische und isometrische Zuckung; 8. Abnahme der Energie während der Verkürzung.

1. Wir kommen nun zu einer der merkwürdigsten Thatsachen in dem Gebiete der allgemeinen Muskelphysiologie, nämlich zu der Veränderung der Elasticität des Muskels während der Zusammenziehung. Schon E. Weber, welcher die Erscheinungen der Muskelzusammenziehung zuerst eingehender untersuchte, hat nachgewiesen, dass der thätige Muskel durch dasselbe Gewicht stärker gedehnt wird als der unthätige. Es ist dies um so auffälliger, als der Muskel ja während der Thätigkeit kürzer und dicker wird, also infolge dessen weniger gedehnt werden sollte. Wenn dennoch ein thätiger Muskel durch ein und dasselbe Gewicht mehr gedehnt wird als ein unthätiger, so kann dies nur in einer Veränderung seiner Elasticität begründet sein. Auf welche Weise diese zu Stande kommt, ist schwer zu sagen. Wir können aber die Erscheinungen der Zusammenziehung auf die Weise darstellen, dass wir sagen, der Muskel habe zwei natürliche Formen; die eine, welche ihm im ruhenden Zustande zukommt, die andere, welche ihm während der Thätigkeit angehört. Wenn der ruhende Muskel durch Reizung in den thätigen Zustand übergeführt wird, so befindet er sich in einer Form, die nicht mehr seine natürliche ist; er strebt dieser letztern zu und verkürzt sich, bis er seine neue, ihm jetzt natürliche Form angenommen hat. Ist der Muskel durch ein Gewicht ge-

dehnt, und wird er dann gereizt, so zieht er sich gleichfalls zusammen, aber nur bis zu der Länge, welche der Dehnung, die seiner neuen Form zukommt, durch das an ihm hängende Gewicht entspricht. Stellen wir uns vor, AB (Fig. 20) wäre die Länge des ruhenden unbelasteten Muskels, Ab die Länge des thätigen und unbelasteten Muskels, so wird der Muskel, wenn er im unbelasteten Zustande gereizt wird, sich um die Grösse $AB - Ab = bB$ verkürzen; bB ist also die Hubhöhe des unbelasteten Muskels. Ist der Muskel mit einem Ge-

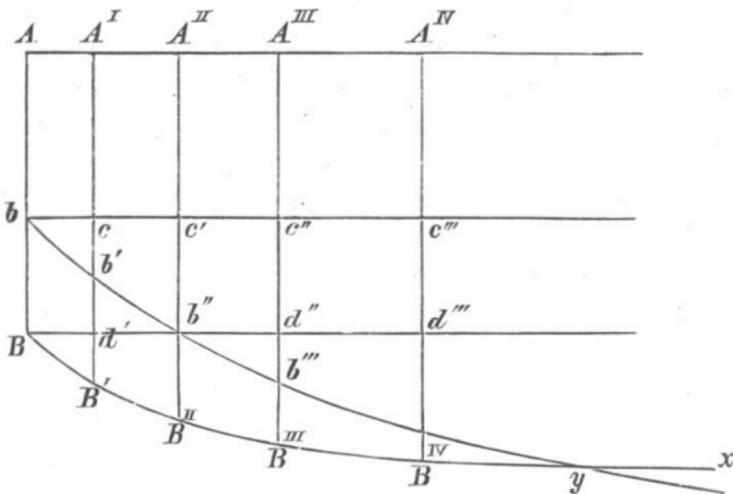


Fig. 20. Elasticitätsänderung bei der Zusammenziehung.

wicht p belastet, so wird er im unthätigen Zustande um eine bestimmte Grösse $B'd'$ gedehnt, sodass seine Länge $AB + B'd' = A'B'$ ist. Reizen wir ihn jetzt, so zieht er sich zusammen und nimmt eine Länge an, welche gleich $Ab + cb' = A'b'$ sein muss, worin Ab die natürliche Länge des thätigen Muskels ohne Belastung und cb' die Dehnung ist, welche der thätige Muskel durch dasselbe Gewicht p erfährt. $A'B' - A'b' = b'B'$ ist also die Hubhöhe des Muskels bei der Belastung p . Nun wissen wir aus frühern Versuchen, dass die Hubhöhe mit steigender Belastung abnimmt. Die Hubhöhe bB

bei der Belastung 0 ist also grösser als die Hubhöhe $b'B'$ bei der Belastung p . Daraus folgt aber, dass die Dehnung cb' grösser sein muss als die Dehnung $d'B'$, oder mit andern Worten: dasselbe Gewicht p dehnt den thätigen Muskel stärker als den unthätigen. Entwerfen wir nach diesem Princip die Dehnungscurven für den thätigen wie für den unthätigen Muskel, so bekommen wir für den erstern die Curve $bb'y$, für den zweiten die Curve $BB'x$, welche sich allmählich immer mehr und mehr nähern und endlich im Punkte y schneiden. Dieser Punkt y , welcher der Belastung P entspricht, zeigt uns, dass bei dieser Belastung die Länge des thätigen und des unthätigen Muskels gleich sind. Wenn wir daher bei der Belastung P den Muskel reizen, so bekommen wir eine Hubhöhe = Null. Der Muskel ist nicht im Stande dieses Gewicht zu heben, eine Thatsache, welche wir in unsern frühern Versuchen schon wahrgenommen haben.*

Noch ein anderer Punkt von grossem Interesse ergibt sich aus der Betrachtung der Dehnungscurven. Bei einer gewissen Belastung k ist die Dehnung des thätigen Muskels gleich $c'b''$, d. h. der thätige Muskel hat bei dieser Belastung dieselbe Länge, wie der unthätige Muskel bei der Belastung Null. Um die Belastung k zu finden, bei welcher dieser Fall eintritt, können wir folgendes Verfahren einschlagen. Wir unterstützen den mit dem Muskel verbundenen Hebel, sodass er durch angehängte Gewichte nicht gedehnt werden kann, und suchen dasjenige Gewicht, welches der Muskel, wenn er gereizt wird, eben gerade nicht mehr zu heben vermag. Dieses Gewicht ist offenbar auch ein Ausdruck für die Grösse der Energie, mit welcher der Muskel aus seinem natürlichen Zustande in die Verkürzung überzugehen strebt. Wir nennen sie die Kraft des Muskels. Einen Apparat, mit welchem

* S. Anmerkungen und Zusätze Nr. 1.

man dieselbe genau bestimmen kann, werden wir später kennen lernen.

2. Was bisher über Hubhöhe und die davon abhängige Arbeitsleistung sowie über die Veränderung der Elasticität gesagt wurde, gilt ebenso für die einzelne Zuckung wie für den Tetanus. Die Gestaltveränderung lässt sich bei der Zuckung schwer beobachten wegen der ausserordentlich kurzen Zeit, welche sie dauert. Doch ist es gelungen, auch hierüber genaue Ermittlungen zu machen, besonders seitdem Helmholtz im Jahre 1852 zuerst den Gegenstand in Angriff nahm.

Die experimentelle Forschung besitzt verschiedene Methoden, um sehr kleine Zeiträume mit Genauigkeit zu messen und Vorgänge, welche innerhalb kürzester Zeit verlaufen, zu studiren. Man hat die Geschwindigkeit einer Kanonenkugel in den einzelnen Theilen ihrer Bahn von dem Augenblick, wo sie den Lauf verlässt, bis zur Ankunft an ihrem Ziele gemessen, ebenso die Zeit, welche zur Explosion des Schiesspulvers erforderlich ist. Nur die Dauer des elektrischen Funkens ist bisjetzt unmessbar gewesen. Man kann sie deshalb als wirklich momentan ansehen, oder wenigstens als kleiner als jede messbare Grösse. Sie wird auf weniger als $\frac{1}{24000}$ Secunde geschätzt.

Die Mittel zur Messung sehr kleiner Zeiten, deren man sich vorzugsweise bedient, sind die Aufzeichnung des zu messenden Vorganges auf einer schnell bewegten Fläche, oder die Ablenkung eines Magneten durch einen kurzdauernden Strom. Jede dieser Methoden ist auch für den Muskel angewendet worden.

Denken wir uns eine ebene Fläche, z. B. eine Glasplatte mit grosser Geschwindigkeit in ihrer eigenen Ebene verschoben, so wird ein ruhender, senkrecht auf die Glasplatte gerichteter Stift eine gerade Linie auf der Platte verzeichnen. Ist die Platte berusst, so wird die Linie hell auf dunkeln Grunde erscheinen. Wäre der Stift

mit einer Feder verbunden, die wie eine Stimmgabel auf- und niederschwingt, so würde bei der Bewegung der Platte der Stift keine gerade, sondern eine Wellenlinie aufzeichnen. Da man die Zahl der Schwingungen aus dem Tone, welchen die schwingende Feder hören lässt, bestimmen kann, so weiss man, dass die Entfernung je zweier Wellenberge der gezeichneten Wellenlinie einem bestimmten Zeitabschnitt entspricht. Angenommen, unsere Feder mache 250 Schwingungen in der Secunde, so hat sich offenbar die Platte um den Betrag des Abstandes je zweier Wellenberge in $\frac{1}{250}$ Secunde fortbewegt. Lassen wir auf derselben Platte eine Muskelzuckung aufzeichnen, so können wir aus dem Abstand der einzelnen Theile dieser Zeichnung, verglichen mit den Wellen, welche die schwingende Feder gezeichnet hat, den zeitlichen Verlauf der Muskelzuckung genau bestimmen. Auf diesem Princip beruht das Myographion von Helmholtz. Dasselbe hat in seiner ursprünglichen Form und in mannigfaltigen Abänderungen bei zahlreichen Untersuchungen im Gebiete der Muskel- und Nervenphysiologie wichtige Dienste geleistet. Fig. 21 stellt es in der Form dar, welche ihm Du Bois-Reymond hat geben lassen. Das in dem Kasten *c* eingeschlossene Uhrwerk setzt den Cylinder *A* in rotirende Bewegung. Diese Bewegung ist eine beschleunigte, d. h. die Geschwindigkeit ist anfangs gering, nimmt aber fortwährend zu. Auf der Achse des Cylinders ist eine schwere Scheibe *B* befestigt; sie trägt an ihrer untern Fläche vertical stehende Flügel, welche in Oel tauchen, das in dem cylindrischen Gefäss *B'* enthalten ist. Der Widerstand, welchen die in dem Oel sich bewegenden Flügel finden, sowie die Trägheit der schweren Platte *B* bewirken, dass die Drehgeschwindigkeit des Cylinders *A* nur sehr langsam anwächst. Ist eine passende Geschwindigkeit erreicht, so wird der Muskel gereizt, hebt bei seiner Verkürzung den Hebel *c*, und die an diesem befestigte Spitze *e* zeichnet auf dem Cylinder eine Curve.

Um den Versuch auszuführen, befestigt man den Muskel

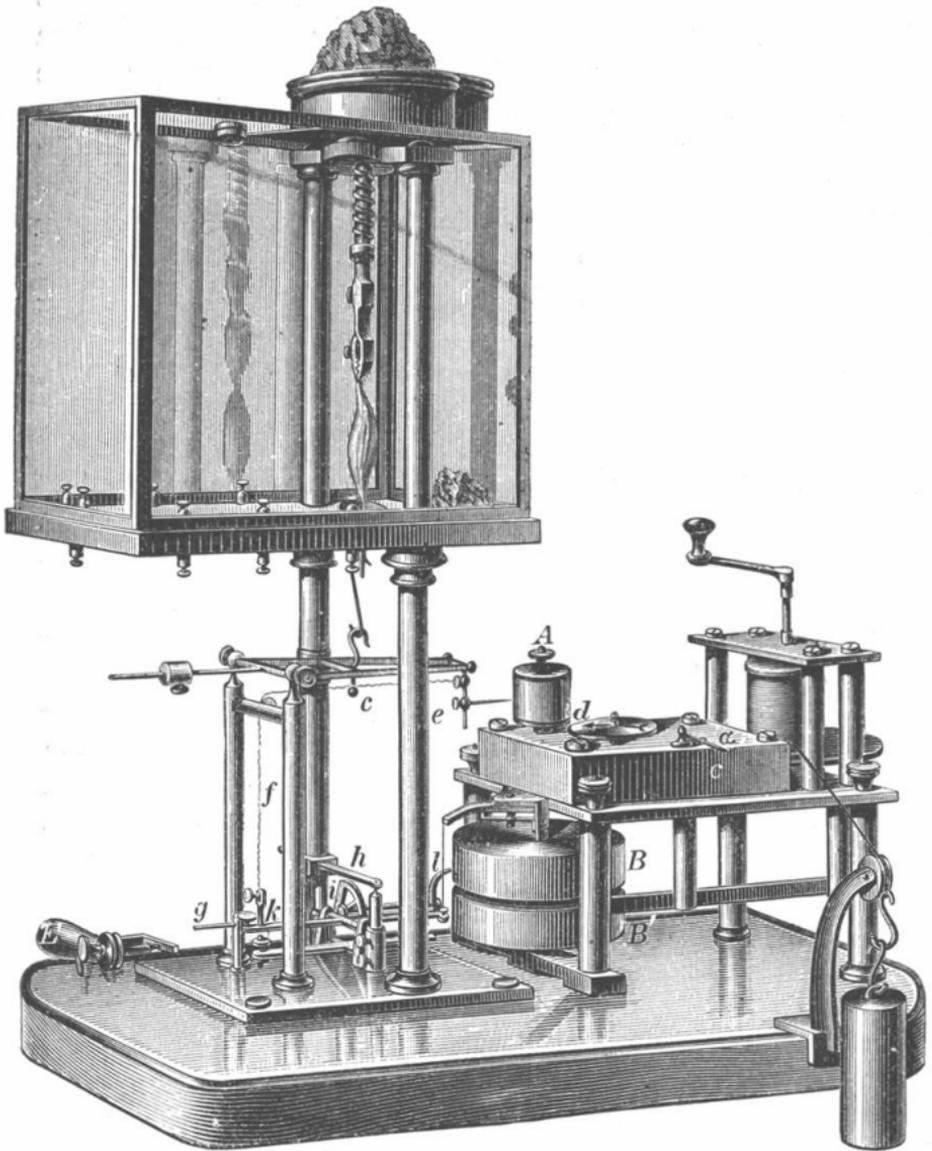


Fig. 21. Myographion von Helmholtz.
($\frac{1}{4}$ nat. Grösse.)

an einer Klemme innerhalb des Glaskastens, welcher ihn vor Vertrocknung schützt, verbindet ihn mit dem Hebel *c*, überzieht den Cylinder *A* mit einer Russchicht, be-

festigt ihn fest auf seiner Achse und legt mit Hilfe des Fadens f die Zeichenspitze gegen den Cylinder. Indem man diesen langsam mit der Hand umdreht, zeichnet die Spitze auf dem Cylinder eine wagerechte Linie, welche die natürliche Länge des ruhenden Muskels angibt. Die Scheibe B trägt an ihrem Umfang einen Vorsprung (eine sogenannte „Nase“). Bei einer bestimmten Stellung der Scheibe und des mit ihr fest verbundenen Cylinders berührt die Nase den bajonnetförmig gekrümmten Winkelhebel l . Wird dieser beiseitegedreht, so hebt er mittels des Bogenstücks i den Hebel h und bewirkt dadurch, dass zwischen diesem Hebel und der davorstehenden kleinen Säule ein Stromcontact unterbrochen wird. Der Strom einer elektrischen Kette ist durch diesen Contact und zugleich durch die primäre Rolle eines Inductoriums geleitet. Die secundäre Rolle ist mit dem Muskel verbunden. Dreht man also den Hebel l beiseite, so wird der Muskel gereizt. Er zuckt und hebt den Zeichensstift, welcher auf dem Cylinder A einen verticalen Strich zeichnet, dessen Höhe der Hubhöhe des Muskels entspricht. Durch einen Fingerdruck auf g kann man das bajonnetförmige Ende l etwas heben und zugleich die Zeichenspitze e von der Oberfläche des Cylinders entfernen. Lässt man jetzt die Drehungen des Cylinders beginnen, so geht die Nase frei unter l weg, der Muskel bleibt also ungereizt. Sobald der Cylinder die gewünschte Geschwindigkeit erlangt hat, hebt man den Finger von g ab. l senkt sich, wird bald darauf von der „Nase“ gefasst und beiseitegeschoben, der Muskel wird gereizt und zuckt. Zugleich aber hat sich auch die Zeichenspitze an den Cylinder angelegt; somit wird die Zuckung auf den Cylinder während seiner Rotation aufgezeichnet.

Da der Apparat die Reizung des Muskels selbst bewirkt, so hat diese bei einer bestimmten Stellung des rotirenden Cylinders stattgefunden, nämlich bei der, in welcher die „Nase“ das Hebelende l eben berührt hat. Diese Stellung ist dieselbe, in welcher wir zuerst bei still-

stehendem Cylinder den Muskel einmal zucken liessen. Die damals gezeichnete verticale Linie gibt also genau die Stellung des Cylinders an, bei welcher die Reizung erfolgt. Wo diese verticale Linie von der zuerst gezeichneten horizontalen abgeht, da befand sich der Zeichenstift in dem Zeitpunkt, in welchem die Reizung des Muskels erfolgte. Von diesem Punkte aus müssen wir die Abstände messen, aus denen die Zeiten zu berechnen sind.

Um diese Berechnung auszuführen, ist es nöthig, die Umdrehungsgeschwindigkeit des Cylinders genau zu kennen, da eine gleichzeitige Aufzeichnung von Stimmgabelschwingungen bei diesem Apparate nicht erfolgt. Wie wir schon gesehen haben, ist die Umdrehung des Cylinders keine gleichförmige. Aber die Beschleunigung ist wegen der Schwere der Scheibe *B* und der Hemmung im Oel eine sehr geringe, und bei einer bestimmten Geschwindigkeit ist der Widerstand im Oel ein so grosser, dass keine Beschleunigung mehr stattfindet, sondern die Geschwindigkeit constant wird. Mittels des Zählwerks *d* kann man diese Geschwindigkeit vorher bestimmen. Durch passende Einstellung des Oelbehälters kann man den Apparat so einrichten, dass der Cylinder in einer Secunde gerade eine Umdrehung macht.

Ist dies erreicht, so brauchen wir nur den Umfang des Cylinders zu kennen, um das, was auf dem Cylinder gezeichnet ist, in Zeitwerthe umzurechnen. Um die Messung der einzelnen Curventheile bequem ausführen zu können, nehmen wir den Cylinder vorsichtig von seiner Achse ab, spannen ihn in eine passende Gabel (dieselbe ist in unserer Fig. 20 links unten zu sehen und mit *E* bezeichnet) und rollen ihn über ein Stück angefeuchtetes Gelatinepapier. Die ganze Russschicht haftet an der klebrigen Gelatine. Befestigt man dieselbe mit der berussten Seite auf weissem Papier, so sieht man die gezeichnete Curve weiss auf schwarzem Grunde und kann sie bequem ausmessen.

Unsere Fig. 22 ist die Copie einer so von dem Wadenmuskel eines Frosches gezeichneten Curve. Der Punkt, bei welchem die Reizung stattfand, ist mit z bezeichnet. Was uns sofort auffällt, ist, dass die Erhebung des Zeichenstiftes nicht im Punkte z , sondern erst in einer gewissen Entfernung davon, bei a beginnt. Hieraus müssen wir schliessen, dass der Beginn der Muskelverkürzung nicht im Moment der Reizung stattfand; denn der Myographioncylinder hatte offenbar Zeit sich um die Grösse za zu drehen, ehe durch die Verkürzung des Muskels der Zeichenstift gehoben wurde. Es vergeht also eine gewisse Zeit, ehe die durch Reizung bewirkte Veränderung in dem Muskel zu einer merklichen Verkürzung führt. Das kann daran liegen, dass der Muskel,

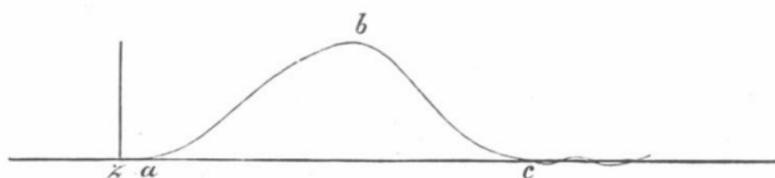


Fig. 22. Zuckungcurve eines Muskels.

um die Verkürzung aufzuzeichnen, die Masse des an ihm hängenden Hebels in Bewegung setzen muss, welcher doch eine gewisse Trägheit besitzt. Aber selbst, wenn man diesen Fehler möglichst vermeidet, verfließt immer noch einige Zeit nach der Reizung, ehe die Zuckung beginnt. Man nennt diese Zeit das Stadium der latenten Reizung; denn die Reizung ist während dieser Zeit in dem Muskel noch nicht zur Wirksamkeit gekommen. Sie beträgt in der Regel nahezu $\frac{1}{1000}$ Secunde, kann aber bis auf 0,004 Secunde heruntergehen. Von dem Punkte a an sehen wir den Muskel sich verkürzen, was durch die Erhebung des Zeichenstiftes vom Punkte a bis zum Punkte b , dem Gipfel der gezeichneten Curve, angezeigt wird; von da ab verlängert sich der Muskel wieder, bis er im Punkte c seine ursprüngliche Länge

wieder erreicht. Zuletzt sieht man noch einige Nachschwingungen, als Folgen der Dehnung des elastischen Muskels durch das fallende Gewicht. Die Zeit, welche vom Beginn der Verkürzung bis zum Maximum derselben verstreicht, heisst das Stadium der steigenden Energie; die Zeit von dem Maximum bis zur Wiederausdehnung des Muskels das der sinkenden Energie. Die ganze Dauer der Muskelzuckung von dem Beginn der Verkürzung bei a bis zur vollständigen Wiederausdehnung bei c beträgt etwa $\frac{1}{10}$ bis $\frac{1}{6}$ Secunde.

3. Um zu verstehen, wie man mit Hülfe elektrischer Ströme die Dauer der Stadien messen kann, aus denen sich die Muskelzuckung zusammensetzt, denken wir uns, ein schweres Pendel würde von einem plötzlichen Stoss getroffen. Das Pendel wird dann aus seiner verticalen Ruhelage abgelenkt und der Winkel, um den es abgelenkt wird, hängt ab von der Stärke des Stosses, welcher auf das Pendel wirkte. Solche schwere Pendel, ballistische Pendel genannt, werden zur Messung der Geschwindigkeit von Geschossen benutzt. Auch eine Magnetnadel, welche an einem Faden aufgehängt, in der Richtung von Norden nach Süden sich einstellt, können wir als ein Pendel betrachten, bei welchem statt der Schwerkraft die magnetische Richtkraft der Erde die Einstellung in eine bestimmte Lage verursacht. Leitet man an einer solchen Magnetnadel einen dauernden elektrischen Strom parallel zu der Nadel vorüber, so wird dieselbe abgelenkt und stellt sich in einem Winkel zum Strom ein, dessen Grösse von der Stärke des Stromes abhängt. Die Magnetnadel nimmt eine neue Stellung ein, bei welcher die ablenkende Kraft des Stromes und die Richtkraft des Erdmagnetismus einander im Gleichgewicht halten. Wenn aber der Strom nicht dauernd einwirkt, sondern nur für kurze Zeit, so bekommt die Magnetnadel nur einen kurzdauernden Stoss, sie macht eine Schwingung und kehrt dann in ihre Ruhelage zurück. Die Grösse

des Ausschlags ist in diesem Falle der Stärke des Stromes und seiner Dauer proportional. Wenn also die Stärke des Stromes bekannt ist und constant bleibt, so kann man aus der Grösse des Ausschlags die Zeit, welche derselbe gedauert hat, bestimmen. In der Regel werden diese Ausschläge sehr klein sein.

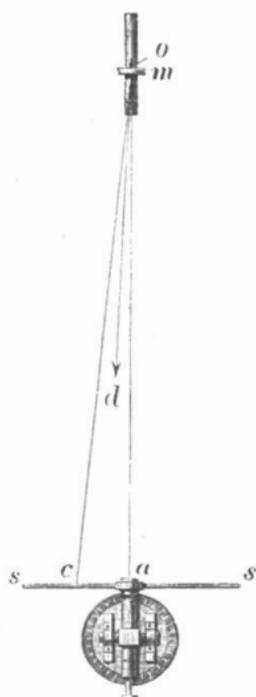


Fig. 23. Messung kleiner Winkeldrehungen mit Spiegel und Fernrohr.

Um sie dennoch mit Sicherheit zu messen, bedient man sich eines Verfahrens, welches zuerst von dem berühmten Mathematiker Gauss angewandt worden ist. Man verbindet mit dem Magneten *m* einen kleinen Spiegel *o* und beobachtet mittels eines Fernrohrs das Bild einer Scala *ss* in diesem Spiegel. Wenn die Scala bei der Ruhelage des Magneten dem Spiegel parallel aufgestellt ist und das Fernrohr senkrecht auf die Richtung des Spiegels und der Scala gerichtet wird, so sieht man in dem Spiegel den Punkt *a* der Scala, welcher genau über der Achse des Fernrohrs liegt, gespiegelt. Dreht sich der Magnet und mit ihm der Spiegel, so wird ein anderer Punkt *c* der feststehenden Scala sein Spiegelbild in das Fernrohr werfen, und ein Beobachter, welcher durch das

Fernrohr nach dem Spiegel blickt, wird scheinbar die Scala sich verschieben sehen, um so mehr, je grösser die Ablenkung des Magneten war. Aus dem Grade dieser Verschiebung kann man also den Winkel, um welchen der Magnet sich gedreht hat, berechnen.

4. Um diese Methode, durch welche die Dauer elektrischer Ströme mit der grössten Schärfe gemessen werden kann, auf unsere Aufgabe anzuwenden, ist es nöthig,

eine Einrichtung zu treffen, durch welche ein constanter elektrischer Strom geschlossen wird in dem Moment, in welchem die Muskelreizung erfolgt, und wieder unterbrochen wird, wenn der Muskel seine Zuckung beginnt.

Auch diese Untersuchung ist zuerst von Helmholtz ausgeführt worden. Der dazu angewandte Apparat in der abgeänderten Form, welche ihm Du Bois-Reymond gegeben hat, ist in Fig. 24 (S. 58) dargestellt. Auf einer festen Platte erhebt sich eine Säule, an welcher eine starke Klemme zum Einspannen des einen Muskelendes verschiebbar angebracht ist. Mit dem untern Muskelende ist durch ein isolirendes Zwischenstück *ih* ein Hebel verbunden, welcher um die horizontale Achse *aa'* drehbar ist. An dem Hebel ist eine kurze Stange befestigt, welche frei durch ein Loch in der Platte geht und unten eine Wagschale zur Belastung des Muskels trägt. Der Hebel hat an seinem Ende zwei Schrauben *p* und *q*, von denen die erstere unten in eine stumpfe Platinspitze endigt und mit dieser auf einer Platinplatte aufruhet, während letztere in eine amalgamirte Kupferspitze ausläuft und mit dieser in ein Quecksilbernäpfchen eintaucht. Platinplatte und Quecksilbernäpfchen sind von der Tischplatte und voneinander isolirt, und letzteres mit der Klemme *k*, erstere mit der Klemme *k'* in leitende Verbindung gebracht.

Verbindet man *k* und *k'* mit den Polen eines galvanischen Elements, so geht der Strom, welcher auf die Magnetnadel einwirken soll, so lange durch das Quecksilbernäpfchen, das zwischen *p* und *q* enthaltene Hebelstück, die Platinplatte u. s. w., als der Muskel sich nicht zusammenzieht. Sobald aber der Muskel sich verkürzt, unterbricht er den Strom zwischen *p* und der Platinplatte. Trifft man eine solche Anordnung, dass der Strom in dem Augenblick geschlossen wird, wo irgendein Reiz auf den Muskel wirkt, so wird dieser Strom so lange circuliren, bis der Muskel durch seine Verkürzung den Strom wieder unterbricht. Diese Zeit kann man nach der im vorigen Paragraphen

angegebenen Methode messen; man bestimmt also genau die Zeit, welche verfließt von dem Augenblick, wo der Reiz den Muskel trifft, bis zu demjenigen, wo die Verkürzung beginnt.

Noch ein Umstand ist jedoch zu berücksichtigen, um wirkliche Messungen möglich zu machen. Wenn der Muskel gereizt wird, so verkürzt er sich. Aber diese Verkürzung dauert nur wenige Bruchtheile einer Secunde; dann nimmt der Muskel seine frühere Länge wieder an. Bei dem eben geschilderten Versuche würde also der durch die Muskelverkürzung unterbrochene Strom bald

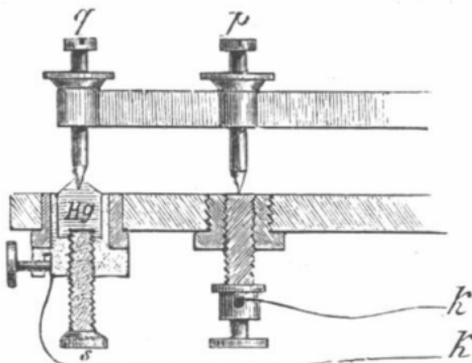


Fig. 25. Ende des Hebels des zeitmessenden Apparats mit dem Quecksilbernäpfchen.

wieder geschlossen werden; der Magnet würde eine neue Ablenkung erfahren, noch ehe die erste Schwingung vollendet wäre. Um dies zu vermeiden, hat Helmholtz einen Kunstgriff angewandt, dessen Sinn aus Fig. 25 ersichtlich wird. Diese Figur stellt, wie man sieht, das Ende des Hebels aus dem vorherbeschriebenen Apparat mit den beiden Schrauben p und q , der Platinplatte und dem Quecksilbernäpfchen dar; k sind Drähte zur Verbindung der letztern mit den Klemmen. Das Quecksilber im Näpfchen Hg kann mittels der Schraube s gehoben und gesenkt werden. Hebt man das Niveau des Quecksilbers, sodass die Spitze q in das Quecksilber eintaucht, und senkt es dann wieder, so bleibt dasselbe vermöge der

Adhäsion an der amalgamirten Spitze hängen und zieht sich zu einem dünnen Faden aus, durch welchen die Leitung des Stromes vermittelt wird. Verkürzt sich dann der Muskel, so wird der Quecksilberfaden zerrissen, das Quecksilber nimmt wieder seine gewöhnliche convexe Oberfläche an, und wenn bei der Verlängerung des Muskels der Hebel wieder sinkt, so berührt zwar die Spitze p wieder die Platinplatte, die Spitze q aber bleibt durch eine Luftschicht vom Quecksilber getrennt; der Strom bleibt dauernd unterbrochen.

Es bleibt uns jetzt noch zu erörtern, auf welche Weise die Reizung des Muskels und die Schliessung des zeitmessenden Stromes genau in dem Moment der Reizung bewerkstelligt wird. Es wird dies aus der Betrachtung der Fig. 26 klar werden, in welcher die Anordnung des ganzen Versuchs schematisch dargestellt ist. Man sieht hier den Muskel und den in Fig. 24 dargestellten Apparat nochmals angedeutet. Der Muskel ist mit der secundären Rolle des Inductoriums J' verbunden. In der primären Rolle J kreist ein Strom, welcher von der Kette K geliefert wird. Dieser Strom geht durch die Platinplatte a und die Platinspitze a' .

a' ist auf einem Hebel von hartem Holz $a'b'$ befestigt, und wird durch eine Feder gegen die Platinplatte a angedrückt. Am andern Ende dieses Hebels befindet sich die Platinplatte b' , welche mit dem Element B verbunden ist. Der andere Pol des Elements steht mit dem Galvanometer g und dieses mit dem Quecksilbernäpfchen des in Fig. 24 dargestellten Apparats in Verbindung. Ueber der Platinplatte b' , aber ohne sie zu berühren, steht die Platinspitze b , welche durch die leitende Substanz des Schlüssels s und den Draht p' mit der Platinplatte desselben Apparats verbunden ist. Drückt man den Schlüssel s vermöge des Handgriffs nieder, so kommt die Platinspitze b mit der Platinplatte b' in Berührung, der zeitmessende Strom wird geschlossen. Zugleich aber wird das Ende a' des Hebels $a'b'$ gehoben, und der Strom

der Kette K unterbrochen. Diese Unterbrechung erzeugt in der Rolle J' einen Inductionsstrom, welcher den Muskel reizt. Hierdurch ist also bewirkt, dass die Reizung ge-

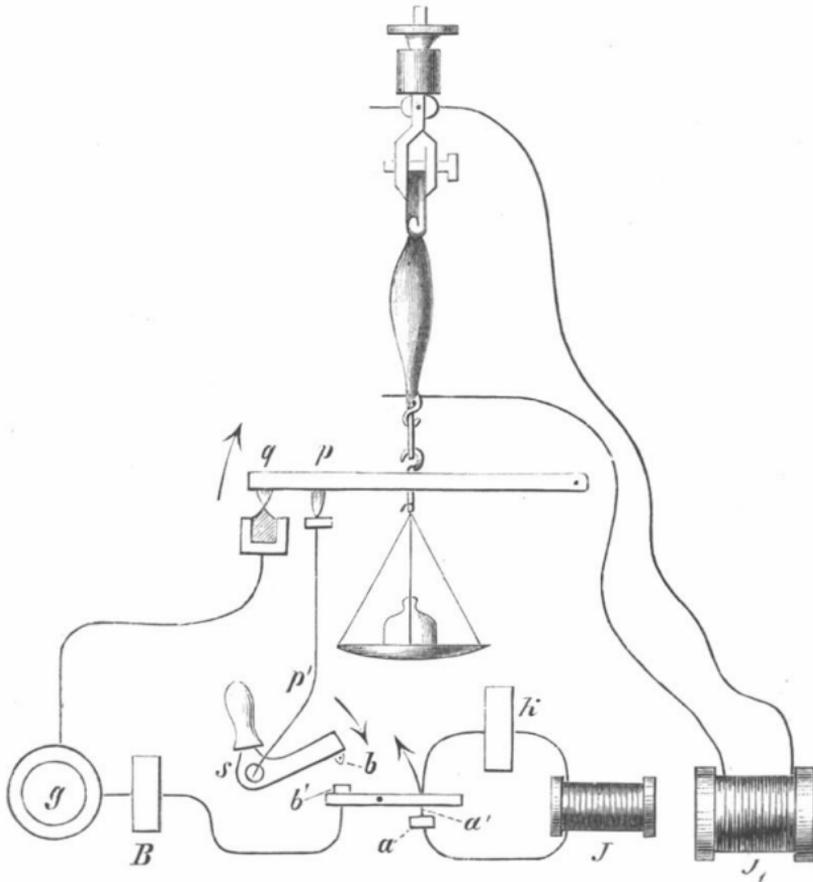


Fig. 26. Anordnung des Versuchs zur elektrischen Zeitmessung.

nau in dem Moment erfolgt, in welchem der zeitmessende Strom geschlossen wird.

5. Sobald der Muskel sich zusammenzieht, unterbricht er den zeitmessenden Strom. Dieser dauert also genau vom Moment der Reizung bis zum Beginn der Zuckung. Wir

messen hiermit dasjenige, was wir früher das Stadium der latenten Reizung genannt haben. Sobald dieses vorüber ist und die Verkürzung des Muskels beginnt, wird der zeitmessende Strom unterbrochen. Wenn wir auf die Wagschale unsers Apparats (Fig. 24) Gewichte legen, so können diese den Muskel nicht dehnen, da der mit dem Muskel verbundene Hebel auf der unter ihm befindlichen Platte aufruht und durch dieselbe gestützt wird. Sie vermehren aber den Druck, mit welchem die Platinspitze p gegen die unter ihr befindliche Platinplatte angedrückt wird. Soll der Muskel nach der Reizung sich zusammenziehen, so muss sein Contractionsbestreben grösser sein als dieser Druck oder als der Zug, welcher durch das Gewicht von unten her auf den Hebel wirkt. Indem der Muskel den Hebel nach oben zu ziehen versucht, das Gewicht dagegen ihn nach unten zieht, erlangt diejenige Kraft die Oberhand, welche grösser ist. Wir finden jetzt, dass die Ausschläge der Magnetnadel grösser werden und zwar um so mehr, je grösser die aufgelegten Gewichte sind. Hieraus geht hervor, dass der Muskel die Kraft, mit welcher er sich zu verkürzen strebt, nicht plötzlich erlangt, sondern allmählich. In dem Augenblicke, wo diese Contractionskraft um ein Geringes grösser ist als die Schwere des aufgesetzten Gewichts, vermag er den Hebel zu heben und damit den zeitmessenden Strom zu unterbrechen. Indem wir in einer Reihe aufeinanderfolgender Versuche immer schwerere Gewichte auf die Wagschale unsers Apparats setzen, und die dabei erfolgenden Ausschläge der Magnetnadel messen, bestimmen wir die Zeiten, in welchen der Muskel die den Gewichten entsprechenden Werthe seines Contractionsbestrebens erlangt. Wir wollen diese Werthe die Energien des Muskels nennen. Solange der Muskel sich gar nicht zusammenzieht, also während der ganzen Dauer der latenten Reizung, bleibt seine Energie = 0. Aus den Zeiten, welche wir bei steigenden Gewichten erhalten, ergibt sich, dass die Energie zuerst schnell,

dann langsamer ansteigt, sodass sie etwa nach $\frac{1}{10}$ Secunde ihr Maximum erreicht hat. Ist dieses erreicht, so kann der Muskel sich nicht weiter zusammenziehen. Die Energie nimmt wieder ab und verschwindet zuletzt, sodass der Muskel wieder in seinen natürlichen Zustand zurückkehrt.

In den eben beschriebenen Versuchen haben wir Gewichte mit dem Muskel in Verbindung gebracht, welche derselbe zu heben gezwungen war, sobald er sich verkürzen wollte. Aber diese Gewichte wirkten nicht auf ihn, solange er in Ruhe verharrte. Er war daher nicht in dem Sinne belastet, wie wir dies früher beschrieben haben. Nur das Gewicht des Hebels allein wirkte als Belastung im gewöhnlichen Sinne, da der Muskel durch dessen, freilich nicht grosses Gewicht schon gedehnt war, als wir durch Einstellung mittels der obern Schraube die Platinspitze des Hebels bis zur Berührung mit der Platte des Apparats brachten. Wir können die Belastung auch grösser wählen, wenn wir auf die Wagschale ein Gewicht setzen und dann den Muskel mittels der Schraube heben, solange bis die Platinspitze p die Platinplatte eben noch berührt. Wenn wir aber nach dieser Einstellung Gewichte auf die Wagschale legen, so wirken diese nicht auf den Muskel, solange derselbe in Ruhe verharrt. Erst wenn der Muskel sich contrahirt, muss er beide Gewichte heben. Um die erst bei der Contraction in Wirksamkeit kommenden Gewichte von der eigentlichen Belastung zu unterscheiden, hat man sie Ueberlastung genannt. Kehren wir zu unserer ersten Versuchsanordnung zurück, wo die Belastung = 0 oder doch wenigstens sehr gering war. Wenn wir jetzt allmählich immer grössere Ueberlastungen anbringen, so wird offenbar ein Punkt kommen, bei welchem der Muskel dieselbe nicht mehr zu heben vermag. Wir können diesen Punkt sehr genau bestimmen, wenn wir an Stelle des Galvanometers g (Fig. 26) ein elektromagnetisches Glockensignal einschalten. Der elektrische Strom geht dann durch die

Platinspitze, das entsprechende Hebelstück, das Quecksilbernäpfchen, die Windungen des Elektromagneten; dieser wird magnetisch und zieht einen Anker an. Sobald der Strom durch eine Verkürzung des Muskels unterbrochen wird, lässt der Elektromagnet seinen Anker los, dieser schlägt gegen eine Glocke und zeigt durch dieses Signal an, dass der Muskel sich verkürzt hat. Wir sind so im Stande, selbst ausserordentlich geringe Verkürzungen des Muskels noch sicher zu erkennen. Wenn wir die Gewichte, die als Ueberlastungen wirken und dem Contractionsbestreben des Muskels entgegenwirken, nach und nach vergrössern; so kommen wir an eine Grenze, wo trotz der Reizung des Muskels der Strom im Elektromagneten nicht mehr unterbrochen wird. Der Muskel ist zwar gereizt worden, und es hat sich in ihm ein Contractionsbestreben entwickelt; dieses war aber nicht gross genug, die Schwere des Gewichts zu überwinden, und darum blieb der Muskel unverkürzt. Auf diese Weise lernen wir die Grenze kennen, bis zu welcher das Contractionsbestreben des Muskels oder seine Energie, wie wir es genannt haben, anzuwachsen vermag. Diese äusserste Grenze der Energie ist offenbar dieselbe Grösse, welche wir schon oben in §. 1 bei Erörterung der Elasticitätsänderung des Muskels bei der Zusammenziehung kennen gelernt und Kraft des Muskels genannt haben. Ein jeder Muskel hat eine bestimmte Kraft, welche von seinem Ernährungszustande abhängt. Vergleicht man aber Muskeln desselben Thieres miteinander, so zeigt sich ausserdem, dass die Kraft ganz unabhängig ist von der Länge der Muskelfasern, dagegen abhängt von der Zahl der Muskelfasern oder dem Querschnitte des Muskels. Sie wächst in geradem Verhältniss mit dem Querschnitt des Muskels, sodass also ein Muskel von doppelter Dicke auch die doppelte Kraft hat. Man pflegt deswegen die Kraft, indem man sie mit dem Querschnitt des Muskels dividirt, auf die Einheit des Querschnitts zurückzuführen; d. h. man berechnet die Kraft, die ein Muskel von einem

Quadratcentimeter Querschnitt haben würde.* Für tetanisirte Froschmuskeln ist die Kraft für einen Quadratcentimeter Querschnitt gleich 2,8 bis 3 kg gefunden worden, d. h. ein Muskel von einem Quadratcentimeter Querschnitt kann ein Maximum von Contractionsbestreben erlangen, welches zu verhindern ein Gewicht von nahezu 3 kg erfordert. Diesen auf die Querschnittseinheit reducirten Werth der Kraft bezeichnet man als absolute Kraft des Muskels.

6. Man hat auch beim Menschen die absolute Muskelkraft zu bestimmen gesucht. Zuerst hat dies Eduard Weber durch ein sinnreiches Verfahren gethan. Er wählte dazu die Wadenmuskeln. Zieht man diese zusammen, während man aufrecht steht, so hebt man die Fersen vom Boden und damit den ganzen Körper. Die Turner nennen das „Wippen“. Die Kraft der gesammten Wadenmuskeln beider Beine ist also grösser als das Körpergewicht. Beschwert man den Körper mit Gewichten, so wird man zu einer Grenze kommen, wo man nicht mehr wippen kann. Die Summe des Körpergewichts und der zugefügten Gewichte misst dann die Kraft der Wadenmuskeln; doch muss man bei der Berechnung darauf Rücksicht nehmen, dass die Kraft und die Last nicht an demselben Hebelarm angreifen, und dass die Kraft (der Zug der Wadenmuskeln) schief an dem Hebel wirkt.

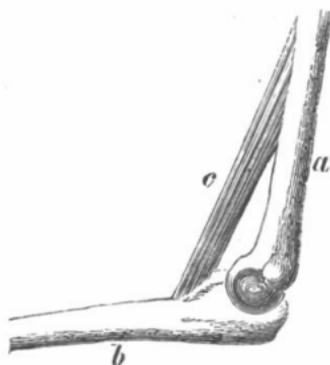


Fig. 27. Schematische Darstellung der Vorderarmbeuger.

* Um den Querschnitt zu bestimmen, verfährt man nach Ed. Weber folgendermaassen. Man bestimmt das Gewicht des Muskels mittels der Wage. Dividirt man dies mit dem specifischen Gewicht der Muskelsubstanz, so erhält man das Volum des Muskels. Das Volum, dividirt durch die Länge der Muskelfasern, gibt den Querschnitt.

Die Bestimmung des Querschnitts kann natürlich nicht am lebenden Menschen geschehen; sie muss an den Muskeln einer Leiche erfolgen, welche etwa dieselbe Statur hat wie die Versuchsperson.

Henke benutzte zur Bestimmung der Muskelkraft am lebenden Menschen die Beuger des Vorderarms. (Vgl. Fig. 27, S. 65.) Es sei a der Oberarm, b der Vorderarm, ersterer in verticaler, letzterer in horizontaler Stellung, c die Muskeln, welche den Vorderarm zu heben oder zu beugen vermögen. (In Wirklichkeit sind es zwei Muskeln, der zweiköpfige Muskel, *Musculus biceps*, und der innere Armmuskel, *Musculus brachialis internus*.) Ziehen sich diese Muskeln zusammen, so wird der Vorderarm ge-

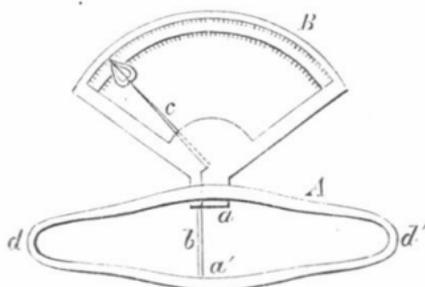


Fig. 28. Dynamometer.

hoben. Werden aber Gewichte auf die Hand gesetzt, bis die Muskeln nicht mehr im Stande sind die Hand zu heben, so haben wir ganz ähnlich wie in unsern Versuchen mit den Froschmuskeln, Gleichgewicht zwischen dem Contractionsbestreben der Muskeln und der Schwere der

Gewichte hergestellt. Wir müssen nur noch wie in den Versuchen von Weber an den Wadenmuskeln berücksichtigen, dass die Muskeln an einem andern Hebelarme wirken wie die Gewichte, und ausserdem das Gewicht des Vorderarms selbst in Rechnung ziehen. Mit Berücksichtigung aller dieser Umstände und des Querschnitts der in Wirksamkeit gezogenen Muskeln berechnete Henke eine absolute Kraft von 8—10 kg für die menschlichen Muskeln. Zu etwa denselben Werthen ist man durch Versuche an den Kaumuskeln gelangt, während die Fussmuskeln etwas kleinere Werthe lieferten. Es hängt dies offenbar mit den verschiedenen Graden der Ernährung der Muskeln zusammen, welche in hohem Grade von der Uebung bedingt ist.

Um die Kraft der Vorderarmmuskeln, welche die Finger beugen, zu bestimmen, kann man sich eines Dynamometers bedienen, wie es Fig. 28 darstellt. Man fasst den starken, federnden Stahlbügel *A* mit beiden Händen und drückt ihn so stark als möglich zusammen. Die Verbiegung, welche er an den Punkten *d* und *d'* erleidet, wird durch den Zwischenstab *b* auf den Zeiger *c* übertragen, der auf der Theilung *B* die ausgeübte Kraft in Kilogrammen anzeigt. Um aus dieser Kraft die absolute Kraft der dabei in Thätigkeit gewesenen Muskeln zu berechnen, bedürfte es einer ziemlich umständlichen Rechnung. Kennt man aber die Kraft, welche Menschen in der Regel mit ihren Händen auszuüben vermögen, so kann man diesen bequemen Apparat benutzen, um auffällige Abweichungen zu erkennen, wie sie bei beginnenden Lähmungen oder andern Erkrankungen der Bewegungsapparate auftreten. Das Dynamometer kann daher als Hilfsmittel bei der Untersuchung der Kranken dienen.

7. Die allmähliche Entwicklung und Wiederabnahme der Energie während des Verlaufs einer Zuckung kann man auch messen und aufschreiben lassen mit einem von A. Fick construirten Spannungsmesser, welchen Fig. 29 (S. 68) darstellt. Der Muskel *M* ist in der Zange *Z* unverrückbar befestigt; sein unteres Ende ist durch einen nicht dehnbaren Faden mit dem Stift *d* des Hebels *HH*, verbunden. Mit dem Stift *d* kann der Faden *f* verbunden werden, welcher um die Achse *a* des steifen, aber sehr leichten Hebels *hh*, geschlungen ist. Das Ende *h*, dieses Hebels ist mit der sehr harten Stahl- oder Glasfeder *ff*, verbunden. Hängt man an den Stift *d*, Gewichte, so geht der Hebelarm *H* und mit ihm der Stift *d* nach oben und dreht zugleich den Hebel *hh*, nach unten. Dies kann aber nicht geschehen, ohne dass zugleich die Feder *ff*, verbogen wird. Diese Verbiegungen sind den Gewichten proportional. Sie werden von der Spitze *s* des Hebels *hh*, in vergrößertem Maasstab angezeigt. Man kann sie auf einem Myographion aufzeichnen lassen und erhält so

eine Art von Scala, welche die Stellung der Schreibspitze s für jeden an der Achse a in der Richtung nach oben wirkenden, in Gewichten ausgedrückten Zug angibt.

Wird der Muskel M gereizt, während der Haken c nicht an den Stift d angelegt ist, so stellt der Apparat

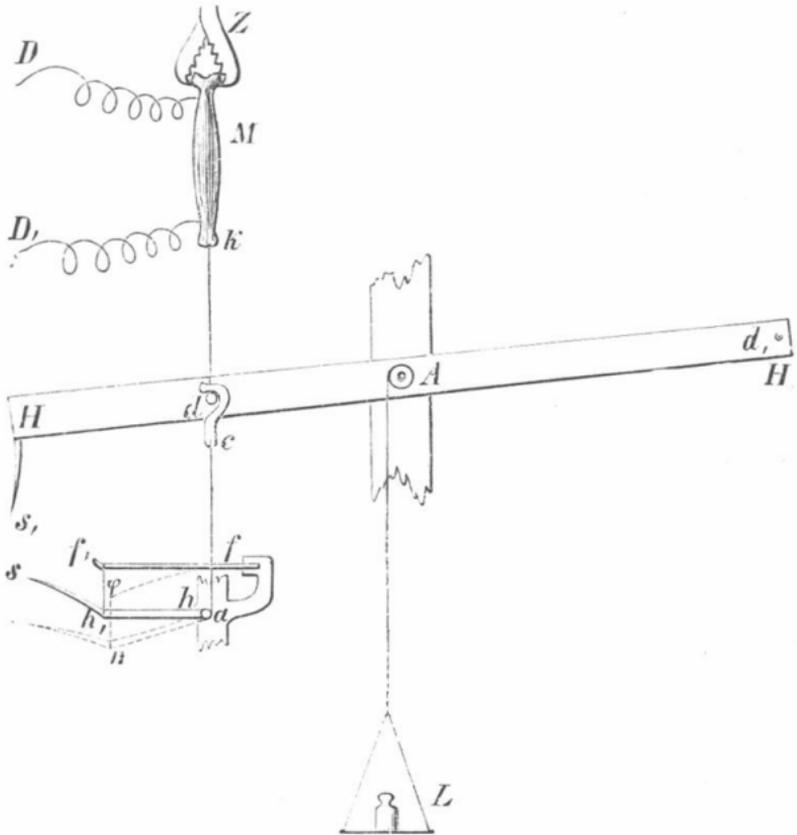


Fig. 29. Spannungsmesser von A. Fick.

ein Myographion dar, ähnlich dem in Fig. 21 abgebildeten. Es unterscheidet sich aber von diesem durch einen wesentlichen Umstand. Da Gewichte, welche man auf die Schale L legt, an einem sehr kleinen Hebelarm (nämlich dem Radius der kleinen Rolle A) wirken, so werden selbst bei sehr ausgiebigen Verkürzungen des Muskels die Gewichte

nur sehr wenig gehoben und deshalb ist die durch Trägheit der Massen bewirkte Schleuderung gering.

Eine unter diesen Umständen erfolgende Zuckung kann als eine solche angesehen werden, bei welcher der Muskel zwar seine Länge verändert, aber stets eine von der Grösse des Gewichts auf der Schale L abhängige gleiche Spannung behält. Man nennt sie deshalb eine *isotonische*.^{*} Verbindet man dagegen die Hebel HH_1 und hh_1 durch Einhängen des Hakens c an den Stift d miteinander, so verhindert schon bei sehr geringer Verkürzung des Muskels die Verbiegung der Feder jede weitere Verkürzung. Der Muskel ändert dann nach der Reizung seine Länge so gut wie gar nicht, nur seine Spannung nimmt zu und wieder ab. Eine solche Zuckung nennt man deshalb eine *isometrische*.^{*} Den Verlauf der Spannungsveränderungen kann man durch die Schreibfeder s am Myographion aufzeichnen lassen.

Isometrische Zuckungen haben im grossen und ganzen dasselbe Aussehen wie die isotonischen, von denen Fig. 22 ein Beispiel darstellt. Man kann daher im allgemeinen sagen, dass bei der isotonischen Zuckung die in jedem Zeitpunkt im Muskel entstehende Spannungsänderung sofort in eine entsprechende Längenveränderung umgewandelt wird. Die infolge der Reizung auftretende Energie bewirkt in jedem Augenblick eine Beschleunigung nach oben, durch welche das am Muskel hängende Gewicht gehoben wird. Ganz genau kann das aber nicht geschehen, weil die Länge des Muskels nicht allein von seiner Belastung abhängt, sondern auch von der vorhergegangenen Spannung bedingt ist. Dazu kommt, dass die durch einen Reiz frei werdende Energie nicht nur von der Stärke des Reizes abhängt, sondern auch von dem Zustand des Muskels, in welchem er sich im Moment des Reizes befindet. Die Muskelzuckung ist daher ein äusserst verwickelter Vorgang, in welchen wir nach den

* Isos = gleich; Tonos = Spannung; Metron = Maas.

bisjetzt vorliegenden Untersuchungen nur erst einen ungenügenden Einblick gewonnen haben.

8. Das allmähliche Anwachsen der Energie nach der Reizung kann auch aus den in §. 5 mitgetheilten Zeitmessungen mit verschiedenen Ueberlastungen abgeleitet werden. Wir finden in diesen Versuchen nacheinander, in welchen Zeiten der Muskel bestimmte Grade der Energie, entsprechend den auf die Wagschale des Apparats Fig. 24 aufgesetzten Gewichten, erlangt. Wir können aber mit jenem Apparat noch in anderer Weise die Untersuchung der Muskelzuckung vervollständigen. Wenn der Muskel einen Theil seiner Verkürzung ausführt, ohne dabei irgend eine Arbeit zu leisten, wenn er z. B. die Hälfte seines Hubes ohne alle Spannung zurücklegt und dann gespannt wird, so wird die Energie, welche er dann noch zu entwickeln vermag, geringer sein, als wenn die Spannung gleich von Anfang an vorhanden gewesen wäre. Schwann, der berühmte Physiolog, dem wir den Nachweis des Aufbaues des Thierkörpers aus Zellen verdanken, hat schon im Jahre 1837 hierauf bezügliche Versuche gemacht. Er befestigte einen Muskel an dem einen Ende eines Wagebalkens, brachte am andern Ende Gewichte an, unterstützte sie aber, sodass der Muskel nicht gedehnt wurde. Diese Vorrichtung stimmt im Princip überein mit dem in Fig. 24 abgebildeten Apparat. Mit diesem hat L. Hermann die Schwann'schen Versuche wiederholt. Nachdem man den unbelasteten oder doch nur sehr gering belasteten Muskel im Apparat möglichst genau eingestellt hat, sodass die Platinspitze p eben auf der Platte aufruht, bestimmt man in der oben S. 63—65 angegebenen Weise die Muskelkraft. Man senkt dann die Klemme, welche den Muskel trägt, um eine bestimmte Grösse, z. B. einen Millimeter. Wenn jetzt der Muskel gereizt wird, kann er um einen Millimeter kürzer werden, ehe er an dem Hebel h zieht; soll er noch kürzer werden, so muss er den Hebel und das an ihm hängende Gewicht heben. Man findet so das Gewicht, welches er noch zu heben

vermag, wenn er sich schon um einen Millimeter verkürzt hat. Nun senkt man die Muskelklemme wieder u. s. f. Man erhält so eine Reihe von Gewichtswerthen, welche den Energien des Muskels in den verschiedenen Graden seiner Verkürzung entsprechen. Der Versuch ergibt, dass die Energie im Anfange der Verkürzung langsam, dann aber sehr schnell abnimmt. Wenn der Muskel sich so weit verkürzt hat, als er dies ganz ohne Belastung zu thun vermag, so kann er auch kein Gewicht mehr heben, er entwickelt dann keine Energie weiter.

Das Interesse, welches sich an diese Versuche knüpft, ist, dass sie uns auf einem andern Wege dasselbe lehren, was wir oben im §. 1 über die Aenderung der Elasticität bei der Zusammenziehung gesagt haben. Wir bestimmen nämlich in diesen Versuchen die Gewichte, welche zu jeder Länge des thätigen Muskels gehören, können also daraus auch die Dehnungscurve des thätigen Muskels, welche wir bisher nur theoretisch construirt hatten, unmittelbar ableiten. Die Uebereinstimmung dieser Ableitung mit der oben auf andern Wege gefundenen ist eine wichtige Bestätigung für die Richtigkeit der früher entwickelten Anschauung von der Bedeutung der Elasticitätsverhältnisse für die Leistungen des Muskels.

FÜNFTES KAPITEL.

1. Chemische Vorgänge im Muskel; 2. Wärmebildung bei der Zusammenziehung; 3. Ermüdung und Erholung; 4. Quelle der Muskelkraft; 5. Absterben des Muskels; 6. Todtenstarre.

1. Die eben besprochenen Beziehungen zwischen Elasticität und Leistung des Muskels haben uns zu der Anschauung geführt, dass der Muskel gleichsam zwei natürliche Formen hat, eine dem Ruhezustand zukommende, und eine kürzere, welche seinem thätigen Zustande entspricht. Durch die Reizung wird der Muskel veranlasst,