

Universitäts- und Landesbibliothek Tirol

Allgemeine Physiologie der Muskeln und Nerven

Rosenthal, Isidor

Leipzig, 1899

Fünftes Kapitel

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,

aus der einen in die andere Form überzugehen; deshalb verkürzt er sich. Aber dies ist offenbar weniger eine Erklärung als eine Beschreibung der Thatsache der Verkürzung. Es bleibt daher noch zu erörtern, wodurch die Arbeitsleistung erzeugt wird, welche beim Heben von Gewichten auftritt. Nach dem Gesetze der Erhaltung der Energie kann diese Arbeitsleistung nur auf Kosten einer andern Energie zu Stande kommen. Da wir nachweisen können, dass bei der Muskelverkürzung chemische Processe im Muskel vorgehen und solche, welche schon im ruhenden Muskel vor sich gehen, verstärkt werden, so dürfen wir daraus schliessen, dass auf Kosten dieser chemischen Processe die mechanische Arbeit geleistet werde. Einer besondern Untersuchung bleibt es vorbehalten, zu erforschen, wie weit der Betrag der geleisteten Arbeit den chemischen Umsetzungen genau entspricht.

Dass chemische Processe im Muskel stattfinden, ist leicht nachzuweisen; schwieriger ist es, sie quantitativ zu bestimmen. Deshalb sind wir von der Lösung der eben aufgestellten Aufgabe noch weit entfernt. Schon vor längerer Zeit hat Helmholtz gefunden, dass bei der Contraction der Muskeln die in Wasser löslichen Bestandtheile des Muskels abnehmen, die in Alkohol löslichen dagegen zunehmen. Du Bois-Reymond hat gezeigt, dass durch längere Thätigkeit die Muskeln saure Reaction annehmen, wahrscheinlich durch sogenannte Fleischmilchsäure. Ruhende Muskeln enthalten ferner etwas Fett sowie einen stärkeähnlichen Stoff, Glycogen genannt; bei der Thätigkeit der Muskeln wird dieses Glycogen zum Theil verbraucht und in Zucker und Milchsäure verwandelt. Endlich lässt sich beweisen, dass im Muskel bei der Contraction Kohlensäure gebildet wird. Alle diese chemischen Umwandlungen sind im Stande, Wärme und Arbeit zu produciren. Für die Bestimmung, ob der ganze Betrag der geleisteten Arbeit auf diese Quelle zurückgeführt werden kann, entsteht aber eine besondere Schwierig-

keit daraus, dass ähnlich wie bei andern Maschinen neben der mechanischen Arbeit stets auch Wärme producirt wird. Um die Aufgabe vollkommen zu lösen, müsste man nachweisen, dass die Summe der als mechanische Arbeit und als freie Wärme auftretenden Energie der bei den chemischen Processen aufgewendeten Energie gleichwertig sei.

Die Kenntniss der chemischen Zusammensetzung der Muskeln ist noch eine unvollkommene. Gerade die Hauptbestandtheile des Muskels, die Eiweisskörper, setzen ihrer chemischen Erforschung besondere Schwierigkeiten entgegen wegen ihrer grossen Veränderlichkeit. Die gewöhnlich in der Chemie angewandten Methoden der Trennung und Isolirung verschiedener Stoffe lassen uns hier im Stich, weil sie die im lebenden Muskel vorhandenen Stoffe wesentlich verändern. Wir wissen nur, dass im Muskel verschiedene Eiweisskörper vorkommen, von welchen der eine, welcher dem Muskel eigenthümlich zu sein scheint, den Namen Myosin führt, ausserdem die stickstofflosen Körper Glycogen und Inosit und etwas Fett und eine Reihe von Salzen, unter welchen die Kalisalze überwiegen. Fleischmilchsäure und Kohlensäure sind wahrscheinlich als Zersetzungsproducte anzusehen, welche aus andern Bestandtheilen, in der Ruhe in geringer, während der Thätigkeit und beim Absterben in grösserer Menge entstehen, ebenso wie die in geringen Mengen im Muskel vorkommenden stickstoffreichen Körper, namentlich Kreatin.

2. Wir dürfen also wohl annehmen, dass bei der Muskelthätigkeit ein Theil der Muskelsubstanz sich fester mit Sauerstoff verbindet und theils Kohlensäure, theils weniger hoch oxydirte Producte bildet. Dass bei diesen Vorgängen Wärme gebildet wird, kann uns nicht wundernehmen. Um dies nachzuweisen, bediente sich Helmholtz der thermo-elektrischen Methode. In einem aus zwei verschiedenen Metallen, z. B. Kupfer und Eisen,

gebildeten Kreise entsteht ein elektrischer Strom, sobald die beiden Berührungsstellen, an denen die Metalle zusammenstossen oder zusammengelöthet sind, ungleiche Temperaturen haben. Die Stärke dieses Stromes hängt von dem Unterschied der Temperaturen ab. Dadurch ist es möglich, aus der Stärke des Stromes die Temperatur der einen Löthstelle zu bestimmen, wenn die der andern bekannt ist. In unserm Falle, wo es sich nicht darum handelt, absolute Temperaturen zu bestimmen, sondern eine vorhandene Erwärmung nachzuweisen, vereinfacht sich die Methode. Man hat nur nöthig, dafür zu sorgen, dass zuerst die beiden Löthstellen gleiche Temperatur haben, was man aus der Abwesenheit jedes Stromes erkennt, und kann dann unmittelbar aus der Stärke des später auftretenden Stromes den Grad der Erwärmung berechnen.

Um dies auszuführen brachte Helmholtz die beiden Schenkel eines eben getödteten Frosches in einen geschlossenen Kasten, nachdem die zur Wärmebestimmung dienenden Metalle so angeordnet waren, dass die eine Löthstelle in die Muskulatur des einen, die andere Löthstelle in die Muskulatur des andern Schenkels eingeführt worden war. Er wartete ab, bis die Temperaturen beider Schenkel gleich geworden waren, sodass bei Verbindung der Metalle mit einem empfindlichen Multiplicator kein Strom vorhanden war. Sodann wurden die Muskeln des einen Schenkels durch passend zugeleitete Inductionsströme in starken Tetanus versetzt, während die Muskeln des andern Schenkels in Ruhe verblieben. Die zusammengezogenen Muskeln erwärmten sich und theilten ihre Wärme der in ihnen befindlichen Löthstelle mit; es entstand ein elektrischer Strom, dessen Stärke gemessen wurde. Die dadurch berechnete Erwärmung der Muskeln betrug etwa $0,15$ Grad. Diese Wärme könnte für gering erachtet werden, ist es aber nicht, wenn man bedenkt, dass wir es doch nur mit einer kleinen Muskelmasse zu thun haben, und dass ein erheblicher Theil der in ihr er-

zeugten Wärme durch Strahlung und Leitung an die Umgebung verloren gehen muss.

Um sich von der Grösse der hier erzeugten Wärme eine Vorstellung zu machen, setzen wir die specifische Wärme des Muskels gleich $0,8$ von der des Wassers.* Zum Erwärmen von einem Gramm Muskelsubstanz um einen Grad sind also $0,8$ Wärmeeinheiten erforderlich. Folglich sind in jedem Gramm Muskelsubstanz, abgesehen von den Wärmeverlusten durch Ausstrahlung u. s. w. $0,8$ mal $0,15 = 0,12$ Wärmeeinheiten erzeugt worden. Nun wissen wir, dass jede Wärmeeinheit 424 Arbeitseinheiten äquivalent ist, d. h. wenn die Wärme zu mechanischer Arbeit verwerthet wird, können von einer Wärmeeinheit 424 g einen Meter hoch gehoben werden. Würde also im Muskel während des Tetanus keine Wärme frei, sondern würde diese in Arbeit verwandelt, so könnte ein jedes Gramm Muskelsubstanz $0,12 \cdot 424 = 50,88$ g einen Meter hoch heben. Dieser Werth stellt aber nur das Minimum dessen dar, was beim Tetanus im Muskel als „innere Arbeit“ geleistet wird. Denn ein Theil der producirtten Wärme ist ja bei diesem Versuch nach aussen abgegeben worden und für die Messung verloren gegangen.

Indem man Stäbchen oder Streifen zweier Metalle so aneinanderlöthet, dass alle Löthstellen abwechselnd in zwei Flächen angeordnet sind, kann man noch viel feinere Temperaturunterschiede messen, als beim Tetanus auftreten. Mit solchen empfindlichen Vorrichtungen, sogenannten Thermosäulen, haben besonders Heidenhain und Ad. Fick und seine Schüler noch genauere Untersuchungen über die Wärmeproduction bei der Muskelcontraction angestellt. Aus ihnen geht hervor, dass der Betrag der producirtten Wärme in hohem Maasse von dem Zustand

* Nach Untersuchungen des Verfassers. — Unter specifischer Wärme einer Substanz verstehen wir diejenige Wärmemenge, welche nöthig ist, um ein Gramm der Substanz gerade um einen Grad zu erwärmen, die für Wasser nöthige Menge als Einheit betrachtet.

beeinflusst wird, in welchem der Muskel sich befindet in dem Moment, in welchem er vom Reiz getroffen wird, und von den Bedingungen, unter denen die Verkürzung sich vollzieht. Besonders ist der Grad der Spannung, welcher bei Beginn und während der Verkürzung herrscht, von Einfluss auf die Wärmebildung.

Nach dem Gesetz von der Erhaltung der Energie wäre zu erwarten, dass in solchen Fällen, wo der Muskel grössere mechanische Arbeit leistet, die Wärmebildung geringer werde und umgekehrt. Bei der Belastung des Muskels mit Gewichten nimmt, wie wir gesehen haben, mit steigenden Gewichten die Arbeitsleistung bis zu einer gewissen Grenze zu. Es sollte also die Wärmebildung in diesem Falle abnehmen. Das ist aber nicht der Fall; dieselben Bedingungen, welche die mechanische Leistung des Muskels steigern, vermehren auch die Wärmeproduction. Wir müssen daraus schliessen, dass der Betrag der chemischen Umsetzungen, deren Aequivalent die Summe der Arbeitsleistung und der Wärmeproduction ist, je nach dem Zustande des Muskels grösser oder kleiner ausfällt, selbst wenn der Reiz, welcher diese Umsetzungen veranlasst, der gleiche bleibt.

Bei einem stetigen Tetanus wird, wie wir gesehen haben, keine mechanische Arbeit geleistet. Es ist daher ganz im Einklang mit dem Gesetz von der Erhaltung der Energie, dass der Muskel beim Tetanus die grösste Menge von Wärme bildet. Die innere Arbeit des Muskels kommt während des Tetanus ausschliesslich in Form von Wärme zur Erscheinung; bei allen andern Formen der Zusammenziehung dagegen tritt ein Theil derselben als Wärme, ein anderer Theil als äussere Arbeit, d. h. als wirkliche Arbeitsleistung, Hebung von Gewichten, auf.

Wenn im zweiten Theil einer Zuckung oder am Schluss eines Tetanus das gehobene Gewicht wieder sinkt, so wird auch der bei der Hebung geleistete Betrag an mechanischer Arbeit wieder in Wärme verwandelt. Ein Muskel erwärmt sich deshalb durch eine Zuckung weniger,

wenn das gehobene Gewicht auf seinem höchsten Punkte festgehalten wird, wie es bei dem in Fig. 19, S. 40 abgebildeten Arbeitssammler geschieht, bei welchem die Wiederausdehnung des Muskels nur durch die geringe Last des Hebels *CC* erfolgt, während er bei der Zusammenziehung ausserdem das an der Welle des Rades hängende Gewicht zu heben hatte.

Wie bei der Dampfmaschine werden also auch im Muskel die Energien der chemischen Processe zum Theil in Wärme, zum Theil in mechanische Arbeit umgesetzt. Das Verhältniss dieser beiden Theile kann man als den Nutzwertb der Maschine bezeichnen. Der Nutzwertb, also derjenige Theil der durch die Verbrennung von Kohle erzeugten Energie, der als mechanische Arbeit verwertbet werden kann, beträgt selbst bei den besten Dampfmaschinen nur 10 bis höchstens 20 Procent. Beim Muskel kann er zwischen 5 und fast 30 Procent wechseln.

Die chemische Energie der verbrannten Kohle wird bei der Dampfmaschine erst in Wärme und dann ein Theil derselben in mechanische Arbeit umgesetzt. Beim Muskel dagegen entstehen beide Leistungen direct und nebeneinander; nur das Verhältniss beider kann wechseln. Eine Theorie der Muskelcontraction hat aber mit der schon erwähnten Thatsache zu rechnen, dass die Menge der bei einer Zusammenziehung frei werdenden chemischen Energie selbst innerhalb weiter Grenzen von den Bedingungen abhängt, unter denen die Zusammenziehung vor sich geht. Deshalb ist der oft gebrauchte Vergleich mit einer Explosion sehr wenig zutreffend, es sei denn, dass man auf irgendeine Art verständlich zu machen im Stande wäre, warum von der vorhandenen explosiven Masse immer nur ein Theil und zwar je nach Umständen ein mehr oder weniger grosser wirklich zur Explosion gelangt.

3. Wenn die Thätigkeit des Muskels längere Zeit andauert oder mit kurzen Pausen sich öfter wiederholt, müssen offenbar die Stoffe, durch deren Umsetzung die

Thätigkeit zu Stande kommt, abnehmen oder verbraucht werden. An ihre Stelle treten andere, welche aus jenen durch Umsetzung und Oxydation entstehen. Solange der Muskel sich im unversehrten Körper des Thieres befindet, werden die so gebildeten Stoffe fortgeschwemmt und an ihre Stelle Ernährungsmaterial zugeführt zum Ersatz der verbrauchten Stoffe. Die bei der Muskelthätigkeit entstehenden Zersetzungsproducte kreisen eine Zeit lang im Blute der Thiere und werden dann in besondern Ausscheidungsorganen aus dem Körper entfernt. Dem entsprechend finden wir, dass durch Muskelarbeit der Betrag der ausgeschiedenen Kohlensäure beträchtlich erhöht wird; auch andere Zersetzungsproducte des Muskels, wie Kreatin und der aus diesem entstehende Harnstoff, Milchsäure u. s. w. finden sich im Harne wieder. Je reichlicher der Blutstrom durch die Muskeln fliesst, desto schneller wird der Ersatz der verbrauchten Stoffe und die Fortschaffung der Zersetzungsproducte aus dem Muskel stattfinden.* Bei dem ausgeschnittenen Muskel ist dies natürlich nur in sehr untergeordnetem Maasse möglich. Es erklärt sich hierdurch, weshalb ein ausgeschnittener Muskel nur kurze Zeit thätig zu sein vermag. Tetanisiren wir einen solchen Muskel anhaltend, so sehen wir, dass die anfangs bedeutende Verkürzung bald geringer wird und schliesslich ganz aufhört. Reizen wir ihn durch Inductionsschläge zu Einzelzuckungen, so werden auch diese, wenn auch viel langsamer, kleiner und kleiner. Wir sagen dann, der Muskel sei ermüdet. Gönnen wir ihm Ruhe, so erholt er sich wieder und kann von neuem zur Verkürzung veranlasst werden. Die Erholung ist aber eine unvollkommene; sie wird bei Wiederholung der Versuche immer mangelhafter, die Pausen, welche dazu nöthig sind, werden immer grösser, und schliesslich bleibt der Muskel unfähig sich ferner zu verkürzen.

* Es ist deshalb von Wichtigkeit, dass die Blutströmung durch die Muskeln bei ihrer Thätigkeit beschleunigt wird.

Klemmt man die Blutgefässe, durch welche das Blut in einen Muskel eintritt, ab, so verliert derselbe die Fähigkeit, sich zusammenzuziehen. Bei Warmblütern geschieht dies ziemlich schnell, bei Kaltblütern erst nach längerer Zeit. Ja bei letzteren kann man sogar alles Blut durch eine indifferente, an sich unschädliche Flüssigkeit ausspülen, ohne dass die Muskeln dadurch merklich geschädigt werden. Mischt man einer solchen Flüssigkeit geringe Mengen solcher Stoffe bei, wie sie bei der Muskelcontraction entstehen (Kohlensäure, Milchsäure u. a.), so verliert der Muskel seine Contractilität, erlangt sie aber wieder, wenn man diese Stoffe schnell wieder ausspült. Man kann daher annehmen, dass jene Stoffe schädigend auf den Muskel wirken, und hat sie deshalb Ermüdungsstoffe genannt. Contrahiren sich die Muskeln im unversehrten Organismus, so werden die erzeugten Ermüdungsstoffe durch den Blutstrom fortgeschwemmt, während zugleich für das verbrauchte Material voller Ersatz stattfinden kann. Sie sind deshalb nicht nur im Stande, nach Ablauf kurzer Ruhepausen wieder von neuem thätig zu werden, sondern wenn das zugeführte Material das verbrauchte übertrifft, können sie später mehr Arbeit leisten als vorher. Hierauf beruht es, dass die Muskeln im lebenden Organismus durch passende Abwechselung von Ruhe und Thätigkeit kräftiger werden.

4. Da der Muskel vorzugsweise aus eiweissartigen Körpern besteht, so hat man angenommen, dass auch diese es sind, welche bei der Thätigkeit durch ihre Zersetzung die Arbeit leisten. Wir haben aber gesehen, dass im Muskel auch stickstofflose Körper, Fette, Glycogen und Muskelzucker enthalten sind, und dass bei der Thätigkeit Milchsäure auftritt, welche aus diesen letzteren entstehen kann. Für die Muskeln des ganzen Körpers bei länger andauernder Thätigkeit lässt sich die Vergleichung der Umsetzungen mit der Arbeitsleistung durchführen. Denn die Producte der Umsetzung gehen schliesslich in

die Ausscheidungen über, und der Betrag, um welchen die Ausscheidungen vermehrt werden, kann als Folge der Umsetzungen in den arbeitenden Muskeln angesehen werden. Die stickstoffhaltigen Bestandtheile des Muskels werden schliesslich fast ausnahmslos mit dem Harne ausgeschieden. Wenigstens ist der Stickstoffgehalt der übrigen Ausscheidungen ein so ausserordentlich geringer, dass wir ihn ohne Fehler vernachlässigen können. Den Stickstoffgehalt des Harnes können wir sehr genau bestimmen. Bei vollständiger Ruhe des Körpers, wobei freilich durch die Bewegung des Herzens, der Athemmuskeln u. s. w. immer noch eine beträchtliche Arbeit im Körper geleistet wird, ist die Stickstoffausscheidung nur allein von der Stickstoffmenge, welche in der Nahrung eingeführt wird, abhängig. Geniessen wir vollkommen stickstofffreie Kost, so sinkt die Stickstoffausscheidung auf ein bestimmtes Maass herab, auf welchem sie sich dann längere Zeit constant erhält. Wenn unter diesen Umständen eine grössere Arbeit geleistet wird, so pflegt in der That eine geringe Vermehrung der Stickstoffausscheidung einzutreten. Wir können die Menge von eiweissartigen Stoffen berechnen, welche im Körper umgesetzt werden mussten, um diesen Mehrbetrag von ausgeschiedenem Stickstoff zu liefern. Da wir auch das Wärmeäquivalent der Eiweisskörper kennen, d. h. wissen, wieviel Wärme durch Verbrennung eines gegebenen Gewichts von Eiweisskörpern producirt wird, so können wir berechnen, wieviel Arbeit im günstigsten Falle durch die vermehrte Umsetzung von Eiweisskörpern erzeugt werden konnte. Vergleichen wir diesen Arbeitswerth mit dem Betrag der wirklich geleisteten Arbeit, so bekommen wir stets eine viel zu kleine Ziffer. Daraus geht also mit Bestimmtheit hervor, dass die im Körper verbrannten Eiweissstoffe nicht im Stande sind, die geleistete Arbeit zu liefern. Vergleichen wir andererseits die von einem Menschen ausgeschiedene Kohlensäure während der Ruhe und während grösserer Arbeitsleistung, so finden wir eine ausserordent-

lich erhebliche Steigerung derselben und bei Berechnung der Arbeitsleistung, welche durch Verbrennung einer entsprechenden Menge von Fett oder Kohlehydraten zu Stande kommen kann, finden wir Werthe, die der wirklich geleisteten Arbeit sehr nahe kommen.

Durch diese Erfahrung ist also erwiesen, dass die Muskeln ihre Arbeit weniger auf Kosten von eiweissartigen Körpern als vielmehr durch Verbrennung stickstoffloser Stoffe erzeugen. Dem entsprechend muss daher auch der Ersatz sein, dessen der Körper bedarf, wenn er im leistungsfähigen Zustande bleiben soll. Es ergibt sich hieraus die für die Ernährungsfrage ausserordentlich wichtige Folgerung, dass Menschen, welche grosse Arbeit zu leisten haben, einer an Kohlenstoff reichen Nahrung bedürfen, dass aber eine erhebliche Steigerung der Eiweisszufuhr über den Bedarf bei Körperruhe nicht erforderlich ist. Man hat gegen diese Ansicht geltend gemacht, dass die englischen Arbeiter, welche im Durchschnitt mehr zu arbeiten im Stande seien als französische, sich mehr von Fleisch, also einer stickstoffreichen Substanz nähren. Man hat auch darauf hingewiesen, dass die grossen Raubthiere, welche sich ausschliesslich von Fleisch ernähren, sich durch bedeutende Muskelkraft auszeichnen. Beide Beispiele beweisen nicht, was man aus ihnen folgern wollte. Was zunächst die englischen Arbeiter anbelangt, so ergibt eine genaue Betrachtung der von ihnen gewöhnlich genossenen Kost, dass sie neben dem Fleische auch sehr erhebliche Mengen kohlenstoffreicher Nahrung: Fett, Brot, Kartoffeln, Reis u. s. w. zu sich nehmen. Was die Raubthiere anlangt, so lässt sich nicht leugnen, dass sie sehr erheblicher plötzlicher Arbeitsleistungen fähig sind; doch lehrt auch hier eine eingehendere Betrachtung, dass die Summe der von ihnen geleisteten Arbeit im Vergleich zu der stetigen Arbeit eines Zugpferdes oder Ochsen jedenfalls gering ist.

Wir haben oben den Muskel mit einer Dampfmaschine verglichen; in beiden wird auf Kosten chemischer Pro-

cesse Arbeit geleistet. Die Dampfmaschine besteht zum allergrössten Theil aus Eisen. Aber jedermann weiss, dass nicht dieses, sondern die unter dem Kessel verbrannte Kohle es ist, von welcher die Arbeitsleistung her stammt. Daher ist es auch für die Beurtheilung des Muskels als Kraftmaschine ohne Bedeutung, dass er zum grössten Theil aus Eiweisskörpern aufgebaut ist. Freilich können wir die Maschine, die wir Muskel nennen, nicht mit reiner Kohle beschicken; unter den Bedingungen, welche im Organismus vorhanden sind, kann reine Kohle nicht zur Arbeitsleistung verwendet werden, weil sie nicht verdaut und bei der niedern Temperatur des Körpers nicht oxydirt werden kann. Aber kohlenstoffreiche Verbindungen, wie Kohlehydrate (Stärke, Zucker u. s. w.) und Fette, sind dazu geeignet; namentlich letztere liefern sogar bei gleichem Gewicht viel beträchtlichere Arbeitsmengen als die stickstoffhaltigen Eiweisskörper.

Wenn wir uns vorstellen, dass wir eine ganze Dampfmaschine mitsammt dem Kessel und der auf dem Roste befindlichen Kohle einer chemischen Analyse unterwerfen könnten, so würde der Procentgehalt an Kohle offenbar ausserordentlich gering ausfallen. Es ist aber nicht die in jedem Augenblicke vorhandene Kohlenmenge, welche die Arbeit der Maschine leistet, sondern die ganze Menge, welche im Laufe der Zeit immer von neuem durch den Heizer zugeführt wird. Dem Muskel gegenüber spielt das Blut die Rolle des Heizers. Es führt dem Muskel fortwährend Stoffe zu, deren Verbrennung die Arbeit leistet; und die erzeugten Verbrennungsproducte entweichen aus dem Muskel wie die Kohlensäure aus dem Schornstein des Dampfkessels. Um die Menge der von einer Dampfmaschine verbrauchten Kohle genau zu bestimmen, könnten wir die durch den Schornstein entweichende Kohlensäure auffangen und bestimmen. Der Schornstein der Muskeln wird durch die Lungen gebildet; die dort entweichende Kohlensäure fangen wir auf und berechnen aus ihr, wieviel Kohle verbrannt sein muss.

Was nicht in Gasform bei der Verbrennung der Kohle entweicht, bleibt als Asche zurück. Dieser Asche der Dampfkesselfeuerung entspricht der Harnstoff und was sonst aus dem Muskel in den Harn übergeht. Die Summe aller dieser Stoffe muss dem Betrage der in den Muskeln erzeugten Verbrennungsproducte entsprechen.

Wenn daher die geringe Menge der im Muskel vorhandenen stickstofffreien Substanzen kein Hinderniss ist, in ihnen die hauptsächliche Quelle der Muskelarbeit zu sehen, so unterscheidet sich doch noch in einem Punkte die Maschine, welche wir Muskel nennen, von der Dampfmaschine. Wir haben gesehen, dass die Ausscheidung stickstoffhaltiger Stoffe bei vermehrter Muskelthätigkeit eine, wenngleich nicht erhebliche Zunahme erfährt. Diese Stoffe stammen, wenigstens zum Theil, aus der Verbrennung der Muskelsubstanz, der Gewebe, aus denen der Muskel aufgebaut ist. Dieses, zum allergrössten Theil aus eiweissartigen Körpern bestehende Gewebe haben wir mit den metallischen Theilen der Dampfmaschine verglichen. Auch bei dieser findet ja eine Abnutzung der Metalltheile statt; aber sie ist eine verhältnissmässig ausserordentlich geringe. Die Muskelmaschine ist nicht aus so dauerhaftem Material construirt; sie nutzt sich deshalb bei jeder Thätigkeit verhältnissmässig stark ab. Da auch diese Stoffe den Körper in einer höher oxydirten Form verlassen, als sie im Muskel vorhanden waren, so muss bei dieser theilweisen Verbrennung des Maschinenmaterials selbst auch Wärme und Arbeit frei werden. Die Muskelmaschine arbeitet also zum Theil auf Kosten ihrer eigenen Formelemente, und wenn sie dauernd arbeiten soll, so muss nicht nur das hauptsächliche Heizmaterial, sondern auch das Material zum Wiederersatz der Formelemente fortwährend zugeführt werden. Je genauer die zugeführte Nahrung in ihrer Zusammensetzung den verbrauchten Stoffen entspricht, desto vollständiger wird die Wiederherstellung sein können. Der Verbrauch von stickstoff-

loser Substanz ist aber viel grösser als der Verbrauch von stickstoffhaltiger; deswegen wäre es ganz falsch, wenn wir den Ersatz nur durch letztere leisten wollten. Dem entsprechen auch die Erfahrungen, welche man bei der Ernährung arbeitender Menschen und Thiere gesammelt hat. Die Zufuhr von stickstoffhaltiger Substanz ist nothwendig, um die Muskeln in gutem Stande zu erhalten; aber eine reichliche Zufuhr kohlenstoffreicher Verbindungen, wie sie in den stickstofflosen Nahrungstoffen gegeben sind, ist erforderlich, um den nöthigen Betrag des hauptsächlichsten Arbeitsmaterials zu liefern.

Die ausserordentlich kräftigen, sehr schwer arbeitenden tiroler Holzarbeiter liefern hierfür ein lehrreiches Beispiel. Sie nehmen neben einer verhältnissmässig geringen Menge stickstoffhaltiger Substanz enorme Mengen von kohlenstoffreicher Nahrung zu sich; sie leben fast ausschliesslich von Mehl und Butter. Nur einmal in der Woche, Sonntags, geniessen sie Fleisch und trinken Bier. Sechs Tage lang sind sie auf das angewiesen, was sie in den Wald mit hinausnehmen. Man kann daher bei ihnen sehr genau die Art der Ernährung controliren. Der grosse Fettgehalt ihrer täglichen Nahrung ist es hauptsächlich, dem sie die Befähigung zu ihrer anstrengenden Arbeit verdanken. Gensjäger und Bergbewohner überhaupt nehmen bei anstrengenden Partien Speck und Zucker als Proviant mit. Sie sind durch die Erfahrung belehrt, dass diese kohlenstoffreichen Verbindungen im Stande sind, sie zur Leistung grosser Arbeiten zu befähigen. Zucker ist zu diesem Zwecke um so geeigneter, weil er bei seiner leichten Löslichkeit sehr schnell ins Blut übergeht und deswegen zu schnellem Ersatz der verbrauchten Stoffe dienen kann. Als Zusatz zur täglichen Kost in mässigen Grenzen ist er gleichfalls geeignet, bei schwerer Körperarbeit einen Theil der Kraftleistung zu decken. Niedrige Fleisch- und niedrige Zuckerpreise sind deshalb für die arbeitenden Klassen des Volkes von grossem Nutzen.

5. Wenn ausgeschnittene Muskeln einige Zeit nach der Abtrennung vom Körper gelegen haben, findet in ihnen eine Umwandlung statt, wobei sie die Fähigkeit, sich auf Reize zu verkürzen, einbüßen. Schneller erfolgt diese Umwandlung bei Muskeln, welche durch häufig wiederholte Reize zur Thätigkeit veranlasst wurden. Die Zeit, während welcher diese Veränderung sich einstellt, hängt hauptsächlich von der Natur des Thieres und von der Temperatur ab. Säugethiermuskeln verlieren die Fähigkeit sich zu verkürzen bei mittlerer Zimmertemperatur schon nach etwa 20—30 Minuten, Froschmuskeln erst nach mehreren Stunden. Den Wadenmuskel des Frosches hat man zuweilen noch nach 48 Stunden bei gewöhnlicher Zimmertemperatur zucken sehen; bei einer Temperatur von 0° bis 1° C. kann derselbe Muskel selbst Tage lang seine Fähigkeit, sich zu verkürzen, behalten. Bei Temperaturen von 45° und darüber dagegen geht diese Fähigkeit in wenigen Minuten verloren. Ganz dasselbe findet auch statt, wenn die Muskeln im Körper des Thieres bleiben, wenn aber der Strom des Blutes durch dieselben unterbrochen wird, sei es durch den allgemeinen Tod des Thieres, sei es durch örtliche Unterbindung der Gefäße. Man bezeichnet diesen Verlust der Zusammenziehungsfähigkeit als den Tod des Muskels. Der Muskeltod fällt also nicht zeitlich mit dem Tode des ganzen Thieres zusammen, sondern folgt dem allgemeinen Tode in einer Zeit von etwa einer halben bis zu mehreren Stunden nach.

6. Betrachtet man einen abgestorbenen Froschmuskel, so bemerkt man, dass er im Aussehen sich wesentlich von einem frischen unterscheidet. Er sieht nicht so durchscheinend aus wie dieser, ist vielmehr trübe und weisslich; gegen Druck verhält er sich anders, er ist teigig, weniger elastisch, dabei dehnbarer, endlich mürbe und zerreissbar, um so mehr, je weiter die Veränderung vorgeschritten ist. Ganz ähnliche Veränderungen er-

fahren auch die Muskeln einer Leiche. Man bezeichnet dieselben als Todtenstarre. Du Bois-Reymond hat nachgewiesen, dass bei dieser Todtenstarre die ursprünglich alkalische oder neutrale Reaction in eine saure übergeht. Es kommt dies wahrscheinlich durch eine Umwandlung des neutralen Glycogens in Milchsäure zu Stande, welche mit den vorhandenen Alkalien sauer reagirende Salze bildet. Auf dieser Umwandlung beruht auch das allmähliche Mürbewerden des Schlachtfleisches, welches, wenn man es unmittelbar nach dem Tode kocht, bekanntlich hart und zähe bleibt. Bleibt das Fleisch längere Zeit nach dem Tode liegen, so löst sich die Todtenstarre wieder, die einzelnen Bündel haften nicht mehr so fest aneinander, und in diesem Zustande ist es für die Zubereitung als Speise geeigneter, da es dann mürbe und leicht zerkaubar und den Verdauungssäften leichter zugänglich ist.

Die Veränderungen bei der Todtenstarre haben in chemischer Beziehung eine gewisse Aehnlichkeit mit den Umwandlungen, welche bei der Thätigkeit des Muskels auftreten. Auch bei dieser tritt Säuerung ein, welche aber durch das alkalische Blut wieder ausgeglichen wird. Bei Muskeln, die aus dem Körper entfernt sind, sowie bei den Muskeln einer Leiche kann dieser Ausgleich nicht mehr eintreten. Aus diesem Grunde tritt die Todtenstarre viel schneller bei solchen Muskeln ein, welche vor dem Tode stark gereizt wurden, z. B. bei gehetztem Wilde. Während aber die Säuremenge bei dem thätigen Muskel immer nur in mässigen Grenzen bleibt, häuft sie sich in dem todtenstarrten Muskel an. Zugleich geht auch im Innern der Muskelfaser eine deutliche Veränderung vor sich. Vergleicht man eine frische, lebende und eine todtenstarre Muskelfaser unter dem Mikroskop, so zeigt sich letztere trüb, undurchsichtig; die Querstreifen sind schmaler und näher aneinander gerückt; der Inhalt erscheint mehr brüchig. Wenn die Muskeln, ohne gedehnt zu sein, der Todtenstarre verfallen, so pflegen sie sich etwas zu verkürzen

und dicker zu werden. An den beweglichen Gesichtsmuskeln einer Leiche hat dies zur Folge, dass die unmittelbar nach dem Tode schlaff gewordenen Züge wieder den Ausdruck des Lebens erlangen. An den Gliedmaassen der Leichen entsteht durch die Todtenstarre der Muskeln eine gewisse Steifigkeit, sodass die Theile in der Lage, in der sie sich zufällig beim Tode befinden, festgehalten werden, wovon der Name Todtenstarre hauptsächlich herrührt. Diese Veränderung tritt in den Muskeln einer Leiche nicht in allen Theilen gleichzeitig auf; gewöhnlich beginnt sie in den Gesichts- und Nackenmuskeln und steigt allmählich hinab, sodass die Beinmuskeln zuletzt befallen werden. In derselben Reihenfolge folgt dann auch wieder die Lösung der Todtenstarre.

Wegen der Verkürzung, welche die Muskeln bei der Todtenstarre erfahren, hat man dieselbe für eine wahre Zusammenziehung angesehen, gleichsam für eine letzte Kraftäusserung der Muskeln, mit welcher diese von ihrer eigenthümlichen Fähigkeit Abschied nehmen. Es ist aber nicht bewiesen, dass die Verkürzung bei der Todtenstarre, welche übrigens selbst durch schwache Belastungen schon verhindert wird, mit der wahren Thätigkeit übereinstimme. Alle Erscheinungen der Muskelstarre erklären sich vollkommen, wenn man annimmt, dass ein Bestandtheil des Muskels, welcher im lebenden Muskel flüssig ist, fest wird oder gerinnt. Die Todtenstarre wäre demnach ein ähnlicher Vorgang wie die Gerinnung des Blutes, welches gleichfalls nach dem Tode oder nach dem Ausfliessen aus den Blutgefässen fest wird, indem sich Blut-faserstoff oder Fibrin in fester Form ausscheidet. Diese Ansicht von der Todtenstarre ist schon von E. Brücke ausgesprochen und später von Kühne bestätigt worden. Wenn man Froschmuskeln durch Ausspritzen mit einer unschädlichen Flüssigkeit, z. B. verdünnter Kochsalzlösung, von allem Blute befreit und dann auspresst, so gewinnt man einen Saft, welcher einen Theil des flüssigen Inhalts

der Muskelfasern darstellt. Lässt man diese Flüssigkeit bei gewöhnlicher Zimmertemperatur einige Stunden stehen, so bildet sich in ihr ein flockiges Gerinsel, und zwar zu derselben Zeit, zu welcher andere Muskeln desselben Thieres todtenstarr werden. Die ausgepresste Muskelflüssigkeit ist ursprünglich neutral, wird aber, während das Gerinsel sich bildet, nach und nach sauer. Die Aehnlichkeit der Vorgänge in dieser Muskelflüssigkeit und in dem Muskel selbst ist daher derart, dass wir wohlberechtigt sind anzunehmen, dass auch im Muskel selbst zu jener Zeit eine Gerinnung unter gleichzeitiger Bildung einer Säure stattfindet, und dass diese Gerinnung die Erscheinung der Todtenstarre hauptsächlich veranlasst.

Wie wir gesehen haben, tritt die Todtenstarre um so früher ein, je höher die Temperatur ist. Ganz ebenso verhält sich der ausgepresste Muskelsaft. Erwärmt man ihn auf 45° C., so gerinnt er innerhalb weniger Minuten und wird zugleich sauer. Auch Muskeln, welche auf 45° erwärmt werden, verfallen innerhalb weniger Minuten der Todtenstarre. Erwärmt man sie noch weiter bis auf 73° und darüber, so ziehen sie sich zu unförmlichen Klumpen zusammen, werden ganz hart und weiss und nehmen ein festes derbes Aussehen an, ähnlich hart gekochtem Eiweiss. Wir können daraus schliessen, dass ausser dem bei der Todtenstarre gerinnenden Stoffe noch andere lösliche Eiweisskörper im Muskel vorhanden sind, die sich dem gewöhnlichen Eiweiss ähnlich verhalten, wie es im Blute und in den Eiern vorkommt; denn auch dieses gerinnt bei einer Erhitzung auf 73° . Wir sehen also, dass im Muskel verschiedene Arten von Eiweiss vorkommen. Die bei 45° schnell, bei gewöhnlicher Zimmertemperatur langsam gerinnende Art hat man Muskelfaserstoff oder Myosin genannt. Vielleicht ist dieser Eiweisskörper an und für sich löslich und wird erst durch die im Muskel auftretende Säure in eine unlösliche Form übergeführt. Dann würde also die Todtenstarre die

Folge der Säurebildung sein. Doch sind über diesen Punkt unsere Kenntnisse noch zu unvollkommen und müssen es bleiben, bis die Chemie die Natur der Eiweisskörper besser aufgeklärt haben wird.

SECHSTES KAPITEL.

1. Formen der Muskeln; 2. Verbindung mit den Knochen; 3. Elastische Spannung; 4. Glatte Muskelfasern; 5. Peristaltische Bewegung; 6. Willkürliche und unwillkürliche Bewegung.

1. Bei der Betrachtung der Muskelleistungen in den frühern Kapiteln haben wir immer gleichsam einen idealen Muskel vor Augen gehabt, dessen Fasern alle gleich lang und untereinander parallel gedacht wurden. Solche Muskeln gibt es in der That; sie sind aber selten. Wenn ein solcher Muskel sich verkürzt, so wirkt jede Faser desselben gleich allen andern; die Gesamtwirkung des Muskels ist einfach die Summe der Einzelwirkungen aller Fasern. In der Regel aber sind die Muskeln nicht so einfach gebaut. Anatomisch kann man je nach der Form und der Art der Faserung kurze, lange und flache Muskeln unterscheiden. Wenn die Fasern nicht parallel sind, so gehen sie entweder einerseits von einer breiten Sehne aus und streben alle nach einem Punkte zusammen, von dem dann eine kurze rundliche Sehne die Anheftung an den Knochen vermittelt (fächerförmige Muskeln); oder die Fasern setzen sich schräg an eine lange Sehne an, von der sie sich alle nach einer Richtung (halbgefiederte Muskeln) oder nach zwei entgegengesetzten Richtungen, ähnlich dem Bart einer Feder abzweigen (gefiederte Muskeln).

Bei den fächerförmigen Muskeln erfolgt der Zug der