

Ueber die Ermüdung und Erholung der quergestreiften Muskeln.

Von

H. Kronecker.

Dem Blute war für die Muskelbewegung die höchste Bedeutung zuerkannt worden, lange bevor man vom Standpunkte der mechanischen Wärmetheorie aus die Nothwendigkeit eines Stoffverbrauches bei Arbeitsleistung der Organismen eingesehen hatte.

Nicht nur die Erhaltung der Lebenskraft im Allgemeinen, die Zufuhr plastischer, wie erregender Stoffe, erachtete man als seine Aufgabe, es sollte sogar den Act der Contraction durch Stauung in den Muskel-Gefäßen unmittelbar verursachen (*Swammerdam*).

Seit dem *Swammerdam* - *Stenson*'schen Versuche wusste man, dass die von der Circulation ausgeschlossenen Glieder gelähmt werden. *Haller*¹⁾ zeigte, dass häufig in gleicher Weise die Muskeln paralytisch werden, wenn statt der Arterien die entsprechenden Venen unterbunden sind, und *Bichat*²⁾ erweiterte den Satz dahin, dass auch circulirendes venöses Blut auf die Bewegungen des durchströmten Muskels schwächend, zuweilen momentan lähmend wirke.

Der gelähmte Muskel aber bleibt noch längere Zeit erregbar (*Lorry*,³⁾ *Humboldt*,⁴⁾ *Longet*⁵⁾. Erst nach 7 Stunden erlöscht die Irritabilität abgebundener Kaninchenschenkel gänzlich. In diesem Stadium bewirkt die Rückkehr des Blutes keine Restitu-

1) *Element. phys.* 1762. S. 546.

2) *Anat. génér.* 1842. T. II. p. 279.

3) *Récueil périod.* 1757. T. VI. p. 15.

4) *Gereizte Muskel und Nervenfasern.* 1797. Bd. II. S. 88.

5) *Traité de physiol.* 1857. S. 35.

tion mehr, sondern beschleunigt die Fäulniss. Diesen letzten Effect hat die erneute Blutcirculation auch in früheren Stadien des Absterbens, obwohl sie da vorübergehend die Erregbarkeit wieder herstellt (*Kühne*¹). Schon weniger als 2 $\frac{1}{2}$ stündige Compression der Bauchaorta des Kaninchens genügt, die Hinterbeine dauernd zu lähmen, während jedoch die dem Willenseinfluss entzogenen Muskeln auf schwache directe und indirecte Reize reagiren (*Sczelkow*²). Oft währt es einen ganzen Tag, ehe die Lähmung, welche von $\frac{1}{2}$ stündiger Aortencompression zurückgeblieben ist, durch die normale Circulation im Kaninchen gehoben wird (*Schiffer*³).

Aus dem Körper gelöste Hundemuskeln sterben, selbst unter übrigens günstigsten Bedingungen, trotz Durchleitung frischen arteriellen Blutes desselben Thieres binnen 20 Stunden, wenngleich während der ersten 4—8 Stunden die Reizbarkeit nicht merklich verändert erscheint (*C. Ludwig* und *A. Schmidt*⁴).

In Blut gebadete Hundemuskeln erhalten sich etwas kräftiger, als in feuchtem Raume aufbewahrte (*Kühne*⁵).

Froschschenkel sollen in frisches Blut getaucht stärkere Contractionen ausführen können, besonders wenn sie vorher mit schwacher Solution von Schwefelleber abgespült worden sind (*Humboldt*⁶); auch in gesättigte Schwefelleberlösung versenkte Muskeln sollen sich sehr lange erregbar erhalten (*Carlisle*⁷), und ursprünglich schwache Muskeln durch Transfusion von 0,7 procentiger Kochsalzlösung leistungsfähiger werden (*Ranke*⁸).

Weniger zahlreich sind die Angaben darüber, wie die Transfusion auf Muskeln wirkt, deren Erregbarkeit in Folge von Contractionen abgenommen hat. Die Wiederherstellung durch Reizung der Ischiadici geschwächter Froschschenkel geschieht schneller und vollkommener, wenn der Blutlauf in denselben

1) Arch. f. Anat. u. Physiol. von *Reichert* und *du Bois-Reymond*. 4859. S. 784.

2) Sitzungsber. d. math.-naturw. Classe d. Wien. k. Akad. d. Wissensch. Bd. 455. 1862. S. 479.

3) Centralblatt f. d. med. Wissensch. 1869. No. 38.

4) Ber. d. K. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. math.-phys. Classe IV. 2. 1868. S. 30.

5) l. c. S. 782.

6) l. c. Bd. II. S. 86.

7) On muscular motion. Transact. I. 1805. S. 26.

8) Tetanus 1865. S. 424.

erhalten bleibt (*Kilian*¹⁾. *Ranke* giebt an, dass abgebundene Froschschenkel wegen des in ihnen enthaltenen Blutes länger zuckungsfähig bleiben, als abgeschnittene.²⁾

Andere Versuche lehrten ihn in der Transfusion von indifferenten Flüssigkeiten (verdünnten Kochsalzlösungen) Mittel zur Erholung kennen und leiteten ihn zu dem Satze, dass die Ermüdung des Muskels bedingt werde durch Stoffe, welche sich zufolge seiner Thätigkeit in ihm anhäufen, gehoben durch einfache Wegspülung dieser.

Die alte Erfahrung, dass die Leistungsfähigkeit der Muskeln, welche der Bluteirculation theilhaftig sind, weit grösser ist, als die vom Kreislaufe abgesperrter, ist unter Anderen auch von *Leber*³⁾ bestätigt worden, aber zuerst im hiesigen Institute durch genaue Versuche an überlebenden Muskeln geprüft und in ihren Ursachen erkannt worden (*C. Ludwig* und *Alex. Schmidt*⁴⁾. Der tetanisirte, von arteriellem Blute durchflossene Muskel (*Semitendinosus* eines Hundes) bewahrt danach seine Hubfähigkeit, mit abnehmender Energie, sehr viel länger, als der blutleere. Die Tetanuscurven späterer Contraction unterscheiden sich mehr noch durch einen steileren Abfall, als durch geringere Maximalhöhen von den Curven des frischen Muskels. Der Blutstrom vermag vollkommener die kleinen Hubdifferenzen eines ermüdeten, als die grossen Verluste eines kräftigen Muskels auszugleichen. In jedem Stadium des ermüdeten Muskels giebt es ein im Verlaufe seiner Thätigkeit abnehmendes Zuckungsmaximum, welches durch Ruhe und Blut erreicht, aber nicht überschritten wird. Völlig unreizbare Muskeln können durch 1 Kubikcentimeter Sauerstoff wieder schwach reizbar, durch etwa 4 Kubikcentimeter auf dieselbe Reizbarkeitstufe gebracht werden; welche sie vor einer 3stündigen Blutleere hatten. Hierdurch war der qualitative Nachweis geliefert, dass das sauerstoffhaltige Blut nicht nur die Erregbarkeit eines ruhenden, ausgeschnittenen Muskels, sondern auch dessen Hubfähigkeit in beschränktem Maasse wieder herzustellen

1) *F. M. Kilian*: Versuche über die Restitution der Nervenerregbarkeit nach dem Tode. Giessen 1847. S. 48.

2) l. c. S. 230.

3) Ueber d. Einfluss der Leistung mech. Arbeit auf d. Ermüdung d. Muskeln. Leipzig 1863.

4) l. c.

vermag. Die hiermit gewonnenen Anhaltspuncte liessen es lohnend erscheinen, die Abhängigkeit der Leistungsfähigkeit des Muskels von dem ihm zugeführten Materiale eingehender zu prüfen.

Dem dahin zielenden Vorschlage des Herrn Professor *Ludwig* folgend habe ich diese Untersuchung im April 1868 im hiesigen physiologischen Institute begonnen und mit langen Unterbrechungen bis jetzt in demselben fortgeführt.

Bei den ersten Versuchen an Säugethiermuskeln erfreute ich mich der Hülfe meines hochverehrten Lehrers und auch bei den späteren hat mich sein gütiger Rath vielfach geleitet.

Die auffallendste Thatsache in der zuletzt besprochenen Abhandlung ist die Restitution der Muskeleerregbarkeit durch Transfusion ausserordentlich kleiner Mengen sauerstoffhaltigen Blutes. Diese Erscheinung näher zu prüfen, war der Zweck der ersten Experimente, welche am Semitendinosus und Gastroknemius des Hundes und am Gastroknemius des Frosches angestellt worden sind. Um hierbei die 2 Variabeln, welche die Erholung zu beeinflussen scheinen, die Ruhe und die Circulation gesondert zu erhalten, liess ich in gleichen Zeitintervallen durch Schliessungsinductionsschläge den Muskel erregen. Der zur Beobachtung gewählte Muskel des Hundes ist jedesmal in der Weise vorbereitet worden, wie es in der mehrfach erwähnten Arbeit ¹⁾ beschrieben ist. Wie dort, zeigte sich auch bei dieser Versuchsmethode, trotz lebhafter Circulation von arteriellem, defibrinirtem Blute eine continuirliche Abnahme der Leistungsfähigkeit, welche bedeutend schneller sank, wenn der Blutlauf unterbrochen worden war, welche, wenn die Transfusion in einem vorgerückten Ermüdungsstadium wieder aufgenommen wurde, sich constant erhielt, oder selbst ein wenig hob, welche bedeutend und nachhaltig durch Ruhe bei fortgesetzter Blutdurchleitung gesteigert werden konnte, während Ruhe bei aufgehobener Circulation keinen günstigen, bei längerer Dauer mindernden Effect hatte. Es zeigten sich diese Erscheinungen sowohl bei maximalen, als bei submaximalen Reizen. Die Leistungsfähigkeit sank im Anfange des Versuches mit wachsender Arbeitszeit, bei verschiedenen Individuen sehr verschieden schnell, so dass sie in einem Falle schon nach 150 Zuckungen sehr kleine Werthe

1) Diese Berichte, 1868. S. 6 ff.

hatte (bei schwächeren Reizen), in anderen erst nach 350, 500 und 600 Zuckungen mit 40—50 Grammen Belastung, während zur vollkommenen Erschöpfung bei fortgesetzter Circulation 1000—1500 Reize nicht hinreichten. Der Anfangstheil der ungestört verlaufenden Ermüdungscurve näherte sich in einzelnen Fällen sehr einer geraden Linie, in einem Versuche, dessen Resultate durch Figur 4 dargestellt werden, liegen alle Endpunkte der als Ordinaten auf die Abscisse der Zeit in gleichen Abständen aufgetragenen Mittelwerthe ¹⁾ von je 10 Zuckungen in einer geraden Linie.

Die Reizungen des mit 40 Grammen belasteten Gastrocnemius eines Hundes folgten in Intervallen von 4 Secunden, während Blut unter gleichmässigem Drucke von 35 Mm. Quecksilber den Muskel durchströmte.

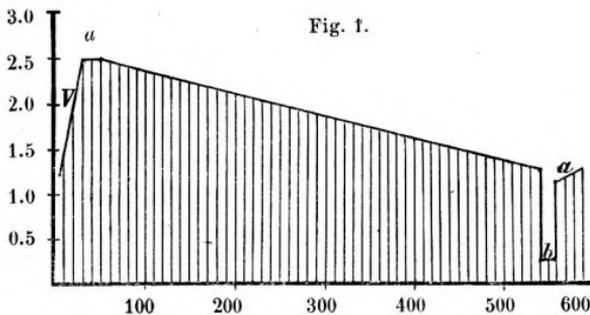


Fig. 1.

V = Verstärkung der Reize, bis sie maximale Zuckungen auslösten. a = Belastung, b = Ueberlastung.

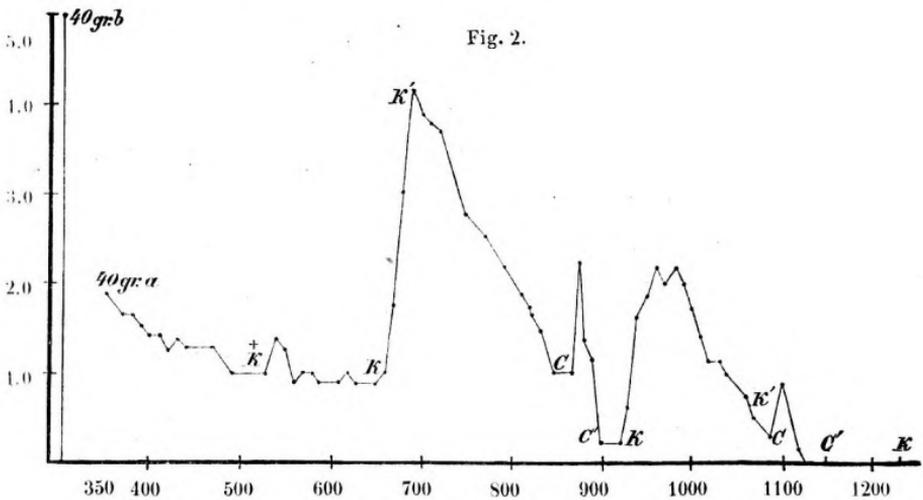
Die Ermüdungscurven der belasteten Muskeln endigen meist asymptotisch der Abscisse sich nähernd. Um zu prüfen, ob nur dem Ohaltigen Blute oder auch anderen, ozonisirten Sauerstoff enthaltenden Flüssigkeiten die Stärkung der Muskeln gelingt, injicirte ich einem Semitendinosus, nachdem derselbe mit 45 Gramm belastet durch nicht maximale Reize stark ermüdet worden war, eine wässrige Lösung von 1% Kochsalz und etwa 0,05% übermangansaurem Kali, welche, nachdem durch Kneten des Muskels die stockende Circulation in Gang gebracht worden, die Contraction bedeutend und nachhaltig steigerte. Zwei weitere

1) Diese sind bei den graphischen Darstellungen der Resultate, der Deutlichkeit wegen 10fach vergrößert, so dass die nebenstehenden Zahlen in Wahrheit Millimetern entsprechen.

Versuche an Hunde-Gastroknemien lehrten, dass eine 2procentige Lösung von zweibasisch-phosphorsaurem Natron die Muskel-erregbarkeit nicht erhöht. Es hat also die Entfernung von freier Kohlensäure aus dem Muskel, oder die Ausspülung desselben mittels einer im Uebrigen unschädlichen Flüssigkeit, nicht den Erfolg, wie die Sauerstoffzufuhr. Aber auch der Sauerstoff, wenn er mit Hülfe des transfundirten übermangansauen Kalis dem Muskel abgegeben wird, ist keineswegs ein unfehlbares Mittel zur Restitution, während er, durch die Blutkörperchen übertragen, nur sehr selten seine Hülfe versagt.

Um nun die Differenzen in der Wirksamkeit verschiedener Sauerstoffträger eingehender zu studiren, wendete ich mich an die Froschmuskeln, weil diese, auch bei längerer Entziehung von Blut, arbeitsfähig bleiben.

Hier zeigten gleich die ersten, an den Gastroknemien des Frosches angestellten Ermüdungsversuche eine so prompte, bedeutende und nachhaltig belebende Wirkung erstaunlich kleiner, durch die Muskeln geleiteter Mengen von übermangansauem Kali, dass mir dieses in Bezug auf Muskelrestitution völlig gleichwerthig mit arteriellem Blute erschien.



= sehr mangelhafte Circulation von Kali hypermang. Solution. $K-K'$ = gute Circul.
 $C-C'$ = Circ. von Cl. Na Solut.

Figur 2 giebt eine Anschauung von der Art dieser Erholung. Die Längeneinheit (1 Centimeter) der Ordinaten entspricht 1 Millimeter Muskelverkürzung, die gleiche Längeneinheit der Abscisse umfasst 100 Contractionen.

Der maximalen Anfangszuckung des mit 40 Gr. überlasteten (40 gr. b.) Frosch-Gastroknemius folgten in Intervallen von $\frac{1}{4}$ Secunden 350 hier nicht betrachtete Contractions, an welche sich der durch vorstehende Curve repräsentirte Arbeitsverlauf des belasteten (40 gr. a) Muskels schloss. Hier genügeten, um die volle Wirkung zur Geltung zu bringen, 10 Cubikcentimeter einer wässerigen Lösung von 0,5 Proc. Kochsalz und etwa 0,04 Proc. übermangansaurem Kali, welches noch röthlich, also nicht völlig zu Mangansuperoxyd reducirt aus der Vene drang. An das ganze Schenkelpräparat waren demnach höchstens 0,15 Milligramm = 0,4 Cubikcentimeter Sauerstoff abgegeben worden. 1) Zwischen den einzelnen Injectionen von obengenannter Lösung wurden etwa gleiche Quantitäten 0,5procentige Kochsalzlösung transfundirt, welche eine so geringe erholende Wirksamkeit zeigt, dass man dieselbe den noch aus dem Zuflussröhrchen verdrängten Resten der übermangansauren Kalilösung zuschreiben könnte. In der That habe ich bei einer späteren Gelegenheit, vor einer höchst erfolgreichen Transfusion von übermangansaurem Kali, Circulation von Kochsalzlösung völlig indifferent gefunden. Ich will aber gleich hier erwähnen, dass manche Froschschenkel der eingespritzten Salzlösung eine freilich sehr geringe Hebung ihrer Kräfte verdankten, während sie für Lösung von übermangansaurem Kali nicht empfänglicher waren, sondern nur durch Ohaltiges Blut zu neuer Thätigkeit gestärkt werden konnten.

Nachdem ich obigen Versuch mehrmals mit gleichem Resultate wiederholt hatte, glaubte ich ihn für unfehlbar ansehen zu dürfen und beschäftigte mich während der nächsten 10 Tage mit anderen, naheliegenden Problemen. Als ich aber

1) Das transfundirte Froschpräparat, dessen Herrichtung weiter unten ausführlich beschrieben wird, besteht aus den beiden unversehrten Oberschenkeln, an denen die Gastroknemien hängen. 4 Gastroknemius enthält etwa $\frac{1}{8}$ der gesammten, durchströmten Muskelmasse beider Schenkel; es käme also im betrachteten Falle auf ihn, bei gleicher Vertheilung des abgegebenen O, höchstens $\frac{0,4}{8}$ Cbctm. = 0,042 Cbctm. O, welcher 490 vergrößerte Zuckungen des mit 40 gr. belasteten Muskels ermöglichte, entsprechend einer Mehrarbeit (im Vergleich zur Arbeit, die der undurchströmte Muskel während der gleichen Zeit voraussichtlich höchstens geleistet hätte) von 0,04176 Kilogrammometer.

danach ¹⁾ mit besseren Hilfsmitteln die erste Frage wieder aufnahm, konnte ich zu meiner Überraschung das erst gefundene, interessante Factum gar nicht, oder nur sehr unvollkommen bestätigen. Erst länger als ein Jahr später (im Juni 1869) glückte mir dieses oft vergeblich wiederholte Experiment, als ich es während eines mehrtägigen Aufenthaltes in Würzburg auf den Wunsch des Herrn Professor *Fick* improvisirte, an zwei auf einander folgenden Tagen in eclatanter Weise. Trotz vieler Bemühungen ist es mir nicht möglich gewesen, die Bedingungen ausfindig zu machen, welche das Gelingen des besprochenen Experimentes sichern. Wir machen hier wieder die Erfahrung, welche *du Bois-Reymond* in seinen »Untersuchungen über thierische Electricität« ausführlich besprochen hat, ²⁾ »dass die Jahreszeit ein Punct von grossem Belang beim Frosche ist, und zwar, allem Anscheine nach, nicht nur in Folge der verschiedenen Luftwärme, der die Gliedmassen nach dem Tode ausgesetzt sind, sondern zum Theile vermöge bestimmter Unterschiede, welche durch den typischen Kreislauf des individuellen Lebens bedingt werden, ihrerseits aber allerdings wieder unstreitig unter der Botmässigkeit der kosmischen und meteorologischen Einflüsse stehen. Im Frühlinge vor der Begattung ist die Reizbarkeit nach dem einstimmigen Zeugnisse aller Beobachter am grössten und am längsten ausdauernd; die heisse Sommerzeit ist am ungünstigsten.« Es war sonach nicht immer auf grob unterschiedene Resultate bei Versuchen über die Wirkungsart der erholenden Stoffe auf den Muskel zu rechnen, sondern es musste die Methode so vervollkommnet werden, dass auch feinere Differenzen in dem Ermüdungsverlaufe unter gegebenen Bedingungen erkennbar würden, und durch ihre Constanz beweiskräftig. Als ich zu diesem Behufe die experimentellen Hilfsmittel so weit verbessert hatte, dass die Apparate bei mehrstündigem Gebrauche keine Fehlerquellen mehr in die Versuche einführten, kamen so unerwartete Gesetze betreffs des Ermüdungsverlaufes zu Tage, dass ich das Studium derselben zur Hauptaufgabe der vorliegenden Arbeit machte. Alle Erscheinungen, welche unter dem Einflusse der wesentlichsten und natürlichsten Modificationen der Arbeits-Art, Grösse und Folge durch die Versuche fixirt

1) Im Mai bei einer Temperatur von 20—23^o Cels.

2) Band II. S. 164.

worden sind, ordneten sich unter wenige, einfache Gesetze, deren theoretische Entwicklung an einem anderen Orte ¹⁾ bereits gegeben worden ist.

Von dem wesentlichsten Einflusse auf den Gang der Ermüdung ist die Dauer der Ruhepausen, welche zwischen den einzelnen Reizen dem Muskel gegönnt werden. Dieser Punct ist bisher bei allen Arbeiten auf dem hier behandelten Gebiete gar nicht, oder nur sehr unvollkommen beachtet worden, während die Abhängigkeit der Muskelzuckung von der Intensität, Dauer und Qualität der Reize von vielen Beobachtern erforscht worden ist. Ebenso ist nicht unbekannt geblieben, dass die Richtung, welche die erregenden Inductionsströme im Muskel oder Nerven haben, unter Umständen die Zuckungsreihen modificirt, so dass es gerathen erscheint, die Stromesrichtung nach jeder Reizung umzukehren, wenn man andere Varianten der Erregbarkeit bestimmen will.

Ein Erforderniss für die bequeme Übersicht der graphisch fixirten Versuchsergebnisse ist es, die Muskelcontractionen, deren Höhe in dieser Arbeit einzig in Betracht genommen ist, in gleichen Abständen neben einander aufgezeichnet zu erhalten. Natürlich wünschte ich auch jede der Versuchsconstanten ändern zu können, um den Einfluss solcher Aenderung zu beobachten. Statt eines Muskels (oder einer Muskelgruppe) des Frosches benutzte ich die zwei analogen für jedes Experiment, einmal um hiermit eine Controle für zufällige Versuchsstörungen zu haben, sodann, um unter verschiedenen Umständen die beiden zu vergleichen, endlich, um das Versuchsmaterial zu vermehren.

An die Apparatanordnung war demnach die Forderung gestellt, zwei analoge Muskeln eines Frosches mit beliebigen Gewichten belastet oder überlastet, durch beliebig starke Öffnungs- oder Schliessungs-Inductionsschläge von jedesmal wechselnder Richtung, in veränderlichen Zeitintervallen zu reizen und deren Zuckungshöhen auf zwei über ein Blatt Papier gezogenen, parallelen Linien in gleichen, kleinen (1 Mm.) Abständen zeichnen zu lassen. Dieses ist durch folgende Vorrichtungen erreicht worden.

1) Berichte der K. Akad. d. Wissensch. zu Berlin 1870. S. 629 ff.

Beschreibung der Versuchsanordnung und der Apparate.

I. Die Strom zuführende Vorrichtung (Taf. I und III). Die primäre Spirale und der Magnet eines *du Bois-Reymond'schen* Schlitten-Induktoriums ¹⁾ (Fig. 4. Taf. I.) stehen durch eine Leitung von dickem Kupferdrahte mit einer Kette von zwei grossen *Grove'schen* Elementen in Verbindung, welche, durch einen Schlüssel *A*, unterbrochen werden kann. Ausserdem ist in die Leitung vermittelt zweier Quecksilbernäpfchen ein Bügel von dickem Platindraht, *B*, eingeschaltet. Für den periodischen Schluss des Stromes durch Hebung und Senkung des Bügels

1) Zu den letzten Versuchen diente ein nach Stromeinheiten graduirter Schlittenapparat. Die *Fick'sche* Calibrirung (Unters. aus d. physiol. Laborat. d. Züricher Hochschule. Wien 1869. S. 38) lässt sich auch innerhalb der Grenzen hoher Inductions-Stromstärken (bei übereinandergeschobenen Rollen) mit gleicher Genauigkeit wie bei geringen Intensitäten der Ströme durchführen, wenn man einen zweiten Inductionsapparat zu Hülfe nimmt. Lässt man die 2 primären Spiralen entgegengesetzt vom gleichen Strome durchfliessen, so kann man die 2 secundären Rollen so einstellen, dass die Wirkungen der inducirten Ströme auf das Galvanometer sich compensiren. Hat man nun den Ausschlag bestimmt, welcher einer, nach wenigen Proben für die Grösse des Apparates passend gewählten Stromeinheit entspricht, so kann man schrittweise die eine und andere Rolle fortrückend, die empirische Skale leicht construiren, besonders, wenn ein Galvanometer mit aperiodisch schwingendem Magneten (*du Bois-Reymond* Monatsber. d. K. Akad. d. Wissensch. zu Berlin. 1870. S. 807 ff.) die Ableesungen fördert. Dies Compensationsverfahren schliesst auch bei einigermassen gleicher Grösse der 2 Apparate den störenden Einfluss der einzelnen primären Spirale aus, welche, so lange sie vom Strom durchflossen ist auf weite Entfernung den Magneten des Galvanometers ablenkt.

An den in solcher Weise graduirten Schlittenapparat habe ich dann in der Werkstatt des Herrn *Schortmann* eine »Einstellvorrichtung« anbringen lassen, welche die sonst während der Experimente unbequeme und zeitraubende Stromveränderung nach Einheiten, mittelst Einstellung des Schlittens auf Skalentheile sehr erleichtert. Im Principe besteht die Vorrichtung aus einem Metallbände, welches, zwischen den Gleisen der Schlittenbahn eingelassen, Löcher im Abstände der Skalentheilstriche enthält. In jedes dieser Löcher fällt ein mit der secundären Rolle verbundener Stift, so oft er dasselbe passirt, und hemmt so die weitere Verschiebung, bis er mittelst eines leicht beweglichen Keiles herausgehoben wird. Den Einstellvorrichtungen werden aus Herrn *Schortmann's* Atelier Markvorstifte mitgegeben, so dass für jede Schlittenskale an Ort und Stelle die zugehörigen Löcher markirt und gebohrt werden können.

sorgt ein *Maelzel'scher* Metronom, der ein Räderwerk zur Bezeichnung des guten Takttheils durch einen Glockenschlag enthält. Dieser Metronom ist durch ein fünftes Rad completirt worden, so dass nunmehr jeder zweite, dritte, vierte, sechste oder zwölfte Pendelschlag durch eine Bewegung des Glockenklöppels markirt werden kann, jenachdem man mittelst des aus dem Gehäuse hervorragenden Schiebers den Sperrhaken auf eines der fünf Räder stellt. Der Klöppel ist, wie auf Taf. I ersichtlich, mittelst eines Fadens mit einem Stäbchen verbunden, welches auf der Axe eines Rollenpaares steckt. Ueber die gekehlten Ränder der Rollen laufen zwei Fäden, welche um die Rollen geschlungen und befestigt, an ihren untern Enden den erwähnten Bügel *B* tragen. Dieser Bügel taucht in die Quecksilbernäpfchen, so lange der Klöppel in Ruhe ist, wird aber schnell herausgehoben, so oft ein Zahn des Metronoms den Sperrhaken löst.¹⁾

Die Pole der secundären Spirale stehen sowohl mit den Muskeln, als auch mit einer nach dem Principe der *Pflüger'schen* Ablendungs-Vorrichtung²⁾ construirten Wippe *Nn* in Verbindung, welche letztere an beiden Enden *N, n* amalgamirte Kupferdrahtbügel trägt, von denen jeder (gewöhnlich der bei *N*) durch je einen auf dem wippenden Bälkchen geführten Draht mit der Klemmschraube *c* verbunden werden kann. Diese fasst den Leitungsdraht des einen Poles der secundären Spirale, während die Klemmschraube *D* den anderen Pol mit dem vordersten der zwei Quecksilbernäpfchen bei *N* vereinigt. Die Wippe spielt leicht beweglich um eine sie halbirende Axe, doch hat die bei *N* endigende Hälfte das Übergewicht, so dass bei völliger Unthätigkeit der Apparate der Kupferdrahtbügel *N* in seinen 2 Näpfchen ruht. Ein Holzstäbchen *H*, welches seitlich an den Anker des Schlitten-Induktoriums befestigt ist, drückt, sobald derselbe vom thätigen Magneten angezogen wird, auf die hintere Hälfte der Wippe, nahe der Axe, senkt damit den in der

1) Solche »Reizungs-Metronome« sind von Herrn *Schortmann*, Mechanikus in Lindenau bei Leipzig, gefertigt und bereits an verschiedene Institute geliefert worden.

2) *Pflüger* Untersuchungen über die Physiologie des Elektrotonus. Berlin 1859. p. 130.

Zeichnung nicht sichtbaren Kupferdrahtbügel bei n in die zugehörigen 2 Quecksilbernäpfcchen und hebt hierdurch die Verbindung bei N auf. Die freien Drähte f, g leiten den Induktionsstrom durch einen, nach neuem Principe von mir construirten Stromwender den Muskeln zu.

Der Stromwender, Taf. III., den wir Pendel-Commutator nennen wollen, hatte die Aufgabe, nach jedem Reize die Bahn des secundären Stromes in der Weise zu ändern, dass die Muskeln in jedesmal wechselnder Richtung durchflossen wurden. Der Apparat besteht im Wesentlichen aus zwei kreisförmig gebogenen Glasröhren, Fig. 2. A , von etwa 5 Mm. Lumen, deren vier Mündungen, etwas auswärts abgebogen, durch Korke geschlossen sind. In jeder Röhre befinden sich einige Tropfen reinen Quecksilbers, etwa so viel, dass ein Endstück bis zur Kreisbiegung damit gefüllt ist. Je zwei Platindrähte durchbohren jeden Korken und die acht hervorragenden sind in der Weise, wie es Fig. 2 schematisch darstellt, durch vier Kupferdrähte verbunden, welche ihrerseits in vier Quecksilbernäpfcchen a, b, c, d tauchen. Bei der Stellung des Quecksilbers, wie sie in Fig. 2 angenommen ist, würde der elektrische Strom von dem positiven Pol einer Erregungsquelle S nach dem Quecksilbernäpfcchen a , von dort durch die $\cdot - \cdot$ -Bahn zum Quecksilber e , hierdurch zur $+++$ Bahn geleitet nach Näpfcchen c fließen, von da zum peripheren Ende des Muskels, durch diesen aufsteigend zum Näpfcchen d , hierauf durch die \dots -Linie zum Quecksilber f , durch dieses zur $-$ Bahn, welche ihn durch Quecksilbernäpfcchen b zum negativen Pole der Stromquelle S zurückführen würde. Denkt man sich nun die Quecksilbertropfen von e und f nach g und h , den anderen Enden der Glasröhren übergeführt, so würde der Strom von S aus den Weg S, a, g, d , im Muskel absteigend nach c, h, b, S machen. Die Überführung des Quecksilbers von einem Ende jeder Röhre zum anderen besorgt die Schwingung des Pendels, Fig. 4. Dieses besteht aus einem geraden Holzkreuz, in dessen Längsbalken, oben und unten je ein Schlitz gesägt ist, in welchem je zwei schwere, bleierne Scheiben, die zugleich als Mutter für das auf der gemeinsamen Axe geschnittene Gewinde dienen, verschiebbar sind. Durch diesen Balken, dicht über der Kreuzungsstelle mit dem Querbalken, ist ein vierseitig prismatischer, flacher Stahlstab gestossen, durch dessen Enden zwei wohlgehärtete

Stahlschrauben geführt sind, deren stumpfwinklige Spitzen in den Centren von zwei flach konischen Stahllagern ruhen. Auf der einen Hälfte des Querbalkens liegt das Röhrensystem *A* und ein eiserner Anker zu dem Elektromagneten *i* gehörig, während die andere Hälfte an ihrem freien Ende eine Messingschraube trägt, auf deren Gängen eine Metallscheibe *k* laufen kann. Diese aequilibrirt das Röhrensystem bei frei ruhendem Pendel, so dass der Querbalken des Kreuzes horizontal steht. Die amalgamirten Enden der vier gut isolirten Kupferdrähte, welche die entsprechenden Platinleitungen aus den Glasröhren aufgenommen haben, tauchen in die Centren der Quecksilberkuppen in den Stahlnäpfchen *a*, *b*, *c*, *d*, welche paarweise, jederseits in der idealen Axe des Pendelkreuzes stehen. An diesen 4 Näpfchen sitzen 4 Stahlklemmschrauben, welche unterhalb des Holzgestells einerseits die Zuleitungsdrähte von der Inductionsrolle, andererseits die Ableitungsdrähte zum Muskel aufnehmen.

Der Elektromagnet *i* hält das Pendel in der, Fig. 1., abgebildeten Stellung fest, bis der ihn umkreisende Strom eines grossen Grove'schen Elementes *e*, Taf. 1. Fig. 2., durch die Wippe der Ablendungsvorrichtung unterbrochen wird. Dies geschieht, sobald nach Öffnung des primären Stromes der Wagner'sche Hammer vom Schlitteninductorium sich heben und die Wippe gegen *N* herabsinken kann. Jetzt wird das Pendel vom Magneten *i* freigelassen, das Quecksilber in dem Röhrensystem *A* rinnt herab, eilt vermöge seiner Trägheit in die andere Hälfte der Röhren hinüber, ehe das Pendel seine halbe Schwingung vollendet, und fällt den Enden *g* und *h* zu, während das Pendel in seine Anfangslage zurückkehrt, wo es von dem inzwischen wieder elektrisirten Magneten *i* aufgefangen wird, um nach einem vom Metronom abhängigen Intervalle sein Spiel aufs Neue zu beginnen. Die Bedingungen für die exakte, stundenlange Thätigkeit des Apparates, als: richtige Wahl des Ausschlagswinkels, mittels angemessener Entfernung des Magneten, der Schwingungszeit, durch passende Einstellung der Belastungsscheiben in den Schlitten, sind empirisch leicht zu ermitteln.¹⁾ Für den

1) Derartige Pendel-Commutatoren werden in der mechanischen Werkstatt von *Schortmann* in Leipzig verfertigt.

In einfacherer Construction zum Handgebrauch ohne Elektro-Magnet werden ähnliche Stromwender nach meiner Angabe daselbst fabricirt. Bei

Gebrauch sei noch bemerkt, dass nach langer Ruhe des Pendels das Quecksilber anfänglich an den Röhrenwandungen zu haften pflegt und, in einzelne Tropfen zerfallend, die Schliessung unsicher macht. Einige Pendelschwingungen genügen dann, um es in leichteren Fluss zu bringen.

II. Das Froschpräparat.

Das Froschpräparat ist in folgender Weise hergerichtet worden. Es wurde das Thier decapitirt, unterhalb des Brustbeins durch einen breiten Querschnitt die Bauchhöhle geöffnet, durch zwei in den Axillarlinien bis nahe zum Becken geführten Scheerenschnitte ein breiter, alle Bauchdecken enthaltender Lappen gebildet und nach unten zurückgeschlagen, darauf eine Massen-Ligatur unterhalb der Nieren um das Rectum und alle dort verlaufenden Blutgefässe der Eingeweide, mit Ausschluss der Aorta abdominalis gelegt, oberhalb der Ligatur das Eingeweide-Bündel durchtrennt, mit Schonung der Aorta das Thier ausgeweidet und der Schultergürtel sammt vorderen Extremitäten und dem Thorax durch ein Paar Schnitte entfernt, so dass nur der Rücken, die Schenkel und der breite Bauch-Haut-Lappen in Zusammenhang blieben.

Die beiden Schenkel wurden in folgender Weise vorbereitet. Ein Längsschnitt in die Haut auf der Streckseite jedes Knies geführt, legte die Sehne des *M. triceps femoris* (Ecker) frei; diese wurde von der Tibia und den Nachbarsehnen lospräparirt und der gemeinsame Muskel-Bauch nach oben hin ein wenig von dem Femur gelöst. Eine Massensligatur um das Kniegelenk des os femoris schnürte alle Weichgebilde, mit Aus-

Experimenten, die ein häufiges Wenden des elektrischen Stromes erfordern und zugleich anderweitig die Aufmerksamkeit in Anspruch nehmen, wo also andere Gyrotropen, welche in jedes Mal entgegengesetztem Sinne gewendet werden müssen, nicht bequem wären, könnte dieser Commutator gute Dienste leisten.

schluss des *M. triceps femoris*, so dass nunmehr der Unterschenkel abgetrennt werden konnte, ohne dass bei bestehender Circulation Flüssigkeit in irgend erheblicher Menge an der Ligaturstelle austrat.

In die Aorta abdominalis wurde nun eine feine Glascanüle nach dem peripherischen Ende hin eingeführt und an die Wirbelsäule durch Fadenschlingen wohl befestigt. In die grosse Mittelvene des Bauchlappens wurde gleichfalls peripher gerichtet eine Glascanüle gebunden, nachdem zwei seitlich im Lappen verlaufende Venen unterbunden worden waren. In das Kautschuk-Ansatz-Rohr der Aorten-Canüle wurde hierauf eine 0,5—0,75%ige Kochsalzlösung enthaltende Spritze eingesetzt und bei geringem Drucke das Schenkelpaar ausgewaschen, so dass erst Blut und blutige Salzlösung, später wasserhelle Flüssigkeit tropfenweise aus der Venencanüle drang.

III. Der Lagerungs-Apparat. Taf. II, *k*.

Der Apparat *k*, Taf. II, auf welchen der hergerichtete Frosch gelagert wurde, besteht im Wesentlichen aus einer quadratischen, 1,5 cm. dicken Platte von Kammmasse, die sich mit Hilfe eines im Centrum befestigten Messingstabes, welcher in einem Messingrohr gleitet, höher oder tiefer stellen lässt. Auf dieser Platte liegt eine zweite, rechteckige, fast gleich dicke *h*, welche etwa zwei Drittheile der Oberfläche bedeckt und einen V-förmigen Fortsatz bis zur Mitte des vorderen Plattenrandes *l* schiebt. Dort ist eine starke Messingklemme eingelassen, welche mit ihren Querriefen das Schambein des Froschpräparates zu fixiren hat. Gegenüber bei *n* sitzt eine andere entsprechend geformte Klemme, in einem Schlitz verschiebbar, dazu bestimmt, das Kopfende der Wirbelsäule fest zu halten.

Zwei in seitlichen Schlitz der Lagerungsplatte schleifende Messingständer *h* und *i* halten Querarme mit Endhülsen. Hierin stecken, durch Stellschrauben fixirt, kleine Knochenzwingen, welche die unteren Gelenkenden der Oberschenkelknochen zu fassen und hieran die Schenkel zu spreizen geeignet sind. An

den zwei vorderen Ecken der Lagerungsplatte sind zwei Axenlager bei k u. o angeschraubt, in deren Kernlöchern zwei dünn ausgedrehte, horizontal gestellte Messingrollen mit stählernen Spitzen leicht beweglich ruhen. Ueber die tief gekehlten Ränder derselben sind sehr feste, feine, goldbesponnene Seidenfäden geführt, deren Enden einerseits Stahlhäkchen tragen, welche während des Experiments mittelst fester Schleifen von chinesischem Garn die aus den Hautschlitzen ragenden triceps-Sehnen fassen und diese mittelst eines Paares vertikal gestellter, an einer Messingssäule verschiebbarer Rollen r , r mit den Schreibhebeln verbinden. Die Drähte f , g der secundären Spirale des Schlitten-Inductoriums, einmal durch den Pendel-Commutator unterbrochen, nehmen den Gyrotropen m Taf. II in die Leitung auf und senken endlich ihre konisch geschliffenen starken Kupferpole in die entsprechenden Löcher der zwei Messing-Stativ h , i . Die ganze Platte bedeckt ein passender Glaskasten, damit eventuell eine feuchte Kammer hergestellt werden kann.¹⁾

IV. Der Schreibapparat Taf. II.

Die zwei Schreibhebel, welche die Bestimmung haben, über einander die Zuckungen der zwei sich gleichzeitig contrahirenden Muskeln auf eine mit berusstem Glanzpapiere bespannte Kymographion-Trommel zu zeichnen, sind im Principe denen am *Helmholtz'schen* Myographion gleich, aber leichter gearbeitet, indem nur je ein flacher, auf der hohen Kante ruhender Messingbalken die in Stahlspitzen spielende Hauptaxe mit der kleineren, gleichfalls in Spitzen drehbaren Axe v des Schreibstift tragenden Stengels verbindet. Das Laufgewichtchen, welches am Myographion die zeichnende Spitze gegen den Cylinder drückt, ist hier durch ein Loth w ersetzt, dessen Faden dem Winkel einer am Zeichenarme angebrachten Drahtgabel sanft

¹⁾ Dieser Lagerungsapparat stammt aus der Werkstätte des Herrn *Sauerwald* in Berlin.

anliegt. In der Mitte jedes Hebelbalkens nimmt ein oberes Häkchen das Ende des über die Rolle r laufenden Fadens auf, ein unteres trägt das cylindrische Gewicht p .¹⁾ Dicht daneben unterstützt je eine Stellschraube x die Hebelstange. Jeder Hauptaxe sitzt noch in der Verlängerung der Hebel ein starker Draht auf, an welchem ein Laufgewicht das ganze System aequilibriren kann.

Damit die Hebel sich in ihrem Gange nicht stören, und die Zugfäden von den Rollen r , r parallel neben einander zu den Hebelangriffspuncten herablaufen können, ist die Stange des oberen Hebels nicht in die Mitte der Axe sondern näher dem Stative s zu, in dieselbe eingelassen, während der untere Hebelbalken nach dem anderen Ende der zugehörigen Axe excentrisch verschoben, angebracht ist. Der untere, zeichnende Stift ist dagegen in der Weise winklig abgebogen, dass er ziemlich genau vertikal unter dem oberen schreibt.

Die grosse Kymographion-Trommel K von 46 Cm. Umfang und 16 Cm. Höhe wird durch ein grosses Gewicht-Uhrwerk in Bewegung gesetzt.²⁾ Um die Zuckungshöhen nahe neben einander gezeichnet zu erhalten, wurde der Trommel nach jedem Reize nur ein ganz kleines Stück Rotation gestattet, soviel, als einer halben Umdrehung des Windflügelpaares W entspricht. Dafür sorgt der elektromagnetische Sperrapparat S . Er besteht aus einem vertikal auf einem Brette errichteten Elektromagneten, der seine Pole nach oben kehrt, aus einem gleich hohen etwa 3 Cm. davon auf dem gleichen Brette stehenden Halter, der die Axe eines Doppelhebels trägt. Auf der einen Hälfte der Hebelstange sitzt der Anker des Elektromagneten und am Ende ein Zäpfchen y ; mit dem Ende der anderen Seite steht ein dem »Zähler« dienendes Metallrad in Verbindung und eine Spiralfeder,

1) Die Schreibstifte zeichnen also die doppelte Höhe der Muskelcontraction auf den Cylinder. Die Abweichungen von diesem Verhältnisse sind selbst bei sehr starken Zusammenziehungen der Muskeln ganz unerheblich.

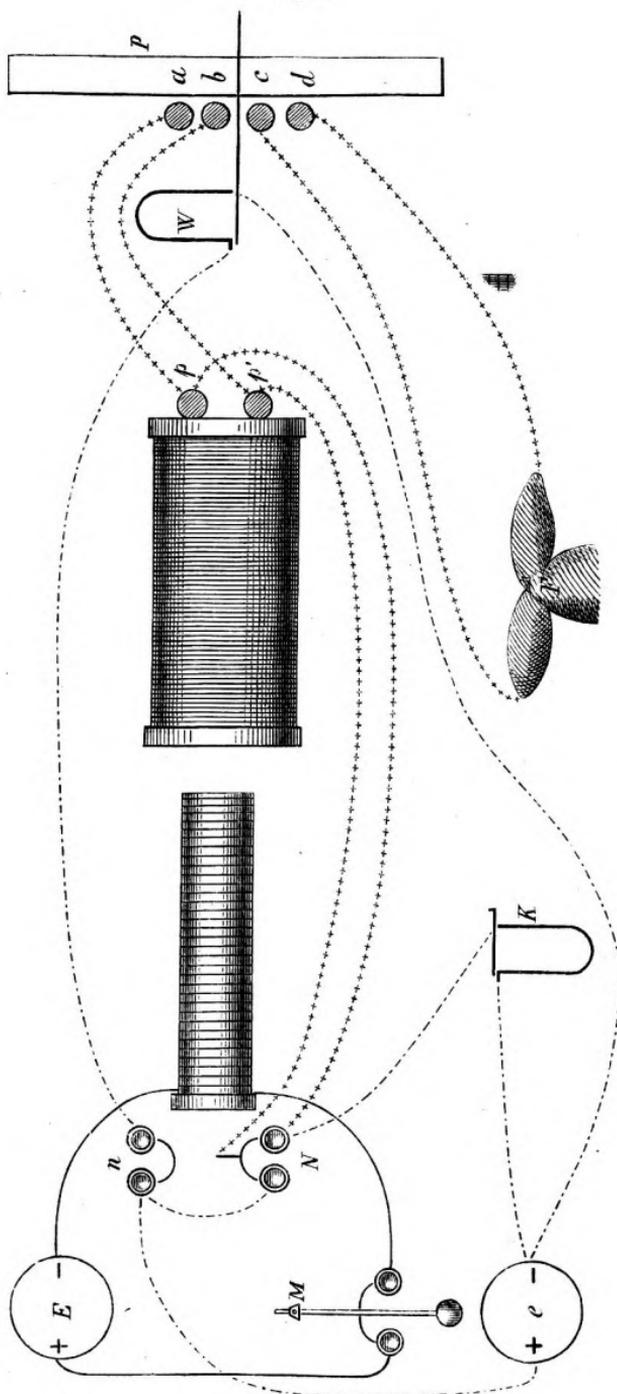
2) In der Abbildung erscheint die Trommel dicht auf dem Kasten des Uhrwerkes sitzend. In Wirklichkeit ist die Axe, auf welcher sie sich verschieben lässt um die Hälfte länger, als die Höhe des Cylinders. Der Ständer St , welcher mittelst eines Querbalkens das obere Axenlager der Trommel stützt, ist in der Figur abgebrochen gezeichnet, damit die wichtigen Theile sichtbar seien.

welche dem Zuge des Magneten entgegenwirkt. Mittelst des Zäpfchens y wird der in der Zeichnung durch punktirten Contour angedeutete Windflügel aufgehoben, bis die Wippe Taf. I, Fig. 4 (siehe Schema Fig. 2) bei N den Strom des Elementes e schliesst und mit dem Anker das Zäpfchen y herabzieht. Kurz nachdem die freigegebenen Windflügel in der durch die Pfeile angedeuteten Richtung ihre Rotation begonnen haben, lässt der indessen unwirksam gewordene Magnet den Hebel mit dem Zäpfchen y wieder der jenseits ziehenden Spiralfeder folgen und den zweiten Windflügel in seinem Laufe hemmen.

Damit nach einmal vollendetem Umlaufe des Kymographion-Cylinders dieser auf seiner Axe bequem, sicher und schnell herabgeschoben werden könne, habe ich ein Getriebe G an dem in der Figur als Bruchstück gezeichneten Querarme des Maschinengestelles anbringen lassen. Eine gezähnte Messingaxe ist an zwei flachen Köpfen in dem am Stativ festsitzenden Lager drehbar und greift in ein Paar Zahnstangen, deren untere Enden durch eine elliptische mit einem Ω förmigen Ausschnitte versehene Messingplatte verbunden sind. Diese Verbindungsplatte passt lose um eine flache, an den Mündungen mit breiten Rändern versehene Messinghülse, welche im Centrum der oberen Grundfläche des Cylinders befestigt ist, auf der Axe mit Reibung verschiebbar. Mit dem rotirenden Cylinder kreist die obere Randscheibe der Hülse ungehindert zwischen den Zahnstangen über der Verbindungsplatte. Wird das Zahnstangenpaar durch Drehung der gezähnten Axe aufwärts oder abwärts getrieben, so nimmt die Verbindungsplatte die obere oder untere Randscheibe der Hülse mit und verschiebt hierdurch an der Stahlaxe den Kymographion-Cylinder vertikal.¹⁾

1) Derartige Vorrichtungen werden jetzt in der Werkstätte von *Schortmann* in Lindenau mit kleinen Varianten allen dort gefertigten Cylinder-Kymographien beigegeben und sind leicht an jedem alten Apparate anzubringen.

Fig. 3.



Zur Erleichterung des Zählens der Zuckungshöhen diene ein mit den anderen Maschinen zusammenwirkender elektromagnetischer Markirapparat *Ma* und *Z*.¹⁾

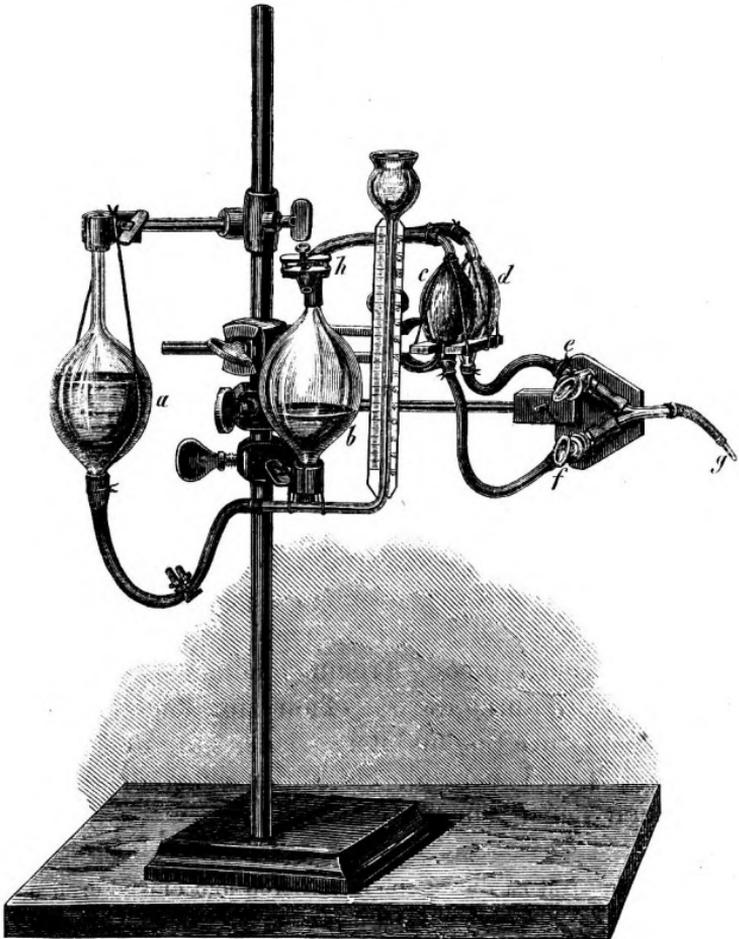
Das Zusammenwirken der beschriebenen Apparate während eines Versuchs, wie es durch nebenstehendes Schema versinnlicht wird, geschieht folgendermassen. Das Secunden schlagende Pendel des Metronoms *M* hebt, gemäss der Einstellung, bei jeder zweiten, dritten, vierten, sechsten oder zwölften Schwingung den Bügel aus den zugehörigen Näpfchen, öffnet somit den von *E* aus die primäre Spirale und den Magneten des Schlittenapparates umfassenden — Stromkreis (*E, M, E*), während der bei *n* noch geschlossene Kreis des vom Element *e* ausgehenden Stromes den Magneten *W* am Pendel-Commutator wirksam hält. Der Oeffnungs-Inductions-Strom von *pp'* auf der + + + Bahn durch den Pendel-Commutator bei *a, b* ein-, bei *c, d* austretend, erregt das Muskelpaar bei *F*. Jetzt löst sich der Anker vom stromlosen Magneten des Schlitten-Inductoriums, lässt die Nebenschliessungs-Wippe frei, diese, sich nach *N* senkend, hebt die Verbindung bei *n*, wodurch der Pendel-Commutator von seinem Magneten losgelassen seine Schwingung beginnt; der Bügel *N* schliesst die Leitung *e, K, N, n, e*, wodurch der Sperrapparat *S*, Taf. II, den Kymographion-Windflügel freigiebt. Zugleich schliesst das rechte Bügel-Ende *N* die in das zugehörige Quecksilbernäpfchen mündende Abblendungs- + + + Bahn. Die nächste Secundenschwingung des Metronompendels schliesst den primären Strom *ME* wieder, der Schliessungs-Inductionsstrom fliesst durch die kurze Abblendungs- + + + Bahn *pNp'*, bald hebt sich der Bügel *N*, der Sperrapparat *K* kann wieder die Rotation der Kymographion-Trommel hemmen, Bügel *n* führt den *e* Strom wieder durch die Bahn zum Magneten *W*, dieser fängt das Pendel des Commutators wieder auf, und hält es, bis der nächste, Bügel hebende Secundenschlag des Metronompendels einen neuen Turnus einleitet.

1) Dieser Apparat ist durch einen besseren und einfacheren nach Angabe des Herrn Dr. Bowditch gebauten »Zähler« ersetzt worden.

V. *Der Transfusionsapparat.*

Nach dem Schema von in diesen Berichten schon wiederholt beschriebenen Vorrichtungen ist dem Apparate für meine Zwecke die im untenstehenden Holzschnitte Fig. 4 versinnlichte, handliche Gestalt gegeben worden.

Fig. 4.



Als Träger des Gefäßsystems dient ein Eisengestell, an welchem die einzelnen Arme mit den daran fest geklammerten Glasgefäßen und Röhren verdrehbar und verschiebbar sind.

Das eiförmige Gefäss *a* ist zum Theil mit Quecksilber gefüllt, welches durch einen Kautschukschlauch mit dem Quecksilber in dem tiefer stehenden Gefässe *b* communicirt und aus diesem die Luft unter einem Drucke, welchen der Quecksilberstand im Manometer anzeigt gegen das kleinere Eierpaar *c*, *d* hindrängt. Diese Gefässe *c* und *d* werden vor Beginn des Versuches mit 2 zur Transfusion bestimmten Flüssigkeiten (z. B. Blut und Kochsalzlösung) gefüllt.

Die Glashähne *e*, *f* sperren die eine oder andere Flüssigkeit von der Glascanüle *g* ab, welche in die Aorta des Froschpräparates mündet. Die unter einem mässigen Drucke (15 bis 40 Mm. Quecksilber) injicirten Flüssigkeiten werden aus der Bauchvene mittelst einer Glascanüle in einen graduirten Cylinder geleitet.

Tafel IV giebt das getreue Bild einer Originalzeichnung, welche mit Hülfe der beschriebenen Anordnung von den zwei Tricepsmuskelgruppen eines kurz zuvor gefangenen, grossen, männlichen Frosches im Juli 1870 construirt worden ist. Dem Triceps des rechten Schenkels (I) verdanken wir die 3 unteren Reihen, unter denen die in Abständen von je 6 Zuckungshöhen markirte Abscisse des Zählers verläuft; dem linken (II) die 3 oberen.

Der Anfangspunkt jeder Reihe liegt am rechten Rande der Tafel und an das linke Ende jeder horizontalen Linie schliesst sich das rechte der nächst höheren, weil die Trommel sich von links nach rechts dreht.

Das Intervall zwischen je zwei Zuckungen beträgt 4 Sekunden. Als Reize dienten Oeffnungsinductionsschläge, welche das eine Mal in aufsteigender Richtung (↗) das andere Mal in absteigender (↘) den Muskel durchströmten. Die Anfangslastung jedes der beiden Muskeln ist 20 Gramm, welche zu 5 Gramm als Belastung (dehnend) ¹⁾, zu 15 Gramm als Ueberlastung (während der Muskelruhe unterstützt) angehängt waren.

4) Zur bequemeren Uebersicht habe ich den Belastungsgewichten die von Volkmann eingeführte Bezeichnung *a*, den Ueberlastungsgewichten *b* beigefügt. Der Muskel war, um den Verbindungsfäden die nöthige Spannung zu geben, bei jedem Versuche mit 5 Gramm belastet, dann unterstützt, bevor ihm die gewünschte Ueberlastung angehängt wurde. Der Kürze halber werde ich bei Bezeichnung von Ueberlastungsgrössen (*b*) gewöhnlich die ganze Last angeben; also z. B. statt $5a + 15b$, $20b$.

Das Experiment begann damit, dass die Entfernung der secundären Rolle von der primären ermittelt wurde, bei welcher minimale Zuckungen ausgelöst werden.

Nach je 2 Reizungen wechselnder Stromesrichtung wurde der Rollenabstand um je 1 Ctm. verkürzt, bis fernere Reizverstärkung die Zuckungen nicht mehr vergrösserte (in dem fixirten Beispiele bei 24 Ctm. Rollenabstand).

Der so behandelte Tricepsmuskel des rechten Schenkels (I) zeichnet von 24 R. ab noch 50 Zuckungen auf, welche bald ab-, bald zunehmen, im Mittel gleich bleiben.

Dies abnorme Verhalten deutet auf früher bereits erwähnte ¹⁾ Unregelmässigkeiten der Reizbarkeit, die im Laufe der Thätigkeit verschwinden.

Die folgenden 430 Contractionen nehmen im Allgemeinen nach dem Gesetze einer arithmetischen Reihe mit der constanten Differenz 0,0466 Mm. (der gezeichneten, also 0,0233 Mm. der wirklichen Höhen) ab. Demgemäss ist die Linie, welche die oberen Endpunkte der in gleichem Abstände aufgeschriebenen Verkürzungen verbindet — die Ermüdungscurve — eine gerade.

Als der Muskel die Ueberlastung kaum mehr zu heben vermochte, wurde die Unterstützungsschraube gesenkt, so dass die 20 Gramm als Belastung an ihm hingen (20 a). Nun begann er wieder eine ansehnliche Reihe von Höhen aufzuschreiben, deren Differenz schon anfänglich viel kleiner ist (0,04 Mm.), als diejenige der mit Ueberlastung gezeichneten Höhen, weiterhin aber sich auf 0,008 mindert.

Als die Zuckungen des betrachteten Muskels den Zeichenstift nur noch um etwa 1 Mm. hoben (dritte Reihe), wurde dem Präparate Kochsalzlösung (0,7 %) unter einem Drucke von 30 Mm. Quecksilber transfundirt.

Der Beginn der Transfusion ist auf der Tafel mit 'C. 30 \bar{m} . bezeichnet. Nach Verlauf von 24 Zuckungen (48 Secund.) waren 5 Cbctm. aus der Vene abgetropft (5. c c.), nach weiteren 12 Zuckungen weitere 3 Cbctm. (in Summa 8 Cbctm.), nach abermals 12 Zuckungen fernere 2 Cbctm., so dass im Ganzen 10 Cbctm. durch das obere Schenkelpaar geströmt waren; da nunmehr trotz der Injection die anfänglich vergrösserten

1) Berichte der K. Akad. d. Wissenschaft. z. Berlin. 1870. S. 638.

Contractionen wieder abzunehmen begannen, so wurde der Durchfluss sistirt (|| 40 c c).¹⁾

Nach Verlauf von 33 Zuckungen erhielt (unter einem Drucke von 30 Mm.) eine Mischung von frischem, defibrinirtem Hundeblood und der erwähnten Kochsalzlösung (zu gleichen Theilen) Zutritt zu den wiederum stark ermüdeten Muskeln (*B + C*). Nachdem die in den Zuflussröhren noch stagnirende, reine Salzlösung durch die neue Flüssigkeit verdrängt war, machte sich der Einfluss dieser sogleich durch beträchtliche Zunahme der Contractionen bemerklich. Dieselben erreichen nach einiger Zeit, während stets unter dem gleichen Drucke erhaltener Circulation ein Maximum, von welchem sie, ungeachtet des gleichmässig zugeführten Blutes, langsam absinken. Auch, als nunmehr die Blutzufuhr abgeschnitten worden (*B + C*), nachdem 48 Cbctm. verdünnten Blutes dunkelfarbig aus der Vene ausgeflossen waren, behielt die Ermüdungcurve ihren gleichmässigen, geradlinigen Verlauf, welcher erst an einer späteren Stelle einem hyperbolischen Gange Platz machte. So sehen wir am Ende der 3ten Reihe den Muskel wieder auf ganz kleine Zusammenziehungen reducirt, welche durch nochmalige Blutzufuhr voraussichtlich etwas umfänglicher hätten gemacht werden können.

Der folgende Holzschnitt Fig. 5 erläutert die durch die eben erklärte Zeichnung gewonnenen Resultate übersichtlicher. In gleicher Weise wie bei den übrigen in dieser Arbeit angewendeten graphischen Darstellungen der Versuchsergebnisse sind die Ordinaten um das 40fache der wirklichen, also um das 5fache der gezeichneten Hubhöhen vergrössert, die mittle-

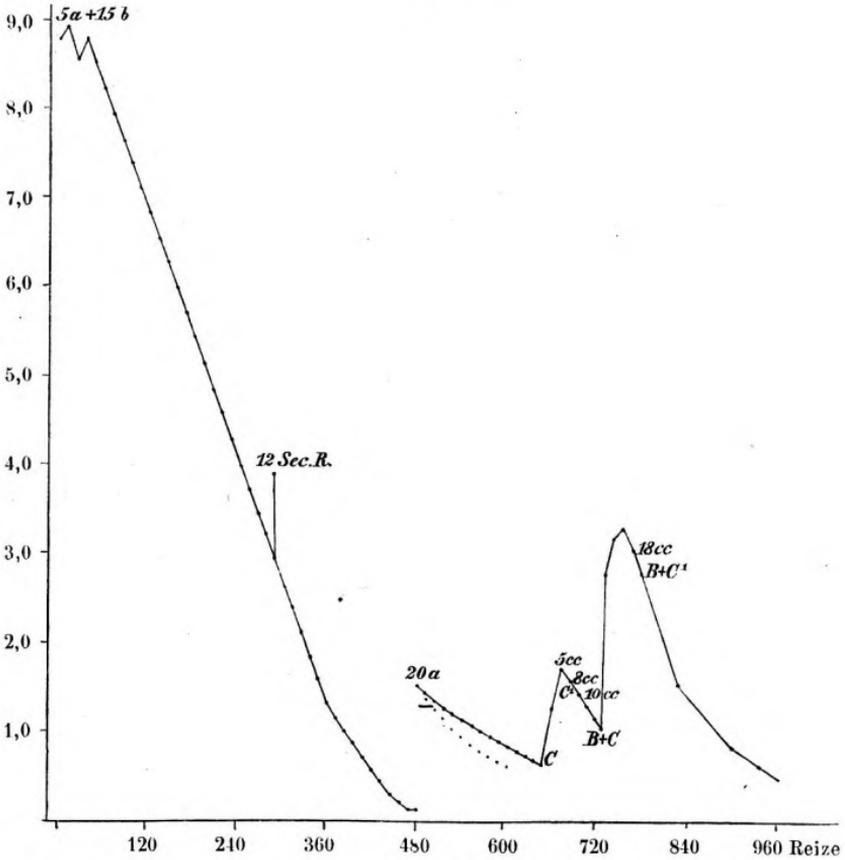
1) Die Geschwindigkeitsänderung des Blutflusses in den rhythmisch zuckenden Muskeln folgt im Allgemeinen den in der *Sadler'schen* Abhandlung (Ueber den Blutstrom in den Muskeln. — Arbeiten aus der physiol. Anstalt zu Leipzig 1869. S. 77 ff.) aufgestellten Gesetzen.

Anfangs wächst in den meisten Fällen der Blutstrom ein wenig, um bei fortgesetzter Durchleitung schnell abzunehmen. Will man den Strom constant erhalten, so muss man den Druck schnell wachsen lassen und erhält bald Oedem (vergl. *C. Ludwig* und *Alex. Schmidt* in den Arb. aus d. physiol. Anstalt zu Leipzig 1868 S. 47). Viel besser vertragen die Gefässe der Froschmuskeln ganz kurz dauernde, periodische Druckerhöhungen, selbst bis auf 100 Mm. Quecksilber. Kochsalzlösung rein, wie mit geringen Mengen Uebermangansaurem Kali vermischt, scheint schneller als Blut die Gefässe zu verengen. Zu manchen Zeiten bewirken kleine Quantitäten von Kali hypermang. obliterirenden Gefässkrampf.

ren Werthe von je 12 Zuckungen im horizontalen Abstände von 4 Mm. aufgetragen.

Die anfängliche Unregelmässigkeit der Ermüdungcurve prägt sich im zackigen Verlaufe aus. Hierauf folgt der geradlinige Abfall. Bei 12 Sec. R. ist die Höhe der ersten Zuckung nach der bei Beginn der zweiten Reihe (Taf. IV) gewährten Ruhe von 12 Secunden durch eine über die Ermüdungslinie aufsteigende Ordinate bezeichnet. An der Stelle der Curve, welche der 360. Zuckung entspricht, sehen wir einen Knick,

Fig. 5.



welcher einer kleinen Zunahme der wirklichen Hubhöhen über die gesetzmässigen entspricht. Diese hat vermuthlich ihren Grund in einem etwas verlangsamten Reiztempo des ablaufenden Metronomuhrwerkes. Der Anfangspunkt der Ermüdungscurve des durch 20 Gr. gedehnten Muskels liegt bei 20a, in einer Höhe von 15 Mm. über der neuen Abscisse, 2,5 Mm.

über der vorigen des überlasteten Muskels. Mithin entspricht die anfängliche Dehnungsgrösse des mit 20 Gr. belasteten, ruhenden Muskels 12,5 Mm. (d. h. in Wirklichkeit 1,25 Mm.). Diese ist durch einen kleinen Querstrich unter $20a$ markirt.

Von der Zuckungshöhe an, deren Grösse gleich ist der Dehnung (δ) des ruhenden Muskels durch das bei der Arbeit gehobene Gewicht, nehmen die Contractionen nicht mehr nach dem Gesetze einer arithmetischen Reihe, sondern, wie früher aus einander gesetzt worden ist ¹⁾, im Allgemeinen so ab, dass die Zuckungswerthe (y) durch die Gleichung $y^2 + Dxy = \delta^2$, bestimmt werden, worin D die constante Differenz der Zuckungsreihe bei gleichen Intervallen der Reizungen des überlasteten Muskels bedeutet, x die Zuckungsanzahl, δ die Dehnungsgrösse. Diese Gleichung stellt eine Hyperbel dar, für welche die x -Axe eine der Asymptoten ist.

In einem späteren Abschnitte dieser Abhandlung werden wir die Voraussetzungen begründen, aus welchen obige Gleichung gefolgert ist.

Nehmen wir die wirksame Dehnungsgrösse δ zu 1,5 an ²⁾ und die constante Differenz (der mittleren Höhe von 2 benachbarten Zuckungs-Dutzenden) D zu 3 (rund gerechnet), so ergeben sich für die um je eine (12 Zuckungen entsprechende) Einheit (1 Mm. der graphischen Darstellung) wachsenden Abscissen x , deren Anfangspunkt bei $20a$ (Fig. V) gedacht ist, die Höhenwerthe von y , welche durch die einzelnen 10 Punkte angedeutet sind. Sie weichen, wie man sieht, von der empirisch gefundenen Ermüdungscurve ab. Legt man hingegen den Werth für D gleich 1,5 (rund gerechnet) zu Grunde, welcher von Zuckung 360 ab die Ermüdungsreihe bestimmt, so treffen die neuen Werthe von y fast ganz genau mit den durch den Versuch gefundenen überein.

1) Berichte der K. Akad. d. Wissenschaften zu Berlin 1870. S. 637.

2) *Wertheim, E. Weber, Helmholtz, Wundt* (Muskelbewegung S. 39 ff.) und Andere haben auf die elastische Nachwirkung bei Dehnung der Muskeln aufmerksam gemacht. Hiernach darf man keineswegs die durch Secundenlange Wirkung des Gewichtes verursachte Dehnung als die definitive ansehen. Der Ort, an welchem bei graphischer Darstellung der Zuckungswerthe die geradlinige Ermüdungscurve in die hyperbolische übergeht, entspricht dem Momente, in welchem die Contractionsgrössen kleiner, als die Dehnungsgrössen werden und bestimmt dieselben häufig sicherer, als die Messung der Länge des belasteten, ruhenden Muskels.

Nachdem die Transfusion von 40 Cbctm. Kochsalzlösung (C bis C') die Contractionen etwas umfänglicher gemacht, die Circulation von 8 Cbctm. verdünntem Blute ($B + C$ bis $B + C'$) die Zuckungswerthe beträchtlich vergrößert hat, fällt die Ermüdungscurve von $B + C'$ an unter dem Einflusse des ursprünglichen Reizrhythmus in der anfänglichen Steilheit (Differenz $D = 3$) ab und nimmt von Höhe 4,5 an einen hyperbolischen Verlauf, welcher fast ganz genau mit dem durch die Rechnung gefundenen, durch die einzelnen Punkte unter $20a$ bezeichneten übereinstimmt.

Den Ermüdungsgang des *Musculus triceps femoris* (II) des linken Schenkels, dessen Zuckungen auf den oberen 3 Reihen von Tafel IV verzeichnet sind, können wir nach der vorausgeschickten, eingehenden Betrachtung der vom rechten Muskel gelieferten Zeichnung und der darnach construirten Ermüdungscurve leicht und schnell verfolgen.

Nach den Maximal-Probezuckungen mit 20 Gramm Ueberlastung verzeichnet der Muskel, mit 50 Gramm überlastet, ($50 C$) eine Höhen-Reihe, deren 200 erste Glieder die constante Differenz von 0,016 Mm. (also D der wirklichen Zuckungsreihe = 0,008 Mm.) haben, deren folgende 50 Glieder mit der Differenz von 0,032 Mm. abnehmen; vielleicht weil der Hebel und Muskel verbindende Faden etwas gelockert ist und nun bei jeder Zuckung sich ein wenig verlängert. Die sich anschliessende hyperbolische Ermüdungscurve verläuft steiler, als sie nach aufgestelltem Gesetze dürfte. Dieses Gesetz gilt eben nur unter der Voraussetzung vollkommener Elasticität des Muskels. Wie die in der 2ten Reihe (bei $50a$) zur Anschauung gebrachte Nachdehnung beweist, vermag das Gewicht von 50 Gramm schon nach kurzer Zeit eine ansehnliche, bleibende Dehnung zu bewirken. ¹⁾

Uebrigens sind ja, wie bereits erwähnt, Gewichte von 50 Gramm schon weit jenseits der im normalen Zustande vom Frosche zu überwindenden Widerstände. Ein ziemlich grosser

1) Die plötzliche Verschiebung der Abscisse bei $50a$ in der zweiten Reihe rührt daher, dass an dieser Stelle die Unterstützungsschraube, welche den durch 50 Gramm gedehnten Muskel vor Ueberdehnungen durch das fallende Gewicht bewahrte, so weit zurückgestellt wurde, dass nun die Belastung frei hing.

Frosch wiegt bekanntlich nur 50 Gramm und diese Last wird doch in der Regel nur von einem Muskel-Paare bewegt.

Im Anfange der obersten Reihe ist die Entlastung des Muskels bis auf 20 Gramm (20 a) verzeichnet. Die geringe Hebung um 2,25 Mm. entspricht keineswegs der Erleichterung um 30 Gramm. Da die neue Abscisse des mit 20 Gramm belasteten Muskels nunmehr noch 5,25 Mm. unter der mit 5 Gramm Belastung gleich Anfangs gezeichneten Abscisse liegt, so würden, unter der Annahme, dass der Muskel keine bleibende Formveränderung erfahren hat, 45 Gramm denselben um 2,625 Mm. (= 5,25 in der Zeichnung) verlängern, während fernere 30 Gramm nur 1,125 Mm. zufügen.

Der weitere Arbeits-Verlust des, ein wenig durch Kochsalzlösung, dann beträchtlich durch verdünntes Blut (gleichzeitig mit dem ersten Schenkel) gestärkten Muskels scheint darauf hinzuweisen, dass mit der Contractilität gleichzeitig die Elasticität durch heilsame Transfusionen theilweise restituirt werden könne.

Obwohl der zuletzt betrachtete Muskel so bedeutende Abweichungen von dem gesetzmässigen Ermüdungsverlaufe zeigt und auch der erste Muskel an einigen Stellen eine nicht vollkommen musterhafte Zeichnung ausgeführt hat, so habe ich doch keinen Anstand genommen, gerade das vorliegende Blatt aus meiner sehr zahlreichen Sammlung für ein Facsimile auszuwählen, weil es mir ganz besonders instructiv erschien, um die Muskelermüdung unter dem Einflusse der Arbeit mit kleinen und grossen Ueberlastungen und Belastungen, sowie die in verschiedenem Grade erholende Wirkung von Kochsalzlösung und Blut paradigmatisch zu demonstrieren.

Freilich gelingt auch nicht jeder Versuch in so vollkommen glatter Weise, dass er für ein nichtretouchirtes Abbild geeignet wäre. Von den Tausend und mehr Reizen, welche während eines Experimentes durch den complicirten Mechanismus dem Präparate zugeführt werden, versagt wohl hier und da einer, oder die Kymographion-Trommel läuft einmal, nicht rechtzeitig gehemmt, ohne dass hierdurch die Versuchsergebnisse im Mindesten getrübt würden.

Bei genauerem Vergleiche der von Muskel I und Muskel II (Taf. IV) entworfenen Zeichnungen würde es vielleicht Manchen befremden, dass beide Muskeln schliesslich unter gleichen Be-

dingungen fast die gleiche Arbeitskraft zeigen, obgleich schon anfangs der linke Muskel (II) schwächer erscheint, als der rechte (I) und darauf noch mit viel grösserem Gewichte, als dieser arbeiten muss.

Auf die hierdurch sich documentirende Unabhängigkeit der Arbeitsdauer von der Grösse der zeitweiligen Lastungen werden wir später unser Augenmerk richten.

Davon abgesehen, zeigen unsere beiden Muskeln eines Frosches mancherlei individuelle Unterschiede. So treten die Minimalzuckungen bei verschiedener Reizstärke ein, die Contractionen wachsen mit dem Reize in ungleichem Verhältnisse; (in anderen Fällen ist auch der Maximalreiz ein verschiedener) und die Ermüdungslinien der 2 Muskeln verlaufen unter gleichen Bedingungen verschieden geneigt zur Abscisse. ¹⁾

(Für 2 analoge Muskeln desselben Thieres gilt bei gleichzeitiger Anwendung von Inductionsreizen wechselnder Richtung zuweilen ein verschiedenes Zuckungsgesetz, wie ich l. c. p. 712 schon erwähnt habe.)

I. *Die Ermüdungscurve des in gleichen Zeitintervallen, mit gleichstarken (maximalen) Inductionsschlägen gereizten, überlasteten Muskels ist eine gerade Linie.*

Es bedarf gut ausgebildeter Methoden und (wie erwähnt) Beschränkung der Lastungsgewichte auf normale Grössen, um dieses Gesetz, welches durch den soeben beschriebenen Versuch erläutert worden ist, zum klaren Ausdruck zu bringen.

Daher haben die früheren Untersuchungen, welche nach ähnlichem Plane angestellt worden sind, abweichende Resultate ²⁾ ergeben.

1) Ausnahmsweise zeigten Muskeln von Winter-Fröschen ein ganz eigenthümliches Phänomen, welches mein Freund *Bowditch* als Regel bei seinen mit Serum gefüllten Froschherzventrikeln beobachtete. Nach Pausen von 2 bis 3 Minuten, im Anfange der Arbeitsreihe, war die erste Contraction kleiner (oft um 4 Mm.), als die letzte vor der Ruhe. Die nächsten, im früheren Rhythmus (von 4 Sec.) folgenden Zuckungen wuchsen allmählig, bis nach 6 oder 7 Reizen die gesetzmässige Höhe erreicht war.

2) *Volkman*. Die Ermüdungsverhältnisse der Muskeln. Archiv für Physiologie von *Pflüger* 1870. S. 378 ff. u. a. — *O. Leber*. Ueber den Einfluss der Leistung mech. Arbeit auf d. Ermüdung d. Muskeln. Dissert. 1863. S. 46.

Auch die ersten dieser Arbeit zu Grunde liegenden Versuche (cf. Holzschnitt : Fig. 2), die mit noch mangelhaften Vorrichtungen angestellt sind, geben nicht die genauen Werthe der späteren Experimente.

Das Gesetz ist leicht erkennbar, so grossen qualitativen und quantitativen Schwankungen auch die Erregbarkeit der Frösche unterliegen mag. Nur bei Beginn der Arbeitsreihen drücken Anomalien der Reizbarkeit das Zuckungsmaximum zuweilen herab und stören so ein wenig den Verlauf der Ermüdungscurve.

Es nehmen in diesem Falle die Contractionen wieder ab, wenn die Reize nach erreichtem Zuckungsmaximum weiter verstärkt werden. ¹⁾ Die Anzahl der Zuckungen, welche ein mit 20 Gramm belasteter Froschmuskel (*Triceps femoris* von etwa 3 Ctm. Länge) bei maximalen Inductionsreizen und Intervallen von 4 bis 6 Sec. zu vollbringen vermag, variirt zwischen 250 (Januar) und 2700 (October).

Die grösste Contraction von 14,4 Mm. bei 20 Gramm Belastung (Gesamtzahl der Zuckungen 1000) habe ich im Juli beobachtet; die kleinste Zusammenziehung von 3,3 Mm. (bei maximalem Reize eines frischen mit 20 Gramm belasteten Muskels) traf mit der kleinsten Zuckungszahl 250 zusammen.

Die Höhendifferenz *D* der Ermüdungsreihe schwankt, selbst unter sonst gleichen Bedingungen, innerhalb weiter Grenzen, von 0,008 Mm. (Juli s. Taf. IV. Muskel II) Arbeit mit 50 Gramm bei 4 Sec. Intervall bis zu 0,08 (Mai) mit 40 Gramm bei 4 Sec. Intervall. Am häufigsten liegt der Werth von *D* zwischen 0,015 und 0,025. Der Gastrocnemius des Hundes, dessen Curve im Holzschnitt Fig. 4 dieser Abhandlung wiedergegeben ist, zeigt den auffallend kleinen Werth von 0,0025; doch ist dabei in Rücksicht zu ziehen, dass die Contractionen des grossen belasteten Muskels im Ganzen sehr wenig ausgiebig gewesen sind.

Da es wichtig erscheint, den ersten Grundsatz sicher zu stellen, dass die Ermüdung, der Zahl der zeitlich gleich distanten Zuckungen proportional fortschreitet, da Zahlentabellen aber nur als sehr lückenhafte Beweise dienen könnten; so lege ich noch ein facsimilirtes Versuchsblatt in extenso vor. Taf. V giebt das

4) Vergl. die Lehre von den übermaximalen Zuckungen bei *A. B. Meyer* in den Untersuchungen aus dem physiol. Institute der Züricher Hochschule. Wien 1869. p. 49.

Arbeitsbild eines grossen Winter-Frosches (Januar). Wie in Taf. IV sind die Zuckungen des linken Triceps vertikal 3 Reihen über denen des rechten gezeichnet worden.

Unter der Ruhelinie (Abscisse) des rechten Muskels verläuft die getheilte Linie des Zählers, deren Abschnitte je 5 Reizen entsprechen.

Von rechts beginnend steigt bei beiden Muskeln die Höhencurve, während nach je 2 Zuckungen um 40, resp. (von 400 ab) um 100 Einheiten wachsende Inductionsströme reizen, deren Richtung (in beiden Muskeln entgegengesetzt) während des Versuchs nicht geändert worden ist.

Wie man leicht bemerkt, hebt die Curve des linken (oberen) Muskels später an und steigt flacher und weniger hoch, als die des rechten (unteren).

Dieser hat bei 800 Einheiten das Maximum seiner Zuckung erreicht, welche bei stärkerem Reize (900 R) wieder abnimmt, und bei Schwächung auf 800 bis 700 wieder die frühere Höhe gewinnt. Der linke Muskel hingegen gelangt erst nach der zweiten Einstellung der secundären Spirale auf 700 allmählig auf sein Zuckungsmaximum. Seine Contractionen wachsen in gewissem Grade unabhängig von der Reizstärke mit der Anzahl der Erregungen, um dann in gesetzmässiger Ermüdungcurve ($D = 0,095$) abzusinken. Während dessen arbeitet der rechte Muskel mit 40 Gramm Ueberlastung ($5a + 35b$) und ermüdet ebenfalls in ganz regulärer Weise.¹⁾ — Durch 40 Gramm Belastung ($40a$) erfährt er eine bedeutende Dehnung, (2,6 Mm.) die eine so beträchtliche Nachwirkung hinterlässt, dass nach Entlastung um 20 Gramm ($20a$ in zweiter Reihe von unten) noch eine Verlängerung des Muskels um 2,45 Mm. zurückbleibt.

Dieser unvollkommenen Elasticität ist, wie später ausgeführt werden soll, das anfangs ungewöhnlich steile Absinken der Ermüdungcurve des stark belasteten Muskels zuzuschreiben.

Die Ermüdungcurve des inzwischen mit 20 Gramm belasteten, linken Muskels ($20a$, Zeile 2 von oben) nimmt einen, besonders anfänglich, ganz gesetzmässigen Verlauf (der Voraussetzung vollkommener Elasticität entsprechend); später verläuft sie etwas weniger flach, ungehindert durch inzwischen eingeleitete

1) Einige Zuckungen in dieser Reihe zeigen auf dem Facsimile kleine, gesetzwidrige Abweichungen, von denen die Originalcurve frei ist.

Transfusion von Kochsalzlösung (siehe C 25^m Zeile 2 von unten beim rechten Muskel) und wurde nur schliesslich aufgehoben, sogar allmählig etwas nach oben abgelenkt, durch Blutcirculation (*B + C 35^m* Zeile 2 des rechten Muskels).

Während diese im Gange ist, sind beide Muskeln gleich belastet; der obere (linke) erholt sich schneller, als der rechte. Nachdem Ruhe von 1 Minute den Rhythmus von 4 Sec. unterbrochen hat, ist der untere Muskel (rechte) für 2 bis 3 höhere Contractionen, der obere Muskel nachhaltig gestärkt worden. Fernere intercurrente Pausen von 1 Minute steigern (in ungleichem Maasse) die Kraft beider Muskeln, so lange die Transfusion von 8 Cbc. mit Kochsalzsolution verdünntem Hundeblute unter einem Drucke von 35 Mm. Quecksilber besteht (*'B + C 35^m* bis *"B + C 8 cc 35^m*); dann schaffen eingeschobene Pausen (1 M 1 M etc.) von 1 Minute nur ganz vorübergehende Erholung, während die mittlere Zuckungshöhe sinkt. Von *'B + C 35^m* (3. Reihe) ab steht die Curve wieder unter dem doppelten Einflusse von intercurrenten, grösseren Ruhepausen (1 Min., dann 2 Min.) und Blutzufuhr. Der untere Muskel erholt sich bei solcher Behandlung dieses Mal erheblich besser, als der obere. Nach aufgehobener Circulation (*"B + C 8 c c*) macht trotz der ferneren, zeitweilig eingeschalteten Erholungszeiten von 2 Min. (2 M. 2 M. 2 M. u. s. w.) die mittlere Ermüdung weitere Fortschritte. Als beide Muskeln auf den Grad der Leistungsfähigkeit gesunken waren, welchen sie vor Beginn der Bluttransfusion hatten, wurde der Versuch unterbrochen. Wir sehen aus diesem Verlaufe, dass bald der eine, bald der andere Muskel an Leistungsfähigkeit überwiegt und auch dieser Versuch bestätigt wieder unsere Vermuthung, dass die Gesammtermüdung durch anfängliche, grössere Arbeitsleistungen nicht beschleunigt werde.

Zugleich hat dieses Experiment gezeigt, dass vereinzelte längere Ruhepausen, ohne Zufuhr von sauerstoffhaltigem Blute, nur ganz vorübergehende Erholung ermöglichen.

Vergleichen wir die Leistung eines Sommer-Frosches (Taf. IV) mit der eines Winter-Frosches (Taf. V), so finden wir nicht nur grössere und anhaltendere Arbeitskraft bei jenem, sondern auch nach der Ermüdung grössere Empfänglichkeit für erholende Stoffe, als bei diesem. Bei beiden sehen wir keinen nachhaltigen Einfluss zeitweiliger Arbeit mit grösseren Gewichten auf die Leistungsfähigkeit, hingegen für die Elasticität

des Muskelgewebes sehr schädliche Nachwirkung, wenn grössere Gewichte dauernd (Belastung) oder auch nur periodisch (Ueberlastung) die Muskeln gedehnt hatten.

- Die von der Circulation ausgeschlossenen Muskeln verlieren ihre Leistungsfähigkeit bekanntlich nicht nur im erregten, sondern auch im ruhenden Zustande. Die Zeit des Absterbens bis zur völligen Erregungslosigkeit variierte bei meinen Experimenten zwischen 1 Stunde (ausnahmsweise) und mehr als 2 Tagen ¹⁾ unter übrigens gleichen Bedingungen. Im Allgemeinen sind die Muskeln der Frösche im Sommer und Herbst dauerhafter als im Winter.

In den ersten Stunden nach dem Tode, während welcher die meisten meiner Experimente ablaufen, macht sich das Absterben der Muskeln selten bemerklich. Ermüdungscurven, welche bei Reizintervall von $\frac{1}{2}$ Min. u. m. gewonnen werden, sind jedoch bereits durch das Absterben beeinflusst. Daher habe ich bei den meisten Versuchen Intervalle von 2 bis 12 Sec. angewendet, nur intercurrent grössere Pausen eintreten lassen.

Die geradlinige Ermüdungscurve zeigt sich bei allen diesen Intervallen.

II. Die Differenz D der Ermüdungsreihe nimmt ab, wenn die Reizintervalle wachsen.

Es wäre vergebliche Mühe, wenn man versuchen wollte, durch Vergleichung zweier Muskeln diesen Satz zu beweisen. Die schon wiederholt hervorgehobenen, individuellen Verschiedenheiten selbst analoger Muskeln des gleichen Frosches machen es unmöglich, die verhältnissmässig kleinen Unterschiede der Ermüdung bei verschiedenen Reizintervallen zu erkennen.

Glücklicherweise setzt uns eine ganz überraschende Eigenschaft des Muskels in den Stand, auch bei vergleichenden Experimenten mit einem Präparate uns zu begnügen. Diese Eigenthümlichkeit besteht in einer schon oben angedeuteten Unabhängigkeit des Muskels von der Grösse der Leistung, welche

¹⁾ *du Bois-Reymond* (Untersuchungen über thier. Electricität Band 2, S. 164) hat nach 112 Stunden galvanische Präparate von Winter-Fröschen reizbar gefunden.

er vor dem Augenblicke, in welchem wir ihn beobachten, vollbracht hat.

Nur die Anzahl der Impulse, welche ihn in Erregungszustand versetzt haben, bestimmt die Höhe seiner gegenwärtigen Leistungsfähigkeit.

Es besitzt also jeder Muskel einen individuellen, während seiner Lebensfähigkeit unzerstörbaren Charakter, welcher sich vornehmlich in der Grösse der Ermüdungs-Differenz D ausprägt.

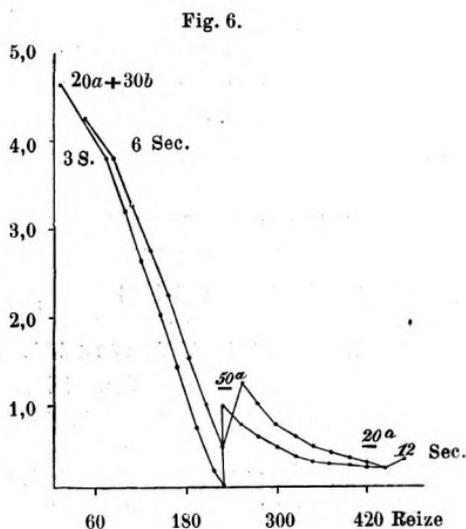
Demgemäss arbeitet der Muskel, so oft er auch seinen Zuckungsrhythmus hat wechseln müssen, in jedem Ermüdungsstadium, bei beliebigem Reizintervalle in derselben Weise weiter, als wenn er alle bis dahin ausgeführten Contractionen von Anfang an in dem gegenwärtigen Intervalle gemacht hätte.

Die Höhen gleicher Intervalle mit einander verbunden, ergeben Ermüdungscurven, welche von einem gemeinsamen Anfangspunkte im Allgemeinen geradlinig und divergent zur Abscisse abfallen, indem die Ermüdungs-Linie kleinster Intervalle den steilsten Verlauf nimmt.

Fig. 6 giebt eine Anschauung von dem Resultate, welches ein nach den oben mitgetheilten Principien angestellter Versuch ergeben hat.

In dem entsprechenden Experimente war der linke *Triceps femoris* eines Frosches, welcher erst mit $20a + 30b$, später mit $50a$, schliesslich mit $20a$ gelastet war, in periodischem Wechsel, je 12mal in 3secundigen Pausen, dann je 12mal in 6secundigen, gereizt worden.

Die mittleren Höhen von jeder Zuckungsperiode, um das zehnfache vergrössert, gaben die Richtpunkte der gezeichneten Ermüdungslinien.



Die Nummern an der Abscisse bezeichnen die Gesamtzahl der Zuckungen beider Intervalle.

Die Differenz D der Ermüdungsreihe des mit 20 Gr. be- und mit 30 Gr. überlasteten Muskels bei 3 Sec. Intervall, D_3 ist = 0,0229 (wenn man den Haupttheil der Curve zur Berechnung verwendet), D_6 ist = 0,0200.

Als die kürzere Reihe (3 Sec. Intervall) auf 0 gesunken war, wurde der Muskel mit 50 Gr. belastet.

Die hyperbolischen Ermüdungscurven convergiren, ohne durch Minderung der Last (20a) wesentlich abgelenkt zu werden; Rhythmus von 12 Sec. lässt die Curve etwas steigen.

Diese scheinbar paradoxe Convergenz wird erklärt werden, wenn die charakteristischen Merkmale zur Sprache kommen werden, welche die Ueberlastung von der Belastung unterscheiden.

Der Horizontalstrich bei 50a giebt an, um welche Grösse der mit 50 Gr. belastete Muskel über die Länge, welche er in Folge der vorhergegangenen Dehnungen bleibend angenommen, sich gedehnt hatte. Der Strich unter 20a bezeichnet den Werth der bleibenden Dehnung.

Die Haupt-Resultate einiger anderer, nach ähnlichem Plane angestellten Experimente geben folgende Zahlen-Tabellen. In diesen bezeichnet R den rechten, L den linken *Triceps femoris*. Die Muskeln sind mit Ausnahme von 3) und 8) paarweise geordnet, a und b heisst Belastung, resp. Ueberlastung mit der bezifferten Anzahl von Grammen.

	1) $R. 40a.$	2) $L. 40a+30b.$	3) $R. 20a.$	4) $R. 40a+40b.$	5) $L. 40a+30b.$
$D_3 =$	0,0186	0,0149	0,0244	0,0174	0,0154
$D_6 =$	0,0160	0,0128	0,0204	0,0155	0,0128

	6) $R. 40a+40b.$	7) $L. 40a+40b.$	8) $R. 20a.$	9) $R. 20a.$	10) $L. 20a.$
$D_3 =$	0,0247	0,0208	0,0239	0,0235	0,0238
$D_6 =$	0,0208	0,0167	0,0218	0,0199	0,0208

	11) $R. 5a+35b.$	12) $L. 20a+20b.$
$D_3 =$	0,0113	0,0154
$D_6 =$	0,0079	0,0125

	13) $R. 20a.$	14) $L. 20a+30b.$	15) $R. 5a+35b.$	16) $L. 20a+20b.$
$D_3 =$	0,0192	0,0164	0,0201	0,0178
$D_6 =$	0,0157	0,0139	0,0154	0,0096

17) *R. 5a+15b.* 18) *L. 5a+15b.*

$$D_3 = \quad 0,0282 \quad \quad 0,0177$$

$$D_{12} = \quad 0,0229 \quad \quad 0,0142$$

19) *R. 5a+15b.* 20) *L. 20a.* 21) *R. 5a+15b.* 22) *L. 20a.*

$$D_3 = \quad 0,0348 \quad \quad 0,0344 \quad \quad 0,0303 \quad \quad 0,0373$$

$$D_6 = \quad 0,0296 \quad \quad 0,0342 \quad \quad 0,0265 \quad \quad 0,0322$$

$$D_{12} = \quad 0,0266 \quad \quad 0,0286 \quad \quad 0,0239 \quad \quad 0,0287.$$

Diese Zahlen beweisen, dass bei demselben Muskel mit kleineren Intervallen stets eine grössere Ermüdungs-Differenz auftritt, als bei Arbeitsleistung in grösseren Intervallen.

Weitere Schlüsse sind aus den Zahlen nicht zu ziehen. Die Unterschiede der D zweier Muskeln unter gleichen Verhältnissen, sind viel grösser, als die der Differenzen (D) sehr verschiedener Intervalle bei einem Muskel. (Vergl. D_3 und D_{12} bei beiden Muskeln obiger Reihe (17 u. 18)).

Die absolute Grösse der D beeinflusst das Verhältniss der Differenzen nicht. Nur im Allgemeinen kann man sagen, dass, wenn die Intervalle sehr bedeutend differiren, auch die Unterschiede der Ermüdungsdifferenzen sehr gross sind.

Bevor ich einige facsimilirte Stücke von Originalzeichnungen vorlege, welche prägnanter als Zahlen das oben belegte Gesetz erläutern, sei es gestattet, eine Erscheinung zu besprechen, deren eingehendes Studium mich zu dem obigen Gesetze geleitet hat. Bei längeren Versuchsreihen über Muskelarbeit, wird dieser specielle Fall sich häufig geltend machen.

Wenn nämlich aus irgend einem Grunde der Versuchsrhythmus im Beginne des Experimentes eine Weile unterbrochen wird, so bemerkt man, selbst nach langer Ruhe, keine Erhöhung der nun folgenden Zuckungen, auch wenn diese schon ganz sichtlich unter das Zuckungsmaximum gesunken sind.

Hat aber der Muskel eine grössere Reihe von Contractionen ausgeführt und wird auch nur etwas längerer Ruhe überlassen, als die bisherigen Rhythmen ihm gewährten, so sieht man beim nächsten Reize seine Zuckung sich weit über das Niveau der letzten Höhen erheben, nach 3 oder 4 Reizen im vorigen Tempo aber die Zusammenziehungen wieder auf ihren gesetzmässigen Werth sinken (vergl. Taf. IV Reihe 2 und 5 von unten bei »12 Sec. Ruhe«).

Auch *Marey* ¹⁾ macht darauf aufmerksam, dass eine bestimmte Erholungszeit einen ausgesprochenen Effect habe, wenn der Muskel durch vorgängige Arbeit ermüdet ist, als im frischen Zustande.

Meine Versuche, den Ort in den Ermüdungscurven zu finden, an welchem längere Ruhepausen ihren erholenden Einfluss geltend zu machen beginnen, zeigten mir das in Rede stehende Gesetz.

Die scheinbare Incongruenz der Effecte von Ruhepausen in verschiedenen Stadien der Muskelermüdung, erklärt sich leicht durch die gesonderte Summirung der für jedes Reizintervall verschiedenen grossen Ermüdungsdifferenzen.

Es wäre also z. B. die 10te Zuckung bei 3 Sec. Intervall, wenn $D_3 = 0,02$, kleiner als die 10te Zuckung bei 6 Secunden Intervall, wenn $D_6 = 0,04$,

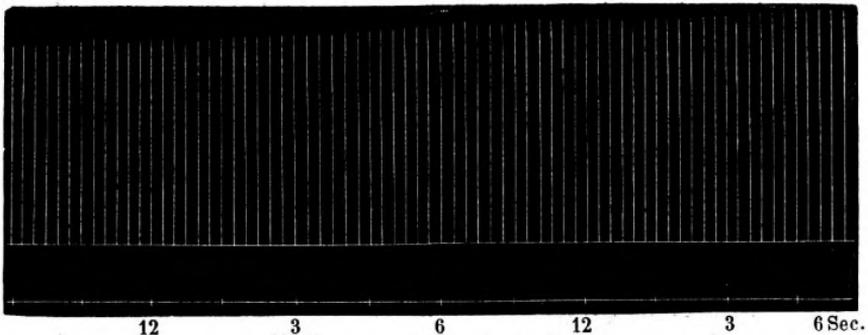
$$\text{um } 9 \cdot (0,02 - 0,04) = 0,09,$$

während die 100te Contraction bei 3 Sec. Intervall von der 100ten bei 6 Sec. Intervall sich unterscheiden würde:

$$\text{um } 99 \cdot (0,02 - 0,04) = 0,99.$$

Folgende Facsimilia mögen das bewiesene Gesetz versinnlichen.

Fig. 7.



Sehr wenig ermüdeten Muskel, mit 20 Gramm Ueberlastung, bei periodisch wechselnden Reizintervallen von 6, 3 und 12 Secunden.

Fig. 7 giebt die Höhen wieder, welche der frische *Triceps femoris dextri* eines grossen, unlängst gefangenen Frosches mit 20 Gramm Ueberlastung aufzeichnete, in Folge von Reizen, welche

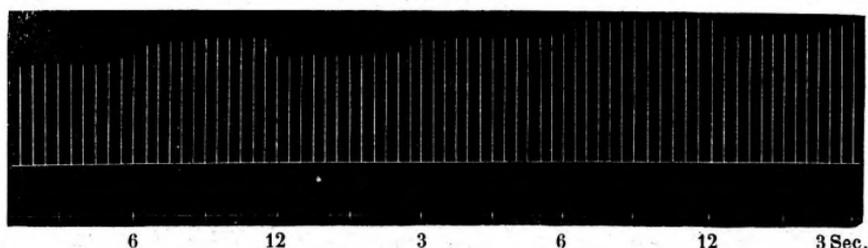
1) Du mouvement dans les fonctions de la vie. Paris 1868. S. 344.

nach Pausen von 6, oder 3, oder 12 Sec. in regelmässigem Wechsel einander folgten.

Benachbarte Höhen, welche verschiedenen Intervallen entsprechen, differiren nur sehr wenig, selbst am Ende (links) dieser Zuckungsreihe, obwohl daselbst die Contractionsgrösse schon erheblich abgenommen hat.

120 fernere Zuckungen hatte der Muskel vollbracht, als er in das Ermüdungs-Stadium trat, in welchem er die in Fig. 8 dargestellten Zusammenziehungen aufschrieb.

Fig. 8.



Mässig ermüdeter Muskel, mit 20 Gramm Ueberlastung, bei periodisch wechselnden Reizintervallen von 3, 12 und 6 Sekunden.

Die Höhen stufen sich deutlich mit abnehmenden Intervallen ab.

Endlich geräth der Muskel in einen Ermüdungszustand, in welchem das kleinste Intervall (3 Sec.) keine genügende Erholung mehr für eine sichtbare Contraction zu Stande kommen lässt.

Fig. 9 giebt ein Bild von diesem Verhalten.

Fig. 9.



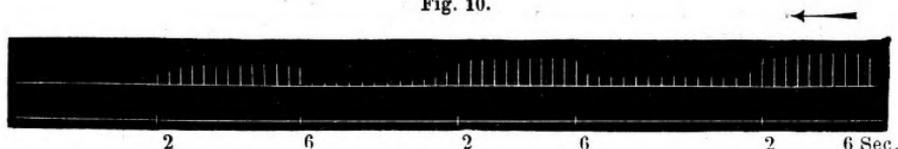
Stark ermüdeter Muskel, mit 20 Gramm Ueberlastung, bei periodisch wechselnden Reizintervallen von 12, 6 und 3 Sekunden.

Während [hier die Zuckungen bei 12 Sec. Intervall noch ganz beträchtlich sind, bei 6 auch noch recht merklich, verschwinden sie bei 3, nach 2 schwachen Erhebungen gänzlich, um beim langsamen Tempo von 5 Schlägen pro Minute (12) wieder in solcher Grösse aufzutreten, dass eine Verbindungs-

linie der Höhenendpunkte die Gipfel der vorhergehenden 12 Sec.-Höhen gleicher (absteigender) Stromesrichtung trifft. Ebenso ist die Linie, welche die höchsten Punkte der nach aufsteigenden Stromesreizen gezeichneten Zuckungen verbindet, eine gerade. Einige Abweichung zeigt stets die erste Höhe nach dem Wechsel des Tempos, in Zuckung förderndem, oder hemmendem Sinne, je nachdem zuvor langsames oder schnelleres Tempo gegolten hatte.

Zur Illustration des merkwürdigen Gesetzes, dass Reize, welche wegen ihrer Häufigkeit beim ermüdeten Muskel geringe oder keine Zuckung mehr auslösen, doch den gleichen Ermüdungseffect haben, wie seltenere und darum höhere, diene ferner folgende Zeichnung.

Fig. 10.



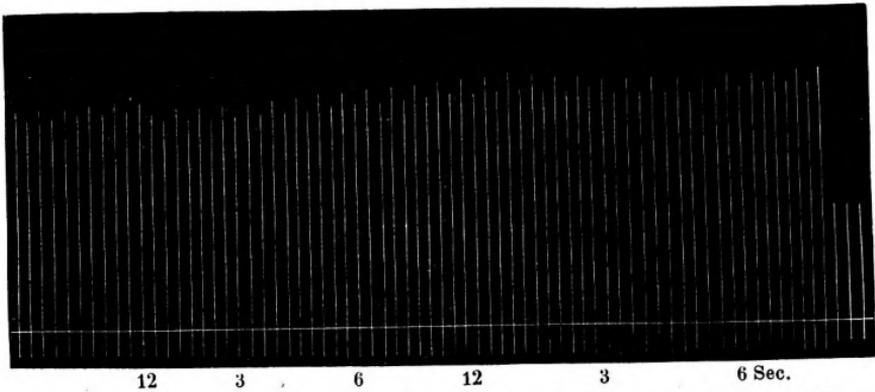
Stark ermüdeten Muskel, mit 20 Gramm Ueberlastung, bei periodisch wechselnden Reizintervallen von 6 und 2 Sekunden.

Die Verbindungslinie der Zuckungsgipfel nach 6secundigen Pausen ist eine gerade, ebenso wie die der kleineren in 2secundigen Intervallen gezeichneten. Diese sinkt am Ende der Reihe in die Abscisse.

Die Contractionen sind bei Reizen aufsteigender wie absteigender Stromesrichtung gleich gross.

In analoger Weise, wie soeben ein überlasteter Muskel betrachtet worden ist, werden wir den Ermüdungsgang eines mit 20 Gramm belasteten Muskels verfolgen. Die Höhenreihen eines noch wenig ermüdeten Muskels (nach etwa 50 Reizungen von variabler Stärke, deren drei von gleicher Höhe zu späterer Besprechung an dem rechten Ende der Figur aufgezeichnet sind,) stellt folgende Figur dar.

Fig. 11.



Sehr wenig ermüdeter Muskel, mit 20 Gramm Belastung, bei periodisch wechselnden Reizintervallen von 6, 3 und 12 Secunden.

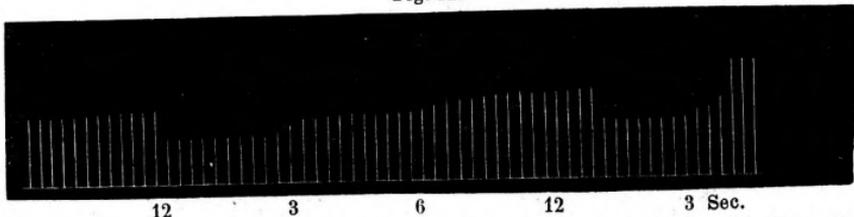
Die Differenzen der Höhen gleicher Stromesrichtung sind nur merklich beim Uebergang von 3 zu 12 Secunden Intervall; aber auch da sehr gering. Sie sind kleiner, als die Unterschiede benachbarter Zuckungen, die zwei verschiedenen Stromesrichtungen entsprechen.

Mit diesen wechselt hier der Effect, während in den meisten Fällen maximale Inductionsströme aufsteigender wie absteigender Richtung gleich wirksam sind.

Die Zuckungshöhen erscheinen nach unten über die Linie verlängert, welche der ruhende belastete Muskel auf die rotierende Trommel zeichnet. Die Bedeutung dieser Ueberdehnungen werden wir später darlegen.

Eine aus der späteren Fortsetzung derselben Arbeitszeichnung ausgeschnittene Partie folgt nachstehend:

Fig. 12.



Mässig ermüdeter Muskel, mit 20 Gramm Belastung, bei periodisch wechselnden Reizintervallen von 3, 12 und 6 Secunden.

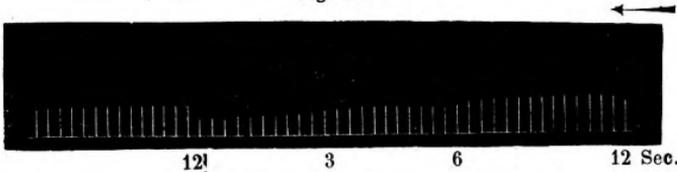
Auch hier sind, wie beim überlasteten Muskel die Höhen entsprechend den Intervallen abgestuft, die Ueberdehnungen sind nicht mehr bemerkbar, ebensowenig die Unterschiede der

Stromesrichtung. Die 3 grösseren Ordinaten zu Anfang der Reihe, benachbarten Zuckungen, einem etwas früheren Ermüdungsstadium zugehörig, sind für einen späteren Vergleich mit den 3 Anfangshöhen in Fig. 11 beigefügt.

Ein wesentlicher Unterschied in den Effecten des verschiedenen Reiztempo auf den überlasteten und belasteten Muskel fängt an, sich bemerklich zu machen, wenn die Zuckungshöhe des letzteren kleiner wird, als die Dehnung des ruhenden Muskels durch das angehängte Gewicht. Von da ab werden die Differenzen der Höhen verschiedener Intervalle mit zunehmender Ermüdung kleiner, wie wir aus Schema Fig. 6 ersehen können.

Demgemäss zeigt Fig. 13, die einem weiter vorgeschrittenen Ermüdungsstadium desjenigen Muskels entspricht, welcher Figuren 11 und 12 gezeichnet hat, erheblich mindere Differenzen der Contractionen verschiedener Intervalle, als Fig. 12.

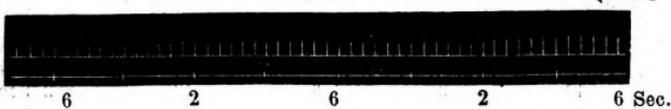
Fig. 13.



Sehr ermüdeter Muskel, mit 20 Gramm Belastung, bei periodisch wechselnden Reizintervallen von 12, 6 und 3 Sekunden.

Wählen wir endlich ein Arbeitsstück aus, welches bei ganz geringer Leistungsfähigkeit eines belasteten Muskels vollbracht worden ist, so finden wir darin kaum noch merkliche Differenzen der Höhen bei Tempowechsel.

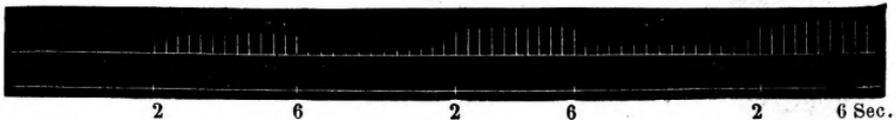
Fig. 14.



Muskel, mit 20 Gramm Belastung, bei periodisch wechselnden Reizintervallen von 6 und 2 Sekunden, nahe dem Ende seiner Leistungsfähigkeit.

Zum instructiven Vergleiche wollen wir Fig. 10 noch einmal betrachten.

Fig. 10.



Stark ermüdeter Muskel, mit 20 Gramm Ueberlastung, bei periodisch wechselnden Reizintervallen von 6 und 2 Sekunden.

Derselbe Muskel, welcher, mit 20 Gramm belastet diese Zeichnung geliefert hat, war kurze Zeit vorher genöthigt, mit 20 Gramm Ueberlastung Fig. 14 zu construiren.

Hier finden wir die letzten Zuckungen bei 6 Sekunden Intervall von ungefähr gleicher Höhe, wie die ersten der Fig. 14; aber in Figur 10 erscheint 2 Sekunden Tempo bald völlig unwirksam, in Fig. 14 sehen wir, dass die häufigeren Reize nur wenig kleinere Contractionen auslösen, als die seltneren.

Später, wenn die Merkmale der belasteten und überlasteten Muskeln zur Sprache kommen werden, wird sich die Ursache ergeben, aus welcher schwachzuckende Muskeln mit der Art der Lastung ihre Empfindlichkeit gegen Tempowechsel ändern.

Nachdem wir nunmehr erkannt haben, dass mit wechselndem Intervalle der Neigungswinkel, welchen die Ermüdungslinie und die Abscisse einschliessen, abnimmt, drängt sich die Frage auf, bis zu welcher Grenze dieser Winkel verkleinert werden kann.

Es ist früher schon angegeben worden, dass bei den meisten Versuchen periodisch nur Reizintervalle von 2 bis 12 Sekunden angewendet worden sind, weil bei sehr langer Dauer des Versuchs das Absterben des Muskels sich störend einmischt. Da jedoch einzelne, eingestreute, grosse Zuckungspausen die Gesamtzeit nicht störend verlängern, so können wir leicht Bestimmungspunkte für die Ermüdungslinie bei sehr grossen Reizintervallen finden, in der Voraussetzung, dass auch bei diesen unsere Linie eine gerade ist.

Aus solchen Versuchen ergab sich, als Intervall, welches maximale Erholung gestattet, das von 3 Minuten. Die maximale Erholung ist aber bei Weitem keine vollständige, wenn wir eben nur Muskeln todter Thiere in Betracht ziehen.

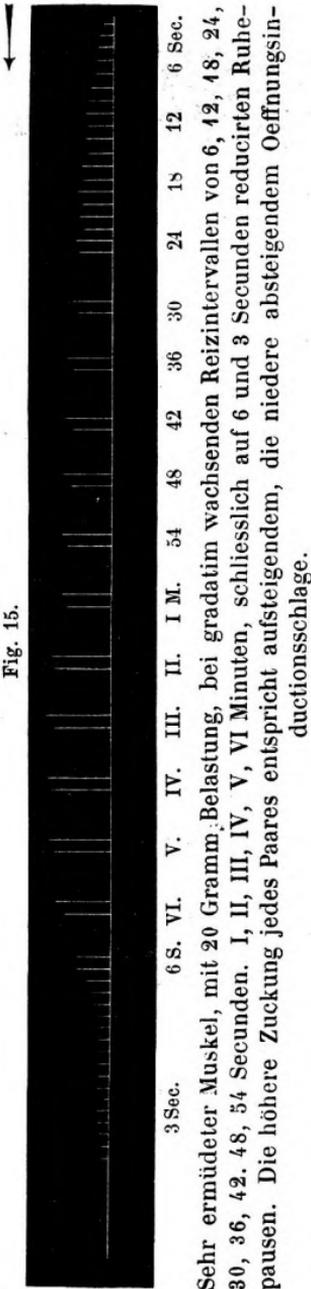
Die Zahl der Contractionen würde sich, wenn es selbst gälänge, die Todtenstarre gänzlich fernzuhalten, im besten Falle verdoppeln, während die gesammte Arbeit bei 3 Minuten Intervallen 30mal länger dauern würde, als bei 6secundigen Pausen.

Ein frischer Muskel zeigt, wie wir eben gesehen haben, kaum merkliche Differenzen seiner Zuckungshöhen bei verschiedenen Zuckungsintervallen, weil die Ermüdungslinien gegen den Anfangspunkt hin convergiren. Daher wird das Zuckungsmaximum im Anfange der Arbeitszeit schon bei sehr kleinen Intervallen nahezu erreicht, während am Schlusse einer Arbeitsreihe mit den Ruhezeiten die Zuckungshöhen beträchtlich wachsen.

Die folgende Figur zeigt das Endstück der Ermüdungsreihe eines mit 20 Gramm belasteten Muskels, welcher zuvor in periodisch wechselnden Intervallen von 6 und 2 Secunden gereizt worden war.

Die Contractionen wachsen in diesem Beispiele schnell, bei Zunahme der Intervalle bis 30 Secunden, dann langsamer bis zu 54 Sec., ausnahmsweise beträchtlich bis 60 Secunden, darauf sehr langsam bis III Minuten, bleiben nahezu gleich, wenn die Ruhezeiten bis IV und V Minuten verlängert werden und mindern sich bei Pausen von VI Minuten, vermuthlich, weil nach der erschöpfenden Arbeit das Absterben schnell fortschreitet. ¹⁾

Diese hier erörterte Erscheinung war im Allgemeinen den Physiologen



1) *Ed. Brücke*. Ueber die Ursache der Todtenstarre. *Müller's Archiv f. Anatom., Physiol. und wissenschaftl. Med.* 1842. S. 185.

längst aufgefallen, ohne dass sie dieselbe weiter verfolgt hatten. (Marianini [1837], Valentin, E. Weber u. A.)

Matteucci¹⁾ hat sogar eine Versuchsreihe mitgetheilt, in welcher er die Abhängigkeit der Kraftzunahme von der Dauer der Erholung bei kurzen Intervallen (2 bis 30 Secunden) bestimmte, und daraus geschlossen, dass die Ruhezeit, während welcher der Nerv seine möglichste Erregbarkeit (*toute l'excitabilité qu'il peut reprendre*) wiedererlangt, desto kürzer ist, je grösser seine Reizbarkeit.

Endlich haben neue Untersuchungen zu dem schon citirten Satze geführt: In jedem Stadium des ermüdeten Muskels giebt es ein im Verlaufe seiner Thätigkeit abnehmendes Zuckungsmaximum, welches durch Ruhe und Blut erreicht, aber nicht überschritten wird. (C. Ludwig und Alex. Schmidt.²⁾)

In dieser hier angezogenen Arbeit ist auch nachgewiesen worden, dass wie die Grösse der möglichen Leistungsfähigkeit eines Muskels (vom Warmblüter) abnimmt, bei jeder neuen tetanischen Contraction, in ähnlicher Weise die Widerstandsdauer gegen Blutleere sich mindert, bei jeder Unterbrechung der Circulation.³⁾

Diese Thatsachen können zu bemerkenswerthen Folgerungen verwerthet werden, welche am Ende dieser Arbeit ihre Stelle finden mögen.

Es erübrigt nun zu sehen, bis zu welchem Werthe der Neigungswinkel der Ermüdungslinie vergrössert werden kann, dadurch, dass die Reizintervalle verkleinert werden.

Man kann das Zuckungstempo bis auf 4 in der Secunde beschleunigen, ohne wesentliche Abweichungen von der gesetzmässigen Ermüdungslinie zu erhalten, dieselbe fällt dann sehr steil ab. Steigert man die Frequenz der Reize bis auf 6 pro Secunde, so verschmelzen die anfänglich separaten Contractionen allmählig zu tetanischer Verkürzung, weil in Folge der Ermüdung die einfachen Zuckungen länger werden (vergl. Fig. 121 in dem erwähnten Buche von Marey).

1) Action physiologique du courant électrique. Ann. de Chim. et de Phys. 2^e série, T. 19 (Janvier 1847) p. 66.

2) l. c. p. 37.

3) l. c. p. 35.

Damit wäre die Grenze der Beobachtung der Ermüdungsreihen gezogen. Manche Erscheinungen aber machen es wahrscheinlich, dass die Ermüdung in Folge von tetanisirenden Reizen ähnlich verläuft, wie die durch einfache Contractionen verursachte, natürlich modificirt durch die mit der Zuckungsdauer veränderliche Superposition der Zusammenziehungen. Es wäre dann ein Tetanus als eine Reihe von Zuckungen zu betrachten, welche mit der Geschwindigkeit der Einzelreize einander folgen. Diese hätten ähnlichen Ermüdungseffect, wie eine gleiche Reihe von Contractionen, die durch Intervalle geschieden sind, welche Erschlaffung gestatten. ¹⁾

Während der frische Muskel lange auf der Höhe des Tetanus verharret, sinkt der ermüdete schnell vom Maximum seiner Contraction herab, ohne dass darum dieses Maximum viel niedriger wäre, als das der vorhergehenden Zusammenziehung. Ja es kann bei hohen Ermüdungsgraden die Tetanuscurve auf eine Ordinate, die häufig noch ganz beträchtliche Länge hat, zusammenschrumpfen.

In der geringen Abnahme der Anfangshöhen und dem sehr schnellen Absinken der Tetanuscurven späterer Ermüdungsperioden erscheint eine auffallende Analogie mit den oben betrachteten, spitzen Erhebungen der Ermüdungcurve, welche man erhält, wenn man im späteren Verlaufe die gleichmässigen, kurzen Intervalle durch eine längere Pause unterbricht.

Sehr deutlich zeigt sich diese Analogie in den Curvenreihen, welche ich in früherer Zeit von 2 Gastrokneimien eines Frosches hatte zeichnen lassen, um den Einfluss der Arbeit auf die Ermüdung zu eruiren. (Vergl. Taf. III Linie 1 und 3 meiner Dissertation. ²⁾

Es war in diesem Falle der eine Muskel beständig tetanisirt, der andere in Intervallen von beinahe 4 Secunde aus dem Stromkreise geschaltet. Während einer einzelnen Reizungsperiode hielt sich die kammförmige Curve des rhythmisch-contrahirten Muskels längere Zeit über der Abscisse, als die gleichmässig hügelige des tetanisirten, aber bei den folgenden (10—15 Secunden distanten) Perioden blieben nicht nur die Anfangs-

1) Vergl. *Bernstein* Untersuch. üb. d. Erregungsvorgang im Nerven- und Muskelsystem. Heidelberg 1871. S. 94.

2) de Ratione, qua musculorum defatigatio ex labore eorum pendeat. Dissert. Berolini 1863.

höhen der Kämme kleiner, wie diejenigen der Tetanushügel, sondern versagten auch früher gänzlich.

Ein anderes Experiment, in welchem die Reizperioden beider Muskeln nur 5 Secunden lang gewählt wurden, mit ebenso grossen Ruhepausen, lässt schon das allgemeine Ermüdungsgesetz erkennen. Die Anfangshöhen der Tetanuscurven ordnen sich nahezu in eine gerade Linie, ebenso die Anfangshöhen der Kämme, nur dass die letzteren viel früher gänzlich verschwinden als jene. Von den tetanischen Contractionen bleibt bald nur die erste Erhebung übrig, während die kammförmigen Curven auch bei geringer Höhe sämmtliche Zacken erscheinen lassen.

Hier verhalten sich also die aussetzenden Reize zu den tetanisirenden, wie die Reize grösserer Intervalle zu denen kleinerer.

Nach intercurrenten, längeren Ruhepausen erhebt sich die nächste Zuckung, oder auch wohl, in minderm Maasse, ein Paar folgender, weit über das Niveau der sehr frequenten Zuckungsreihe. Die Differenzen zwischen den Höhen nach 5secundiger Ruhe und den Zuckungen von 1 Secunde Intervall, sind natürlich kleiner, als die Anfangshöhen der nach 5secundigen Pausen einander folgenden Tetanuscurven, welche nur noch in einer Ordinate bestehen.

Da aber die tetanischen Anfangshöhen noch mehrere Male wiederkehren, nachdem auch die ersten Höhen der Kammperioden verschwunden sind, trotzdem die Gesamtzahl der passirten Einzelreize im ersten Falle grösser ist, als im zweiten, so muss man die weitere Annahme machen, dass schwache Reize, wenn sie unwirksam geworden sind, nicht mehr, oder wenigstens nicht mehr in dem vollen Maasse ermüdend wirken, wie es die effectlos gewordenen Maximalreize thun. Später aufzuführende Thatsachen werden zeigen, dass diese hier gebrauchte Unterstellung berechtigt ist.

Auch andere Befunde weisen darauf hin, dass die Tetanuscurven steiler abfallen, wenn die Zahl der sie constituirenden Reize wächst.¹⁾ Aus *Engelmann's* Versuchen über die Wirkung von schnellfolgenden Stromstössen ergibt sich, dass mit der Schnelligkeit ihrer Folge die Steilheit des tetanischen

1) *Wundt*. Die Lehre von der Muskelbewegung. 1858. S. 183.

Abfalles wächst, und zwar soweit, dass endlich, anstatt Tetanus einfache Zuckung erfolgt. (Taf. II. Fig. 4 bis 4. ¹⁾)

Diese Grenze »die Anfangszuckung« hat auch *Bernstein* bei Anwendung von Inductionsströmen gefunden. ²⁾

Aeltere dahin gehörige Angaben finden sich bei *Eckard* zusammengestellt. ³⁾ Aus diesen ist auch zu entnehmen, dass für stärkere Ströme eine grössere Zahl von Reizen nöthig ist, um den Tetanus zum Verschwinden zu bringen, als für schwächere (*Heidenhain*).

In einigen beiläufigen Versuchen habe ich meine Voraussetzung bestätigt gefunden, dass ein Tetanus geringerer Reizfrequenz länger anhält, als ein solcher, der aus grösserer Reizzahl constituiert wird, während die Anfangszuckungen der Perioden fast gleich gross sind.

Diesen Betrachtungen über Analogien der Ermüdung bei Tetanus und Einzelarbeit habe ich mehr Platz eingeräumt, als dem noch kaum experimentell begründeten, daher ausserhalb der festen Grenze meiner Arbeit stehenden Gebiete zukäme. Das hohe Interesse aber, welches der Tetanus als eigentlicher vitaler Contractionsmodus beansprucht, schien mir auch einen Hinweis auf noch nicht sicher gestellte Gesetze zu entschuldigen.

Die Grösse der Arbeit eines Muskels in der Zeiteinheit zu ändern, stehen uns zwei Mittel zu Gebote: Wir können 1. die Zuckungsfrequenz, 2. die Grösse der Lastung variiren.

Den Effect, welchen die ersterwähnte Aenderung auf die Ermüdung übt, haben wir bisher behandelt; wie die Ermüdung von der Grösse und Art der Lastung abhängt, bleibt uns in diesem Abschnitte zu ermitteln.

Alle mir bekannten Angaben über den Einfluss der Lastung auf die Ermüdung des arbeitenden Muskels stimmen

1) Beiträge zur allgemeinen Muskel- und Nerven-Physiologie. *Pflüger's* Archiv für die gesammte Physiologie. 1874. S. 3 ff.

2) l. c. S. 100 ff.

3) Experimental-Physiologie des Nervensystems. 1867. S. 107.

darin überein, dass mit den gehobenen Gewichten die Ermüdung zunehme. Daher habe ich mich erst nach vielen Versuchen entschlossen, das folgende Gesetz als gültig anzusehen:

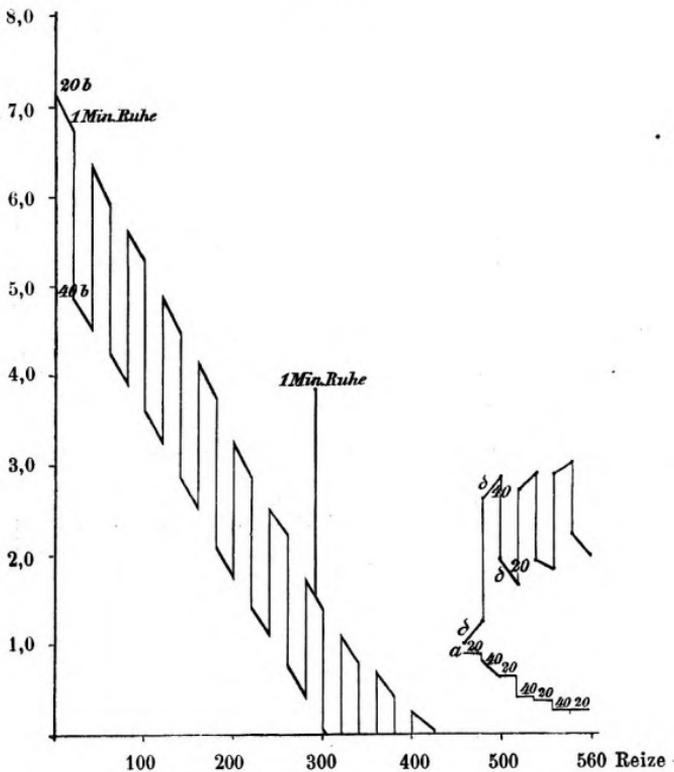
III. *Die Differenz D der Ermüdungsreihe bleibt bei unverändertem Reizintervalle gleich, wenn die Ueberlastungen des arbeitenden Muskels verändert werden. Mit anderen Worten: Wenn ein Muskel abwechselnd mit verschiedenen Gewichten überlastet, in stets gleichen Intervallen maximale Zuckungen macht, so liegen die Endpunkte aller Höhen, auf welche ein Gewicht successive gehoben worden ist, in einer geraden Linie, und alle diese Verbindungslinien sind einander parallel.*

Gleich in erster Linie will ich betonen, was ich früher schon hervorgehoben habe, dass dieses Gesetz, wie die zuvor aufgestellten nur innerhalb der Grenzen normaler Lastungen gültig ist, das heisst, für Gewichte, welche 50 Gramm nicht überschreiten, wenn der in dieser Arbeit vorzugsweise angewendete *m. triceps femoris* des Frosches als Beobachtungsobject dient. Natürlich würden für kleinere Muskel wie z. B. den viel gebrauchten Zungenmuskel, oder den Sartorius, viel geringere Gewichte als normale Grenzlastungen anzusehen sein.

Nach den Erfahrungen, welche wir schon früher über die Unabhängigkeit des Muskels von der Art und Grösse der überstandenen Arbeit gemacht haben, können wir den Vergleich der Ermüdungseffecte verschiedener Lastungen bei einem Muskel vornehmen.

Untenstehendes Schema (Fig. 16) stellt die Ermüdungcurve eines Muskels dar, welcher in periodischem Wechsel mit 20 Gr. (20*b*) und mit 40 Gramm (40*b*) überlastet, bei Reizintervallen von 4 Secunden seine Hubhöhen aufschrieb. Bei 20*b* beginnend, steigt die Curve von dem 20ten Zuckungsende (schwacher Ueberlastung) herab, zur ersten Höhe bei starker Ueberlastung (40*b*); von dem 20ten Hubende der 2ten Zuckungsdoppeldekade herauf zur 3ten und so weiter in gleichmässigem, dünnzackigem Verlaufe.

Fig. 16.



Die Verbindungslinie der oberen Zacken ergibt die Ermüdungcurve bei 20 Gramm Ueberlastung, die der unteren Zacken die Ermüdungslinie für 40 Gramm. Beide Linien senken sich annähernd parallel gegen die Abscisse.

Das letzte Stück der oberen Linie vermindert seine Neigung gegen die Abscisse etwas, nachdem die dem grossen Gewichte entsprechende Ermüdungcurve ihr Ende gefunden hat. Diese

ein wenig verzögerte Ermüdung für kleinere Ueberlastung, nachdem die grössere nicht mehr von der Unterlage abgehoben werden kann, ist eine Erscheinung, welche häufig (jedoch nicht regelmässig) wiederkehrt, und hat wohl ihren Grund in elastischen Nachkürzungen, welche unten besprochen werden.

Der gegenwärtig nicht berücksichtigte 2te Theil der Figur vom 440sten Reize ab, welcher den Zustand der Elasticität und Contractilität des ermüdeten, belasteten Muskels characterisiren soll, wird bei Besprechung der Eigenheiten belasteter Muskeln, erklärt werden.

Das Versuchsergebniss, welches obige Figur versinnlicht, darf als gut übereinstimmend mit dem aufgestellten 3ten Gesetze angesehen werden, wenn man im Auge behält, dass die Curve die Contractionsgrössen, also auch deren Differenzen um das 40fache vergrössert darstellt.

Zwei eingeschobene Ruhepausen von je 1 Minute Dauer, inmitten der 4. und der 8. Zuckungsdoppeldekade schwacher Ueberlastung, zeigen wieder den Unterschied der Ruhewirkung bei frischem und ermüdetem Muskel: im ersten Falle ist kaum eine Erhebung merklich, im zweiten steigt die erste Zuckung nach der Erholung bis nahezu 4,0 Mm. hoch, während die benachbarten 1,5 Mm. gross sind.

Die Convergenz der 2 Ermüdungslinien ist sehr unerheblich. Die mittlere Differenz D zweier benachbarter Zuckungshöhen des Muskels, bei 20 Gramm Ueberlastung, beträgt 0,0186, bei 40 Gramm 0,0163.

Die grössere Neigung kommt also hier der Ermüdungslinie zu, welche dem kleineren Gewichte entspricht und dieses Verhältniss macht sich durchweg bei analogen Experimenten bemerklich.

Es widerspricht dies geradezu der allgemeinen Annahme, dass Arbeit mit grösseren Gewichten, die Muskelermüdung beschleunigt.

Die Ursache dieser auffallenden Erschrinung ist in den durch die wechselnde Belastung eigenthümlich modificirten Dehnungsverhältnissen des Muskels zu suchen. Derselbe wird nämlich, während des Actes der Contraction von dem Gewichte, das in der Ruhe unterstützt worden, gedehnt, und diese Dehnung hinterlässt eine geringe Nachwirkung, die sich allmählig

während der Ruhe und (scheinbar schneller) während der Verkürzung mit leichteren Gewichten verliert.

In Folge dieser Nachwirkung ist der entlastete, ruhende Muskel etwas länger, als er ursprünglich gewesen, und macht (wenn ich mich so ausdrücken darf) während der Zusammenziehung etwas todten Gang. Der Zug am Gewichte erfolgt in etwas späterem Stadium der Contraction, die ganze Verkürzung wird ein wenig geringer.

Nach den Angaben von HELMHOLTZ¹⁾ dauert nämlich die latente Reizung des mit 40 Gramm überlasteten Muskels, 0,02 Sec., in späterem Ermüdungsstadium 0,025 Sec.; die latente Reizung des mit 20 Gramm überlasteten Muskels währt 0,0154 bis 0,017 Sec. Die Gewichts-differenz von 20 Gramm entspricht also den Zeitunterschieden von 0,0049 bis 0,008 Sec. (nach grossen Ueberlastungen). — Wird also der mit 40 Gramm überlastete Muskel um 20 Gramm entlastet, (ohne dass man ihn aufs Neue auf seine nunmehrige, natürliche Länge einstellt) so wird er den Beginn des Hubes verspäten, und zwar um einen mit der Dauer der Nachwirkung wechselnden Bruchtheil der obigen Zeitdifferenz.²⁾ Diese Verzögerung fällt aber ungefähr in denjenigen Theil der Zuckungcurve des unbelasteten Muskels, welcher nach KLÜNDER'S³⁾ Bestimmungen der grössten Kraftentwicklung entspricht (in die 3. und 4. $\frac{1}{400}$ Sec.) und kann mithin schon einen merklichen Einfluss auf die Ausgiebigkeit der Zuckung haben.

Daraus erklärt sich die stärkere Neigung der für 20 Gramm Ueberlastung construirten Ermüdungslinie, im Vergleiche zu der 40 Gramm entsprechenden (Fig. 16).

Die Elemente der ersteren stehen unter der schwächenden Macht der Nachdehnung durch das grössere Gewicht, die Elemente der letzteren werden günstig beeinflusst durch die Rehabilitation der Elasticität, während der verminderten Reckung.

Später wird mit Hülfe des zweiten Theiles der Fig. 16 gezeigt werden, dass in der That die Nachdehnung so zu Stande kommt, wie es hier vorausgesetzt ist.

1) Messungen über den zeitlichen Verlauf der Zuckung etc. in Müller's Archiv für Anat. Physiol. und wissenschaftl. Medicin. 1850. S. 307.

2) Vergl. Helmholtz l. c. S. 312 u. S. 323 §. IV.

3) Voruntersuchungen über d. zeitlichen Verlauf der Muskelzuckung. Arbeiten aus dem Kieler physiol. Institut. 1869. S. 123.

Die schon erwähnte, verminderte Neigung des Endstückes der oberen Ermüdungslinie (für 20 Gramm), nachdem die untere (für 40 Gramm) in die Abscisse gesunken ist, wird nunmehr erklärlich. Nachdem der erschöpfte Muskel unfähig geworden, die Spannung von 40 Gramm zu überwinden, gelangt er bei den folgenden Reizen zu immer geringeren Spannungshöhen, welche von Zuckung zu Zuckung abnehmenden Gewichten entsprechen, daher verliert die Nachdehnung mehr und mehr an Umfang und lässt die Ermüdungcurve flacher abfallen.

Dem Verdachte zu begegnen, dass der regelmässige Wechsel der Lastung den gleichmässigen Ermüdungsabfall verschulde, möge noch ein Curvenstück hier Platz finden, das den Theil eines Versuchs darstellt, in welchem zwischen die regulären Perioden von je 10 Reizen solche von 20 und 40 Reizen eingeschaltet sind.

Die oberen Liniestücke zeichnen den Ermüdungsverlauf bei 20 Gramm, die unteren den bei 40 Gramm Ueberlastung.

Die mittlere Ermüdungsdifferenz der oberen Linie :

(für 20 Gramm) D_{20} ist = 0,0211,

diejjenige der unteren

Linie: D_{40} = 0,0210.

Bei den meisten derartigen Versuchen zeigten sich die Unterschiede der Ermüdungsdifferenzen zu Gunsten des grösseren Gewichtes:

$$1) D_{20} = 0,0237$$

$$D_{40} = 0,0200$$

$$2) D_{20} = 0,0154$$

$$D_{40} = 0,0133$$

$$3) D_{20} = 0,0160$$

$$D_{40} = 0,0140$$

Untermaximale Reize.

$$D_{20} = 0,0178$$

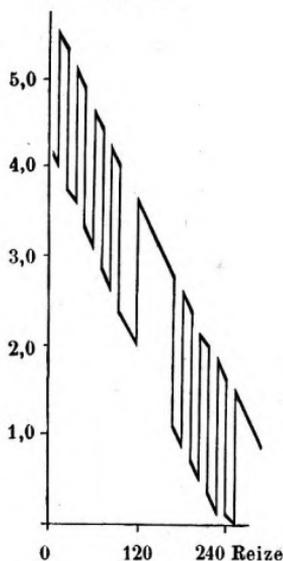
$$D_{40} = 0,0174$$

$$D_{20} = 0,0116$$

$$D_{40} = 0,0100$$

Maximale Reize.

Fig. 17.



$$4) \begin{aligned} D_{20} &= 0,0351 \\ D_{50} &= 0,0300 \end{aligned}$$

$$5) \begin{aligned} D_{20} &= 0,0284 \\ D_{50} &= 0,0208 \end{aligned}$$

$$6) \begin{aligned} D_{20} &= 0,0223 \\ D_{50} &= 0,0200 \end{aligned}$$

$$7) \begin{aligned} D_{20} &= 0,0454 \\ D_{50} &= 0,0400 \end{aligned}$$

$$8) \begin{aligned} D_{20} &= 0,0498 \\ D_{50} &= 0,0433 \end{aligned}$$

$$9) \begin{aligned} D_{20} &= 0,0421 \\ D_{50} &= 0,0456 \end{aligned}$$

Freilich geben die Muskeln, bei denen 50 Gramm Ueberlastung, abwechselnd mit 20 Gramm angewendet worden, nicht immer für den ganzen Verlauf gerade Ermüdungslinien.

Zuweilen zeigt der Anfangstheil der 50 Gramm Curve eine nach oben convexe Krümmung, welche verzögerte Ermüdung andeutet, während die 20 Gramm entsprechende Curve häufig mit anfänglicher Beschleunigung der Abscisse zufällt.

Auch diese Abweichungen vom gesetzmässigen Ermüdungsgange werden nach dem, was vorher über den Einfluss der Nachdehnungen gesagt worden ist, verständlich sein.

Die Variationen der Länge, zumal des frischen, noch sehr beweglichen Muskels, wachsen mit der Grösse und der Differenz der Ueberlastungsgewichte.

»Es wird ein Theil der Ueberlastung zur Belastung« bei Uebergang vom leichteren zum schwereren Gewichte; wenn dem schweren das leichte folgt, wird dieses als Ueberlastung »mit Flucht«¹⁾ an den ganz schlaffen Muskel gehängt.

Ebenso, wie mit zwei Werthen der Ueberlastung, kann man mit mehreren unser Gesetz prüfen, indem man dem Muskel verschiedene Gewichte in beliebigem Wechsel zur Hebung übergibt. Man wird auch dann noch die wesentlichen Merkmale der Gesetzmässigkeit erkennen, nur etwas getrübt durch die mannigfach sich kreuzenden Nachdehnungswellen.

Die Reihenfolge der Ueberlastungen bei derartigen Versuchen entsprach den von *Eduard Weber*²⁾ gegebenen Regeln.

Die Resultate eines solchen Experimentes, welches, um seiner Ausführlichkeit willen, als Muster passen kann, wenn es auch an Gesetzmässigkeit anderen Curven ähnlicher Art nach-

1) *A. W. Volkmann*. Versuche u. Betrachtungen über Muskelcontractilität. *Müller's Archiv für Anat., Physiol. etc.* 1858. S. 240.

2) Muskelbewegung. Handwörterbuch der Physiologie. Bd. III. Abth. 2. S. 79.

bunden denken. Der Punkt bei 7,0 gilt als Anfang der Ermüdungslinie für 20 Gramm.

Die 5 geraden Linien, welche hierdurch entstehen, den 5 angewandten Gewichten entsprechend, sind nahezu parallel. Die Ermüdungsdifferenz, welche die Neigung der so gefundenen Ermüdungslinie des mit 20 Gramm überlasteten Muskels bestimmen würde: D_{20} wäre = 0,0192, die nach solcher Methode gefundene Ermüdungsdifferenz für 30 Gr. Ueberlastung: D_{30} wäre = 0,0176, dem entsprechend D_{40} = 0,0189, D_{50} = 0,0183, D_{70} = 0,0112. Keine dieser Ermüdungslinien nimmt alle zugehörigen Curvenstücke vollständig auf.

Am weitesten bleiben wiederum die Grössen der mit 20 Gr. Ueberlastung gezeichneten Höhen (von den mittleren Ordinatenwerthen 2,5 und 1,3) unter den gesetzmässigen.

Der Muskel steht während dieser Zuckungsperioden unter dem schädlichen Einflusse der starken Dehnungen, welche er kurz zuvor von den grossen Ueberlastungsgewichten erfahren hatte. Und zwar ist bei der ersten der Effect bedeutender, als bei der zweiten, weil dieser geringere Gewichte vorausgehen. Bei der dritten, 20 Gr. angehörigen Periode endlich hat der Muskel, durch keine grössere Spannung (als höchstens 30 Gr.) mehr in seiner allmählichen Nachkürzung gestört, die normale Ermüdungslinie annähernd erreicht. Die Curvenstücke, welche 30 Gr. Ueberlastung entsprechen, zeigen ähnliches Verhalten. Das zweite (welches 4 Dutzend Zuckungen umfasst) ist in der Mitte geknickt, weil während kurzer Ruhe (des dann entlasteten Muskels) die Nachkürzung eine Beschleunigung erfahren hat, welche durch das schnellere Tempo nicht übercompensirt wird. Die späteren Curvenstücke für 30 Gr. fallen nahezu in die gesetzliche Ermüdungslinie. Die Anfangshöhe der zweiten Zuckungsperiode bei 40 Gr. Ueberlastung liegt der normalen Ermüdungslinie für 40 Gr., deren Richtung das erste Curvenstück angiebt, ferner, als die Endhöhe derselben. In erhöhtem Maasse zeigt sich bei dem zweiten Stück der 50 Gr. entsprechenden Curve diese Ablenkung; sie hat die Bedeutung einer während der Periode stark abnehmenden Nachdehnung. Für die Ermüdungslinie von 70 Gr. ist nur ein Bestimmungsstück da, welches absolut sehr niedrige Zuckungshöhen umfasst und vielleicht darum flacher abfällt.

Der zweite Theil der Figur, welcher die Ermüdungsverhältnisse bei wechselnder Belastung behandelt, wird später besprochen werden.

Die folgenden Zahlen-Tabellen führe ich noch an, um zu zeigen, dass die Abweichungen vom gesetzmässigen Ermüdungslaufe bei vielfachem Wechsel der Ueberlastungen nicht zufällige sind, sondern durch die Alteration der elastischen Eigenschaften des ruhenden Muskels bedingt; ihrer Grösse nach veränderlich, mit der bei verschiedenen Muskeln sehr variirenden Dehnbarkeit. Die Grössen der Dehnung, welche wie früher (S. 715) mit einem δ bezeichnet worden, dem die Zahl der angehängten Gramme beisteht, sind bei jedem Experimente für einige Gewichte angegeben. Diese Bestimmungen waren zwar mit meinen Apparaten nicht sehr genau zu machen, doch hinreichend, um die grossen Differenzen, welche in der Dehnbarkeit selbst zwischen den 2 analogen Muskeln eines Thieres (vergl. *B* und *C*) bestehen, zu beweisen.

Die Zahlen beziehen sich stets auf wirkliche Contractionswerthe. Als Einheit dient das Millimeter. —

H bedeutet: Gesetzmässige, mittlere Höhe einer Periode.

$H_a - h_a$ Unterschied der gesetzmässigen und der beobachteten Anfangshöhe einer Periode.

$H_e - h_e$ Unterschied der gesetzmässigen und der beobachteten Endhöhe einer Periode.

1) 2) ordnen die Perioden nach zeitlicher Folge.

A.

6 Secunden Reizintervall, von 9) ab 3 Sec. Intervall.

$\delta_{20} = 2,6$ $\delta_{30} = 3,5$ $\delta_{40} = 4,4$ Mm.

	20 Gr.	30 Gr.	40 Gr.	50 Gr.	70 Gr.
<i>H</i>	1) 7,3	2) 5,4	3) 3,7	4) 2,6	5) 0,4
$H_a - h_a$		0,0	0,0	0,0	0,0
$H_e - h_e$		0,0	0,0	+0,4	-0,4
<i>H</i>		8) 2,5	7) 2,0	6) 1,8	
$H_a - h_a$		0,0	+0,42	+0,5	
$H_e - h_e$		0,0	0,0	+0,3	

	20 Gr.	30 Gr.	40 Gr.	50 Gr.	70 Gr.
<i>H</i>	10) 3,7	9) 2,4			
<i>H_a—h_a</i>	+0,55	0,0			
<i>H_e—h_e</i>	+0,5	0,0			
<i>H</i>		11) 1,25	12) 0,12		
<i>H_a—h_a</i>		-0,55	-0,38		
<i>H_e—h_e</i>		-0,45	-0,5		
<i>H</i>		14) 2,05	13) 0,45		
<i>H_a—h_a</i>		+0,35	-0,35		
<i>H_e—h_e</i>		+0,2	-0,4		
<i>H</i>		16) 1,2	15)		
<i>H_a—h_a</i>		+0,15	-0,7		
<i>H_e—h_e</i>		0,0	-0,75.		

B.

$\delta_{20} = 3,3$ $\delta_{30} = 4,3$ Mm. 4 Sec. Reizintervall.

	20 Gr.	30 Gr.	40 Gr.	50 Gr.
<i>H</i>	1) 8,6	2) 5,6	3) 3,5	4) 1,75
<i>H_a—h_a</i>		0,0	0,0	0,0
<i>H_e—h_e</i>		+0,05	+0,05	0,0
<i>H</i>	7) 5,45	6) 3,65	5) 2,55	
<i>H_a—h_a</i>	+0,92	+0,65	+0,25	
<i>H_e—h_e</i>	+0,95	+0,4	+0,25	
<i>H</i>		8) 2,65	9) 0,55	10) 0,0
<i>H_a—h_a</i>		+0,4	-0,18	
<i>H_e—h_e</i>		+0,4	-0,15	
<i>H</i>	13) 2,4	12) 0,7	11) 0,0	
<i>H_a—h_a</i>	+0,45	0,0	-0,2	
<i>H_e—h_e</i>	+0,4	0,0		
<i>H</i>	15) 1,4	14) 0,0.		
<i>H_a—h_a</i>	+0,15	-0,5		
<i>H_e—h_e</i>	+0,15			

C.

 $\delta_{20} = 2,2$ $\delta_{30} = 2,8$ Mm. 4 Sec. Reizintervall.

	20 Gr.	30 Gr.	40 Gr.	50 Gr.
H	1) 7,9	2) 5,5	3) 4,0	4) 2,4
$H_a - h_a$	0,0	0,0	0,0	0,0
$H_e - h_e$	0,0	+0,4	+0,05	+0,4
H	7) 5,5	6) 4,4	5) 3,2	
$H_a - h_a$	+0,7	+0,5	+0,25	
$H_e - h_e$	+0,7	+0,25	+0,45	
H		8) 3,25	9) 1,75	10) 0,3
$H_a - h_a$		0,0	0,0	-0,3
$H_e - h_e$		+0,4	0,0	-0,2
H	13) 3,05	12) 1,75	11) 1,0	
$H_a - h_a$	+0,25	0,0	-0,05	
$H_e - h_e$	+0,35	+0,05	+0,02	
H	15) 2,25	14) 1,0		
$H_a - h_a$	0,0	-0,3		
$H_e - h_e$	0,0	-0,45		

D.

 $\delta_{20} = 1,7$ $\delta_{30} = 2,4$ Mm. 3 Sec. Reizintervall.

	20 Gr.	30 Gr.	40 Gr.	50 Gr.	70 Gr.
H	1) 6,85	2) 5,05	3) 3,5	4) 1,9	5) 0,2
$H_a - h_a$		0,0	0,0	0,0	0,0
$H_e - h_e$		+0,2	+0,3	0,0	-0,4
H	9) 2,75	8) 1,9	7) 1,4	6) 0,85	
$H_a - h_a$	+0,7	+0,4	+0,4	+0,4	
$H_e - h_e$	+0,6	+0,35	+0,4	0,0	
H	11) 1,75	10) 0,85			
$H_a - h_a$	+0,15	0,0			
$H_e - h_e$	0,0	0,0			

E.

 $\delta_{20} = 1,75 \quad \delta_{30} = 2,45 \text{ Mm.} \quad 3 \text{ Sec. Reizintervall.}$

	20 Gr.	30 Gr.	40 Gr.	50 Gr.	70 Gr.
<i>H</i>	1) 6,5	2) 5,0	3) 3,4	4) 2,2	5) 0,2
$H_a - h_a$		0,0	0,0	0,0	0,0
$H_e - h_e$		+0,2	+0,4	0,0	-0,4
<i>H</i>	9) 2,3	8) 4,7	7) 4,3	6) 4,4	
$H_a - h_a$	+0,7	+0,5	+0,175	+0,35	
$H_e - h_e$	+0,5	+0,4	+0,25	+0,32	
<i>H</i>	11) 1,2	10) 0,75			
$H_a - h_a$	+0,2	+0,15			
$H_e - h_e$	0,0	-0,15			

Aus den Tabellen ist ersichtlich, dass die ersten Curvenstücke gesetzmässig abfallen, oder häufig ein klein wenig steiler, wodurch die Differenz $H_e - h_e$ der Endhöhen von den ersten Perioden bei wachsenden Ueberlastungen kleine positive Werthe erhalten; wie z. B. Tabelle E 2) bis 4). Sub. 5) derselben Tabelle ist die Differenz sehr klein, aber negativ (bei 70 Gr. Belastung), ebenso in Tabelle D und A bei 70 Gramm. Die Dehnungen scheinen bei so grossem Gewichte während der unbedeutenden Hebungen nur wenig mehr zu wachsen. Die nächsten Unterschiedswerthe für die Höhen abnehmender Ueberlastung (welche in den betreffenden Zeilen der Tabellen von rechts nach links einander folgen) sind positiv; stets bei 20 Gr. am grössten. Es liegen also die gesetzlichen Ermüdungslinien höher, als die gefundenen Curvenstücke abnehmender Gewichte (s. Tabelle E 6) bis 9). Wenn die Gewichte wieder zunehmen, so mindern sich die Differenzen und werden endlich negativ, d. h. die gesetzlichen Linien verlaufen unterhalb der betreffenden Curvenstücke (Tabelle E 9) bis 10).

So documentirt sich der Einfluss der Nachdehnungen und Nachkürzungen, welcher durch regelmässigen Wechsel der Ueberlastungen wohl etwas gemildert, doch nicht gänzlich eliminirt werden kann. Ein Paar Stücke von Original-Curven sollen wieder die Gewinnungsart der mitgetheilten Resultate erläutern.

Fig. 19 zeigt die Zuckungsreihe eines unermüdeten Muskels bei 6 Sekunden Reizintervallen und wachsenden Ueberlastungsgewichten. Die annähernde Parallelität der Ermüdungslinie ist schon aus diesen Stücken erkennbar.

Ausserdem wird hier wieder das längst bekannte Factum erläutert, dass die Grösse der Contractionen nicht umgekehrt proportional den Ueberlastungen sich ändert; ebenso, dass das Maximum der Arbeit einer Zuckung $h. p$ bei einem mittleren Gewichte auftritt, welches in diesem Falle 30 Gramm ist. Aus dem eben besprochenen Gesetze ergibt sich, dass das Verhältniss der Höhen, auf welche verschiedene Gewichte vom Muskel in demselben Ermüdungsstadium gehoben werden, mit jeder Zuckung sich ändert. — Weil die Höhen der Zuckungszahl umgekehrt proportional abnehmen, die Differenz zwischen den Höhen verschiedener Gewichte aber in allen Ermüdungsstadien dieselbe bleibt, so muss das Verhältniss einer Hubhöhe kleinen Gewichts zu einer gleichzeitigen, grossen Gewichts, mit zunehmender Ermüdung wachsen.

In gleicher Weise wird das Verhältniss der Arbeitsgrössen $pH : Ph$ mit der Anzahl der Contractionen zunehmen.

So bestätigen sich die Beobachtungen von *E. Weber*,¹⁾ denen zufolge »Muskeln, wenn sie ermüdet sind bei

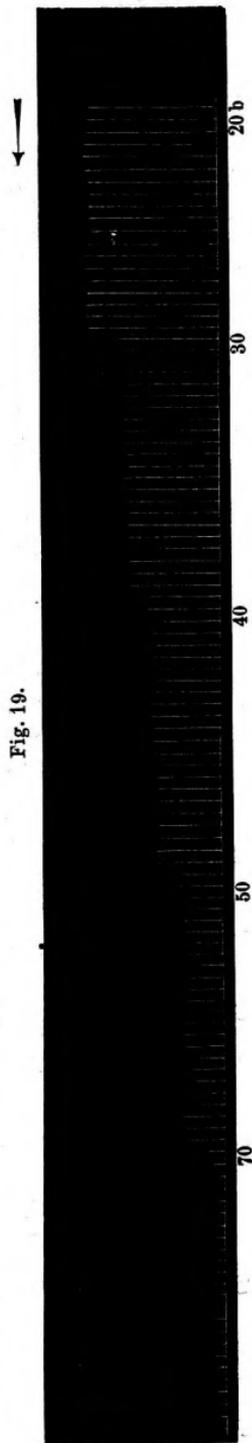


Fig. 19.

Frischer Muskel, bei Reizintervallen von 6 Sekunden, mit gradatim wachsenden Ueberlastungen von 20, 30, 40, 50, 60 Gr. versehen.

1) l. c. S. 99.

leichterer Arbeit unverhältnissmässig mehr zu leisten im Stande sind, als wenn sie zu schwerer Arbeit verwendet werden.«

Während in dieser Figur (Fig. 19) längere Zuckungsperioden für jede Ueberlastung die Richtung der Ermüdungslinie bestimmen, geben in Fig. 20 kürzere, periodisch wiederkehrende Curvenstücke gleichen Gewichts, Bestimmungsorte für den Verlauf der Ermüdungslinie.

Die Verbindungslinien der Endpunkte von Höhen gleicher Ueberlastung sind gerade und einander annähernd parallel. Nur die Höhen der vorletzten Periode von Zuckungen mit 30 Gr. reichen nicht ganz bis an die entsprechende Verbindungslinie.

Mit wachsenden Gewichten nehmen die Hubhöhen stufenweise ab und wachsen wieder in ähnlichem Verhältnisse bei verringerten Ueberlastungen. Jedoch sind die (nach links) aufsteigenden Stufen etwas niedriger, als die absteigenden. Die Ursache von diesem Verhalten ist, wie oben auseinandergesetzt worden, in dem schädigendem Einflusse der grösseren Gewichte, welche den niedrigsten Zuckungsstufen entsprechen, zu suchen. Weder die Höhe der Contractionen, noch die Grösse der geleisteten Einzelarbeit beeinflusst den Gang der Ermüdung. Die sichtbaren Contractionen können selbst auf den Werth 0 sinken, ohne dass die folgende Zuckungsperiode ihren dem Orte und den augenblicklichen Bedingungen entsprechenden Werth ändert.

Muskel mittlerer Ermüdungsstufe, bei Reizintervallen von 6 Sekunden, mit successive wechselnder Ueberlastung von 20, 30, 40, 50 Gramm arbeitend.



Fig. 20.

IV. Die Differenz D der Ermüdungsreihe eines in gleichen Zeitintervallen gereizten, belasteten Muskels bleibt constant, bis die Grösse der Zuckung y gleich geworden ist: der Grösse der Dehnung δ durch das an den ruhenden Muskel gehängte Gewicht. Von dieser Stelle der Reihe an nimmt die Differenz mit der Anzahl n der Glieder ab, und nähert sich dem Werthe: $\frac{\delta^2}{n^2 D}$.

Mit anderen Worten: Die Verbindungslinie der Höhenendpunkte eines mit unveränderlichem Gewichte belasteten, in gleichen Zeitintervallen sich contrahirenden Muskels, verläuft geradlinig, bis die Werthe der Höhen kleiner geworden sind, als die Werthe der Dehnung des ruhenden Muskels durch dasselbe Gewicht. Von diesem Punkte ab wird die Verbindungslinie nahezu eine Hyperbel, deren eine Asymptote die Dehnungslinie des ruhenden Muskels ist.

Schon bei Gelegenheit der Erklärung von Taf. 4, und des daraus gewonnenen Curvenschema Fig. 5, hat das hier formulirte Gesetz angedeutet werden müssen (S. 715). Auch an anderen Stellen ist auf die Besprechung der charakteristischen Unterschiede der Ermüdung belasteter und überlasteter Muskeln, verwiesen worden.

Einige kleine Abweichungen ausgenommen, welche wir bald betrachten werden, verhält sich die von Contraction zu Contraction vorschreitende Ermüdung des belasteten Muskels, wie die des überlasteten.

Die der Zahl der Zuckungen proportional wachsende Ermüdung des belasteten Muskels folgt scheinbar einem anderen Gesetze, sobald die Zuckungsgrösse kleiner geworden ist, als die Dehnung des ruhenden Muskels durch das belastende Gewicht.

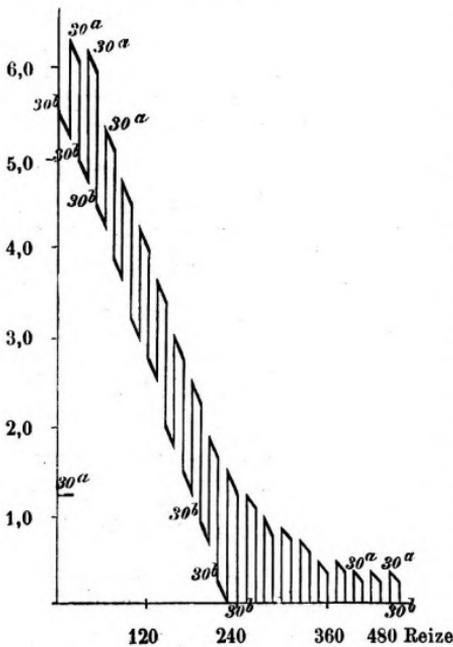
Zum Vergleiche der Wirkung von Ueberlastungen und Belastungen, können wir einen Muskel verwenden, wenn wir die Gewichte so klein wählen, dass keine störende Nachwirkung der Nachdehnungen zu befürchten ist.

Das folgende Schema (Fig. 24), welches mit Hilfe von schon häufig erwähnten Regeln nach den Resultaten eines Experimentes construiert worden ist, gestattet einen schnellen Ueberblick über den Verlauf der 2 den Ueberlastungen und Belastungen zugehörigen Ermüdungslinien. Die Grundlinie des Schema, auf welcher die Anzahl der Reize als Abscissen aufgetragen sind,

entspricht der Gleichgewichtslage des belasteten, wie des überlasteten Muskels.

Die Dehnungsgrösse (1,2 Mm.) des mit 30 Gramm belasteten Muskels ist als Anfangsordinate aufgetragen (^{30a}). Jeder Zuckungsperiode (von 12 Höhen), vom Muskel mit Ueberlastung von 30 Gramm (30b) ausgeführt, folgt eine mit Belastung von 30 Gramm (30a) vollbrachte.

Fig. 21.



Die zweite Periode für 30 a überragt die benachbarten, die übrigen bis zur Höhe 1,3 (= δ 30) liegen ziemlich genau in einer geraden Linie, welcher die Verbindungslinie der Perioden für 30b parallel läuft.

Es ist die Differenz der Ermüdungsreihe für die Belastung mit 30 Gr.: $D_{30a} = 0,0222$, diejenige der Ermüdungsreihe für die Ueberlastung mit 30 Gramm: $D_{30b} = 0,0220$. Von dem Punkte, wo die Zuckungshöhe des mit 30 Gr. belasteten Muskels gleich δ wird, erhalten die Differenzen (d) für die folgenden Belastungsperioden diese, grob durchschnittlich bestimmten Werthe: 1) 0,011 2) 0,008 3) 0,0075 4) 0,007 5) 0,0046 6) 0,0042 7) 0,0025.

Dem Hyperbelgesetze zufolge würden die d folgende Werthe haben: 1) 0,010 2) 0,0084 3) 0,007 4) 0,0064 5) 0,005 6) 0,0046 7) 0,0041.

Zu der Annahme, dass die Zuckungshöhen y , welche kleiner als δ sind, durch die Gleichung $y_n^2 + (n-1)y_n D = \delta^2$ bestimmt werden, hat die Voraussetzung geleitet, dass das Gesetz der Ermüdung für den ganzen Arbeitsverlauf, auch des belasteten Muskels gelte, nur modificirt erscheine in dem Theile der Ermüdungcurve, deren grösste Ordinate gleich δ ist. Von diesem Punkte ab wächst mit jeder Zuckung der Antheil, welchen

die elastischen Kräfte des gespannten Muskels an dem Contractionsacte haben.

Um die Zergliederung des complicirten Vorganges ¹⁾ zu erleichtern, wollen wir folgende Annahmen vorausschicken, deren Berechtigung, innerhalb der Grenzen des jetzt betrachteten, kleinen Zuckungsumfanges, wir später prüfen werden:

1) Ein Muskel, welcher seine Ueberlastung nicht mehr zu heben vermag, vollbringt mit leichteren Gewichten belastet, Zuckungen, deren erste Höhen den Grössen der Gewichte umgekehrt proportional sind.

2) Die Verbindungslinie der, gleichen Gewichten entsprechenden Höhenendpunkte ist eine gerade, und die verschiedenen Verbindungslinien, welche den verschiedenen Gewichten zugehören, sind einander parallel.

3) Die Länge des durch ein Gewicht gedehnten, ruhenden Muskels, nimmt proportional der Gewichtsverminderung ab.

Jetzt wollen wir, beispielsweise, einen Muskel betrachten, welcher soweit ermüdet ist, - dass er eine Ueberlastung von 20 Gr. eben nicht mehr von der Unterlage abheben kann. Wenn wir die Stütze des Gewichtes entfernen, so wird der Muskel durch die Last von 20 Gr. um ein Stück z. B. 1 Millimeter verlängert. Verringern wir jetzt die Last um 1 Gr., so verkürzt sich der Muskel, der Voraussetzung 3) zufolge, um den 20sten Theil seiner Dehnung, also $\frac{1}{20}$ Mm.; es wären mithin durch die Entlastung um 1 Gr., 19 Gr. $\frac{1}{20}$ Mm. gehoben. Wird ein zweites Gramm weggenommen, so wird der elastische Körper um weitere $\frac{1}{20}$ Mm. kürzer und hebt dabei 18 Gr. $\frac{1}{20}$ Mm. Die Befreiung vom 3. Gramm lässt 17 Gr. um $\frac{1}{20}$ Mm. aufwärts bewegen, u. s. w., bis endlich der vom 19ten Gramme erlöste Körper das letzte übrig bleibende 1 Gramm-Gewicht noch um $\frac{1}{20}$ Mm. hebt.

Wir sehen vorläufig von diesem 20sten Gramme ab, welches den Muskel noch belastet. Würden wir es im Ganzen fortnehmen, so verlöre die freie Elasticität den Angriffspunkt, der Muskel verkürzte sich leer, bis auf seine natürliche Länge.

Zum Geschäfte des Entlastens würden wir nur verschwindende Arbeit aufzuwenden brauchen, denn die Gewichte könn-

1) Die einfache mathematische Darstellung. Siehe Monatsber. d. Berl. Akad. d. Wissensch. 1870. S. 636.

ten so angebracht sein, dass der geringste, seitliche Anstoss sie successive abfallen liesse.

Durch das Wegschaffen von 1 Gr. Gewicht haben wir also die vom elastischen Körper geleistete Arbeit von $19\frac{1}{20}$ Millimeter-Gramm ausgelöst, durch grammweise Erleichterung um 2 Gr. im Ganzen die Arbeit $(19+18) \cdot \frac{1}{20}$ Mm.-Gr., durch 3 Gr. die Arbeitssumme $(19+18+17) \cdot \frac{1}{20}$ Mm.-Gr., danach erlangen wir durch die successive Entfernung der Belastungen von 19 Gr. die Gesamtarbeit $(19+18+17+\dots+1) \cdot \frac{1}{20}$ Mm.-Gr.

Die Summe der eingeklammerten arithmetischen Reihe ist $= (19+1) \cdot \frac{1}{2}$, also der Werth des Arbeitsproductes $= \frac{20 \cdot 19}{2} \cdot \frac{1}{20} = \frac{19}{2}$ Mm.-Gr.

Die Grösse der Arbeit, welche durch Hebung eines Gewichtes von 20 Gr. um $\frac{1}{20}$ Mm. geleistet wird, ist $= 19$ Mm.-Gr.; also kann die Hälfte der gesammten Hubarbeit durch Entlastung um 19 Gr. eines vollkommen elastischen, durch 20 Gr. gespannten Körpers gewonnen werden. Der durch 20 Gr. belastete Muskel braucht also, ausser seinen elastischen Kräften, nur eine Arbeit, welche $\frac{1}{2}$ Mm.-Gr. äquivalent ist, aus den erst bei der Contraction sich entwickelnden Kräften hinzuzufügen, um die gegebenen 20 Gr. auf die Höhe $\frac{1}{20}$ Mm. zu fördern.

Um zu ermitteln, welchen Theil von dem 20sten, bisher nicht berücksichtigten Gramme die elastischen Kräfte von $\frac{1}{20}$ Mm. bis auf 0 zu bringen vermögen, müssen wir wieder den Vorgang zerlegen. Wir theilen also dieses 1 Gramm, wie wir es mit den 20 Gr. gethan, in 20 gleiche Theile, und ebenso das restirende $\frac{1}{20}$ Mm.

Wir erhalten so das Product $\frac{(19+18+\dots+1)}{20} \cdot \frac{1}{2} \cdot \frac{1}{400} = \frac{19}{8000}$ Mm.-Gr. als Näherungswerth der Elasticitätsarbeit. Um 1 Gr. $\frac{1}{20}$ Mm. zu heben, bedarf es der Arbeit $\frac{1}{20}$ Mm.-Gr., folglich hat die elastische Kraft nahezu $\frac{1}{2}$ der Gesamtarbeit eines Zückungselementes übernommen.

Gemäss obiger Auseinandersetzung haben bei Hebung von 20 Gr. um 1 Mm., mittelst grammweiser Erleichterung, die elastischen Kräfte eine Arbeit von $\frac{1}{2}$ Mm.-Gr. geleistet. Es fehlt also zur Hälfte der Gesamtarbeit $= 10$ Mm.-Gr. noch $\frac{1}{2}$ Mm.-Gr. Dieses Deficit erklärt sich aus der von uns angenommenen Entlastung in grossen Sprüngen von je 1 Gr. Würden wir $\frac{1}{20}$ Gr. als amoviblen Theil auf die gesammte Dehnungs-

strecke verwenden, wie wir es beim 20sten Gramme gethan haben, so würden wir den Arbeitswerth der Elasticität mit $\frac{(399 + 398 + \dots + 1)}{20} \cdot \frac{399}{2} \cdot \frac{1}{400} = \frac{399}{40} = 10 - \frac{1}{40}$ Mm.-Gr. finden. Es fehlen also zur Hälfte der Gesamtarbeit nur noch $\frac{1}{40}$ Mm.-Gr., statt, wie oben: $\frac{1}{2}$ Mm.-Gr.

Wir vermuthen leicht aus diesen Proben, dass, wenn wir die Hubhöhe δ und das gehobene Gewicht p in unzählige viele, miteinander correspondirende Theile zerlegten, wir mit Hülfe einer Rechnungsoperation, die der vorigen ähnlich wäre, zu dem Werthe $\frac{p\delta}{2}$, als Antheil der elastischen Kräfte an der Erhebung des Gewichtes gelangen würden. Nehmen wir jetzt an, die Differenz von 2 benachbarten Zuckungshöhen des überlasteten Muskels — welche wir als »Differenz der Ermüdungsreihe«, oder »Ermüdungsdifferenz« D bezeichnet haben — sei gleich 0,05, so wäre dies die Höhe der letzten, sichtbaren Zuckung, wenn die nächste gerade = 0 ist. Unter der experimentell begründeten Voraussetzung, dass sich kleine Ueberlastungszuckungen zu gleicher absoluter Höhe erheben, wie die entsprechenden Belastungszuckungen, würde eine, an Stelle der gedachten, 0,05 Mm. hohen Ueberlastungs-Zuckung ausgeführte Belastungs-Zuckung gleich sein: $\delta + 0,05$. Ohne Berücksichtigung der Elasticität würden wir die nächste Zuckung = $\delta - 0,05$ erwarten müssen. Wir finden sie aber grösser, und zwar nahezu = $\delta - 0,025$, sodass, statt der vorher gültigen, constanten Ermüdungsdifferenz von 0,05, eine um die Hälfte kleinere, eingetreten ist. Die folgenden Differenzen werden immer kleiner, und zwar entsprechen sie immer näher dem Werthe: $\frac{\delta 2}{n^2 D}$, wo n die Anzahl der Höhen, von δ als 1 ab gerechnet, angiebt. Der Grund für dieses Verhalten wird aus folgender Betrachtung deutlich werden.

Oben ist gezeigt worden, dass der Muskel, bei der Verkürzung um δ , mit dem zugehörigen Gewichte p , die Arbeit $\frac{p\delta}{2}$ zur gleich grossen, von den elastischen Kräften gelieferten hinzuthun musste, um die Arbeit $p \cdot \delta$ zu schaffen. Der Arbeitswerth der vorhergehenden Zuckung setzt sich, wie das Frühere ergibt, aus den Producten $\frac{p\delta}{2} + p \cdot D$ zusammen, und für alle vorherigen Glieder bleibt der erste Summand der

gleiche, während der zweite mit dem Factor n erscheint, der gleich ist der Anzahl der Höhen y , welche die betrachtete von der Höhe $y_1 = \delta$ trennt. Die constante Arbeitsdifferenz zwei solcher, benachbarter Zuckungen ist demnach $= p \cdot D$.

Bleibe die Differenz der Höhen auch für diejenigen, welche kleiner als δ sind ($y < \delta$) constant, so würde die Arbeit der Zuckung y_2 , welche der Zuckung $y_1 = \delta$ folgt, nach der gegebenen Auseinandersetzung den Werth haben $= \frac{p\delta}{2} - \frac{pD}{2}$, weil die Elasticität des durch die Contraction nicht völlig entspannten Muskels, aus ihren noch restirenden Kräften, für das Zuckungselement $= D$ die Hälfte der Arbeitskraft hergiebt. Infolge der neuen Arbeiterleichterung erreicht die Zusammenziehung einen etwas höheren Werth, die Differenz D wird demzufolge kleiner.

Wir wollen nun diese Abnahme der Ermüdungsdifferenz genauer verfolgen.

Es nimmt, gemäss der Voraussetzung 3, das durch die contractilen Kräfte zu überwindende Gewicht umgekehrt proportional der Verlängerung des Muskels ab. Es bleibt also auf der Zuckungshöhe z für die contractilen Kräfte ein Theil, welcher z proportional ist: $\frac{p}{z} = \frac{p}{\delta}$, denn für $z = \delta$ ist das Gewicht p noch keines Theils seiner Zugkraft von der Elasticität beraubt worden. Somit ist auf jeder Höhe solcher Zuckung z , der Belastungswerth $p = \frac{p \cdot z}{\delta}$.

Der Antheil, welchen die contractilen Kräfte an dem Zuckungsvorgange nehmen, ist soeben, mit Hülfe weitläufiger Elementarberechnung annähernd zu $\frac{z}{2}$ gefunden worden. Hier-

nach ist der Arbeitsantheil der Contractilität $= \frac{pz}{\delta} \cdot \frac{z}{2} = \frac{pz^2}{2\delta}$. Wir fanden früher für die Arbeit $p\delta$ den Arbeitsantheil der Contractilität $= \frac{p \cdot \delta}{2}$. Wir bestätigen jetzt $\frac{p \cdot \delta}{2} = \frac{p \cdot z^2}{2\delta}$, weil $z = \delta$ gesetzt: $\frac{p\delta}{2} = \frac{p\delta^2}{2\delta}$. Gleichermassen fanden wir für jedes Zuckungselement, $\frac{p \cdot z}{2}$ als Werth des Arbeitstheiles der contrac-

tilen Kräfte, da aber $p = \frac{pz}{\delta}$, so ergiebt sich $\frac{pz}{\delta} \cdot \frac{z}{2} = \frac{pz}{2\delta} \cdot z$.

Die Zuckungshöhen des überlasteten Muskels bilden eine arithmetische Reihe, mit der constanten Differenz D , also ist die n^{te} Höhe $y_n = y_1 - (n-1) D$.

Wir wenden nun die sub. 2 formulirte Voraussetzung an, dergemäss die Zuckungshöhen umgekehrt proportional den vom Muskel gehobenen Gewichten wachsen. Diese Annahme wird innerhalb der engen Zuckungs- und Gewichtsgrössen, um welche es sich hier handelt, im Allgemeinen mit dem Thatbestande übereinstimmen, umsomehr, als ja eine Art von Selbstregulirung der Zuckungshöhe im belastet sich verkürzenden Muskel besteht, da, vermöge der mit der Verkürzung proportionalen Abnahme der elastischen Kräfte, der über das gesetzliche Mass sich contrahirende Muskel, mit beständig wachsender Last arbeiten würde, bei sich verringernder Contraction mit Entlastung.

Setzt man demnach $y_1 : y_2 = p_2 : p_1$, oder allgemein $y_1 = \frac{c}{p}$,

berücksichtigt $p = \frac{pz}{2\delta}$ und vertauscht z wieder mit y_n , so kann man aus obiger, linearer Gleichung: $y_n = y_1 - (n-1) D$ die quadratische erhalten:

$$y_n = \frac{2c\delta}{py_n} - (n-1) D,$$

oder:

$$y_n^2 = \frac{2c\delta}{p} - (n-1) y_n D,$$

woraus sich für $n = 1$ und $y_1 = \delta$ die Constante $c = \frac{y_1^2 p}{2\delta} = \frac{\delta p}{2}$ ergibt.

Die Gleichung $y_n^2 + (n-1) y_n D = \delta^2$ bestimmt also die Zuckungshöhen in dem ganzen Verlaufe, von der Höhe ab, welche gleich δ ist.

Diese Gleichung kann man, behufs graphischer Darstellung vereinfachen, indem man für die Zuckungszahl die Abscisse x substituirt, wobei x_n für die Anzahl $n-1$ gilt, weil im 0 Punkte der Abscissenaxe die erste Zuckung aufgetragen ist. Wird nunmehr $x = n-1$ in die Gleichung eingesetzt und der Index n weggelassen, so erhält man:

$$y^2 + Dxy = \delta^2,$$

wo der 0 Punkt von den der Zuckungsanzahl proportionalen Abscissen bei dem Werthe $y = \delta$ liegt. Diese Gleichung stellt eine Hyperbel dar, für welche die x -Axe eine der Asymptoten ist.

Wir haben uns dieser Gleichung schon früher (S. 715) bedient, um die Uebereinstimmung der berechneten Werthe von y mit den gefundenen zu constatiren. Auch für das zuletzt beschriebene Experiment ist die Formel benutzt worden, um die theoretischen Ermüdungsdifferenzen des abwechselnd überlasteten und belasteten Muskels mit den empirisch bestimmten zu vergleichen.

Ueber die Abnahme der Differenzen $y_n - y_{n+1}$ kann man sich mit Hülfe folgender Berechnung eine Uebersicht verschaffen.

Aus der obigen, quadratischen Gleichung ergibt sich :

$$y_{n+1} = \sqrt{\frac{n^2 D^2}{4} + \delta^2} - \frac{n D}{2} = \frac{D}{2} \sqrt{n^2 + \frac{4 \delta^2}{D^2}} - \frac{n D}{2},$$

wodurch die Grösse jeder Zuckung genau bestimmt wird.

Setzt man $\frac{\delta}{D} = \lambda$ und $\sqrt{n^2 + 4 \lambda^2} = w_n$, so wird :

$$y_{n+1} = \frac{1}{2} D (w_n - n) \text{ und analog: } y_n = \frac{1}{2} D (w_{n-1} - (n-1))$$

Der Werth $\frac{y_n - y_{n+1}}{D}$, welcher für die Reihe der Zuckungshöhen, die grösser als δ , constant gleich 1 gefunden war, wird also für die Reihe der Contractionen, die kleiner als δ sind, gleich :

$$\frac{1}{2} (1 + w_n - 1 - w_{n-1})$$

Wenn der Bruch $\frac{\lambda}{n}$ mit wachsenden n hinlänglich klein geworden ist, um eine Vernachlässigung der dritten und höheren Potenzen desselben zu gestatten, so ergibt sich dafür der im Satze IV benützte Näherungswerth :

$$\frac{\lambda^2}{n^2} \text{ oder } \frac{\delta^2}{n^2 D^2}.$$

Es ist nämlich : $w_n = \sqrt{n^2 + 4 \lambda^2} = n \sqrt{1 + \frac{4 \lambda^2}{n^2}}$

und $\sqrt{1 + \frac{4 \lambda^2}{n^2}} = 1 + \frac{2 \lambda^2}{n^2} - \frac{2 \lambda^4}{n^4} + \dots$,

also annähernd :

$$w_n = n + \frac{2 \lambda^2}{n},$$

d. h. genau, bis auf die Glieder von der Ordnung $\frac{\lambda^4}{n^3}$. Hiernach wird :

$$\frac{1}{2}(1 + w_{n-1} - w_n) = \frac{\lambda^2}{n(n-1)} = \frac{\lambda^2}{n^2} + \frac{\lambda^2}{n^2(n-1)},$$

$$\text{weil } \frac{1}{n^2\left(1 - \frac{1}{n}\right)} = \frac{1}{n^2} \left(1 + \frac{1}{n} + \frac{1}{n^2} + \dots\right)$$

Daher ist annähernd, ohne Berücksichtigung der Glieder der Ordnung $\frac{\lambda^4}{n^3}$ oder $\frac{\lambda^2}{n^3}$:

$$\frac{1}{2}(1 + w_{n+1} - w_n) = \frac{\lambda^2}{n^2}.$$

Deshalb ist in der That, bei hinreichend grossem n :

$$y_n - y_{n+1} = \frac{\lambda^2 D}{n^2} = \frac{\delta^2}{n^2 D},$$

wie im Satze IV behauptet worden ist.

Die experimentell gefundenen Grössen der Zuckungshöhen stimmen, wie oben erwähnt, sehr häufig genau mit den theoretisch geforderten überein, aber es finden sich auch Abweichungen, und zwar zuweilen ziemlich bedeutende, wie z. B. in dem Experimente, welches Taf. IV in extenso wiedergibt. Hier fällt anfänglich die Ermüdungscurve des mit 50 Gr. belasteten, (oberen) linken Muskels steiler ab, als die des überlasteten.

Der Grund dieser Abnormität ist nicht in beschleunigter Ermüdung zu suchen, sondern in der Unvollkommenheit der Elasticität bei sehr starken Dehnungen. In der That sehen wir den Muskel durch das Gewicht von 50 Gramm, nachdem er mit demselben überlastet 250 Contractionen gemacht hatte, eine Dehnung um 3,5 Mm. (50a 1ste Reihe) erleiden, und später (50a 2te Reihe), als die Stütze entfernt worden, welche ihn vor den Ueberreckungen durch das fallende Gewicht schützen sollte, noch 0,4 Mm. Nachdehnung, dann aber, bei Entlastung von 30 Gramm (20a 3te Reihe) sich nur um 1,15 Mm. verkürzen, so dass noch 4,5 Mm. Dehnung bei 20 Gr. Belastung bleiben.

Der Muskel hatte also eine sehr beträchtliche, bleibende Ausdehnung erfahren, die sich später, auch unter dem Einflusse der restaurirenden Blutcirculation kaum vermindert (um 0,25 Mm.).

Auch bei Gelegenheit der Versuche mit wechselnden Ueberlastungen habe ich auf die Variationen aufmerksam gemacht, welchen die Muskelelasticität, sowohl wegen individueller Eigen-

thümlichkeiten, wie in Folge vorhergegangener Belastungen unterliegt.

Schon in den ausführlichen Tabellen von *E. Weber* finden sich Belege für die ausserordentliche Veränderlichkeit der Länge des ruhenden Muskels.

Die Tabelle H ¹⁾ z. B. weist folgende Längen bei 5 Gr. Belastung auf: 40,5 — 42,3 — 44,8 — 45, — 45,6 — 46 — 46.

Diese Zunahme ist nicht Folge der Ermüdung, wie auch *E. Weber* selbst angiebt ²⁾, sondern der zwischengeschobenen Belastungen: bis 35 Gr., welche für den dünnen Zungenmuskel ungemein gross sind.

Wir finden die elastische Nachwirkung ebenfalls sehr ausgeprägt in derselben Reihe, bei symmetrisch geordnetem Wechsel von 15 und 5 Gramm.

Je nachdem das schwere oder das leichte Gewicht vorausgeht, haben die Dehnungsdifferenzen $L_{15 \text{ Gr.}} - L_{5 \text{ Gr.}}$ folgende Grössen:

Verkürzung	+5,6, +4,8, +3,0, +2,9, +2,7, +2,7, +2,7
Verlängerung	-4,5, -2,7, -1,2, -2,0, -2,1, -2,1, -2,1

Gegen das Ende der Reihe zu, werden ebensowohl die Differenzen kleiner, als auch die Unterschiede derselben, und nähern sich asymptotisch einem kleinen, festen Werthe, wenn wir von der letzten, wohl irrthümlichen Zahl »50,4« absehen. Folgendes Versuchsschema kann ähnliche Verhältnisse bei einem, abwechselnd mit 40 und 20 Gr. belasteten Muskel nachweisen.

1) l. c. S. 77. 2) l. c. S. 413.

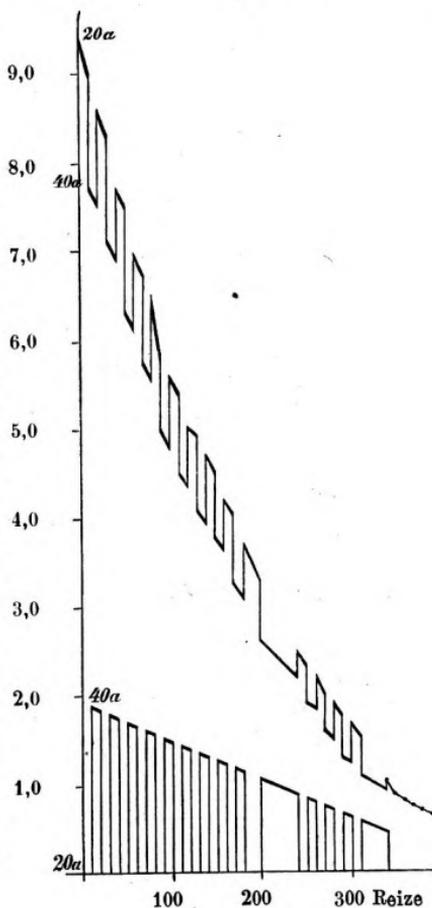
Es soll hier vorzüglich die untere Hälfte der Figur instruiren. Als Abscisse ist die Gleichgewichtslage des mit 20 Gr. Belastung ruhenden Muskels angenommen. Wie bekannt, ist diese keine horizontale, sondern sinkt meistens, in Folge der bleibenden Dehnung ein wenig, wie wir es in dem vorhin besprochenen Experimente (Taf. IV.) gesehen haben.

Auch in vorliegendem Versuche erleidet der Muskel durch 20 Gr. eine bleibende Dehnung von 1,0 Mm., welche hier nicht kenntlich gemacht worden, um die Art, wie sich die Dehnungslinie für 40 Gr. (40a) derjenigen für 20 Gr. (20a) nähert, deutlich zu lassen. Die schmalen Trapeze, welche sich auf der Abscisse erheben, bezeichnen (in Mittelwerthen) die 10mal vergrößerten Dehnungsgrößen des ruhenden, mit 40 Gr. belasteten Muskels. Natürlich sind diese Dehnungshöhen die reducirten Spiegelbilder derjenigen, welche in Wahrheit als Dehnungstiefen gleich weit unter die Abscisse reichen. Wir sehen, dass sie, der Zuckungszahl proportional, sich der 20a Abscisse nähern.

In Wahrheit nähern sie sich nicht continuirlich, sondern mit periodisch wechselnder Neigung, indem die spitzen Winkel der Trapeze etwas grösser sind, in Folge der zeitweiligen Minderspannung, welche eine partielle Restitution der Elasticität gestattet.

Die Ermüdungslinien, welche durch Verbindung der Curvenstücke für 20a und 40a erhalten werden, convergiren nach unten zu erheblich, und treffen sich endlich, nach 330 Zuckungen,

Fig. 22.



um vereinigt weiter zu laufen, während die Dehnungslinien noch relativ grosse Distanz halten.

Der Abfall beider Ermüdungslinien ist in den oberen Theilen nicht völlig geradlinig, auch ist die Ermüdungsdifferenz nicht für beide Gewichte gleich gross. Wir sehen aber wiederum, dass der Ermüdungslinie des leichteren Gewichtes die grössere Neigung zukommt.

Die Versuche mit irgend erheblichen Belastungen geben selten glatte Resultate. Die, auch während der Ruhe, durch wechselnde Gewichte gezerzten Muskeln können den Ermüdungsgesetzen nicht mehr in vollem Masse gehorchen.

Die Veränderlichkeit der Grösse der Elasticität der Muskeln, besonders wenn sie von der Blutcirculation ausgeschlossen, ist übrigens von allen Forschern, welche sich mit diesem Gegenstande beschäftigt haben, erkannt worden. Jedoch kann man die Muskelelasticität für kleine Gewichte als ziemlich vollkommen gelten lassen, wenn man nur die Anfangsdehnung berücksichtigt, welche hier allein wirksam ist.

Man wird nach dem Gesagten zugeben, dass Abweichungen von dem gesetzmässigen Ermüdungsverlaufe, unter Bedingungen, welche die Elasticität zu beeinträchtigen vermögen, nicht als Beweise gegen die Gültigkeit der Ermüdungs-Gesetze angeführt werden dürfen.

In welcher Weise unvollkommene Elasticität die durch dieselbe zu leistende Arbeit modificiren kann, hat *Fick*¹⁾ durch Rechnung und Beispiele erörtert.

Es bleiben noch einige auffallende Eigenthümlichkeiten zu erwähnen, welche im Anfangs- und Endtheil der Ermüdungscurve sich zeigen.

Dem Gesetze zufolge sollten die absoluten Höhen der, mit gleichem Gewichte vollbrachten Zuckungshöhen in gleichem Ermüdungsstadium dieselben sein, mag der Muskel belastet oder überlastet arbeiten.

Der frische Muskel gehorcht jedoch nicht immer diesem Gesetze, und zwar macht er Fehler, oberhalb und unterhalb.

Grosse Belastungen werden meist nicht bis auf dieselbe Höhe gebracht, wie gleich grosse Ueberlastungen. Je grösser die Last, desto beträchtlicher ist das Deficit. Ich muss dieses,

1) Untersuch. über Muskel-Arbeit. 1867. S. 26 u. f.

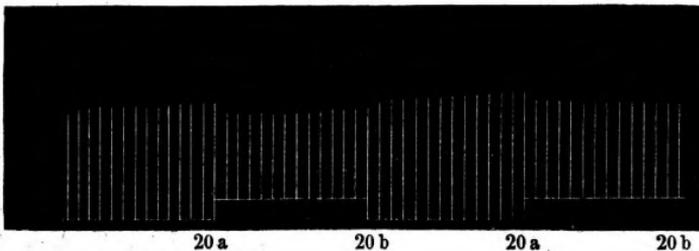
meinen Erfahrungen zufolge, von der Minderung der Elasticität des ruhenden Muskels herleiten, denn die aufzuwendende Energie ist die gleiche, beim belasteten und überlasteten; nur verwendet er sie im ersten Falle zur Bewegung des schon äquilibrirten Gewichtes, im zweiten Falle zur Spannung seiner Fasern bis zur Höhe, die gleich ist dem zu hebenden Gewichte. Die Bedingungen sind sogar beim belasteten Muskel günstiger: denn im Anfange der Contraction hilft ihm die, durch kleine Kraft beschleunigte, grosse Masse. Er verhält sich anfänglich wie ein Muskel, welcher kleine Lasten und damit verbundene äquilibrirte Masse zu bewegen hat.¹⁾ Es entstehen die »Wurfhöhen«, welche die Gleichgewichtshöhen (»Hubhöhen«) übertreffen.

In der That findet man, bei Anwendung nicht zu grosser Gewichte, die Belastungen über das Niveau der Ueberlastungen gebracht.

Es verdient übrigens hervorgehoben zu werden, dass der Fall einer Bewegung äquilibrirter Massen, nebst kleinem Uebergewichte durch meine Versuchsanordnung nicht verificirt ist. Mein Hebel mit Zeichenstift ist nicht äquilibrirt, sondern dehnt den Muskel mit der Intensität eines Gewichtes von 20 Gr. Er ist viel leichter, als das Hebelsystem an einem *Helmholtz'schen* Myographion.

Die nächste Figur zeigt eine derartige Leistung.

Fig. 23.



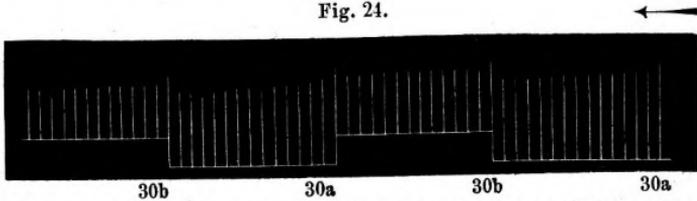
Triceps-Muskel des rechten Schenkels eines mässig ermüdeten Frosches, bei periodisch wechselnder Ueberlastung (20 b) und Belastung (20 a) mit 20 Gramm. Reizintervalle 4 Secunden.

Das folgende Arbeitsstück, welches gleichzeitig mit dem vorstehenden, vom 2ten Muskel des Doppelpräparates vollbracht

1) *Fick* l. c. S. 58.

worden, während ihm 30 Gr., abwechselnd als Ueberlastung und als Belastung überlassen wurden,

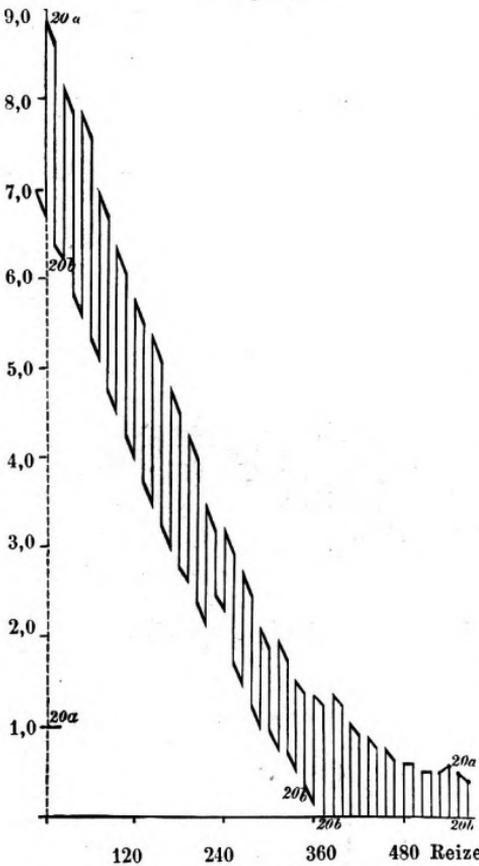
Fig. 24.



Triceps-Muskel des linken Schenkels eines mässig ermüdeten Frosches, bei periodisch wechselnder Belastung (30 a) und Ueberlastung (30 b) mit 30 Gramm. Reizintervall 4 Secunden.

zeigt die Differenzen der beiden Arbeitseffecte im entgegengesetzten Sinne.

Fig. 25.



Die zu jedem Wechsel der Lastungsart verwendete Zeit von 24 Secunden vermag dem Muskel, für je 1 grössere Zuckung Kraft zu geben.

Den Gesamtarbeitsgang, welchem die Probe (Fig. 24) entnommen ist, hat das Schema Fig. 24 dargestellt, den skizzirten Arbeitsverlauf des anderen Muskels, dem wir Fig. 23 verdanken, giebt die folgende Zeichnung wieder. Die entsprechenden Ermüdungslinien für 20 Gr. Belastung (20 a) und 20 Gr. Ueberlastung (20 b) verlaufen annähernd geradlinig und ziemlich parallel, abgesehen von einigen ungesetzmässigen Hebungen oder Senkungen der Zacken, welche von kleinen

Versuchsstörungen herrühren, und wiederum mehr die a Linie, als die b Linie treffen.

Die mittlere Ermüdungsdifferenz der Belastungsreihe :

$D_{20 a}$ ist = 0,0230, diejenige der Ueberlastungsreihe :

$D_{20 b}$ = 0,0204.

Die anfängliche Dehnung durch 20 Gr. ist (gleich 1,0) an der Ordinaten-Linie angegeben. Die wesentliche Ablenkung der a Linie von dem geradlinigen Wege erfolgt nicht in dieser Höhe, sondern schon etwas höher, etwa bei 1,3, gerade an der Stelle, an welcher die b Linie in die Abscisse sinkt. Es beweist uns dieser Umstand, dass eine Nachdehnung um 0,3 Mm. stattgefunden hat, ohne dass die Elasticität des Muskels merklich unter derselben gelitten hätte.

In der That stimmen die von $y_1 = \delta = 1,3$ ab berechneten Werthe von y (d. h. die mittlern Werthe einer Zuckungsdekade) mit den gefundenen recht gut überein :

Gefunden: 1,3 1,325 0,95 0,8 0,65 0,6 0,5 0,525 0,45

Berechnet: - 1,4 0,93 0,8 0,69 0,6 0,53 0,48 0,43

Wer unvermuthet diese Figur ansähe, könnte zu der Vermuthung kommen, die Ursache des flacheren Abfalls der a Linie sei die Ruhe, welche der überlastete Muskel pflegt, während die Reizungsperioden an dem auf die Stütze gesenkten Organe vorbeiziehen. Aber wenn wir nicht schon aus dem elektrischen¹⁾ und thermischen²⁾ Verhalten des Muskels wüssten, dass die Ruhe nur eine äusserliche ist, so würde uns der Gang der Ermüdungslinie des belasteten Muskels überzeugen, dass die Anstrengung und Ermüdung des Muskels ganz die gleiche ist, ob er die Last bewegt oder nur an derselben sich spannt.

Die Uebereinstimmung dieses Befundes mit der *Leber'schen* Anschauung von der Ursache der Ermüdung³⁾, ist aber nur scheinbar, denn die Ermüdung ist keine Function der Spannung, ebensowenig wie der Belastung, sondern nur abhängig von der Zahl der wirksamen Impulse. Auch für diesen Satz finden wir wieder eine Bestätigung in der hyperbolischen Linie, welche denselben Verlauf nimmt, als wenn der Muskel, stets mit 20 Gr. belastet in 4secundigen Intervallen sich contrahirt hätte.

1) *du Bois-Reymond*. l. c. Bd. II. Abthlg. 1. S. 66.

2) *Heidenhain*. Mechanische Leistung, Wärmeentwicklung und Stoffumsatz bei der Muskelthätigkeit. 1864. S. 109.

3) l. c. S. 29.

Bekanntlich ¹⁾ nehmen mit der Ermüdung auch die maximalen Spannungshöhen des Muskels ab, was wir an den Erscheinungen der verringerten, elastischen Nachwirkung schon oben bemerkt haben. Wenn die Ermüdung Function der activen Spannung wäre, so müsste die Ermüdungsdifferenz nicht nur durch den stetig zunehmenden Antheil der hilfreichen, elastischen Kräfte, sondern auch noch durch die gradatim abnehmenden Spannungshöhen retardirt werden.

Die Wurfhöhen, welche wir bei Fig. 23 besprochen haben, verschwinden bei etwas vorgeschrittener Ermüdung. Sie sind, wie es scheint, von der Schnelligkeit abhängig, welche der aufsteigende Theil der Muskelcurve in dem Momente besitzt, wo das volle Gewicht seine hauptsächlichste Beschleunigung erfährt.

Durch bedeutendes Gewicht wird der ganze Gang der Curve erheblich verlangsamt (*Helmholtz, Marey, Klünder* II. cc.)

Ebenso, wie über den Anfangstheil des Zuckungsverlaufes durch die Wurfhöhe einige Nachricht gegeben wird, manifestirt sich auch der Charakter des Endtheiles einigermaßen durch die Ueberdehnungen, welche der Muskel durch das fallende Gewicht erfährt.

Man kennt längst die elastischen Nachschwingungen am Ende der Muskelcurve, welche darauf hinweisen, dass der Muskel durch das fallende Gewicht über seine Gleichgewichtslage gedehnt wird, um nach einigen Schwingungen in dieselbe zurückzukehren.

Klünder hat auch dieser Erscheinung einen kleinen Abschnitt (B) gewidmet. Er zeigt, dass die Fallgeschwindigkeit des Gewichtes, an der Stelle, wo es in das Elasticitäts-Gebiet des sich dehnenden Muskels geräth, abzunehmen beginnt, dass aber dann die Curve bis »unter die Abscissenaxe hinunterreicht.« »Man bekommt stets eine solche Curve, wenn man keine zu schwere Belastung angewendet, und unterlassen hat, den Muskel vorher stark auszudehnen.« Anderenfalls bleiben, wie es die meisten Autoren angeben, die Wellen über dem Niveau der Abscissenlinie.

Er weist auch nach, dass dieselben Schwingungen erscheinen, wenn man ein mässiges Gewicht, welches mit dem

¹⁾ *Helmholtz* l. c. S. 325.

nicht unterstützten, unbelasteten Muskel durch einen biegsamen Faden verbunden worden, von der präsumtiven Höhe der Zuckungen fallen lässt.

Dem ganz analog habe ich bei den meisten meiner Belastungsversuche, bei welchen ich es vermieden hatte, dem zeichnenden Muskel eine prophylaktische Stütze anzubringen (vergl. Taf. IV) die angegebene Erscheinung recht exquisit erhalten. Diese Ueberdehnungen, von denen Fig. 11 beiläufig eine Probe gegeben hat, können eine Länge von mehr als 2 Mm. erreichen, und nehmen mit der Höhe der Contractionen ab, aber keineswegs proportional, sondern meist langsamer als jene.

Einfache Zuckungshöhen können also darüber Aufschluss geben, in welchem Stadium der Ermüdung der sich verlängernde Muskel das fallende Gewicht so weit verzögert, dass es mit unmerklicher Geschwindigkeit seine Dehnung vollendet. Fig. 11 und 12 enthält je 3 Zuckungshöhen, welche sämmtlich nahe gleich gross sind, sich aber dadurch wesentlich unterscheiden, dass die ersten beträchtlich (1 Mm.) unter die Abscisse verlängert sind, die anderen dieselbe nur erreichen. Dass es sich hier nicht um eine Starrheit des Muskels handelt, die dem fallenden Gewichte keine Dehnung gestattet, habe ich, obwohl es aus anderen Erscheinungen zu erschliessen war, durch directen Fallversuch nachgewiesen.

Nicht nur von der Zuckungshöhe und der Ermüdung sind die Ueberdehnungen abhängig, sondern auch von der Erregungsgrösse.

Bei gleicher Intensität der reizenden Inductionsströme, deren Richtung nur verschiedenen wirksam war, vollbrachte ein Muskel die Contractionsreihe, von welcher ein Stück hier folgt:

Der Muskel hatte etwa 100 Contractionen

Fig. 26.

Mässig ermüdeter Muskel, mit 20 Gr. Belastung, in Intervallen von 6 Sekunden durch untermaximale Reize erregt. Die grossen Zuckungen entsprechen aufsteigender, die kleinen absteigender Stromesrichtung.

gemacht, bevor er in das Stadium trat, in welchem er seine umstehende Leistung zu Papier brachte. Im Beginn seiner Arbeit differirten die beiden Zuckungshöhen um 1,3 Mm., während die Ueberdehnungen gleiche Länge hatten; aber schon vor der 200sten Zuckung sind die kleineren Ueberdehnungen verschwunden, während die grösseren bis über die 500ste andauern, selbst bei Zuckungswerthen, welche geringer sind als die kleinsten auf unserer Figur verzeichneten.

Während bei stets gleicher Reizintensität die kleineren Contractionen, welche wenig wirksamer Stromesrichtung entsprechen, an Dauer mehr zuzunehmen scheinen, als die grösseren, stärker wirksamer Stromesrichtung, zeigen die Zuckungen, deren Höhendifferenz durch beträchtlichen Unterschied der Stromintensität verursacht wird, ein entgegengesetztes Verhalten.

In einem Versuche, dessen Illustration unten (s. Fig. 30) folgen wird, fiel bei periodisch abwechselnden, maximalen und submaximalen Reizen die Linie der Ueberdehnungen, trotz bedeutender Verschiedenheit der Zuckungshöhen, als eine ungebrochene Curve, mit beschleunigter Geschwindigkeit der Abscisse zu, und schliesslich waren die Ueberdehnungen, nach den starken Contractionen kleiner, als diejenigen nach den schwächeren.

Aus den mitgetheilten Beobachtungen kann mit Wahrscheinlichkeit geschlossen werden, dass der ganz frische Muskel sich schneller verlängert als das Gewicht fällt.

Aus der mannigfachen Abwandelung, welche die Grösse der Ueberdehnungen mit den verschiedenen Reizzuständen des Muskels erleidet, ohne dass eine stricte Abhängigkeit von der Grösse der Zuckungshöhe nachzuweisen wäre, darf man folgern, dass auch der absteigende Theil der Zuckungcurve nicht pure den freien Kräften des fallenden Gewichtes zu danken ist, sondern, dass in den meisten Fällen das Gewicht vielfach aufgehalten wird, manchmal aber, besonders im Anfange der Contractionenreihe den Muskel erst erreicht, wenn dieser schon seine Gleichgewichtslage eingenommen hat. Auch Klünder hat bei vergleichenden Versuchen gefunden, dass zuweilen die Curve des am thätigen Muskel befestigten Rahmens schneller sank, als die Curve der am ruhenden Muskel abfallenden Last, was offenbar nur beweisen kann, dass der ungedehnte, unthätige Muskel dem fallenden Gewichte grössere Widerstände entgegen-

setzt, als der thätige. Ebenso hat *Fick*¹⁾ gezeigt, dass ein durch Momentanreiz gespannter Muskel viel rascher erschläft, als der verkürzte sich dehnt.

Diese beschleunigte Verlängerung des kräftigen Muskels deutet darauf hin, dass durch schnelle Contraction, derselben entgegen wirkende, elastische Kräfte in Thätigkeit gesetzt werden, welche beim schwerbeweglichen, ermüdeten Muskel sich nicht mehr geltend machen können. Aber man muss festhalten, dass nicht der Umfang, sondern die Geschwindigkeit der Zuckung das wesentliche Moment für eine beschleunigte Verlängerung ist.

Von grösserer, praktischer Wichtigkeit, als die ersten, sind die letzten Zuckungen der Ermüdungsreihe des belasteten Muskels. Während im ersten Falle die lebendigen Kräfte ihr wechselvolles Spiel treiben, sind am Ende die stabilen, elastischen Kräfte wesentliche Helfer der matten Muskeln.

Von welcher Richtung auch immer die Ermüdungslinien des belasteten Muskels einlaufen, ob sie divergirende Curven verschiedener Zeitintervalle gewesen sein mögen, ob parallele Linien verschiedener (ursprünglich) Ueberlastungsgewichte oder Belastungsgewichte, ob sie von hoher, oder niederer Anfangshöhe, steil, oder flach absteigen, — alle vereinigen sich an der Asymptote der Ermüdungshyperbel, wobei natürlich vorausgesetzt wird, dass als Asymptote stets die Dehnungslinie des ruhenden Muskels für das gehobene Gewicht gilt.

Der Muskel, welcher vermöge seiner Elasticität dem dehnenen Gewichte stets die reciproke Kraft entgegengesetzt, kann aus seinem Gleichgewichte, durch die leisesten Anstösse, um ein Geringes gebracht werden. Er verhält sich eben, wie ein unbelasteter. Belege für diese Ansicht bieten: 1) Fig. 6 mit den convergenten Endtheilen der Curve verschiedener Intervalle, dem entsprechend die Probe, Fig. 14 mit dem unmerklich gewordenen Einflusse der Erholungsdauer; 2) Fig. 16, dessen zweiter Theil in der unteren Treppenlinie den Ermüdungsverlauf bei alternirender Belastung von 20 und 40 Gr. darstellt, in der oberen, zackigen, die zugehörige Dehnungcurve.

Die Zuckungshöhe correspondirt in dem letzten Beispiele (Fig. 16) völlig mit der schwankenden Ruhedehnung. Steigen die Dehnungslinien mit grösseren Gewichten auf, eine zuneh-

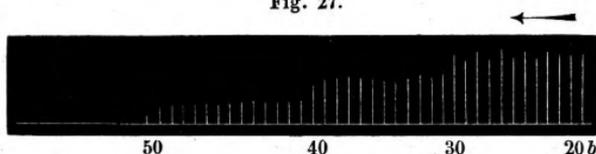
1) *Pflüger's Archiv f. Physiol.* 1874. S. 342.

mende Verlängerung anzeigend, so bekunden die nächsten, sich senkenden Abschnitte der Dehnungcurve minderer Gewichte eine zunehmende, passive Verkürzung. Hiermit übereinstimmend sind die Hubhöhen kleiner Gewichte herabgedrückt; übertreffen die vorhergehenden der grossen zuerst wenig, oder gar nicht, nehmen aber dann auch nicht merklich ab, (zuweilen sogar zu). Die nachfolgenden Hubhöhen grossen Gewichts sind aber wieder von denen des kleinen, durch eine Stufe getrennt, deren Höhe erst allmählig, mit dem Umfange aller Contractionen abnimmt, bis endlich alle Unterschiede sich verwischen.

Der Anfang in Fig. 18 giebt dieselben Verhältnisse, in etwas anderer, durch die vorausgegangenen Belastungen modificirter Form wieder. Die in der Ueberlastungsperiode beträchtlichen Differenzen der Hubhöhen mit den Gewichten 20 Gr. und 30 Gr., werden jenseits der Dehnungshöhe ganz gering. Eingeschobene Ruhepausen heben ein Weniges die Contractionsfähigkeit.

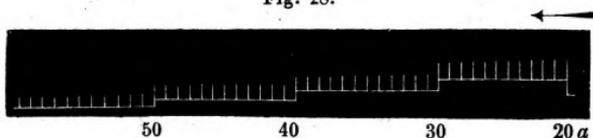
Folgende 2 Figuren mögen noch einmal den unterschiedlichen Einfluss der Ermüdung bei überlasteten und belasteten Muskeln in Evidenz setzen.

Fig. 27.



Ermüdeter Muskel, mit 20, 30, 40, 50 Gr. successive überlastet, bei Reiz-Intervallen von 6 Secunden.

Fig. 28.



Ermüdeter Muskel, mit 20, 30, 40, 50 Gr. successive belastet, bei Reiz-Intervallen von 6 Secunden.

Beide Proben stammen von demselben Muskel, welcher, nachdem seine Arbeitskraft zum Heben von 20 Gr. Ueberlastung nicht mehr ausreichte, die vorher gebrauchten Gewichte als Belastung empfing. In Fig. 27 sehen wir mit wachsenden Ge-

wichten die Zuckungshöhen von beträchtlichen Werthen auf 0 sinken; in Fig. 28 die Dehnungen mit den Gewichten zunehmen, aber die Zuckungshöhen sich nur wenig ändern. Ein besonderer Fall von diesem allgemein gültigen Verhalten ist die von *Hermann*¹⁾ beobachtete Constanz der minimalen Reizwerthe, welche erforderlich sind, um in weiten Grenzen wechselnde Belastungen ein ausserordentlich kleines Stück ($\frac{1}{400}$ Mm.) zu heben. Die Arbeitswerthe der Producte, welche als Höhen-Factor die Zahl $\frac{1}{400}$ haben, sind schon an und für sich sehr klein, selbst bei erheblichen Gewichten; da aber die Elasticität, auch wenn sie nicht als vollkommen angenommen würde, von der Gesamt-Arbeit: $\frac{p}{400}$ nur einen sehr kleinen Theil der Energie des Muskels überliesse, so wird das Resultat, auch ohne die Beschränkung auf den minimalen Reiz, welcher den Elasticitätsmodulus intact lassen soll, erklärlich sein.

Nachdem wir jetzt erkannt haben, dass unter der Voraussetzung stets constanter Elasticität die Ermüdungsgesetze, in jeder Phase des Verlaufes ihre volle Gültigkeit behalten, wäre es noch erwünscht, direct zu zeigen, dass die beiden Factoren, welche hauptsächlich den Endtheil der Ermüdungcurve in variabelm Verhältnisse beeinflussen, auch gesondert ausgeschlossen werden können.

Wir wissen, dass die Ermüdung, bei jedem Intervall, bei jeder (normalen) Lastung, proportional der Zahl der Reize abnimmt. Wir haben also dehnende Einflüsse während der Arbeit niemals gänzlich ausgeschlossen, und in der That haben irgend erhebliche Gewichte ihre Spannungs-Wirkungen störend eingemengt. Es wäre eine letzte Consequenz des aufgestellten, ersten Gesetzes, dass ein Muskel, welcher durch einige Anfangszuckungen die Grösse seiner Ermüdungsdifferenz für das angewendete Reiztempo zu erkennen gegeben, völlig frei, in beliebigem Tempo weiter gereizt, nach einer bestimmten Zahl von Reizen in dem Ermüdungsstadium gefunden werde, welches ihm zukäme, wenn er die Anfangsarbeit fortgesetzt hätte. Nach der Arbeitsprobe wiederum leer gereizt, bis nahe zur Erschöpfung, müsste er seine elastischen Eigenschaften intact erweisen,

1) Ueber das Verhältniss der Muskelleistungen zu der Stärke der Reize. *Reichert's* und *du Bois-Reymond's* Archiv f. Anat. u. Physiolog. 1864. S. 382.

durch gleichmässige Hebung jeglichen Gewichtes auf minimale Höhen.

Ein nach ähnlichem Plane behandelter Muskel (in 5 secunden Intervallen gereizt) ergab mir folgende Werthe: (Die Indices an den y bezeichnen die Ordnungszahlen der entsprechenden Zuckungen).

$$\text{Für 20 Gr. b. } y_1 = 9,63 - y_{50} = 9,0, D = \frac{9,63 - 9,0}{50} = 0,0126$$

$$0 \text{ Gr. } y_{51} - y_{400}, \text{ also } D = \frac{9,0 - 4,0}{350} = 0,0143$$

$$20 b \quad y_{401} = 4,9 - y_{500} = 2,2, D = \frac{1,0 - 2,2}{100} = 0,018.$$

Schliesslich hebt der sehr ermüdete Muskel 40 Gr. auf 0,25 Mm.

$$20 \text{ Gr. } 0,25$$

$$5 \text{ Gr. } 0,25$$

Die Dehnung durch diese Gewichte beträgt: $\delta_{40} = 1,4$ Mm.

$$\delta_{20} = 0,75$$

Während dieser Zeit hat der analoge, zweite Muskel des Doppelpräparates mit 20 und 40 Gr. Lastung gearbeitet. Seine Anfangsdehnung durch 20 Gr. δ_{20} war = 1,4 Mm.

Aus seiner Arbeitsreihe resultiren folgende Werthe:

$$20 b \quad y_1 = 9,38 - y_{50} = 8,0, \quad D_{20 b} = \frac{9,38 - 8,0}{50} = 0,0276, \quad \delta_{20} = 1,4 \text{ bis } 1,2$$

$$20 a \quad y_{51} = 9,5 - y_{145} = 6,85, \quad D_{20 a} = \frac{9,5 - 6,75}{95} = 0,0289, \quad \delta_{20} = 1,5 \text{ bis } 1,62$$

$$40 a \quad y_{146} = 5,5 - y_{245} = 3,13, \quad D_{40 a} = \frac{5,5 - 3,13}{100} = 0,0237, \quad \delta_{40} = 2,62 \text{ bis } 3,13$$

$$40 a \quad y_{246} = 3,13 - y_{335} = 1,75, \quad D_{40 a} = \frac{3,13 - 1,75}{90} = 0,0153, \quad \delta_{40} = 3,13 \text{ bis } 3,25$$

Schliesslich hebt der erschöpfte Muskel 40 Gr. auf 0 Mm., $\delta_{40} = 1,4$ Mm.

$$20 \text{ Gr. } 0 \quad \delta_{20} = 0,9$$

$$5 \text{ Gr. } 0,4$$

Die Elasticität ist sehr unvollkommen geworden, der Muskel bewahrt mit teigiger Zähigkeit die einmal angenommene Form.

Man kann demnach wirklich die Energie des Muskels für sich ermüden, und ebenso, gesondert, die Elasticität abstumpfen. Dies Letztere ist schon von vielen Beobachtern erwähnt worden.

Bisher haben wir, bei Prüfung unserer Gesetze, nur maximale Reize in Betracht genommen, um die Bedingungen nicht

mehr, als nothwendig, zu compliciren. Der lebende Organismus arbeitet aber nur mit sehr geringen Reizstärken, und es wäre daher höchst interessant, die Gültigkeit der Thesen auch für schwächere Reize zu erweisen. Einige Versuche, welche ich in dieser Richtung angestellt habe, haben ergeben, dass der proportionale Ermüdungsabfall auch unter solchen Umständen, welche das Zuckungsmaximum ausschliessen, zu Stande kommt. Die Resultate werden aber störend beeinflusst, durch die, bei untermaximalen Reizen gewöhnliche Verschiedenheit in den Wirkungen der beiden Stromesrichtungen.

Die folgende Fig. 29 giebt eine Probe des Ablaufes solcher Zuckungsreihe. Die höheren, aufsteigenden Strömen entsprechenden Zuckungen haben einen flacheren Ermüdungsabfall, als die kleineren (absteigender Ströme).

Die Reihe der ersteren hat:

$D=0,005$; erste Zuckung $y_1=5,5$,

diejenige der letzteren, die Differenz $D=0,012$, $y_1=4,0$.

Nachdem die schwachen Reize unwirksam geworden, veranlassen maximale anfängliche Zuckungshöhen von 4,5 Mm. Höhe, welche mit der Differenz 0,02 abnehmen.

Von der entsprechenden Ermüdungsreihe des anderen, mit 20 Gr. belasteten Muskels ist schon früher, zu anderen Zwecken, in Fig. 26 ein Stück dargestellt worden.

Die Ermüdungsdifferenz dieser Zuckungsreihe beträgt:

Fig. 29.



Mässig ermüdeter Muskel, mit 20 Gr. Ueberlastung, in Intervallen von 6 Sekunden durch untermaximale Reize erregt. Die grossen Zuckungen entsprechen aufsteigender, die kleinen absteigender Stromesrichtung.

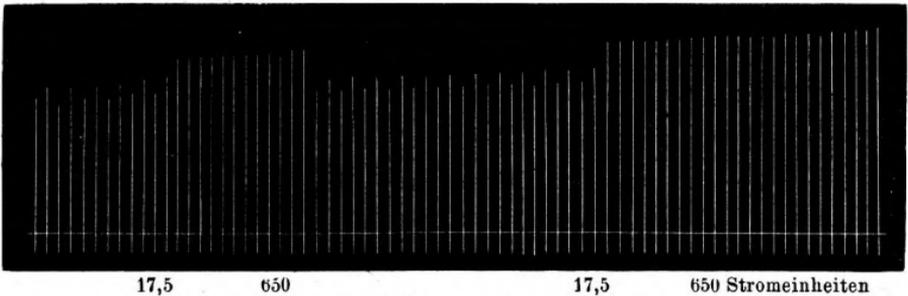
bei aufsteigenden Strömen $D=0,007$, $y_1=6,25$,
 bei absteigenden Strömen $D=0,012$, $y_1=4,9$,
 schliesslich bei Maximalreizen $D=0,02$, $y_1=5,0$.

Bemerkenswerth ist, dass die Ermüdungslinie bei absteigenden Strömen, trotzdem der Muskel belastet ist, auch im letzten Stadium sich nicht mit derjenigen, durch aufsteigende Ströme gewonnenen vereinigt, sondern früher in der Abscissen-Axe endet. Dies bedeutet eine Abnahme der Erregbarkeit, welche den Muskel schliesslich für die schwächer wirkende Richtung gänzlich unempfindlich macht.

Dieses Verhalten beobachtete ich auch in einem anderen Experimente, in welchem maximale und submaximale Reize, in periodischem Wechsel einander folgten. — Es fielen die maximalen Zuckungen mit der mittleren Differenz $D=0,03$, die submaximalen mit der mittleren Differenz $D=0,027$.

Schliesslich nahm die Curve der ersteren den normalen, hyperbolischen Verlauf, während diejenige der letzteren, nur schwach concav in die Abscissenaxe sank. Es verschwanden die Zuckungen auf schwache Reize gänzlich, als die stärkeren noch etwa 4 Mm. hoch waren. — Ein Stück aus dem anfänglichen Verlaufe giebt das folgende Facsimile.

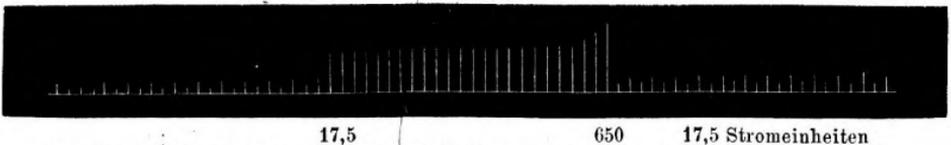
Fig. 30.



Frischer Muskel, mit 20 Gr. belastet, abwechselnd mit maximalen und untermaximalen Reizen erregt. Intervall 4 Sekunden.

Ein Stück aus dem Endverlaufe stellt die nächste Figur dar.

Fig. 31.



Ermüdeter Muskel, mit 20 Gr. belastet, abwechselnd mit maximalen und untermaximalen Reizen erregt. Intervall 4 Sekunden.

Die höheren Zuckungen, im Beginn der Periode maximaler Reize rühren nicht etwa, wie es den Anschein hat, von längerer, kurz zuvor gewährter Ruhe, sondern sind dem eigenthümlichen Zustande zuzuschreiben, dass schwächere Reize, wenn sie keinen erheblichen Effect mehr haben, nicht ermüden; wie es maximale Reize thun, auch ohne mechanische Wirkung zu äussern. Es verhält sich der mit unwirksamen Reizen behandelte Muskel fast wie ein ruhender.

Der Wunsch war naheliegend, zu untersuchen, ob die Muskeln des lebenden Thieres denselben Gesetzen gehorchen, welche wir an den ausgeschnittenen kennen gelernt haben. Zwei grössere Versuchsreihen habe ich an lebenden, unversehrten Fröschen ausgeführt.

In der Mitte des Fersentheiles der zwei Froschfüsse wurden Schlingen befestigt, welche in Fäden zu den Zeichenhebeln ausliefen. Oeffnungsinductionsströme, von jedesmal wechselnder Richtung, und meist, wenigstens am Ende jeder Versuchsreihe, maximal, reizten in regelmässigen Intervallen (gewöhnlich von 4 Sec.) die Schenkel, deren Gastroknemien die gebotene Arbeit übernahmen.

Diese Experimente entsprachen im Allgemeinen, soweit es die unsichere Befestigung und die normale Beschränkung der Contractionsgrössen zuliessen meiner Erwartung:

Bei gleichen Bedingungen war die Ermüdungscurve eine gerade Linie. Die Ruhepausen gewannen erst mit vorschreitender Ermüdung einen merklichen Einfluss auf die Zuckungshöhe, und verloren denselben wieder, wenn die sehr kleinen Zuckungen weit in das Elasticitätsgebiet gelangt waren.

Der linke Gastroknemius eines Frosches vollbrachte am ersten Arbeitstage (Februar 1870), mit 20 Gr. Belastung, während 1¼ständiger Thätigkeit 740 Zuckungen (maximale 6,3 Mm.), welche ihn fast vollkommen erschöpften.

Der ganze Frosch vermochte sich, freigelassen, nicht selbstständig zu bewegen. Nach 24 Stunden war er noch sehr lahm, brachte, wieder angespannt, nur geringere Maximalzuckung zu Stande (4,8 Mm.), und verbrauchte seine Leistungsfähigkeit durch 330 Zuckungen fast gänzlich.

Nach zwei Ruhetagen war seine Maximalzuckung 4,3 Mm. hoch; 420 Contractionen reducirten sie auf 0,2 Mm. Das Thier war nach dieser Anstrengung zusammengesunken, wie ein curareirtes. 24stündige Ruhe schaffte ihm wenig Erholung. Erneute Arbeit (die 4te Reihe, am 5ten Versuchstage) förderte nur 250 Hebungen, deren grösste 2 Mm. betrug. Es ist dabei noch in Anschlag zu bringen, dass die Zuckungshöhen, insoweit sie der als Hebel wirkende Fuss vergrössert aufzeichnen liess, nicht reducirt sind.

Bemerkenswerth ist, dass die Minimalzuckungen im Beginne der ersten 3 Arbeitsreihen bei ziemlich gleicher Reizstärke auftraten. Erst am letzten Tage musste diese etwas gesteigert werden.

Im frisch, mikroskopisch untersuchten, linken Gastroknemius fanden sich, besonders am Sehnenende, einzelne Muskelbündel, welche Veränderungen zeigten, wie sie *du Bois-Reymond*¹⁾ an Fasern aus unbeweglich gespannten, tetanisirten Gastroknemien beobachtet hat: Einige Fibrillen enthielten feinkörnige, oder krümlige Massen, während bei anderen nur die Querstreifen verschoben waren. Die meisten hatten ein normales Aussehen bewahrt.

Noch auffallendere Erscheinungen boten die Fasern der Gastroknemien eines anderen Frosches, welcher in ähnlicher Weise wie der vorerwähnte zu erschöpfender Arbeit gezwungen worden war.

Der rechte Gastroknemius hatte an seinem 1sten Arbeitstage, mit 20 Gr. belastet, bei Reizintervallen von 2 bis 6 Sec. 2550 Contractionen ausgeführt, deren grösste 6,0 Mm., deren kleinste 0,5 Mm. hoch war. Am 2ten Tage hob er das Gewicht durch 950 Zuckungen (4,3 Mm. bis 0); am 3ten Tage durch 360 Zuckungen (3,35 Mm. bis 0). Endlich nach 7 Ruhetagen, im frischen Behälter, vermochte er nicht mehr, als 350 kleine Contractionen von 4,0 Mm. bis 0,0 Mm. Höhe zu vollführen. 18 Stunden später fand ich den Frosch in seinem Kasten todt.

Die Muskeln der Unterschenkel waren roth und weich, die des übrigen Körpers blass und steif.

Die in Jodserum gelegten, sogleich mikroskopirten Fasern von den Gastroknemien und Peroneen zeigten an vielen Stellen, ne-

1) l. c. Bd. II. Abth. 4. S. 74.

ben körniger auch wachsartige Degeneration. Der Sarkolemm-schlauch erschien an einzelnen Stellen bauchig geschwellt, mit matt glänzender Masse gefüllt. Die Querstreifen waren an vielen Orten verschwunden: ein Bild, wie es *Erb*¹⁾ geschildert hat. Der 2te Satz, welchen er auf Grund seiner Beobachtungen aufstellt: es gebe pathologisch veränderte Muskeln, in welchen nach dem Tode, auch in unverletzten Fasern die wachsartige Veränderung auftrate, passt auf meinen Fall.

Bei ausgeschnittenen, durch Arbeit erschöpften Muskeln, haben sich ähnliche Veränderungen vergeblich suchen lassen.

Es scheint, dass solche Degeneration in unverletzten, lebenden Muskeln erst nach längerer Dauer der Misshandlung, und consecutiv gestörter Ernährung zu Stande kommt, wenn man nicht durch sehr grosse Lasten, oder Dehnungen das Muskelgefüge gewaltsam ändert.

Professor *Schweigger-Seidel*, mein unvergesslicher, verehrter Freund hat mich seiner Zeit, mit gewohnter Liebenswürdigkeit bei der mikroskopischen Untersuchung der betreffenden Objecte unterstützt.

Schon manche Thatsachen (s. S. 733) sind uns im Laufe dieser Untersuchung begegnet, welche darauf gedeutet haben, dass der Muskel, in Folge der Arbeit, auch in seinem Gefüge sich verändert. Solche Aenderung kann weder durch Ruhe, noch durch Blut sogleich aufgehoben werden. In ihren extremsten Fortschritten wird sie mikroskopisch nachweisbar. Diese Abnützung ist von *Fick*²⁾ als Ursache des kleinen Eiweissverbrauches bei der Muskelaction angesehen worden.

Wir wissen ja auch aus Erfahrung, dass nach heftiger, andauernder Anstrengung, die Muskeln oft tagelanger Restitution benöthigen.

Dürfen wir nun die in vorliegender Untersuchung gewonnenen Erfahrungen, als Anhaltspuncte, für das Verständniss von Vorgängen im menschlichen Organismus verwerthen? Sind wir damit der Erledigung der Frage näher gerückt: wie die »so kostbare Muskelarbeit ihre gewinnbringendste Verwendung« finden kann?

1) *Virchow's Archiv* Bd. 43. S. 408 ff.

2) *Medicin. Physik.* 1866. S. 203.

Wir können nur mit grösster Reserve antworten.

In unseren Experimenten haben wir durch ziemlich complicirte Methoden die allereinfachsten Bedingungen herbeiführen müssen, um die Ermüdungsgesetze zum reinen Ausdrucke zu bringen.

Das Thier wendet, seinen Willen zu vollstrecken, alle ihm zu Gebote stehenden Mittel an. Jedoch verfährt es dabei insofern sparsam, als es mit den geringsten Impulsen seine Zwecke zu erreichen sucht, und erst, wenn ihm dies nicht gelingt, zu den stärkeren Anregungen seine Zuflucht nimmt¹⁾. Ueber eigentlich maximale Reize verfügt der Organismus wohl kaum. Den scheinbar völlig ermüdeten Menschen können starke Affecte noch zu erstaunlichen Leistungen befähigen, und auch dann wird er sich schwerlich bis zu dem Grade der Erschöpfung spornen können, welchen wir bei dem gänzlich ausgenützten Winterfrosche erreicht haben.

Durch die Erfahrung, über die beste Art der Ausnützung seiner Muskelkräfte belehrt, wendet der Organismus allerlei Kunstgriffe an, um, ohne ausserordentliche Willensreize seine Leistungen zu steigern, und nach Bedürfniss abzustufen.

Wesentlich unterstützt ihn dabei die Elasticität der Muskeln. *Hüter*²⁾ hat interessante Wahrnehmungen darüber veröffentlicht, wie die elastische Spannung der Muskeln bei solchen Verrichtungen des Menschen nutzbar gemacht wird, welche Kraft und Festigkeit verlangen, wie dagegen die Muskeln von losem Ruhezustande aus in Action versetzt werden, wo es auf feine Abstufung der Bewegungen ankommt.

Gerade in der Elasticität haben wir ein Mittel, Energie aufzuspeichern³⁾, und somit lebendige Kraft in Spannkraft (in der ursprünglichsten Bedeutung der Worte) umzusetzen, die wir dann, zu beliebiger Zeit, mit um so grösserer Promptheit auszugeben vermögen, als die latente Reizung beim belasteten Muskel kürzer ist, als beim überlasteten.

1) Diese Verstärkung des Willensimpulses während der Ermüdung haben *Donders* und *van Mansvelt* experimentell nachgewiesen. Anomalien der Refraction und Accommodation des Auges, Wien 1866. S. 223. Over de Elasticiteit der Spieren. Utrecht 1863. S. 54.

2) *Virchow's Archiv* Band 46. S. 37. ff.

3) Vergl. *Fick. Muskelarbeit*. S. 39.

Wer zum Sprunge sich duckt, oder zum Schlage ausholt, verfährt nach diesem Principe.

Beim Ziehen und Heben schwerer Lasten werden die wirksamen Muskeln zuvor gedehnt, um deren Elasticität auszunützen. Die Ermüdung wird, durch diese Vertheilung der Arbeit auf viele Muskeln, weit hinausgeschoben.

Viele Stunden hintereinander schwingt der Schmied den Hammer, hebt der Pflasterer die Ramme, wirft der Handlanger die Ziegeln. Alle diese Arbeiten, in langsamer Folge ausgeführt, verlangen, gleichmässig auf lange Zeit vertheilte, grosse Leistungen. Ein schnelles Arbeitstempo aber wird von den Muskeln, selbst bei geringer Einzelleistung, nur kurze Zeit vertragen. Unsere Finger, welche, bei mässigen Ruheintervallen, den ganzen Tag thätig zu sein vermögen, erlahmen bald, wenn sie zum Presto-Spiel, oder zur hastigen Schrift gezwungen werden. Zuvor tritt zuweilen, bei sehr forcirtem Tempo, ein Krampf ein, welcher uns lebhaft an den Tetanus erinnert, zu dem die anfänglich kurzen (gesonderten), mit zunehmender Ermüdung sich verlängernden Einzelzuckungen der Froschmuskeln verschmelzen. So ist es auch beim Laufen vortheilhafter und weniger anstrengend, grössere Geschwindigkeit der Fortbewegung durch Verlängerung der Schritte, als durch Vermehrung der Schrittzahl in der Zeiteinheit zu erstreben. Wir verwandeln daher den anfänglichen »Eillauf« in den »Sprunglauf«, welcher grössere Schritte langsam zu machen gestattet, ohne dass die Schnelligkeit der Beförderung wesentlich verringert wird. 1)

Zur Lösung der Aufgabe, einen weiten Weg in möglichst kurzer Zeit zurückzulegen, wie dies bei Eilmärschen nöthig ist, macht Dr. Thurn 2) die theoretische Voraussetzung, »dass dieselbe Arbeitssumme vortheilhafter dadurch erlangt wird, dass ein Muskel ein Gewicht öfter auf kleinere, als seltener auf grössere Höhen bringt«; und ferner: dass es günstiger für die Ausnützung desselben sei, ihn »öfters, kurze Zeit, mit nachfolgenden, kurzen Pausen arbeiten zu lassen, als längere Zeit, mit nachfolgenden, längeren Pausen«.

Hieraus leitet Thurn die praktische Regel: »Es ist vortheil-

1) Wilhelm Weber und Eduard Weber, Mechanik der menschlichen Gehwerkzeuge. Göttingen. 1837. S. 73 und 293.

2) Marsch-Diätetik. Berlin. 1870. S. 25.

hafter, einen gegebenen Weg in kleinere Abschnitte mit kürzeren Pausen, als in grössere Abschnitte mit längeren Pausen einzutheilen.«

Aus meinen Versuchen haben sich, von den angeführten abweichende Voraussetzungen ergeben. Nach solchen würde es vortheilhafter sein, mit grosser Geschwindigkeit den Marsch zu beginnen und gradatim das Tempo zu mässigen, eingeschaltete Ruhepausen aber so lang zu wählen, dass den auch in ihrem Gefüge etwas mitgenommenen Muskeln einige Wiederherstellung möglich ist.

Diese spärlichen Beispiele sollen nur dienen, die Möglichkeit einer Verwerthung der gewonnenen Resultate anzudeuten.

Inwieweit es zulässig ist, die am Frosche gemachten Erfahrungen auf den Menschen zu übertragen, müssen passende Versuche lehren, denn wir wissen, dass bei den verschiedenen Thier-Classen die Dauer der Muskelzuckung und, wie es scheint, auch die Geschwindigkeit der Restitution sehr variirt. — Aus der Beobachtung des lange Zeit hindurch wiederholten, und dabei ausserordentlich häufigen Flügelschlages der Zugvögel wird Niemand, unmittelbar, Regeln für die Bewegung einer trägen Schildkröte ableiten. —

Fig. 1.

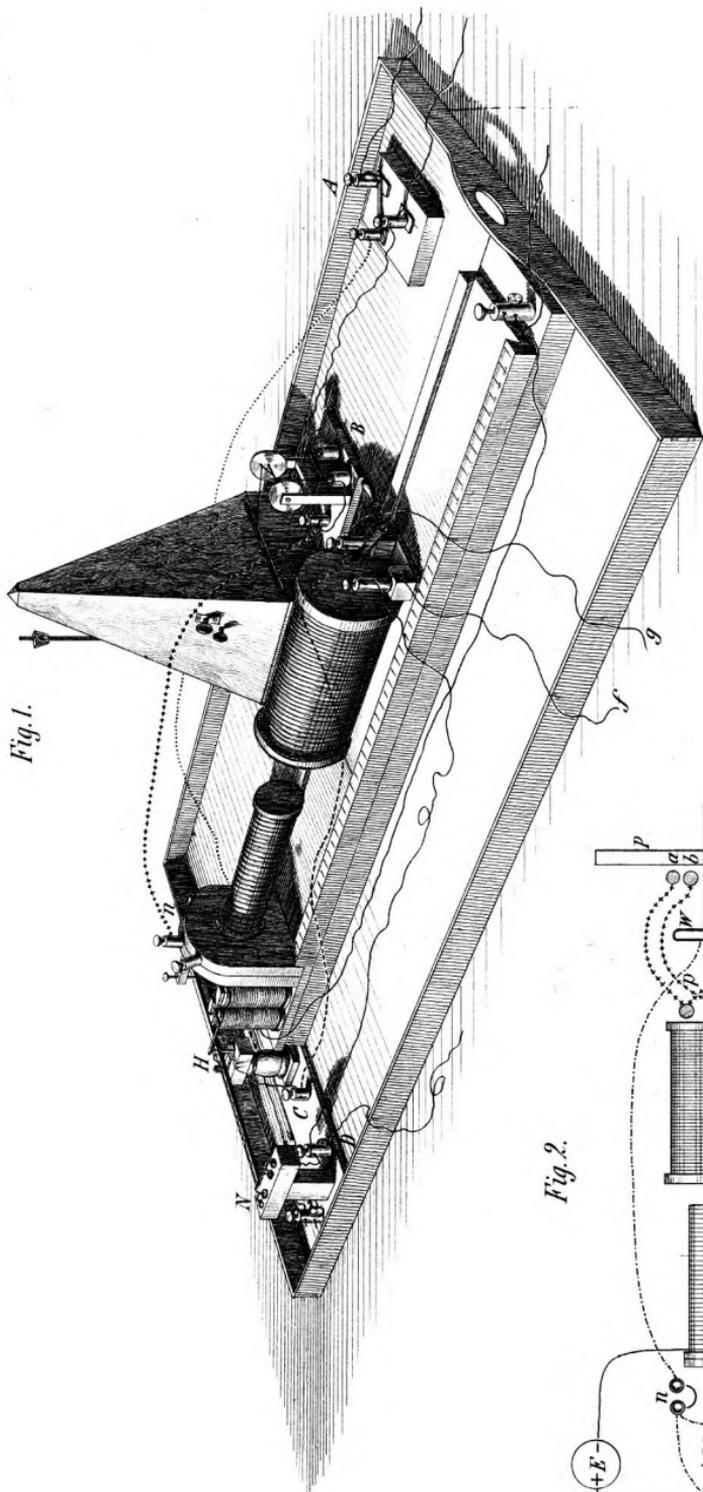
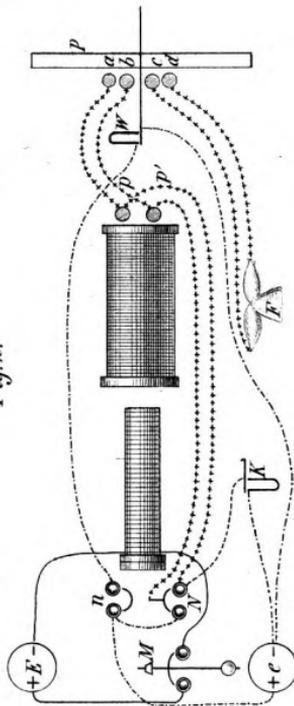


Fig. 2.



Ber. d. K. S. Ges. d. Wiss. math. phys. Cl. 1871.
Zur Abhandl. v. H. Kronecker.

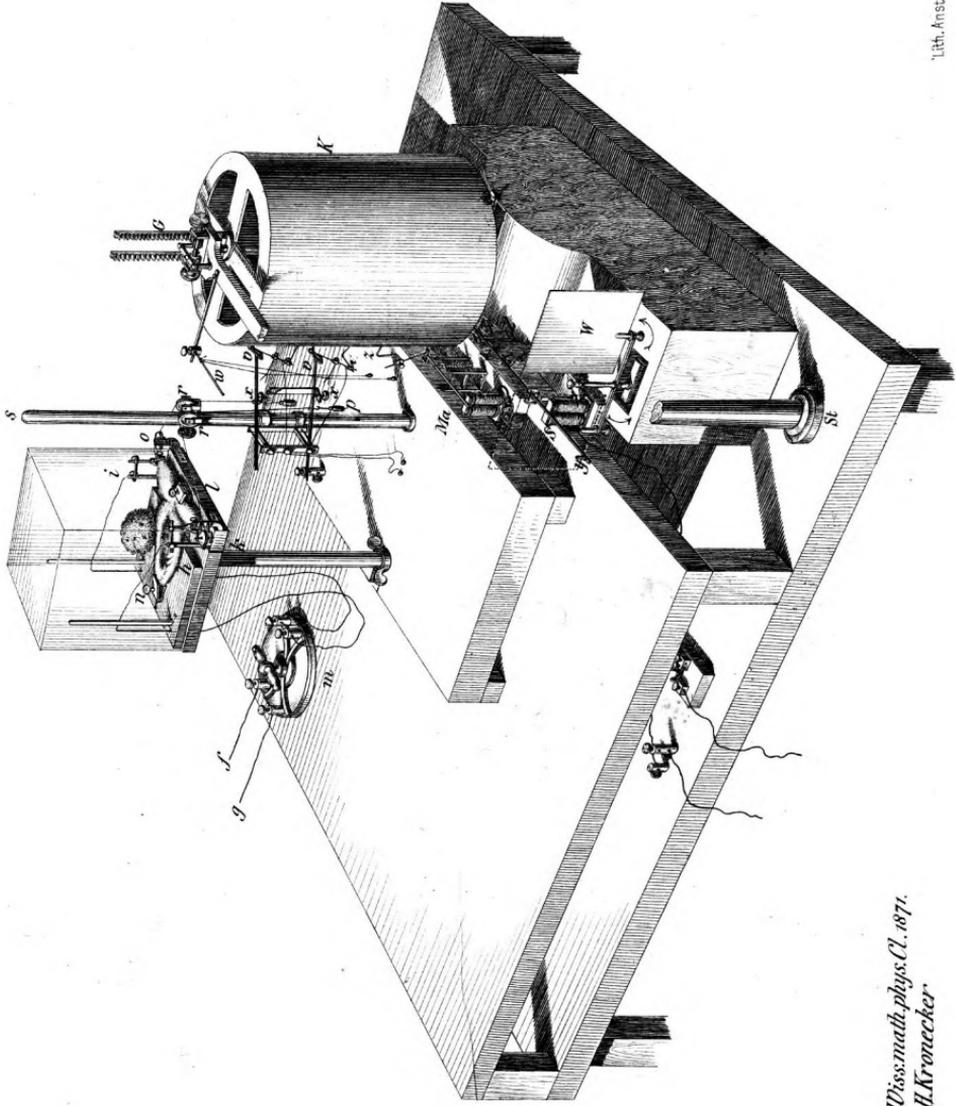


Fig. 1.

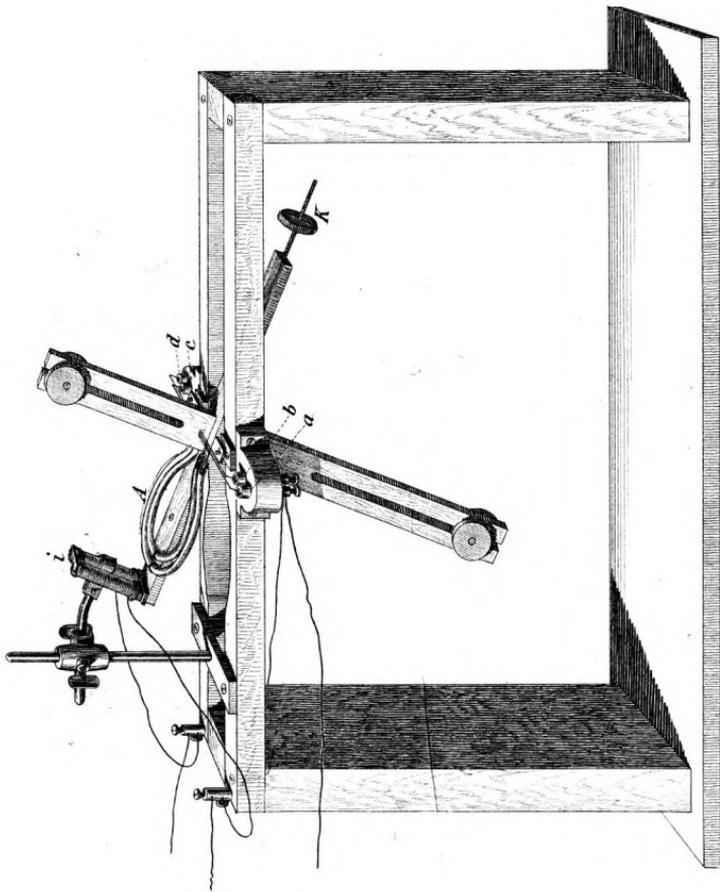


Fig. 2.

