universität innsbruck
Universitäts- und Landesbibliothek Tirol

Universitäts- und Landesbibliothek Tirol

Kurzes Lehrbuch der Physiologie für Mediciner

Boruttau, Heinrich

Leipzig [u.a.], 1898

VIII. Muskeln

urn:nbn:at:at-ubi:2-6747

VIII.

Muskeln[1]).

Die Organe der Bewegung im Körper des Menschen und der höheren Thiere sind vornehmlich die **Muskeln.** Alle Arten von Muskelelementen — „willkürliche" quergestreifte Muskelfasern, Herzmuskelfasern und sogenannte glatte Muskelzellen — haben die gemeinsame Fähigkeit, auf einen „Reiz" (im engeren Sinne des Wortes, siehe S. 10) hin ihre Gestalt derart zu ändern, dass sie kürzer und dicker werden: **„Zusammenziehung"** oder **„Contraction".** Das Freiwerden von Energie in Form mechanischer Kraft, welches dieser Gestaltänderung zu Grunde liegt, dauert je nach der Art der Muskelelemente längere oder kürzere Zeit an; mit dem Nachlassen, resp. Aufhören dieser Kraftentwicklung — sogenannte **„Erschlaffung"** — können sie durch äussere Kräfte in ihre frühere Gestalt zurückgebracht werden.

Die als **„Muskelreize"** wirkenden Vorgänge können mechanische, thermische, chemische oder elektrische Einwirkungen auf den Muskel selbst sein; der „physiologische" Muskelreiz im lebenden Organismus besteht in der Einwirkung des thätigen Nerven auf den Muskel durch Vermittlung der motorischen Nervenendapparate; die hier stattfindenden Vorgänge sind ebensowenig aufgeklärt, wie das Wesen der Muskelcontraction selbst.

Das **Volumen des contrahirten Muskels** ist das gleiche, wie im unthätigen Zustande, wie durch eigene Versuche festgestellt ist [R. Ewald[2])].

---

[1]) Näheres in: J. Marey, Du mouvement dans les fonctions de la vie, Paris 1868. L. Hermann, Allgemeine Muskelphysik; O. Nasse, Chemie und Stoffwechsel der Muskeln; Th. W. Engelmann, Protoplasma- und Flimmerbewegung, Alles in Hermann's Handbuch der Physiologie, I, 1; Leipzig 1879; ferner ebenda Sigm. Mayer über die glatten Muskeln in V, 2; Leipzig 1881. W. Biedermann, Elektrophysiologie, Jena 1895, Abschnitt A bis C.

[2]) A. g. P., XLI, 215.

Der **Verlauf der Zusammenziehung und Wiedererschlaffung** des quergestreiften Muskels auf einen kurzdauernden, ihn selbst oder seinen Nerven treffenden Reiz hin (Inductionsschlag) ist ein meist sehr rascher: **„Zuckung"**. Er wurde am ausgeschnittenen „über-

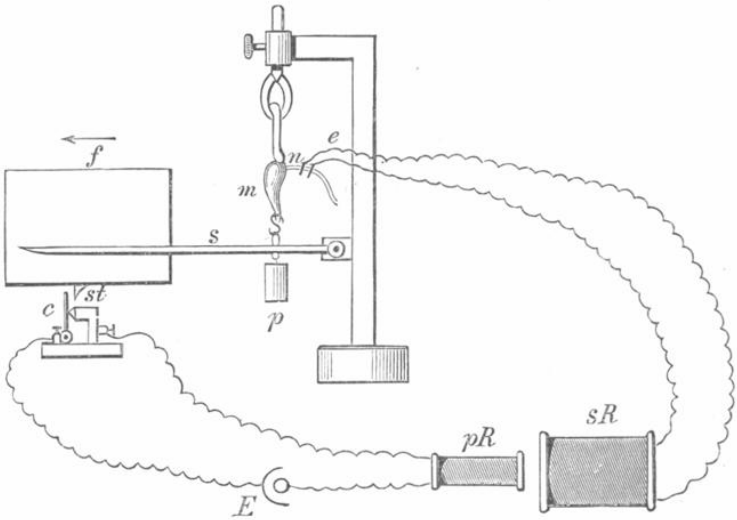


Fig. 25.

lebenden" Extremitätenmuskel des Frosches durch die graphische Methode zuerst genauer untersucht von Helmholtz[1]), 1850.

Dieser construirte das erste „Myographion"; eine solche Vorrichtung (Fig. 25) besteht im Allgemeinen aus einem Schreibhebel *s*,

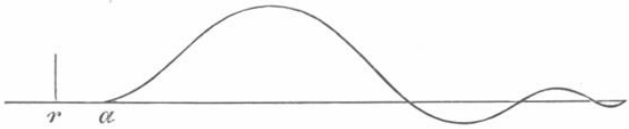


Fig. 26.

an welchem der am oberen Ende fixirte Muskel *m* mit seinem unteren Ende unweit der Achse angreift; der Muskel wird durch ein Gewicht *p* „belastet". Wird der Muskel direct oder vom Nerven *n* aus durch einen einzelnen Inductionsschlag gereizt, so schreibt die Spitze des Hebels auf einer horizontal sich vorbeibewegenden Schreibfläche *f* die Curve des zeitlichen Verlaufes der Muskelzuckung, das „Myogramm" (Fig. 26) auf. Erfolgt die Auslösung des Inductionsschlages durch die

[1]) A. A. P., 1850, S. 276; 1852, S. 199.

Bewegung der Schreibfläche selbst, indem ein daran angebrachter Stift *st* einen in den primären Kreis der Inductionsvorrichtung eingeschalteten Contact *c* öffnet (in Fig. 25 ist *E* die Stromquelle, *pR* die primäre, *sR* die secundäre Rolle, *e* sind die dem Nerv anliegenden Elektroden), so lässt sich auf der Curve der Reizmoment markiren, indem man die Schreibfläche ein zweites Mal langsam auf ihrer Bahn bewegt; die bei Oeffnung des (inzwischen wieder geschlossenen) Contactes erfolgende Zuckung markirt sich als senkrechter Strich, dessen Lage den Reizmoment angibt.

Man sieht an dem so vervollständigten Myogramm sofort, dass die Zuckung erst eine messbare Zeit nach dem Reiz beginnt — **„Stadium der latenten Reizung"**, *ra* —, dass die Curve erst mehr, dann weniger steil aufsteigt — **„Stadium der steigenden Energie"** — bis zu einem Maximum **(Gipfel)**, dann erst weniger, dann mehr steil zur Abscissenachse absinkt — **„Stadium der sinkenden Energie"**. Durch gleichzeitige Registrirung der Zeit (Schwingungen einer Stimmgabel von bekannter Schwingungszahl, siehe die Fig. 37) lässt sich die Dauer des Latenzstadiums sowohl, als der ganzen Zuckung und jeder ihrer beiden Phasen genau messen. Die so erhaltenen Werthe variiren je nach der Art des Muskels sowohl, als auch bei demselben Muskel je nach den Versuchsbedingungen: Reizstärke, Belastung, Ermüdung u. s. w.

Die für den stark belasteten Froschgastroknemius zu $^1/_{100}$ Secunde von Helmholtz gefundene Latenzdauer lässt sich durch geeignete leichte Schreibhebel und geringe Belastung bis unter $^4/_{1000}$ Secunden herabdrücken [Tigerstedt[1]), Gad[2]), Burdon Sanderson[3]) u. A.]. Die zur Verkürzung führenden Processe in den Muskelelementen beginnen offenbar noch früher, zumal da, wie sich an partiell gereizten parallelfaserigen Muskeln zeigen lässt, die zunächst contrahirten Theile auf die anderen anfangs dehnend einwirken [Münzer[4]), Cowl[5])]; die Frage nach der Existenz und absoluten Grösse des mechanischen Latenzstadiums für das Muskelelement lässt sich kaum experimentell lösen.

Das Latenzstadium des direct gereizten Gesammtmuskels nimmt übrigens mit wachsender Reizstärke bis zu seinem minimalen Betrage ab; es wird durch Erwärmung verkürzt und durch Abkühlung verlängert [Yeo und Cash[6]), Tigerstedt[7])]. Ueber die Latenzdauer bei indirecter Reizung siehe weiter unten.

---

[1]) A. (A.) P., 1885, Suppl., S. 111.
[2]) A. (A.) P., 1879, S. 250.
[3]) C. P., IV, 185; J. P., XI, p. XIV.
[4]) A. g. P., XLVI, 249.
[5]) A. (A.) P., 1889, 563.
[6]) Proceed. Roy. Soc., XXXIII, 462.
[7]) a. a. O.

Die Gesammtzuckungsdauer ist in hohem Maasse abhängig von der Thierart: die schnellzuckenden, resp. vibrirenden Insectenflugmuskeln einerseits und die langsam sich contrahirenden Schildkrötenmuskeln andererseits bilden hier Extreme; ferner haben functionell verschiedene Muskeln desselben Thieres verschiedene Zuckungsdauer und -Form [Cash[1]]; endlich finden sich in einem und demselben Muskel Repräsentanten zweier, zuerst von Ranvier[2]) unterschiedenen Fasergattungen [Grützner[3])], nämlich der „flinken" weissen und der „trägen" rothen Muskelfasern.

Für die Beurtheilung der Arbeitsleistung (siehe unten) ist neben dem zeitlichen Verlauf vor Allem die absolute **Höhe der Muskelzuckung** von Bedeutung: sie ist vor Allem von der Reizstärke in der Weise abhängig, dass gewisse Reizstärken noch unwirksam („subminimal") bleiben; von derjenigen Reizstärke, welche eben merkliche Zusammenziehung veranlasst **(„Reizschwelle")**, ab wächst dann die Zuckungshöhe mit der Reizstärke bis zu einem Maximum, über welches hinaus weitere Reizverstärkung keine weitere Vergrösserung der Hubhöhe bewirkt („supramaximale" Reize).

Die **Temperatur** wirkt auf Zuckungsdauer und -Höhe im Allgemeinen derart ein, dass ihre Steigerung die Zuckung vergrössert und ihre Dauer verkürzt, ihr Absinken umgekehrt die Zuckung erniedrigt und verlängert.

Von diesen Veränderungen der Dauer werden beide Schenkel, vor Allem der aufsteigende, betroffen, während die später zu besprechende Ermüdung vor Allem den absteigenden Schenkel verlängert.

Gad und Heymans[4]) fanden ein relatives Minimum der Hubhöhe bei 19° und deuteten diesen Befund im Sinne einer später kurz zu erwähnenden Theorie.

Von grosser Bedeutung für die Zuckungshöhe und -Form ist die Grösse und Art und Weise der **Belastung** des Muskels. Von der Grösse, welche sie beim sogenannten unbelasteten Muskel hat, welcher, am oberen Ende vertical aufgehängt, nur das Gewicht seiner eigenen Theilchen hebt und durch dieses bei der Erschlaffung wieder gedehnt wird, nimmt die Hubhöhe mit steigender Belastung anfangs merklich zu, dann aber ab, bis zu demjenigen Gewicht, welches der Muskel nicht mehr zu heben vermag. In diesem letzten Fall der verhinderten Längenänderung äussert sich die mechanische Energie lediglich in Form der Spannungsvermehrung (siehe unten).

---

[1]) A. (A.) P., 1880, Suppl., S. 147.

[2]) A. d. P. (2), I, p. 5.

[3]) A. g. P., XLVII, 125, XLVIII, 354.

[4]) A. (A.) P., 1890, Suppl., S. 59.

Von Bedeutung ist die Belastungsgrösse auch für die nunmehr zu besprechenden Erscheinungen der **Summation** und **Verschmelzung** von mehreren Einzelcontractionen.

Erfolgt nach der Reizung eines Muskels, wie sie oben beschrieben wurde, ein zweiter Einzelreiz, so wird nichts an dem sonstigen Zuckungsverlaufe geändert, wenn jener zweite Reiz noch in das

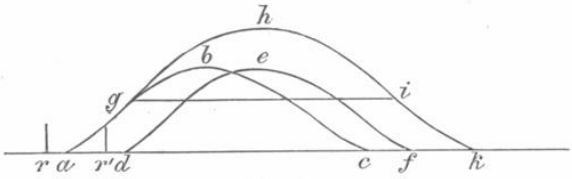


Fig. 27.

Latenzstadium hereinfällt; erfolgt er dagegen später, so **„superponirt"** sich eine (bei gleicher Reizstärke der durch den ersten Reiz hervorgerufenen entsprechende) Zuckungscurve auf die erste [Helmholtz[1])]: ist (Fig. 27) *a b c* der Verlauf der durch den

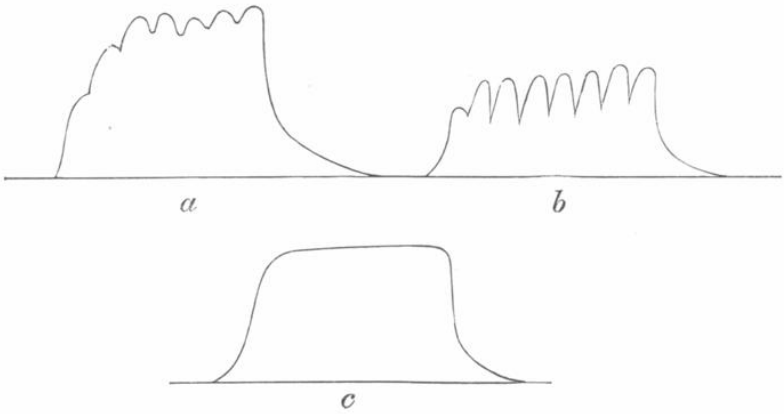


Fig. 28.

ersten Reiz, *d e f* derjenige der durch den zweiten Reiz allein hervorgerufenen Zuckung, so ist *a g h i k* die Superpositionscurve.

Auf diese Weise kann die Hubhöhe bedeutend über diejenige einer maximalen Einzelzuckung gesteigert werden, am meisten, wenn die zweite superponirte Curve gerade zur Zeit des Maximums der ersten beginnt. Noch grösser kann die Hubhöhe werden durch Aufeinanderfolgen weiterer

[1]) Ac. Berl. Mon., 1854, 328.

Reize in kurzem Intervall: indessen hat in diesem Fall die „Summirbarkeit“ bald ihre Grenze und man erhält im weiteren Verlaufe entweder bei geringerer Reizfrequenz eine mehr weniger horizontale Reihenfolge von Zacken (Fig. 28, *a b*) oder bei schneller sich folgenden Reizen eine durch „Verschmelzung“ der Einzelzuckungen zur dauernden Contraction entstanden gedachte, mehr weniger horizontale gerade Linie, von welcher aus der Abfall zur Abscissenachse, der Erschlaffung entsprechend, mit Aufhören der Reize erfolgt (Fig. 28, *c*). Jenen Zustand der Dauercontraction bezeichnet man als **„Tetanus“**.

Bereits bei Superposition zweier Zuckungen liegt das Maximum einem früheren Zeitpunkte entsprechend, als dem Gipfel der zweiten Zuckung für sich allein entsprechen würde; diese „Verfrühung der Gipfelzeit“ nimmt mit der Anzahl der zu summirenden Curven zu [v. Kries[1])]; hiedurch wächst auch die Steilheit des Anstieges, während die Gesammthöhe immer weniger zunimmt. Die Entstehung eines „vollkommenen Tetanus“ oder einer discontinuirlichen Contraction („unvollkommener Tetanus“) ist in hohem Maasse von der Reizfrequenz abhängig —; wie die Reizstärke in dieser Hinsicht mitwirkt, ist streitig, indem einerseits Vollkommenerwerden [Grützner[2])], andererseits Unvollkommenerwerden [durch Beschleunigung der Einzelerschlaffungen, Kohnstamm[3])] mit wachsender Reizstärke behauptet wird. Auch der Verlauf des Reizes selbst ist natürlich von Bedeutung (v. Kries u. A.). Auf weitere Einzelheiten dieses schwierigen und in vielen Punkten noch unklaren Gebietes kann hier nicht eingegangen werden; erwähnt sei nur, dass im Gegensatze zum belasteten Muskel die Verkürzungsgrösse des unbelasteten Muskels für maximale Einzelzuckung und Tetanus die gleiche ist; das Gleiche lässt sich am belasteten Muskel durch „Unterstützung“ in aufeinanderfolgenden Zuckungen erzielen [v. Frey[4])] und v. Kries[5])].

Durch wiederholt aufeinanderfolgende Reize, deren jeder für sich zu schwach ist, um den Muskel zur Zusammenziehung zu veranlassen, soll diese zu Stande kommen können [Richet[6])], ein Vorgang, welcher der später zu besprechenden Summation der Reize im Centralnervensystem analog wäre.

Der durch frequent intermittirende künstliche Reizung hervorgerufene Tetanus, sowie auch jede natürliche, vom Centralnervensystem aus in Gang gesetzte Thätigkeit der willkürlichen Muskeln ist in Wirklichkeit **discontinuirlich**; die Discontinuität der inneren Kräfte äussert sich nur nicht in sichtbaren Schwankungen der Muskellänge.

---

[1]) A. (A.) P., 1888, 538; Ber. naturf. Ges. Freiburg 1886, II.

[2]) A. g. P., XLI, 277.

[3]) A. (A.) P., 1893, 125.

[4]) Festschr. f. Ludwig, S. 55; 1886; A. (A.) P., 1887, S. 195.

[5]) A. (A.) P., 1880, S. 348.

[6]) Travaux du lab. de Marey, 1877, p. 97.

Die Discontinuität ist zu entnehmen: 1. directer Aufzeichnung der Oscillationen, resp. Dickenschwankungen durch federnde Plättchen [Helmholtz[1]), Kronecker und Stanley Hall[2]), v. Kries[3]) u. m. A.], 2. der Erscheinung des sogenannten Muskeltones oder besser **Muskelgeräusches** [Wollaston[4])], welches unter geeigneten Umständen am thätigen Muskel vernehmbar ist; bei künstlichen intermittirenden Reizen entspricht seine Schwingungszahl deren Frequenz (Helmholtz) bis zu einer gewissen oberen Grenze [beim Warmblütermuskel höher als beim Kaltblütermuskel, Wedensky[5])]; bei der natürlichen Thätigkeit hört man ein tiefes, dumpfes Geräusch, in welchem höchstens ein „Oberton" der eigentlichen Schwingungsfrequenz stecken kann, welche bedeutend niedriger, als diejenige der tiefsten hörbaren Töne gefunden wurde durch Methoden 1 und 3; diese dritte besteht in der Registrirung der elektromotorischen Veränderungen des Muskels während seiner Thätigkeit; mittelbar bildet auch der durch diese hervorgerufene „secundäre Tetanus" einen Beweis für die Discontinuität (siehe später). Die Oscillationsfrequenz im willkürlichen Tetanus ist durch die oben erwähnten Methoden gefunden zu 8—12 pro Secunde, speciell auch für den Menschen, doch soll durch besondere Art der Innervation auch über höhere Reizfrequenzen verfügt werden können [v. Kries[6])].

Während des Actes der Zusammenziehung leistet der zuckende, resp. tetanisirte belastete Muskel mechanische **Arbeit,** deren Grösse nach bekanntem Gesetze dem Producte aus gehobenem Gewichte und Hubhöhe — $p \cdot h$ — entspricht. Während der Dauer des Tetanus, wo die Last andauernd gehoben gehalten wird, findet keine mechanische Arbeitsleistung statt. Lässt man den Muskel mit unveränderter Belastung erschlaffen, so wird die gesammte Arbeit in Wärme verwandelt durch die innere Reibung des Muskels, welchen die Last wieder ausdehnt. Man kann ihn aber **nutzbare** Arbeit leisten lassen, wenn man bei Erreichung des Maximums einen Theil der Last durch eine Sperrvorrichtung festhält; durch geeignete Verbindung zweier solcher mit einem Rade lässt sich dieser Vorgang bei vielen aufeinanderfolgenden Zuckungen wiederholen und so ein Gewicht durch einen ausgeschnittenen Froschmuschel meterhoch heben [Arbeitssammler von Fick[7])].

Der „Last" im oben gebrauchten Sinne entspricht die „Spannung" des Muskels als eines elastischen Körpers (siehe unten), entsprechend wie bei einer

[1]) Wissenschaftl. Abhandlungen, II, 929.

[2]) A. (A.) P., 1879, Suppl., S. 10.

[3]) A. (A.) P., 1886, Suppl., S. 1.

[4]) Philos. Transact., 1810.

[5]) A. (A.) P., 1883, S. 317; A. d. P. (5), III, 58, 253.

[6]) a. a. O.

[7]) Unters. physiol. Labor., Zürich 1869, S. 5.

„gespannten“ Feder oder einem Kautschukband, in Gewichtseinheiten ausgedrückt. Bei der Zuckung mitgenommene träge Massen („Schwungmassen“) vermehren im Verlaufe der Zuckung die Spannung und Arbeitsleistung ganz beträchtlich und machen jene schnellend, schleudernd [Fick, Schenck[1]), „Schleuderzuckungen“]. Um den Fall, dass die nutzbare Arbeit $= p \cdot h$ werde, möglichst zu realisiren, kann man den Schreibhebel s möglichst leicht, den Hebelarm der Last möglichst klein machen, indem man das Gewicht p an einem um die Achse a geschlungenen Faden anhängt (Fick), eventuell unter Zwischenschaltung

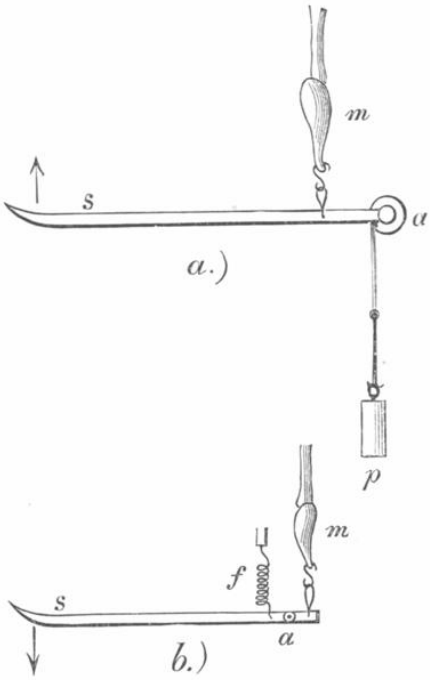


Fig. 29.

eines elastischen Bandes (Grützner): isotonische Myographie — Fig. 29 *a* — Fick, Gad[2]).

Bei völligem Mangel der Belastung leistet ein Muskel natürlich auch keine nutzbare Arbeit, und ebensowenig, wenn man die Last so gross macht, dass er sie nicht mehr heben kann.

Verhindert man die Verkürzung des Muskels, indem man beide Enden fixirt, ohne ihn zu dehnen, so findet bei nun folgender Reizung statt der Längenänderung nur Spannungsänderung — erst Zu-, dann Abnahme der Spannung — statt; man kann deren zeitlichen Verlauf durch eine dynamographische

[1]) A. g. P., L, 166.

[2]) Gad und Heymans, Lehrb. d. Physiol., S. 11.

Vorrichtung registriren, welche zweckmässig aus einem zweiarmigen Schreibhebel *s* — Fig. 29 *b* — besteht, an dessen einem, äusserst kurzen Arme der Muskel *m* angreift, während auf den anderen in die Schreibspitze auslaufenden eine Feder *f* in entgegengesetzter Richtung des Muskelzuges wirkt: man kann durch diese Feder dem Muskel auch eine bestimmte „Anfangsspannung", von Null ab wachsend, ertheilen. Die Spannungsänderungen während der Thätigkelt werden durch den Schreibhebel in genügendem Massstabe registrirt, während der Muskel sich in einem kaum in Betracht kommenden Grade verkürzt: „isometrische Myographie; Fick, Gad[1]). Die Aichung erfolgt empirisch.

Fig. 30 zeigt ein Paar zu einander gehörige, unter gleichen sonstigen Versuchsbedingungen mit den erwähnten Vorrichtungen erhaltene Myogramme: *a* ist die Längencurve (isotonisches Myogramm), *b* die Spannungscurve (isometrisches Myogramm).

Von grosser Bedeutung für die Muskeldynamik ist die nähere Untersuchung der **elastischen Eigenschaften des Muskels,** wobei auch die verkürzenden Kräfte als

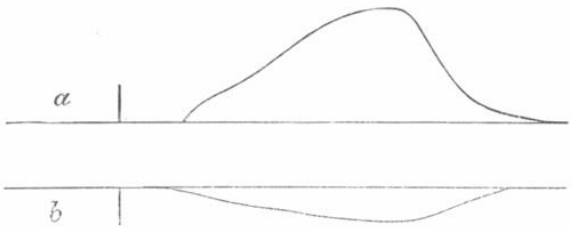


Fig. 30.

„elastische" in die Betrachtung eingeführt werden können, wie bei der entspannten, sich zusammenziehenden Feder, oder dem expandirenden Gas. Wie hier ein Uebergang aus einer Form in die andere, resp. einem Volumen in das andere stattfindet, so stellt man sich vor, dass dem Muskel im erregten, thätigen Zustande (z. B. maximalem Tetanus) eine andere Form zukommt, als im ruhenden [Ed. Weber[2])].

Belastende Gewichte **dehnen** in beiden Fällen den Muskel aus, verlängern ihn, weil er „elastisch" ist, und wenn man die Lasten als Abscissen, die Muskellängen als Ordinaten in ein Netz einträgt, so erhält man die **„Dehnungscurven"** des Muskels für den ruhenden und den thätigen Zustand[3]). Diese unterscheiden sich voneinander, indem die erstere anfangs convex zur Abscissenachse, dann der Horizontalen asymptotisch sich nähernd,

[1]) a. a. O., S. 14.

[2]) Wagner's Handwörterb. d. Physiol., III, 2, S. 100 ff.

[3]) Vgl. Hermann in A. A. P., 1861, S. 383.

verläuft, die letztere mehr geradlinig steiler abfällt: siehe Fig. 31, wo $A\,B$ die Länge des unbelasteten ruhenden, $A\,\beta$ des unbelasteten contrahirten Muskels darstellt; man sieht, dass bereits durch eine geringe Last der ruhende Muskel stark gedehnt wird — Länge $A_1\,B_1$ —, durch Verdopplung der Last weit geringere Längenzunahme erfährt — Länge $A_2\,B_2$ — und so weiter bis $A_n\,B_n$. Der thätige Muskel erfährt dagegen mit zunehmender Belastung weit gleichmässigere Längenzunahmen: Längen $A\,\beta_1$ bis $A\,\beta_n$. Wird der zuvor ruhende, durch eine bestimmte Last gedehnte Muskel in den thätigen Zustand übergeführt, so vermindert sich seine Länge um die Ordinatendifferenz der zwei entsprechenden Punkte

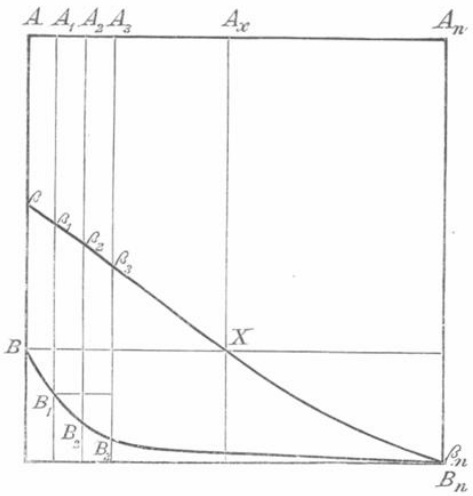


Fig. 31.

der beiden Dehnungscurven: Verkürzung von Länge $A_2\,B_2$ auf $A_2\,\beta_2$, z. B. für Last 2, — vorausgesetzt, dass die dieser Last entsprechende Spannung während der Contraction dauernd dieselbe bleibt („isotonisches Verfahren", siehe oben). Das Product, resp. Rechteck aus der Hubhöhe = Ordinatendifferenz ($B_2\,\beta_2$ in unserem Falle) und der Last = Abscisse ($A\,A_2$ in unserem Falle) ist die geleistete Arbeit. Man sieht ohne Weiteres, dass sie gleich Null wird: erstens bei Mangel jeglicher Last (Verkürzung von Länge $A\,B$ auf $A\,\beta$), zweitens bei derjenigen Belastung, welche der Muskel eben nicht mehr zu heben vermag $A\,A_n$: hier schneiden sich die beiden Dehnungscurven (oder verlaufen miteinander weiter). Die Werthe der bei der

Zusammenziehung geleisteten Arbeit nehmen, wie man durch Bildung der entsprechenden Rechtecke sieht, mit der Belastung zu von Null bis zu einem Maximum, um dann (minder steil) wieder bis Null abzusinken.

Die gesammte während der Zusammenziehung geleistete Arbeit ist gleich dem Product aus Hubhöhe mal (Last + halbem Gewichte des Muskels); diejenige Arbeit indessen, welche der Muskel durch Hebung seiner eigenen Masse im Durchschnitt auf die halbe Hubhöhe leistet, wird nicht nutzbar; daher die nutzbare Arbeit (Nutzeffect) = Hubhöhe mal Last. Da es gewicht- resp. masselose Muskeln nicht gibt, so ist auch der theoretische Fall des unbelasteten Muskels bei verticaler Aufhängung nie realisirt.

Die Dehnungscurven veranschaulichen auch die Vorgänge bei dem sogenannten „Ueberlastungsverfahren“: man dehnt den Muskel durch ein bestimmtes Gewicht, etwa AA_1, unterstützt dann den Schreibhebel, so dass weitere Dehnung des Muskels nicht möglich, und hängt hierauf ein weiteres Gewicht an — etwa $A_1 A_3$ —, die „Ueberlastung“. Reizt man jetzt den Muskel, so muss seine Spannung von der Anfangsspannung AA_1 zur Gesammtspannung AA_3 wachsen, ehe er sich verkürzen kann; bei der Verkürzung leistet er dann die Arbeit AA_3 mal $(A_1 B_1 - A_3 \beta_3)$. Macht man die „Last“ gleich Null (durch Unterstützung des Schreibhebels vor dem Anbringen „überlastender“ Gewichte), so erhält der Muskel Spannung überhaupt erst gleichzeitig mit dem Beginne der Verkürzung: man sieht ohne Weiteres, dass durch die vorherige Dehnung die Muskelspannung bedeutend weiter getrieben werden kann, als bei blosser „Ueberlastung“; das Maximum der Spannung im letzteren Falle, oder diejenige „Ueberlastung“, welche der „unbelastete“ Muskel eben nicht mehr heben kann — der Abscissenwerth der durch B gelegten Geraden bis zu ihrem Schnittpunkte mit der Dehnungscurve des thätigen Muskels, also BX —, ist die „absolute Kraft“ des Muskels; mit anderen Worten:

Die **„absolute Kraft“** oder „Verkürzungskraft“ des unbelasteten Muskels misst man durch dasjenige Gewicht, welches gleichzeitig mit der Reizung beginnend, jener entgegenzuwirken, die Verkürzung gerade eben verhindert.

Die für die absolute Muskelkraft angegebenen Grössenwerthe sind je nach dem Objecte und der Bestimmungsmethode recht verschieden. Beim Menschen hat man die Kraft der Wadenmuskeln, wenn man sich auf die Zehen erhebt (Weber'scher Versuch, neuerdings vielumstritten), diejenige der Armbeuger und der Kaumuskeln zu messen versucht. Man hat so bis 10 kg pro Quadratcentimeter gefunden, gegen 3 kg pro Quadratcentimeter für tetanisirte Froschmuskeln (Rosenthal).

Je mehr sich der Muskel verkürzt, desto geringer wird seine Kraft, resp. das Gewicht, welches genügt, ihn an weiterer Verkürzung zu verhindern: Verknüpft man das untere Ende eines vertical aufgehängten Muskels mit einem auf einer Unterlage befindlichen, aus mehreren Theilen bestehenden

Gewichte von der Grösse, dass der nicht über seine natürliche Länge hinaus angespannte Muskel es eben nicht mehr heben kann, wenn er tetanisirt wird, welches also seiner absoluten Kraft entspricht, und senkt seinen oberen Befestigungspunkt während des Tetanus nacheinander um je einen bestimmten Betrag, so kann man von den Theilen des Gewichtes immer mehr wegnehmen, ohne dass der Muskel das noch übrige zu heben vermag: Schwann'scher Versuch[1]).

Man kann auf diese Weise also das Stück BX der Dehnungscurve des thätigen Muskels construiren. Um übrigens diese sowohl, als auch die Dehnungscurve des ruhenden Muskels direct mit einem Zuge zeichnen zu können, ist von Blix[2]) ein recht einfacher Apparat angegeben worden, auf den aber hier nicht eingegangen werden kann.

Dass das Muskelgewebe als solches wirklich **direct erregbar** ist, lässt sich in einwandsfreier Weise durch Application des Reizes auf nervenlose Muskelpartien [Endstücke

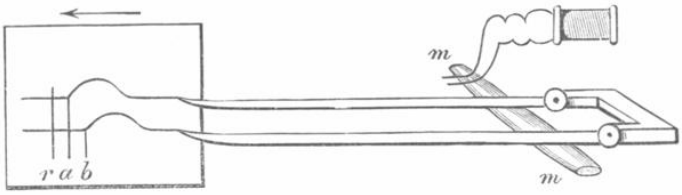


Fig. 32.

des Froschsartorius, Kühne[3])] zeigen. Durch Vergiftung des Versuchsthieres mit Curare, welches die motorischen Nervenendapparate lähmt (siehe später), lassen sich Muskeln so zurichten, dass jeder Reiz nur direct und ohne Vermittlung intramusculärer Nervenstücke wirkt. Reizt man einen curarisirten, parallelfaserigen Muskel nun an einem äussersten Ende durch einen Inductionsschlag und registrirt den zeitlichen Verlauf der Verdickung durch zwei in verschiedenen Entfernungen von der Reizstelle dem Muskel *mm* aufliegende Fühlhebel (Fig. 32), welche auf dieselbe Schreibfläche zeichnen, so zeigt sich, dass die Verdickung an der entfernteren Stelle später beginnt, ihr Maximum erreicht und aufhört, als an der näheren (in Fig. 32 ist r der Reizmoment, a der Beginn der Ver-

[1]) Müller's Handb. d. Physiol., II, 59; 1837; siehe auch Hermann, A. g. P., IV, 195.

[2]) Upsala läkareförenings förhandl., IX, 555, XV, 471.

[3]) A. A. P., 1859, S. 564.

dickung der näheren, *b* der entfernteren Muskelstelle). Die **Contraction pflanzt sich** also vom Orte der Reizung aus **wellenförmig fort:** „Contractionswelle"; bei Reizung vom Nerven aus, so auch bei der natürlichen Thätigkeit erfolgt diese Fortpflanzung in jeder Muskelfaser vom Nervenendapparat (Doyère'scher Hügel, Endplatte) nach beiden Enden zu. Durch gleichzeitige Registrirung einer chronographischen Curve und Ausmessung des Werthes *a b* einerseits und der Distanz der Fühlhebel andererseits lässt sich nach dem oben beschriebenen Verfahren (resp. Modificationen derselben) die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Contractionswelle messen [Aeby[1]), v. Bezold[2]), Marey[3]), Bernstein[4])].

Sie wird für den Froschmuskel zu etwa 3 m in der Secunde angegeben, doch schwankt sie wohl je nach Art und Zustand des Muskels und Art des Reizes bei demselben Individuum und erst recht bei verschiedenen Thierarten: Kaltblüter, Warmblüter und Insecten; das Gleiche gilt für die Länge der Contractionswelle, welche sich aus deren Dauer und Fortpflanzungsgeschwindigkeit ergibt: 20—40 cm beim Frosch, also vielmal länger als der Muskel, gegenüber den kurzen „fixirten Contractionswellen" an Insectenmuskelfasern [Rollett[5])].

Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Contraction ist identisch mit derjenigen der Erregung und derjenigen des „phasischen Actionsstromes" (siehe später). Die letzte wurde am lebenden Menschen von Hermann[6]) zu 10—13 m in der Secunde bestimmt.

Der wellenförmig fortschreitenden Contraction gegenüber kann die Zusammenziehung auch auf den Ort des Reizes beschränkt bleiben, was bei absterbenden Muskeln durch die lange Dauer der Contraction besonders auffällig ist [„idiomusculärer" Wulst von Schiff[7]), welcher diese Contractionsform als einzige Folge wirklich directer Muskelerregung fälschlich ansah]. Auch am lebenden Menschen lässt sich solche locale Contraction durch die hierfür besonders geeignete **mechanische Reizung** erhalten [E. Weber, Funke, Kühne, L. Auerbach[8])]. Doch kann letztere (Schlag,

---

[1]) A. A. P., 1860, S. 253; Untersuchungen über die Fortpflanzungsgeschw. etc., Braunschweig 1862.

[2]) Untersuchungen über die elektr. Erregung der Muskeln und Nerven, Leipzig 1861, S. 156.

[3]) Gaz. hebdom., 1867, Nr. 48.

[4]) Untersuchungen über den Erregungsvorgang etc., Heidelb. 1871, S. 79.

[5]) Ac. W. Denkschr., LVIII; C. B., XI, Nr. 5 und 6.

[6]) A. g. P., XVI, 410; XXIV, 294.

[7]) Unters. zur Naturlehre des Menschen, V, S. 181.

[8]) Jahresber. der schles. Ges. f. vaterl. Cultur, naturw.-med. Abtheilung, 1861, Heft 3.

Zerrung, Quetschung, Schnitt) auch sich fortpflanzende Contraction bewirken. **Chemische Reizung** bewirkt man durch Alkali, concentrirte Salzlösung, viele Gase und Dämpfe, — übrigens lauter Agentien, welche den Muskel schädigen (siehe unten). Ob **thermische Muskelreizung** überhaupt möglich, ist **zweifelhaft;** höhere Temperaturen tödten den Muskel unter der Contractionserscheinung der „Wärmestarre" (etwa bei 40° eintretend).

Die geeignetsten Einwirkungen zum Studium der Erfolge künstlicher Muskelreizung sind die **elektrischen.** Leitet man einen **constanten Kettenstrom** durch einen Muskel, so erhält man Zuckungen nur bei Schliessung

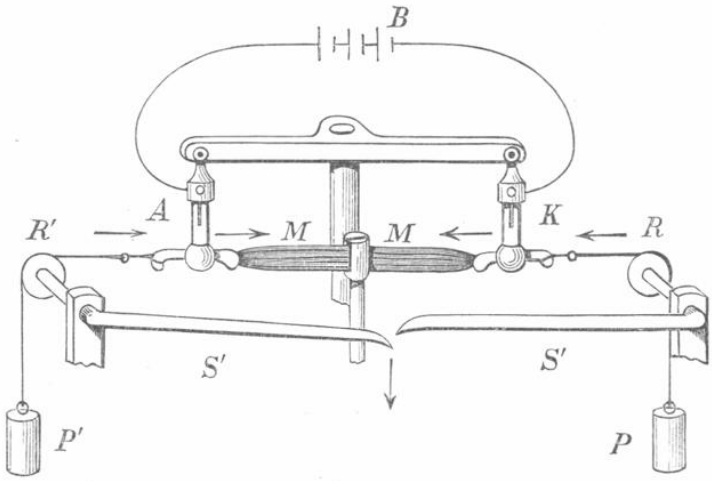


Fig. 33.

und Oeffnung des Stromes. Die **Schliessungszuckung pflanzt sich** dabei **von der Kathode** oder Austrittsstelle des Stromes aus dem Muskel, die **Oeffnungszuckung von der Anode** oder Eintrittsstelle des Stromes in den Muskel aus **wellenförmig fort** [v. Bezold[1]), Engelmann[2])]. Deutlich veranschaulichen lässt sich dieses „Zuckungsgesetz" vermittelst des Doppelmyographen von Hering[3]) (Fig. 33). Ein curarisirter parallelfaseriger Muskel *MM* ist in seiner Mitte durch sanfte Einklemmung fixirt, so dass die Fortpflanzung der Erregung aus einer Hälfte in die andere nicht gehindert ist. Jede von beiden ist

[1]) a. a. O., S. 235.

[2]) Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Nat., III, 445; IV, 295; A. g. P., III, 263.

[3]) Ac. W., LXXIX, 237; Biedermann, ibid., S. 289.

mittelst eines Gewichtes P, resp. P^1 angespannt durch Vermittlung von Fäden, welche über Rollen RR_1 laufen; durch die Drehung der Rollen bewegt jede Hälfte einen an der Rollenachse sitzenden Schreibhebel S^1 bei der Zuckung[1]). Durch pendelartig aufgehängte unpolarisirbare Elektroden (siehe später) AK kann der Strom einer Batterie B den beiden Muskelenden zugeleitet werden: im Momente der Schliessung verzeichnet die mit der Kathode verbundene Muskelhälfte ihre Zuckung früher als die mit der Anode verbundene, bei der Oeffnung tritt das Umgekehrte ein. Deutlich beim absterbenden, die Erregung nicht mehr leitenden, nachweisbar auch beim frischen Muskel ist eine **locale Contraction an der Kathode** während der **Dauer** des Stromes[2]); dieselbe kann die gesammte Muskellänge während der Stromdauer um einen gewissen Betrag verkürzt erhalten [Wundt[3])].

Dieser kathodischen Dauercontraction wird (hauptsächlich auf Grund von Beobachtungen an tonisch contrahirten Muschelmuskeln, Holothurien u. s. w.) eine anodische Dauererschlaffung gegenübergestellt [Biedermann[4])], ja (auf Grund von Beobachtungen am Schneckenherzen) auch, der Contractionswelle von der Kathode aus bei Schliessung entsprechend, eine „anodische Erschlaffungswelle" angegeben.

Während der Stromesdauer herrscht (Prüfung durch Inductionsschläge!) in der Nähe der Kathode verminderte, in der Nähe der Anode vermehrte Erregbarkeit („Elektrotonus"; weit deutlicher noch am Nerven, siehe später); v. Bezold[5]). Nach Oeffnung des Stromes kehrt sich dieses Verhältniss um.

Der letztere Vorgang sowohl, als auch die Anodenöffnungszuckung, sowie eine endlich noch angegebene Kathodenöffnungserschlaffung können entweder durch einen den Reizstrom entgegengesetzten polarisatorischen Nachstrom erklärt werden, oder durch eine innere Gegenwirkung im Sinne der Zerfalls- und Restitutionsprocesse; Näheres später in der Nerven- und Elektrophysiologie.

Jedenfalls ist die theoretische Grundlage der elektrischen Muskelerregung danach zu formuliren, dass die **locale** Erregung und Hemmung, resp. Erregbarkeitserhöhung und -verminderung

---

[1]) Im Schema, Fig. 33, ist die Darstellung so, als bewegten sich beide Hebel nach unten; im Original sind für dieselben zwei besondere Rollen so angeordnet, dass der eine Hebel auf-, der andere abwärts geht.

[2]) Biedermann, Fürst, Schillbach, Lüderitz; S. Biedermann, Elektrophysiologie, Jena 1895, S. 185—215.

[3]) Die Lehre von der Muskelbewegung, Braunschw. 1858, S. 122.

[4]) A. g. P., XLVI, 398; Ac. W., LXXXIX, 19.

[5]) a. a. O., S. 211.

sich an die Stromes**dauer**, die **Fortleitung** der Erregung an die Stromes**schwankung** knüpft [Biedermann[1])].

Kurzdauernde Ströme, z. B. Inductionsschläge, wirken nur durch die Schliessung, resp. im Momente ihres Entstehens, an ihrer Kathode erregend [v. Bezold[2])].

Eine Muskel**querschnitts**stelle, sowie jedes abgetödtete oder völlig **abgestorbene** Muskelstück nimmt an der Erregung **nicht** theil: liegt an demselben eine Kathode, resp. Anode, so fällt im ersteren Falle die Schliessungs-, im letzteren die Oeffnungszuckung aus: „polares Versagen", Biedermann[3]). Während des Absterbens nimmt die Fähigkeit der Erregungsleitung immer mehr ab, um so deutlicher werden die localen Dauerwirkungen: idiomusculärer Wulst an der Kathode, — bis zum schliesslichen Eintritt völliger Unerregbarkeit.

Auf diese Erscheinungen, complicirt durch die später zu besprechenden Verhältnisse der Stromvertheilung im lebenden Körper bei Aufsetzen der Elektroden auf die Haut, müssen die unter der Bezeichnung der „Entartungsreaction" zusammengefassten pathologischen elektrischen Muskelreizerfolge der Elektrodiagnostiker zurückgeführt werden können — ein von den Physiologen bisher wenig beachtetes Gebiet. Die Reactionsfähigkeit auf kurzdauernde Reize — Inductionsströme („Faradisirung") — sinkt bei degenerirenden Muskeln am ersten, da ja an die Stromesschwankung sich die Leitungsfähigkeit knüpft (siehe oben). Auf Störungen in der Leitung beruht wohl auch das „galvanische Wogen" von starken Strömen durchflossener Muskeln [Kühne[4]), Hermann[5])], ebenso wie das „Flimmern" des sterbenden Herzmuskels.

Durch Schliessung eines Stromes von gleicher „Dichte" (Elektricitätsmenge pro Querschnittseinheit an der Ein- und Austrittsstelle) erhält man einen stärkeren Erfolg, wenn man ihn auf den motorischen Nerven, als wenn man ihn auf den Muskel selbst applicirt: „Der **Muskel** ist **indirect erregbarer als direct**" [Remak[6]), Bernard[7]), Rosenthal[8])]. Auch Erregbarkeitsverschiedenheiten functionell verschiedener Muskelfasern, Muskeln und Muskelgruppen werden angegeben: hierauf wird das Ritter-Rollett'sche Phänomen[9]) bezogen, welches

[1]) Elektrophysiologie, S. 268.
[2]) a. a. O., S. 235.
[3]) Ac. W., LXXX, 367.
[4]) A. A. P., 1860, 542.
[5]) A. g. P., XXXIX, 603.
[6]) Ueber methodische Elektrisirung gelähmter Muskeln, Berlin 1856.
[7]) C. r. soc. biol., 1857.
[8]) Untersuchungen zur Naturl. des Menschen, III, 185.
[9]) Ac. W. LXX, 7; LXXI, 33; LXXII, 349.

darin besteht, dass bei Reizung der Extremitätennerven die Beugemuskeln auf schwächere Reize bereits reagiren, als die Streckmuskeln.

Ob übrigens hierbei specifische Eigenschaften der Nervenfasern (Rollett), oder der Muskeln selbst (Grützner), oder Mitwirkung von Hemmungsnerven (Hermann) das Wesentliche ausmachen, ist noch unentschieden.

Bei längere Zeit fortgesetzter Muskelthätigkeit erwächst dem Organismus durch Vermittlung im Muskel endender sensibler Nervenfasern (siehe in der Sinnesphysiologie unter „Muskelgefühl") die unangenehme Empfindung der **„Ermüdung"**, als Anzeige einer als Muskelermüdung im engeren Sinne zu bezeichnenden verminderten Leistungsfähigkeit dieser Organe, welche bei weiterdauernder Inanspruchnahme bis zur Aufhebung der Leistungsfähigkeit — „Erschöpfung" — sich steigern kann. Auch am ausgeschnittenen Kaltblütermuskel, welchen man durch indirecte oder directe Reizung in Thätigkeit versetzt, zeigt sich diese verminderte Leistungsfähigkeit. Sie findet ihren Ausdruck: 1. in Abnahme der Hubhöhe bei gleichbleibender Reizstärke; 2. in Verlängerung des Zuckungsverlaufes, und zwar sowohl des ansteigenden, ganz besonders aber auch des absteigenden Schenkels; 3. im Unvollkommenwerden der Erschlaffung, so dass ein immer grösserer Rest von Contraction [„Contractur", Tiegel[1])] übrig bleibt; 4. endlich in einer Verlängerung des Latenzstadiums, — sämmtliche Erscheinungen mit Fortschreiten der Ermüdung zunehmend.

Der Verlauf dieser Zunahme ist vielfach untersucht worden; für die Hubhöhen ist die „Ermüdungscurve" beim Kaltblüter [Kronecker[2]) u. A.] und Warmblüter [Mosso[3]) und Maggiora[4]), Lombard[5]) — „Ergograph"] abhängig u. A. von den Lasten, also der Arbeit, beim Tetanus ferner von der Reizfrequenz, bei willkürlicher Innervation von der Willensenergie.

Beim normal ernährten Muskel des lebenden Organismus (wofern er nicht durch besondere Misshandlung dauernd geschädigt wurde) stets, aber auch beim ausgeschnittenen Kaltblütermuskel bis zu einem gewissen Grade sieht man Wiederherstellung der Leistungsfähigkeit — **„Erholung"** — eintreten, wenn nach Ermüdung durch längerdauernde Thätigkeit eine kürzere oder längere „Ruhepause" gemacht wird.

---

[1]) A. g. P., XIII, 71.
[2]) Ac. L., 1871, S. 718.
[3]) A. (A.) P., 1890, S. 89.
[4]) A. (A.) P., 1890, S. 191, 342.
[5]) Arch. ital. de biol., XIII, 371.

Von dem Grade der Ermüdung und der Länge der Ruhepause hängt beim ausgeschnittenen Kaltblütermuskel die Vollständigkeit der Erholung ab: Je länger die Ruhepause, um so langsamer sinkt bei Wiederholung der Reizungen die Hubhöhe und um so mehr zieht sich die Zuckung, speciell der absteigende Schenkel in die Länge, was bei ungenügender Erholung weniger der Fall ist — „anpassende und nicht anpassende Erholung" [Rollett[1]].

Dass die schliesslich immer geringer werdende Erholungsfähigkeit des ausgeschnittenen Kaltblütermuskels von der mangelnden Dauerversorgung mit Nähr-(„Brenn-")material herrührt, erscheint selbstverständlich; ob und wie die verminderte Leistungsfähigkeit, speciell auch die Verlangsamung des Erschlaffungsstadiums mit einer hypothetischen Anhäufung von Umsatzproducten („Ermüdungsstoffen") zusammenhängt, ist noch sehr dunkel; im Uebrigen sei auf die weiter unten stehenden Ausführungen über den Stoffwechsel des Muskels und die Theorien der Muskelcontraction verwiesen.

Löst man einen Muskel aus seinem Zusammenhange mit dem übrigen Organismus heraus, so verliert er mit der Zeit seine Fähigkeit, auf Reizung hin sich zusammenzuziehen, sowie seine sonstigen, noch zu besprechenden Lebenseigenschaften. Dies erfolgt beim Warmblütermuskel in wenigen Stunden, beim Kaltblütermuskel dauert das Ueberleben viel längere Zeit, besonders bei niedriger Temperatur [bis über 10 Tage für den Froschmuskel bei 0°, du Bois-Reymond[2]]: mit steigender Temperatur beschleunigt sich der Verlauf des **„Absterbens"**. Das Sinken der Erregbarkeit erfolgt ceteris paribus anfangs am schnellsten, dann immer langsamer. In gleicher Weise, wie durch das „Ausschneiden", also die Trennung vom übrigen Körper, erfolgt „Absterben" der Muskeln auch beim Tode des Gesammtorganismus.

In beiden Fällen tritt mit dem Verluste der Erregbarkeit ein mit Verkürzung verbundener Zustand der Steifigkeit, **„Starre"**, des Muskels ein: die ganze Leiche wird in Folge dessen starr, passive Bewegung der gelenkig verbundenen Theile bedeutend erschwert: „Todtenstarre", Rigor mortis. Diese löst sich nach einer gewissen Zeit von selbst, auch ohne Mitwirkung der Fäulniss [Hermann und Bierfreund[3]].

Erregbarkeitsverlust und Todtenstarre treten bei functionell verschiedenen Muskelfasern (weisse und rothe, letztere erstarren später) und Muskelgruppen (Extensoren verlieren ihre Erregbarkeit früher als Flexoren, siehe unten) verschieden schnell ein; nach dem Tode des Warmblüters erstarren die Muskeln in einer bestimmten, im Allgemeinen von dem Kopfe bis zu den unteren Extremi-

[1]) A. g. P., LXIV, 507.

[2]) Ac. Berl. Monatsber., 1859, S. 298.

[3]) A. g. P., LXIII, 195.

täten fortschreitenden Reihenfolge [Nysten'sche Reihe[1])]. Heftige Muskelcontractionen unmittelbar vor dem Tode („Krämpfe") beschleunigen den Eintritt der Starre; sie kann [bei Rückenmarksläsionen, Falk[2])] so schnell eintreten, dass die Glieder in derjenigen Stellung verharren, welche sie gerade unmittelbar vor dem Tode hatten [„kataleptische Starre", Rossbach[3]) u. A.].

Alle schädigenden, abtödtenden Einwirkungen bringen den Muskel in einen der Todtenstarre ähnlichen Zustand: Temperaturerhöhung; — bei 39—40° für den Kaltblütermuskel, bei 45—50° für den Warmblütermuskel tritt **„Wärmestarre"** ein, wie schon oben erwähnt —; dem Muskelplasma nicht „isotonische", sonst scheinbar indifferente Flüssigkeiten, insbesondere destillirtes Wasser — **„Wasserstarre"** —; endlich flüssige oder gasförmige „Gifte": Säuren, Chloroform, Ammoniak u. s. w., meistens nach vorherigen Erregungswirkungen (siehe oben).

Die mit allen diesen Erstarrungsarten verknüpfte Verkürzung geschieht mit einer gewissen Kraftentwicklung, welche aber geringer ist, als beim Tetanus; die Lösung der Starre hat indessen mit der Wiedererschlaffung nach der Thätigkeit kaum Aehnlichkeit. Die Behauptungen der Wiederherstellung der Erregbarkeit todtenstarrer [Brown-Séquard[4]), Heubel[5])] und beginnend wasserstarrer Muskeln [Biedermann[6])] sind vielfach bestritten.

Der starre Muskel ist weisslich-trübe, weniger dehnbar als der lebende; das in ihm enthaltene Eiweiss ist grösstentheils geronnen („Myosin") gegenüber der flüssigen Form des lebenden Plasmas; Näheres siehe unten.

Das Absterben des ausgeschnittenen sowohl, wie des Leichenmuskels ist offenbar die Folge des Aufhörens der Zufuhr von Nahrungsstoffen und Abfuhr von Stoffwechselproducten, welche, speciell für die Gase O_2 resp. CO_2, hauptsächlich durch den Blutkreislauf bedingt ist: dementsprechend kann auch der sonst im Zusammenhange mit dem übrigen Körper gelassene Muskel zum Verluste der Erregbarkeit (zunächst wiederherstellbar, dann dauernd) gebracht werden durch Unterbindung der zuführenden Arterien („Stenson's Versuch").

Für die noch zu besprechende Vermehrung des chemischen Umsatzes bei der Thätigkeit spricht die Gefässerweiterung und Vermehrung der Blutstromstärke im thätigen Muskel [Ludwig und Czelkow[7]), Chauveau und Kaufmann[8]) u. A.].

---

[1]) Recherches de physiologie et de chimie pathologique etc., Paris 1811.

[2]) Deutsche militärärztl. Zeitschr., 1873, Heft 11 und 12.

[3]) A. p. A., LI, 558.

[4]) C. R., XXXII, 855, 897; Journal de la physiol., I, 106.

[5]) A. g. P., LXV, 462.

[6]) Ac. W., XCII, S. 142.

[7]) Ac. W., XLV, 171; Zeitschr. f. ration. Med. (3), XVII, 106.

[8]) C. R., CIV, 1352.

Nicht nur vom Gefässsystem, sondern auch **vom Nervensystem abhängig** ist das „Leben" des Muskels — wie aller Organe, siehe später zur Frage über die Existenz „trophischer" Nervenfasern. Durchschneidung oder Entartung (durch centrale Läsionen) der einen Muskel versorgenden Nerven führt langsam zum Verluste der Functionsfähigkeit auf einem von dem bisher besprochenen relativ schnellen Absterben grundverschiedenen Wege, nämlich durch allmählichen Schwund der specifischen Elemente, der Muskelfasern — **„Entartung", „Degeneration"** —, bis schliesslich nur das interstitielle Bindegewebe übrigbleibt.

Ueber die dabei eintretenden, insbesondere elektrischen Erregbarkeitsänderungen wurde schon oben kurz gesprochen. Einen gewissen Zusammenhang mit den Erscheinungen beim schnellen Absterben scheinen Erregungserscheinungen bei gestörter Leitung — Flimmern — zu einer gewissen Periode des Degenerationsverlaufes zu beweisen: doch ist hierbei und noch mehr bei den sogenannten „Contracturen" in neuropathologischen Fällen die Mitwirkung von Vorgängen im Nervensystem ebenso wahrscheinlich, wie es umgekehrt bewiesen ist, dass das Nervensystem den Eintritt der Todtenstarre beschleunigt, Nervendurchschneidung ihn dagegen verlangsamt [Hermann und v. Eiselsberg[1]) u. A.].

Nichtgebrauch von Muskeln, z. B. durch Abhandenkommen ihrer willkürlichen Innervationsfähigkeit bei ganzen Geschlechtern und Racen — Ohrmuschelmuskeln u. s. w. —, führt nicht zu deren Entartung, wohl aber gewinnen durch häufigen Gebrauch — **„Uebung"** — Muskeln an Grösse und Kraft; — bei Athleten z. B. bis zu einem weit über das normale hinausgehenden Maasse: „functionelle Hypertrophie".

Wo die allgemeine oder locale (Herzmuskel) Ernährung auf die Dauer sich dem durch vermehrte Ansprüche gesteigerten Stoffwechsel nicht gewachsen zeigt oder zeigen kann, folgt freilich auf jene „functionelle Hypertrophie" die „secundäre" Degeneration und Atrophie.

Auf chemische Processe als Grundlage der Muskelthätigkeit weist die Fundamentalerscheinung der **Erwärmung des thätigen Muskels** hin [Helmholtz, 1848[2])].

Dieser Forscher wies sie am ausgeschnittenen Froschmuskel durch die thermoelektrische Methode zuerst einwandfrei nach; das Verfahren wurde weiterhin durch Heidenhain[3]) und Fick[4]) vervollkommnet.

---

[1]) A. g. P., XXII, 37, XXIV, 229.

[2]) A. A. P., 1848, S. 144.

[3]) Mechanische Leistung, Wärmeentwicklung und Stoffumsatz bei der Muskelthätigkeit; Leipzig 1864.

[4]) A. g. P., XVI, 59.

Nach dem Vorgange des zuletztgenannten Forschers schiebt man die geeignet (schneidenförmig) angeordnete eine Löthstellenreihe einer Thermosäule (jedes „einzelne Thermoelement" hat zwei Löthstellen!) aus Eisen und Neusilber zwischen die einander genau anliegenden Adductormuskeln beider Oberschenkel eines Frosches, welche in geeigneter Weise zur Aufhängung und Verbindung mit myographischen Vorrichtungen hergerichtet und vom Nerven aus oder direct gereizt werden. Die Erwärmung wird gemessen durch die Ausschläge eines mit der Thermosäule verbundenen empfindlichen Thermomultiplicators.

Am Säugethiere, resp. lebenden Menschen war schon früher und ist noch nach Helmholtz versucht worden, durch feine auf die Haut applicirte Thermometer sowohl, als durch eingestochene Thermonadeln eine Wärmeproduction bei der Muskelthätigkeit nachzuweisen, auf welche Beobachtungen von Aerzten über allgemeine Körpertemperaturerhöhung bei Starrkrampf (traumatischen Tetanus) schon längst hindeuteten [vgl. auch Billroth und Fick[1]]: alle Beobachtungen am Warmblüter sind indessen mit der Fehlerquelle behaftet, welche in dem vermehrten Blutzufluss zum thätigen Organe liegt. Meade Smith[2]) suchte sie zu eliminiren, indem er die Temperatur des aus dem Muskel kommenden Venenblutes mit derjenigen des Arterienblutes durch in die Gefässe eingebrachte feine Thermometer verglich: er fand das Venenblut bei der Thätigkeit deutlich wärmer, ganz ebenso, wie dies auch bei der Drüsenthätigkeit beobachtet wurde. Zur Messung der producirten Wärmemenge wurde dieses Verfahren gleichfalls benützt.

Durch Steigerung der Widerstände — gleich Vermehrung der „Spannung" — wird die Wärmeproduction bei gleicher Reizstärke gesteigert, Heidenhain[3]), Fick[4]); indessen ist diese Zunahme langsamer als diejenige der durch die Ueberwindung der Widerstände geleisteten Arbeit: der Muskel besitzt also die zweckmässige Einrichtung, mit steigender Inanspruchnahme sparsamer zu arbeiten: Dasselbe haben Untersuchungen ergeben, in welchen die Wärmeproduction verglichen wurde, wenn einerseits die bei der Verkürzung geleistete Arbeit durch die Erschlaffung annullirt wird, andererseits durch Entlastung des Muskels auf der Höhe der Zuckung (Arbeitssammler, Hakenvorrichtung) sie nutzbar gemacht wird (siehe oben): Die Gesammtwärmeproduction im ersteren Falle muss nach dem Gesetze der Erhaltung der Kraft gleich der Summe der Wärmeproduction + dem Wärmeäquivalent der geleisteten Arbeit im zweiten Falle sein [Fick[5])]; thatsächlich sind nach diesem Princip auch Werthe für das mechanische Wärmeäquivalent erhalten worden, welche von dem durch exact

[1]) Vierteljahrsschr. der Züricher naturforsch. Ges., VIII, 427.

[2]) A. (A.) P., 1881, S. 105.

[3]) a. a. O., S. 88.

[4]) a. a. O.

[5] Untersuch. Züricher physiol. Labor., 1869, S. 1.

physikalische Methoden gefundenen nicht allzu weit abweichen [Danilewsky[1])]. Das Verhältniss nun des Wärmewerthes der nutzbar werdenden Arbeit bei der Muskelthätigkeit zur gesammten Energieproduction, als Wärme berechnet, steigt mit zunehmender Inanspruchnahme; für den Froschmuskel = **1:5** (Helmholtz) oder 1 : 4 angegeben, soll es bis 1 : 3, ja selbst **1:2** gesteigert werden können [Danilewsky[2])] — ein Nutzeffect, wie ihn keine von Menschenhand construirte Dampfmaschine erreicht.

Bei (annähernd isotonisch verlaufenden) Einzelzuckungen mit gleichbleibender Belastung steigt mit wachsender Reizstärke die Wärmeproduction schneller als die Hubhöhe (und die dieser proportionale Arbeitsleistung), resp. sie nimmt weiter zu, wenn die Hubhöhe das Maximum erreicht hat; Nawalichin[3]). Bei verhinderter Verkürzung (Isometrie) ist die Wärmeproduction an und für sich grösser; dass sie, ebenso wie dies für die Spannungsvermehrung nachgewiesen ist [Kohnstamm[4])], mit wachsender Reizstärke proportional derselben über das isotonische Maximum hinaus ansteige, hat sich wider Erwarten nicht bestätigen lassen [Störring[5])].

Während der Dauer tetanischer Verkürzung findet beständige Wärmeproduction statt (Heidenhain).

Die Grösse derselben steigt mit der Frequenz der Reize, so lange diese eine Vermehrung des Verkürzungsgrades bedingt; unvollkommener Tetanus, resp. Einzelzuckungen bei niedrigen Frequenzen ergeben grössere Wärmemengen, als der vollkommene Tetanus; der Grund hierfür dürfte auch ohne Hinzunahme später zu erwähnender weiterer Hypothesen aus dem oben Erwähnten verständlich sein.

Uebrigens ist die Wärmeproduction nicht nur vom zeitlichen Verlauf von Zuckung und Tetanus, soweit äusserliche Unterschiede hervortreten, sondern auch vom Verlauf des Reizes in einer noch nicht genügend aufgeklärten Weise abhängig [Metzner[6])] — verschieden, je nachdem vom Nerven aus oder direct gereizt wird.

Wie andere elastische Körper — Kautschuk — erwärmt sich der Muskel, wenn er gedehnt wird, und kühlt sich ab, wenn er wieder entspannt wird [Schmulewitsch[7]), Danilewsky[8])].

Auf der Erwärmung durch die Dehnung — und Erschütterung — beruht die Rückverwandlung der Arbeit in Wärme bei der Wiedererschlaffung des

---

[1]) A. g. P., XXI, 109.

[2]) In Fick's „Myotherm. Untersuchungen", Wiesbaden, 1889, S. 188.

[3]) A. g. P., XIV, 293.

[4]) A. (A.) P., 1893, S. 49.

[5]) A. (A.) P., 1895, S. 499.

[6]) A. (A.) P., 1893; Suppl., 74.

[7]) C. m. W., 1867, S. 83.

[8]) A. g. P., XXI, 109.

belasteten Muskels (siehe oben). Mit der Abkühlung durch Entspannung ist die eigenthümliche Erscheinung der „negativen Wärmeschwankung" (Abkühlung des thätigen Muskels vor oder statt der Erwärmung, Solger, Meyerstein und Thiry u. A.) in Verbindung gebracht werden [Danilewsky, Blix[1])], während Andere (Heidenhain, Störring) sie als Folgen von Versuchsfehlern bezeichnen. Diese Frage bedarf noch der Aufklärung.

Ausgeschnittene Froschmuskeln zeigen Wärmebildung während der Ausbildung der Wärmestarre [Fick und Dybkowsky[2])] und der Todtenstarre [Schiffer[3])]. Hauptsächlich hierauf sind die schon in früheren Zeiten beobachteten Temperatursteigerungen ganzer Organismen nach dem Tode zurückzuführen, wie sie besonders deutlich eben nach vorhergegangenen Krämpfen resp. Muskeltetanus (Wundstarrkrampf, Strychninvergiftung) beobachtet werden können.

Die Muskelkraft hat ihren Ursprung in **chemischen Vorgängen im Muskel.** Solche finden beständig auch in der Ruhe, während der Thätigkeit indessen in erhöhtem Maasse statt. Die chemische Untersuchung des Muskelfleisches weist darin ausser dem Wasser und den Salzen (besonders Kalisalze) nach: Eigentliche Eiweisskörper (im lebenden Muskel in gelöstem Zustande) — Myosinogen, Paramyosinogen, Myo-Albumin und Globulin (siehe S. 22); Albuminoïde (leimgebende Substanz des Sarkolemms und interstitiellen Bindegewebes); Fett (im normalen Zustande nur interstitiell); an Kohlenhydraten: Glykogen, Bernard[4]), Nasse[5]), und Dextrin, Limpricht[6]) [gewöhnlich $^1/_2$—1%, bis zu 3% im Pferdefleisch, Niebel[7])], postmortal daraus entstandenen Zucker [Meissner[8]), Nasse[9]), Panormoff[10]), Boruttau[11])]. Ferner finden sich die Fleisch- resp. Nucleïnbasen: Kreatin, Xanthin und Hypoxanthin; Fleischmilchsäure, flüchtige Fettsäuren, Inosinsäure; endlich noch Farbstoffe (Hämoglobin) und Inosit[12]).

---

1) Z. B., XXI, 190.

2) Unters. physiol. Labor. Zürich, 1869, S. 17.

3) C. m. W., 1867, 849; 1868, 442.

4) C. R., XLVIII, 673.

5) A. g. P., II, 97.

6) Ann. d. Chemie, CXXXIII, 293.

7) Vierteljahrsschr. f. Nahrungsmittelchemie, VI, 442.

8) Nachr. d. Göttinger Ges. d. W., 1861, Nr. 15, 1862, Nr. 10.

9) a. a. O. und A. g. P., XIV, 473.

10) Z. p. C., XVII, 596.

11) Z. p. C., XVIII, 313.

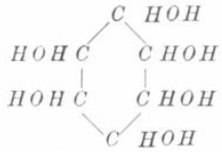
12) Der Inosit ist ein früher zu den Kohlenhydraten gerechneter süssschmeckender, krystallisirender Körper von der Formel $C_6 H_{12} O_6$ Nach den

Für einen Stoffumsatz bei der Thätigkeit ausgeschnittener Muskeln werden als älteste Beobachtungen gewöhnlich angeführt: Vermehrung des Alkoholextractes und Verminderung des Wasserextractes [Helmholtz[1])], sowie Umwandlung der alkalischen Reaction in sauere [du Bois-Reymond[2])]. Wie Versuche zeigten an ausgeschnittenen Kaltblütermuskeln sowohl, wie an Warmblütern, in welchen einerseits ausgeruhtes, andererseits längere Zeit tetanisirtes Material analysirt wurde, beruhen diese Erscheinungen grösstentheils auf Verminderung des Glykogengehaltes [Weiss[3]), Molinari[4]), Manché[5]), Morat und Dufourt[6])] und Vermehrung des Gehaltes an Milchsäure und Extractivstoffen.

Der Zusammenhang dieses letzteren Vorganges mit dem Kohlenhydratverbrauch, sowie überhaupt die Bildung fixer Säuren mit der Thätigkeit wird übrigens geleugnet [Heffter[7])].

Tiefere Einsicht in die der Thätigkeit des Muskels zu Grunde liegenden chemischen Processe gewährt die Untersuchung seines Gaswechsels. Schon in der Ruhe verbraucht der Muskel Sauerstoff und gibt Kohlensäure ab: dies ist am ausgeschnittenen Kaltblütermuskel bereits vor langer Zeit nachgewiesen [G. Liebig[8])], von Hermann[9]) aber auf Fäulnissvorgänge bezogen worden; neuerdings hat Tissot[10]) auch an aseptisch gehaltenen ruhenden Muskeln das Gleiche gefunden. Deutlicher zeigt sich der Gaswechsel des ruhenden Muskels, wie jeden anderen Organes, im lebenden Warmblüter durch die Umwandlung des zuströmenden

Untersuchungen von Maquenne (C. R., CIV, 225) hat er indessen die ringförmige Structur eines „Hexaoxybenzols“



Seine physiologische Bedeutung ist noch gänzlich unbekannt.

[1]) A. A. P., 1845, S. 72.

[2]) Ac. Berl. Monatsber., 1859, S. 288.

[3]) Ac. W., LXIV, 64.

[4]) Annali di chim., IX, 351.

[5]) Z. B., XXV, 163.

[6]) A. d. P. (5), IV, 457.

[7]) Arch. f. exp. Path. u. Pharm., XXXI, 225.

[8]) A. A. P., 1850, 393.

[9]) Untersuchungen über den Stoffwechsel der Muskeln, ausgehend vom Gaswechsel derselben; Berlin 1867.

[10]) A. d. P. (5), VI, 838.

arteriellen Blutes in venöses Blut. Durch vergleichende Gasanalysen an Blutproben aus den zu- und abführenden Gefässen während der Ruhe einerseits und Tetanisation andererseits wurde nun erwiesen, dass während der Thätigkeit der Sauerstoffverbrauch und die Kohlensäureabgabe stark vermehrt sind [Versuche von Ludwig mit Czelkow und Schmidt[1]) am lebenden Thier, von M. v. Frey[2]) an künstlich durchbluteten Extremitäten].

Nachdem ferner die Stoffwechsel- und Respirationsversuche von Pettenkofer und Voit (siehe oben, S. 158–159), sowie Fick und Wislicenus' Faulhornbesteigung (siehe ebenda) gezeigt haben, dass Muskelarbeit den Gesammtgaswechsel bedeutend, nicht wesentlich aber die Stickstoffausscheidung steigert, muss daran festgehalten werden, dass die **Quelle der Muskelkraft** in der Verbrennungswärme *C*- und *H*-haltiger (kohlenhydrat- und fettähnlicher) Atomcomplexe zu suchen ist: wenn nichtsdestoweniger noch darüber gestritten wird, ob ausschliesslich das Eiweiss „dynamogen" (im Sinne der alten Liebig'schen Anschauungen) sei [Pflüger[3])] oder ob der Blutzucker die ausschliessliche Quelle der Muskelkraft sei [Seegen[4])], so kann dies nur insoweit noch Sinn haben, als es sich darum handelt, was gegebenen Falles zuerst angegriffen wird, da doch einerseits Kohlenhydrat bei der Thätigkeit verschwindet, andererseits auch der kohlenhydratfreie Muskel offenbar auf Kosten der Eiweisskörper Arbeit leisten kann: Den Schlüssel zu der eigentlichen Beschaffenheit der „inogenen Substanz" (Hermann), resp. des kraftliefernden Vorganges geben die Beobachtung Hermann's[5]), dass auch im Vacuum der keinen auspumpbaren Sauerstoff enthaltende, ausgeschnittene Kaltblütermuskel noch zucken kann, sowie die Bestimmungen des Verhältnisses des aufgenommenen O_2 und der abgegebenen CO_2 — des respiratorischen Quotienten des Muskels — in der Ruhe einerseits und während der Arbeit andererseits [Ludwig und Schmidt, Chauveau und Kaufmann[6])], indem sie zeigen, dass in der Ruhe Sauerstoff intramolecular gebunden wird und bei der Arbeit eine Spaltung — Abspaltung von CO_2 — stattfindet: Es handelt sich also um

---

[1]) Ac. W., XLV, 171; Arbeiten der physiol. Anst. Leipzig, III, 1.

[2]) A. (A.) P., 1885, 533.

[3]) A. g. P., L, 98, 330, 396.

[4]) ibid., S. 319, 385.

[5]) a. a. O.

[6]) C. R., CIII, 974, 1057, 1153.

die S. 8 in der allgemeinen Physiologie behandelte Vorstellung von dem Chemismus des „lebendigen Eiweissmolecüls“, welches nach der Abspaltung der verbrannten „Seitenketten“ durch Aufnahme neuen, intramolecularen Sauerstoffes (Athmung) und neuer verbrennlicher Seitenketten (Kohlenhydrat, Fett) regenerirbar ist, aber ebensogut in seiner Function durch ein anderes ihm gleichendes ersetzt werden kann (schliesslich einmal muss: Begriff der Abnützung und des Erhaltungseiweisses, S. 159), oder von jenem die Seitenketten übertragen erhalten könnte.

Auch bei der Erstarrung des absterbenden Muskels wird die Reaction sauer [du Bois-Reymond[1])]; es wird nach dem Tode Glykogen zersetzt [besonders rasch im Herzmuskel, Boruttau[2])], Milchsäure gebildet, Kohlensäure abgegeben [Hermann[3])]: Dazu die bereits erwähnte Verkürzungskraft und Wärmebildung, sowie noch andere Thatsachen führten endlich dazu, den natürlichen Contractionsprocess und die Erstarrung als verwandte, auf einer Gerinnung von Eiweiss beruhende Vorgänge anzusprechen (Hermann): Sprechen hiergegen schon manche Gründe (Geschwindigkeitsunterschied, verschiedene Bedeutung der Säurebildung [siehe oben] in beiden Fällen), so muss betont werden, dass für andere **„Theorien der Muskelcontraction“** [z. B. die pyroelektrische, G. E. Müller[4]), Riecke[5])] erst recht die genügende Grundlage fehlt. Recht wenig Sicheres ist in dieser Richtung den Ergebnissen mikroskopischer Beobachtung „contrahirter“ und schlaffer Muskelfasern zu entnehmen: Festgestellt ist nur, dass der Unterschied zwischen den „anisotropen“ (doppeltbrechenden) und den „isotropen“ Schichten der quergestreiften Muskelfaser nicht aufgehoben wird, und dass beide sich verkürzen und verdicken; die feineren Einzelheiten der mikroskopischen Bilder scheinen je nach den Thierarten [Insectenmuskeln, Rollett[6]), Krebsmuskeln, Rutherford[7])] verschieden zu sein: als regelmässiges Vorkommen ist eine Volumenvermehrung der anisotropen Substanz au

---

[1]) De fibrae muscularis reactione, Berl. 1859; Ac. Berl. Monatsber., 1859, S. 288.

[2]) a. a. O.

[3]) a. a. O.

[4]) Theorie der Muskelcontraction, I; Leipzig 1891.

[5]) Wiedemann's Annal. d. Physik, XLIX, 430.

[6]) Ac. W., Denkschriften LVIII, 1891.

[7]) J. P., XXI.

Kosten der isotropen zu nennen, welche als „Quellung“ (Wasseraufnahme) gedeutet wird [Engelmann[1])].

Die weitgehende Unveränderlichkeit der optischen Constanten der Muskelfaser [Brücke[2]), Hermann[3])] ist früher durch Annahme kleinerer unveränderlicher Elemente der anisotropen Schicht — „Disdiaklasten“ — erklärt worden, welche bei der Contraction ihre Lage zueinander ändern sollten (Brücke).

Die Annahme von Spaltungs- und Restitutionsprocessen im Muskel ist theoretisch weiter verwendet worden, um durch erstere den Contractions-, durch letztere den Erschlaffungsprocess zu erklären. Fick hat, gestützt auf Beobachtungen, welche für eine von Dehnung und Erschütterung unabhängige Wärmeproduction bei der Erschlaffung sprechen, eine schrittweise Oxydation der „Brennstoffe“ im Muskel angenommen, deren erste Stufe die Contraction, deren zweite die Erschlaffung bedingen solle[4]); aus seinen Beobachtungen über den Einfluss der Temperatur auf die Zuckungscurve (siehe oben, S. 185) hat nun Gad[5]) auf eine Interferenz der beiden Processe geschlossen, welche von ihm und Kohnstamm, sowie von Schenck in verschiedener Weise zur Erklärung vieler Details aus der Muskeldynamik herangezogen worden ist.

Uebereinstimmend wird von den Verfechtern zweier Muskelprocesse oder zweier Classen von solchen die Verlängerung der Erschlaffungsdauer, resp. das Unvollkommenerwerden der Erschlaffung bei der Ermüdung auf eine Verzögerung, resp. Verminderung der „zweiten Processe“ bezogen; indessen dürfte es, wie Rollett (siehe oben S. 199) mit Recht betont, zur Zeit nicht möglich sein, hierüber etwas Genaueres auszusagen, weil alle bisherigen Vermuthungen über das Wesen der Muskelcontraction noch zu hypothetisch sind: nicht einmal der Streit, ob im Muskel chemische Spannkraft direct in mechanische Arbeit, oder aber, wie in der Dampfmaschine, zuerst in Wärme verwandelt werde, kann als entschieden angesehen werden[6]).

Die Physiologie der mit glatten Muskeln ausgerüsteten Organe, speciell die Eigenschaften ihrer Elemente, der **„glatten Muskelfasern“** oder „Muskelzellen“, beginnen erst in neuester Zeit Objecte eingehender Untersuchungen zu werden. Die betreffenden Organe — Darmcanal, Ureter, Blase — besitzen meist ein longitudinales und ein circuläres Mukelzellensystem, ferner zahlreiche Elemente des Nervensystems in ihren Wandungen, derart, dass die Ergebnisse mit ihnen angestellter Versuche durch zahlreiche Factoren beeinflusst sind; auch Versuche an herausgeschnittenen Längsmuskel-

---

[1]) A. g. P., VII, 174, XI, 432, XVIII, 1.

[2]) Ac. W., Denkschr., XV, 1857.

[3]) A. g. P., XXII, 240.

[4]) Mechan. Arb. u. Wärmebildung bei der Muskelthät., S. 197.

[5]) A. (A.) P., 1890, Suppl., S. 59; Ac. Berl., XX, 275.

[6]) Vgl. Engelmann, Ueber den Ursprung der Muskelkraft, Leipzig 1892, und Fick, A. g. P., LIII, 611.

streifen [Bottazzi[1])], resp. am M. retractor penis [Sertoli[2])] sind in Hinsicht auf den letztgenannten Punkt noch complicirt.

Auf künstliche, d. h. elektrische (directe oder indirecte) Reizung hin erhält man eine Verkürzung der glatten Muskeln, deren zeitlicher Verlauf durch die graphische Registrirung [Sertoli, Bottazzi, P. Schultz[3])] sich gegenüber der „Zuckung" der quergestreiften Muskeln als sehr langsam erweist: Dauer bis zu mehreren Secunden, mit besonders langer Ausdehnung des absteigenden Curvenschenkels; langes Latenzstadium — 0·4 bis 0·8 Secunden.

Bei Application des constanten Stromes gilt das polare Erregungsgesetz; Inductionsschläge sind, einzeln angewendet, nicht immer wirksam; dagegen ist Superposition durch Reizwiederholung und tetanusartiger Contractionsverlauf bei relativ geringer Reizfrequenz erzielbar. Sehr abhängig ist die Erregbarkeit von der Temperatur; plötzliche starke Temperatursteigerung wirkt (gegenüber den quergestreiften Muskeln) als Reiz. Verlauf und Grösse der Contractionen sind je nach der functionellen Stellung und Thierart sehr verschieden; die Kraftleistung kann eine sehr bedeutende sein, z. B. beim Uterus [Schatz[4])].

Die glatten Muskeln befinden sich im lebenden Thier, wie auch ausgeschnitten im Beginn des Ueberlebens in einem dauernden Contractionszustand („Tonus"), welcher von äusseren Bedingungen, besonders der Temperatur, stark beeinflusst wird.

Abkühlung erhöht im Allgemeinen. Erwärmung vermindert den Tonus; grossen Einfluss üben Gifte (Salze, Alkaloïde u. s. w.) auf ihn aus. Gewisse tonisch contrahirte Muskeln (Krebsscheere) können durch Reizung ihrer Nerven unter bestimmten Bedingungen zum Erschlaffen gebracht werden [Pawlow[5]), Biedermann[6]), Piotrowsky[7])]. Wie weit es sich bei diesen Erscheinungen um Functionen musculärer Elemente einerseits und nervöser andererseits handelt, ist noch durchaus nicht aufgeklärt; dasselbe gilt für die neuerdings beobachteten „spontanen" langsamen Schwankungen des Tonus, während die rein myogene Natur energisch in Anspruch genommen wird für zwei andere Eigenschaften:

Die glatten Muskeln reagiren oft auf Dauerreize durch rhythmische Contractionen, auch können solche ohne erkennbare Reizwirkung („spontan") lange dauernd vorhanden sein. Sowohl bei diesen Zusammenziehungen, als auch bei künstlicher

[1]) Sullo sviluppo embrionale della funzione motoria ecc., Florenz 1897; auch Arch. ital. de biol., XXVI, 443.

[2]) Arch. ital. de biol., III, 78.

[3]) A. (A.) P., 1897, S. 1.

[4]) Wiener med. Bl., 1895, S. 407.

[5]) A. g. P., XXXVII, 6.

[6]) Ac. W., XCV, 7; XCVII, 49.

[7]) J. P., XIV, 163.

Reizung pflanzt sich die Contraction wellenförmig von Muskelzelle zu Muskelzelle fort, mit sehr geringer Geschwindigkeit (20—30 mm in der Secunde), welche für die rein musculäre Leitung ohne Mitwirkung nervöser Elemente in's Feld geführt wird [Engelmann[1])]; Peristaltik der glatten Muskelschläuche — Oesophagus, Darm, Ureter.

In allen zuletzt genannten Beziehungen verhält sich, wie man sieht, das glatte Muskelgewebe dem Herzen analog, dessen quergestreifte, netzartig zusammenhängende Elemente jenem näher stehen, als den willkürlichen Muskeln (langsame Fortpflanzung der Contraction am Herzen, messbar durch die Actionsströme, siehe später). Noch deutlicher zeigt die Analogie das embryonale Herz (Bottazzi, a. a. O.). Auch die oben genannten „Tonusschwankungen" wurden zuerst an den Vorhöfen des Schildkrötenherzens beobachtet [Fano[2])]. Rhythmische Contractionen auf Einzel- oder Dauerreize können unter bestimmten Umständen übrigens auch an quergestreiften Muskeln vorkommen [Schoenlein[3]), Biedermann[4])].

Willkürliche Muskeln, Herz, glattmuskelige Organe bilden eine absteigende Stufenleiter der physiologischen Differenzirung „lebendiger Substanz" für die Bewegungsfunction: noch tiefer stehen die „myoïden" Organe mancher niederen Thiere.

Bewegung protoplasmatischer Substanz als solcher ist bei Zellen sehr allgemein verbreitet. Als besonders wichtig sei erinnert an die „amöboïde Bewegung" — Ausstrecken und Einziehen von Pseudopodien — bei den Amöben (Rösel v. Rosenhof, 1755), Rhizopoden u. s. w., den farblosen Blutzellen [Wharton Jones, 1846] und analogen Gebilden, die Protoplasmaströmungen und Brown'sche Molecularbewegung in pflanzlichen (Tradescantia virginica), aber auch thierischen Zellen.

Für diese Formen der Bewegung als einer „elementaren Lebenserscheinung" (S. 4) gilt natürlich die Bedeutung der elementaren Lebensbedingungen und Reize: Wegen der hierhergehörigen Erscheinungen des Chemotropismus, Thermotropismus, der Einwirkungen des Lichtes und der polaren Wirkung elektrischer Ströme (Kühne, Verworn, Ludloff) muss auf die Specialliteratur verwiesen werden. Nur daran sei noch besonders erinnert, dass z. B. das Aussenden und Einziehen von Pseudopodien seitens einer Amöbe nicht mit der Erschlaffung und Contraction eines (eben besonders differenzirten!) Muskelelementes in Parallele gestellt werden darf.

---

[1]) A. g. P., LXI, S. 275.

[2]) Festschrift für C. Ludwig, 1886, S. 287.

[3]) A. (A.) P., 1882, S. 369.

[4]) Ac. W., LXXXVII, 115.

Eine wichtige Differenzirung einzelner Zelltheile für Bewegungszwecke ganz bestimmter Art beobachten wir bei den **Flimmerzellen.**

Viele einzellige Organismen, die Epithelien bestimmter Schleimhäute höherstehender Thiere und andere besitzen an ihrer freien Oberfläche sogenannte Flimmerhaare oder Cilien, welche im Leben in schnell hin und her schwingender Bewegung begriffen sind und in jenem Falle der Locomotion, bei den Epithelien der Entfernung oder Beförderung von Secreten in einer bestimmten Richtung dienen. Die Intensität der Flimmerbewegung ist abhängig von der Temperatur (Erwärmung beschleunigt sie, Abkühlung kann sie sistiren), sowie von der Concentration und Beschaffenheit der bespülenden Flüssigkeit. Bei den Flimmerepithelien pflanzen sich die Bewegungsphasen wellenförmig von Zelle zu Zelle in einer bestimmten Richtung fort; dieser Process, wie die Bewegung selbst, ist unabhängig vom Nervensystem.

Man hat die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Flimmerbewegung zu 0·5 mm in der Secunde, die Zahl der Schläge jeder Cilie zu 6—8 pro Secunde angegeben [Engelmann[1])]; man hat auch die durch die Flimmerbewegung entwickelte Kraft (Hinaufkriechen eines Froschdarmes an einer Glasfläche; Drehbewegung einer dem Flimmerepithel aufliegenden Walze) zu messen versucht und recht bedeutend gefunden [6·8 gm Arbeit pro Minute und Quadratcentimeter Fläche, Bowditch[2])].

Zu den Flimmerzellen sind auch die **Spermatozoën** zu rechnen, deren Schwanzstück, einer kräftigen Cilie entsprechend, ihrer Fortbewegung dient.

Flimmerzellen wie Spermatozoën werden durch höhere Temperaturen (45°) analog den Muskelelementen dauernd functionsunfähig — „wärmestarr". Schädlich sollen Säuren, günstig Alkalien wirken (Virchow, von Anderen vielfach anders angegeben und gedeutet).

---

[1]) Siehe Hermann's Handbuch, I, 1, S. 392.

[2]) Boston med. and surgical Journ., 1876, 10. August.