

Myothermische Untersuchungen aus den physiologischen Laboratorien zu Zürich und Würzburg von Prof. Billroth, [et al] / gesammelt herausgegeben von A. Fick.

Contributors

Fick, Adolf, 1829-1901.
Augustus Long Health Sciences Library

Publication/Creation

Wiesbaden : Verlag von J.F. Bergmann, 1889.

Persistent URL

<https://wellcomecollection.org/works/avkgayaa>

License and attribution

This material has been provided by This material has been provided by the Augustus C. Long Health Sciences Library at Columbia University and Columbia University Libraries/Information Services, through the Medical Heritage Library. The original may be consulted at the the Augustus C. Long Health Sciences Library at Columbia University and Columbia University. where the originals may be consulted.

This work has been identified as being free of known restrictions under copyright law, including all related and neighbouring rights and is being made available under the Creative Commons, Public Domain Mark.

You can copy, modify, distribute and perform the work, even for commercial purposes, without asking permission.

**wellcome
collection**

Wellcome Collection
183 Euston Road
London NW1 2BE UK
T +44 (0)20 7611 8722
E library@wellcomecollection.org
<https://wellcomecollection.org>

COLUMBIA LIBRARIES OFFSITE
HEALTH SCIENCES STANDARD



HX64102491

QP321 .F443

Myothermische Unters

RECAP

QP321

F443

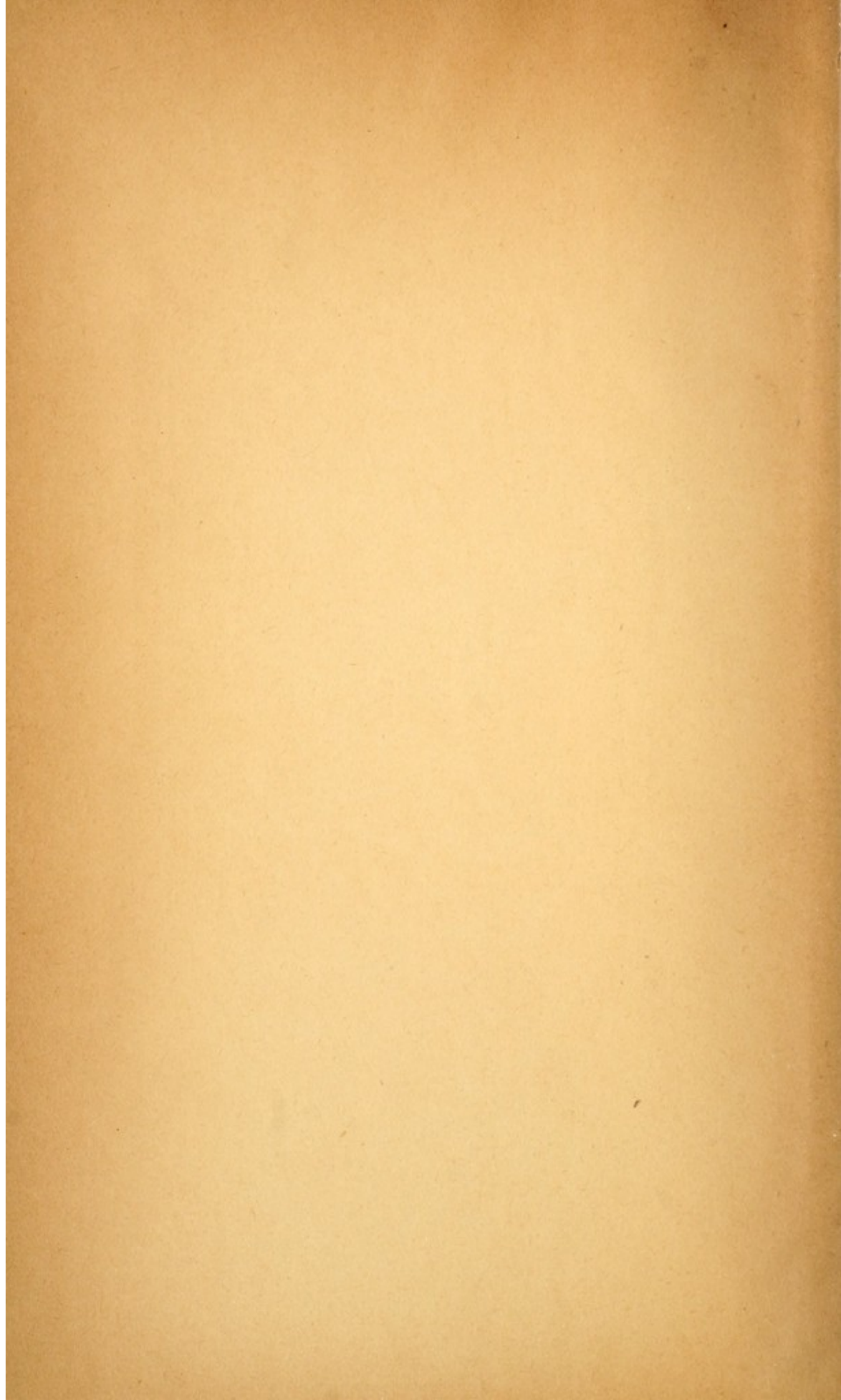
Columbia University
in the City of New York

COLLEGE OF
PHYSICIANS AND SURGEONS
LIBRARY

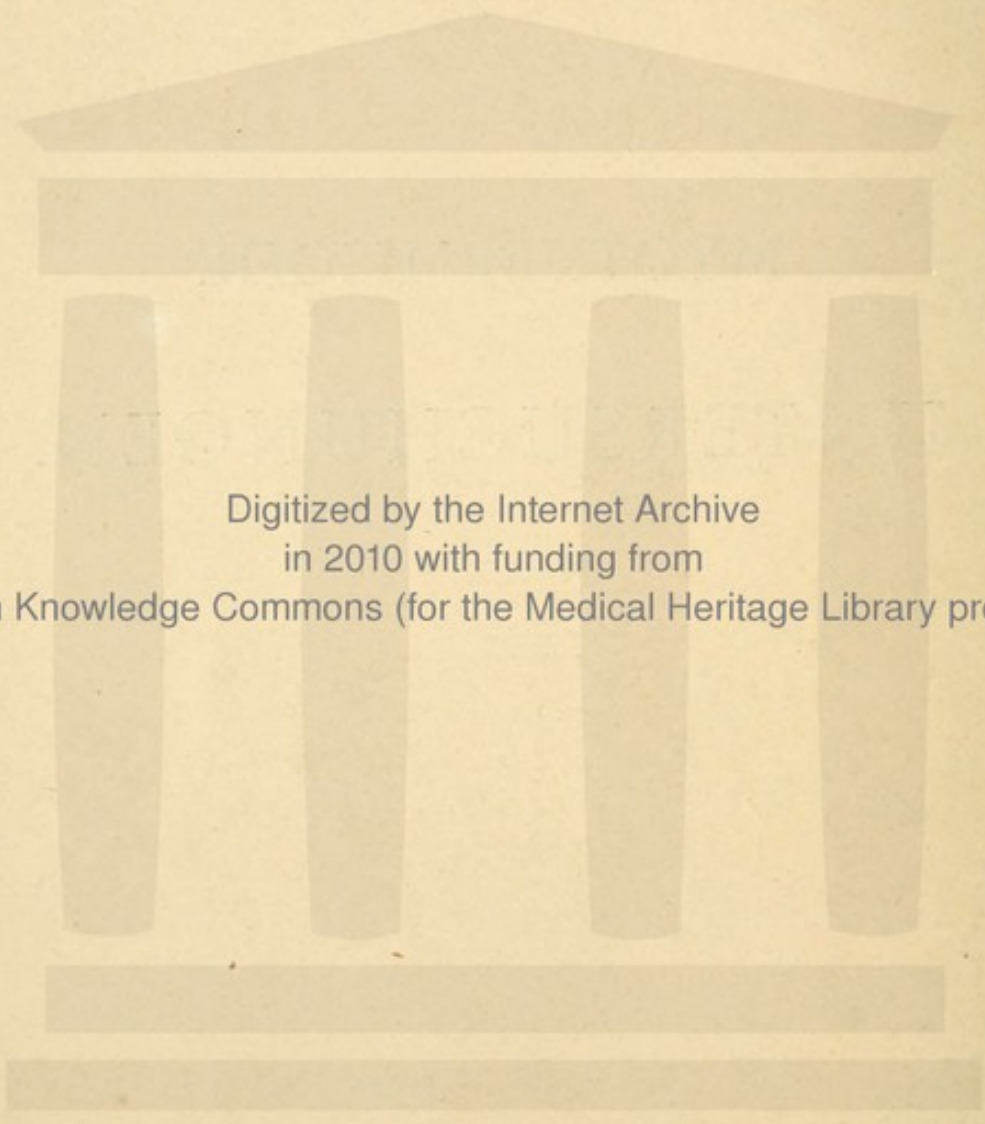


COLUMBIA UNIVERSITY
DEPARTMENT OF PHYSIOLOGY
THE JOHN G. CURTIS LIBRARY





MYOTHERMISCHE
UNTERSUCHUNGEN.



Digitized by the Internet Archive
in 2010 with funding from
Open Knowledge Commons (for the Medical Heritage Library project)

MYOTHERMISCHE
UNTERSUCHUNGEN

AUS DEN

PHYSIOLOGISCHEN LABORATORIEN

ZU

ZÜRICH UND WÜRZBURG

VON

PROF. BILLROTH IN WIEN; PROF. BLIX IN LUND; PROF. BÖHM IN LEIPZIG;
PROF. DANILEWSKY IN CHARKOW; WEILAND DR. DYBKOWSKY; PROF. FICK
IN WÜRZBURG; WEILAND DR. HARTENECK; PROF. WISLICENUS IN LEIPZIG

GESAMMELT HERAUSGEGEBEN

VON

A. FICK,

O. Ö. PROFESSOR DER PHYSIOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT WÜRZBURG.

MIT ZWEI LITHOGRAPHISCHEN TAFELN.

WIESBADEN.

VERLAG VON J. F. BERGMANN.

1889.

COMMITTEE OF THE
UNIVERSITY OF CHICAGO

QP321

F443

Das Recht der Übersetzung bleibt vorbehalten.

V o r w o r t.

Seit mehr als zwei Decennien bewegt sich meine Forscherthätigkeit vorzugsweise auf dem Gebiete der Lehre von der Wärme-Entwickelung bei der Muskelthätigkeit. Es ist hierüber in meinem Laboratorium eine Reihe von Experimentaluntersuchungen angestellt theils von mir selbst, theils von mir in Gemeinschaft mit anderen Forschern, theils von Anderen ohne meine Mitarbeit. Alle diese Untersuchungen stehen in engem Zusammenhange einerseits durch die angewandten Methoden, anderseits durch den Gedankengang, welcher in allen verfolgt wird. Ihr sehr zerstreutes Erscheinen in verschiedenen periodischen und Gelegenheitsschriften muss ihrer Würdigung Eintrag thun. Ich halte mich deshalb für berechtigt, diese sämtlichen zusammengehörigen Untersuchungen hiermit den Fachgenossen in einen Band vereinigt noch einmal vorzuführen. Ich glaube übrigens, dass diese Sammlung Manchem, der an dem behandelten Gegenstande Interesse nimmt, willkommen ist, da mehrere der gebrachten Abhandlungen, die häufig citirt werden, in schwer zugänglichen Zeitschriften erschienen und einzeln im Buchhandel nicht zu haben sind.

Selbstverständlich habe ich zu dieser Herausgabe zuvor die Einwilligung der Herren Mitarbeiter und Verleger eingeholt, denen ich meinen Dank dafür ausspreche.

Würzburg im Mai 1889.

A. Fick.

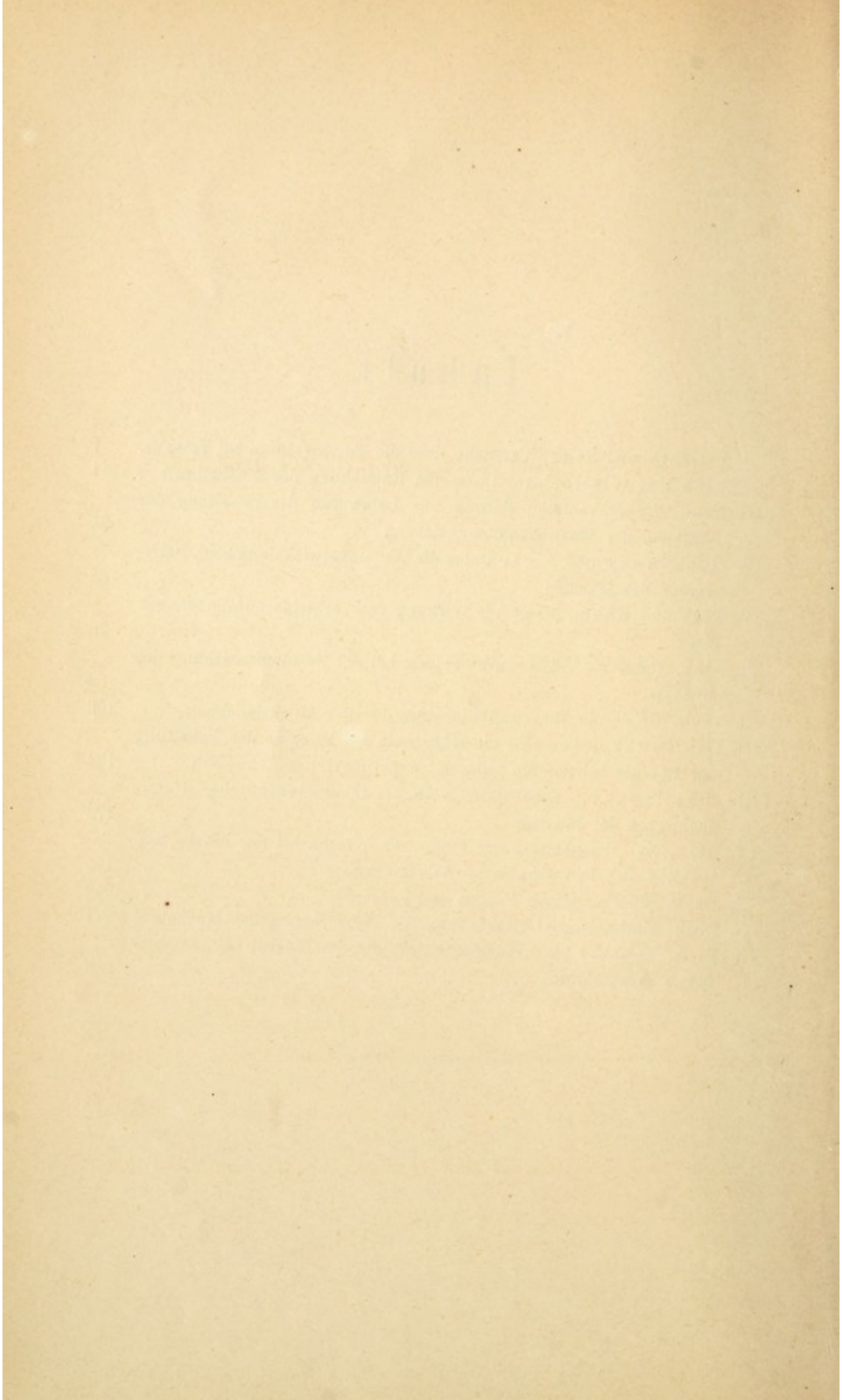
1847

The following is a list of the names of the persons who were present at the meeting of the Board of Directors of the Bank of the City of New York, held on the 10th day of January, 1847.

John Jay, President
John Jay, Vice President
John Jay, Secretary
John Jay, Treasurer
John Jay, Cashier
John Jay, Auditor
John Jay, Clerk
John Jay, Librarian
John Jay, Stenographer
John Jay, Messenger
John Jay, Porter
John Jay, Janitor
John Jay, Cook
John Jay, Baker
John Jay, Butcher
John Jay, Grocer
John Jay, Druggist
John Jay, Apothecary
John Jay, Physician
John Jay, Surgeon
John Jay, Dentist
John Jay, Optician
John Jay, Jeweler
John Jay, Goldsmith
John Jay, Silversmith
John Jay, Watchmaker
John Jay, Clockmaker
John Jay, Carriage-maker
John Jay, Saddler
John Jay, Shoemaker
John Jay, Hatter
John Jay, Tailor
John Jay, Dressmaker
John Jay, Upholsterer
John Jay, Painter
John Jay, Carpenter
John Jay, Joiner
John Jay, Bricklayer
John Jay, Mason
John Jay, Plumber
John Jay, Blacksmith
John Jay, Farrier
John Jay, Coachman
John Jay, Driver
John Jay, Porter
John Jay, Janitor
John Jay, Cook
John Jay, Baker
John Jay, Butcher
John Jay, Grocer
John Jay, Druggist
John Jay, Apothecary
John Jay, Physician
John Jay, Surgeon
John Jay, Dentist
John Jay, Optician
John Jay, Jeweler
John Jay, Goldsmith
John Jay, Silversmith
John Jay, Watchmaker
John Jay, Clockmaker
John Jay, Carriage-maker
John Jay, Saddler
John Jay, Shoemaker
John Jay, Hatter
John Jay, Tailor
John Jay, Dressmaker
John Jay, Upholsterer
John Jay, Painter
John Jay, Carpenter
John Jay, Joiner
John Jay, Bricklayer
John Jay, Mason
John Jay, Plumber
John Jay, Blacksmith
John Jay, Farrier
John Jay, Coachman
John Jay, Driver

Inhalt.

	Seite
I. Billroth und Fick, Versuche über die Temperaturen bei Tetanus.	1
II. Fick und Wislicenus, Ueber die Entstehung der Muskelkraft .	14
III. Fick, Experimenteller Beitrag zur Lehre von der Erhaltung der Kraft bei der Muskelzusammenziehung	35
IV. Dybkowsky und Fick, Ueber die Wärmeentwicklung beim Starrwerden des Muskels	53
V. Fick und Böhm, Ueber die Wirkung des Veratrins auf die Muskelfaser	75
VI. Fick, Ueber die Wärmeentwicklung bei der Zusammenziehung des Muskels	88
VII. Fick, Ueber die Wärmeentwicklung bei der Muskelzuckung . .	102
VIII. Danilewsky, Versuch, die Gültigkeit des Prinzips der Erhaltung der Energie bei der Muskelarbeit experimentell zu beweisen . .	132
VIIIa. Danilewsky, Ergebnisse weiterer thermodynamischer Untersuchungen der Muskeln	173
IX. Blix, Zur Beleuchtung der Frage, ob Wärme bei der Muskelkontraktion sich in mechanische Arbeit umsetze	195
X. Fick, Myothermische Fragen und Versuche	249
XI. Fick, Mechanische Untersuchung der Wärmestarre des Muskels .	271
XII. Fick, Versuche über Wärmeentwicklung im Muskel bei verschiedenen Temperaturen	283



I.

Versuche über die Temperaturen bei Tetanus.

Von

Th. Billroth und A. Fick *).

Wiederholte klinische Beobachtung des Tetanus hat so eigenthümliche Temperaturerscheinungen sehen lassen, dass man sich aufgefordert fühlen musste, den künstlichen Tetanus an Thieren nach dieser Richtung hin experimentell zu studiren. In der That sind auch schon einige Versuche derart von E. Leyden veröffentlicht¹⁾. Wir haben nun ebenfalls ausgedehnte Reihen von Temperaturbestimmungen an tetanisirten Hunden gemacht und können den Resultaten Leyden's, die wir zunächst bestätigt fanden, einige wesentliche neue hinzufügen, da unsere Versuche theilweise nach abgeändertem Plane angestellt waren. Ehe wir indessen unsere eigenen Ergebnisse mittheilen, sei es erlaubt, die bereits feststehenden klinischen und experimentellen Data kurz aufzuzählen und daraus die Fragen zu entwickeln, welche zunächst an fernere Versuche gestellt werden mussten.

Die erste auffallende Thatsache ist, dass bei Tetanus ganz enorm hohe Körpertemperaturen (im Anus oder der Achselhöhle gemessen) vorkommen, Temperaturen, welche die allerhöchsten Fiebertemperaturen noch übertreffen. Wunderlich²⁾ beobachtete in einem Falle 44,75⁰ (alle Angaben sind in Graden der hunderttheiligen Skala gemacht).

*) Aus Vierteljahresschrift der Züricher naturforschenden Gesellschaft. Bd. 8, S. 427. 1863.

¹⁾ Virchow's Archiv, Bd. 26, S. 538.

²⁾ Archiv für physiologische Heilkunde 1861, S. 547.

Einer von uns¹⁾ fand in einem Falle $41,8^{\circ}$, in einem anderen $42,0^{\circ}$. Leyden macht eine Angabe von $42,8^{\circ}$ und eine zweite von $44,4^{\circ}$ (im Anus gemessen).

Die zweite geradezu paradox erscheinende Thatsache ist die Steigerung der Körpertemperatur nach dem Tode, selbst über das während des Lebens beobachtete Maximum. Sie ist zuerst von Wunderlich in dem soeben schon aufgeführten Falle beobachtet. In demselben war nämlich während des Lebens die Temperatur bis auf $44,75^{\circ}$ gestiegen, nach dem Tode fuhr sie fort zu steigen und erreichte das Maximum von nahezu $45,4^{\circ}$, erst 55 Minuten nach dem letzten Lebenszeichen. Ein zweites Mal scheint man die in Rede stehende seltsame Erscheinung vor sich gehabt zu haben, in dem einen Falle, den Leyden mittheilt, als eine Beobachtung von Ebmeier. Das für diesen Fall oben angeführte im Leben beobachtete Temperaturmaximum von $42,8^{\circ}$ fällt auf den Zeitpunkt 4 Uhr 30 Min.; um 6 Uhr trat der Tod ein und 15 Min. später wurde eine Temperatur von $44,6^{\circ}$ bestimmt, und wir dürfen wohl mit einer an Gewissheit grenzenden Wahrscheinlichkeit annehmen, dass diese Temperatur zwischen 4 Uhr 30 Min. und 6 Uhr während des Lebens nicht erreicht war. Wir dürfen dies um so sicherer annehmen, als 7 Min. nach dem Tode die Körpertemperatur nur $44,2^{\circ}$ betrug, so dass also eine Steigerung derselben nach dem Tode überhaupt durch die ausgeführten Beobachtungen direkt erwiesen ist.

Die Versuche Leyden's am Hunde haben noch einige neue Erscheinungen kennen gelehrt. Sehr häufig nämlich sinkt die Temperatur ein wenig in den ersten Augenblicken des tetanischen Anfalles, um erst nach einer oder mehreren Minuten über das letzte Maximum während der Ruhe sich zu erheben; zweitens überdauerte in der Regel das Steigen des Thermometers das Ende des tetanischen Anfalles um einige Minuten. Die gesammte Temperatursteigerung, welche durch wiederholte elektrische Tetanisirung der gesammten Skelettmuskulatur erzielt wurde, betrug über 5° (von $39,6^{\circ}$ auf $44,8^{\circ}$), die Temperatursteigerung nach dem Tode hat Leyden am Hunde nicht konstatirt.

Angesichts dieser Thatsachen drängt sich uns natürlich vor Allem die Frage nach den Ursachen der enormen Steigerung der Körpertemperatur auf. In allen bisherigen Diskussionen dieser Frage wird es, so viel wir sehen, von den Meisten als selbstverständlich vorausgesetzt, dass die Temperatursteigerung durch Steigerung der Wärmebildung verursacht wäre. Dies versteht sich indessen keineswegs von

¹⁾ Billroth, Wundfieber. Berlin 1862. S. 157 u. flgde.

selbst, denn es ist physikalisch ebenso gut möglich, dass Hemmung des Wärmeabflusses die Temperaturerhöhung bewirkt. Es ist gut zu bemerken, dass über diese Alternative, welche bei allen Veränderungen der Körpertemperatur auftritt durch blosse Temperaturmessungen überall nicht entgültig entschieden werden kann. Stellt man sich aber einmal auf den Standpunkt der Annahme, dass beim Tetanus durch die abnorme Thätigkeit des Nervensystems die Wärmebildung gesteigert sei, so sind wiederum zwei Möglichkeiten gegeben. Einmal nämlich kann man daran denken und hat in der That daran gedacht, dass die abnorme Thätigkeit des Nervensystems ganz unmittelbar (wenn auch in einer bis jetzt geheimnissvollen Weise) irgend welche Umsetzungen in der Säftemasse veranlasse und mithin die Wärmebildung steigern. Zweitens aber ist denkbar, dass die Steigerung der Wärmebildung mittelbar durch die abnorme Nerventhätigkeit bedingt sei, dass nämlich der Ueberschuss von Wärme in den tetanisirten Muskeln erzeugt werde. Offenbar hat diese letztere Möglichkeit die grösste Wahrscheinlichkeit für sich, insofern als dabei kein ganz neues durch keine anderen Thatsachen gestütztes Erklärungsprinzip zu Hilfe genommen zu werden braucht; denn, dass der tetanisirte Muskel mehr Wärme erzeugt als der ruhende, ist eine durch exakte Versuche wohl erwiesene Thatsache. Die Steigerung der gesammten Wärmeproduktion im Tetanus würde hiernach von vornherein gewiss sein, wenn man erweisen könnte, dass alle übrigen Herde der Wärmebildung fortfahren, ihr normales Quantum in der Zeiteinheit zu liefern.

Leyden glaubt durch seine oben erwähnten Versuche an Hunden schon den vollständigen Beweis dafür geliefert zu haben, „dass auch beim Menschen die beobachteten beträchtlichen Temperaturen allein von der tetanischen Muskelaffektion herrühren können.“ Streng genommen beweisen indessen diese Versuche zunächst nur, dass der elektrische Tetanus ebenso grosse Temperatursteigerungen herbeiführt als der durch andere Ursachen entstandene. Es ist somit höchst wahrscheinlich gemacht, dass bei tetanisch Erkrankten nicht etwa ein und dieselbe Ursache direkt Temperatursteigerung und Rückenmarksüberreizung bewirkt, sondern, dass diese Ursache als Reiz auf das Rückenmark wirkt wie der elektrische Reiz und dass nur die abnorme Erregung des Markes die Temperatursteigerung erst nach sich zieht, ob aber unmittelbar oder erst vermittelt der Muskelzusammenziehung, darüber entscheidet der Versuch von Leyden nicht. Sollte in der That etwa Erregung sämtlicher centrifugaler Nerven direkt auf den Umsatz in der ganzen Säftemasse wirken, so müsste dies ja ebenso gut

bei elektrischer Erregung der Fall sein, wie bei Erregung durch andere Ursachen. Mit einem Worte, der Versuch Leyden's zeigt, dass die enormen Temperaturen beim Tetanus bedingt sind durch die Erregung des Rückenmarkes und nicht durch die besonderen Ursachen dieser Erregung, wie aber die Erregung des Rückenmarkes Temperatursteigerung bewirkt, das bleibt noch immer unentschieden.

Um den Weg zur Entscheidung der schwebenden Frage zu bahnen, müssen wir suchen, ob nicht die beiden Annahmen zu irgend welchen verschiedenen Folgerungen führen, welche sich am Thermometer zeigen müssten. Dies ist nun in der That der Fall. Wenn nämlich die Rückenmarkserregung direkt auf die Umsetzungsprozesse der gesammten Säftemasse steigernd einwirkt, so hätten wir für die überschüssige Wärmebildung keine lokalen Herde in besonderen Geweben zu erwarten und die Temperatursteigerung müsste dann im Inneren des Körpers überall ziemlich gleichmässig stattfinden. Allenfalls dürfte in den allerinnersten Theilen, z. B. im Mastdarme, wo die Bedingungen der Wärmeableitung am ungünstigsten sind, die Temperatur am schnellsten steigen und den höchsten Grad erreichen. Zeigt sich in Wirklichkeit ein anderes Verhalten, lernen wir Gewebe kennen, die vielleicht gar trotz oberflächlicherer Lage und niedrigerer Normaltemperatur beim Tetanus heisser werden als mehr im Inneren gelegene Theile, dann dürfen wir nicht mehr zweifeln, dass diese Gewebe die besonderen Herde der überschüssigen Wärmebildung sein müssen. Sind endlich diese Gewebe die Muskeln, so ist zu Gunsten der Annahme entschieden, dass ihre Zusammenziehung die nächste Ursache der enormen Temperatursteigerung beim Tetanus ist. Wir werden hernach sehen, was der Versuch hierüber aussagt.

Zu weiteren Fragen geben die Besonderheiten im Gange der Temperaturkurven, bezogen auf die Zeit, Veranlassung. Bei Leyden's Versuchen sank nämlich die Temperatur meist im Anfange des Tetanus ein wenig und fuhr nach Aufhören desselben noch einige Minuten fort zu steigen. Mit der letzteren Thatsache kann offenbar die klinische Beobachtung Wunderlich's in Zusammenhang gebracht werden, die ein Steigen der Temperatur nach dem Tode ergab. Das anfängliche Sinken der Temperatur beim einzelnen Anfalle meint Leyden möglicherweise auf eine Kontraktion der Gefässmuskulatur beziehen zu können. Für die Temperatur des Mastdarmes ist uns dies nicht gerade wahrscheinlich, indessen wollen wir die Gründe für und wieder hier nicht näher entwickeln, da wir doch vor der Hand keinen experimentellen Weg der Entscheidung vorzuschlagen wüssten. Nur wollen

wir darauf aufmerksam machen, dass man hier auch an die negative Wärmeschwankung denken könnte, die von Solger¹⁾ und von Meyerstein und Thiry²⁾ am zuckenden Froschmuskel beobachtet ist. Freilich handelt es sich beim letzteren Gebilde um viel kürzere Zeiträume.

Zur Erklärung der nach beendetem Anfalle noch fortdauernden Temperatursteigerung im Mastdarme stehen zwei Wege offen, unter Annahme eines muskulären Ursprunges der Tetanuswärme. Entweder nämlich ist diese Temperatursteigerung bloss lokal und dann wäre sie folgendermassen zu erklären. Die Temperatur müsste zu Ende des Anfalles in den Muskelmassen des Körpers höher sein als im Mastdarme und hier könnte sie alsdann noch weiter steigen durch Wärmezufuhr von den Muskeln her, welche Zufuhr selbstverständlich hauptsächlich durch den Blutkreislauf vermittelt zu denken wäre. Dieser Ansicht giebt Leyden in der mehrfach citirten Abhandlung Beifall und glaubt auf dieselbe Weise die von Wunderlich und Ebmeier beobachtete Temperatursteigerung nach dem Tode erklären zu können. Diese wäre damit auch nur eine lokale an dem Orte (Mastdarm etc.), wo man die Temperatur bestimmt hat. Zugleich müsste dann angenommen werden, dass andere Orte des Körpers im Augenblicke des Todes wärmer gewesen wären, da Wärme stets nur von einem Orte höherer Temperatur zu einem Orte niederer Temperatur durch einfache Leitung übergehen kann.

Eine andere Annahme ist aber gleichfalls nicht widersinnig. Es könnte nämlich die durch den Tetanus gesteigerte Wärmebildung selbst über den Anfall hinaus dauern. Man könnte sich z. B. recht wohl denken, dass die Muskelzusammenziehung gewisse organische Stoffe spaltet und ihren Oxydationsprozess einleitet, dass nun aber die Spaltungsprodukte, leichter oxydirbar als die Mutterstoffe, ganz unabhängig vom Akte der Muskelzusammenziehung und vielleicht zum Theile lange nach ihrer Beendigung weiterer Oxydation verfallen. Die Muskelzusammenziehung wäre dann zu vergleichen dem Anzünden einer Flamme, die hernach von selbst weiter brennt. Die weiteren wärmebildenden Verbrennungen, welche nach dieser Hypothese die Muskelzusammenziehung begleiten, könnten dann auch zum Theile erfolgen, nachdem die betreffenden Stoffe den Muskel verlassen haben. Wie dem übrigens auch sein möchte, nach der zweiten Annahme wäre die den Anfall überdauernde Temperatursteigerung nicht nothwendig eine lokale, und

1) Heidenhain, Studien im Breslauer Laboratorium. Heft II.

2) Zeitschrift f. ration. Med. 1863.

es würde nicht gefordert, dass der Erwärmung der einen Stelle eine äquivalente Abkühlung anderer Orte entspricht. Man hätte wohl nach dieser Annahme zu erwarten, dass doch gerade im Muskel die nachträgliche Erwärmung im grössten Maasse statt hätte. Die ganze Erscheinung würde unter dieser Annahme auf gleiche Linie zu stellen sein mit der von Solger am Froschmuskel beobachteten „nachträglichen Erwärmung“.

Wir wollen jetzt unsere neuen Versuche nach ihrer zeitlichen Reihenfolge mittheilen und dann zusehen, was ihre Ergebnisse zur Beantwortung der aufgeworfenen Fragen beitragen. Unser erster Versuch war eine einfache Wiederholung des Leyden'schen. Einem grossen Hunde wurden die Elektroden der sekundären Spirale eines du Bois'schen Induktionsapparates in der Nackengegend und Lendengegend in die Wirbelsäulenmuskulatur eingestossen. Der Apparat wurde dann zu den in der Tabelle angegebenen Zeiten in und ausser Thätigkeit gesetzt. Er lieferte sehr starke Ströme und die sämtlichen Skelettmuskeln des Thieres mit Ausschluss der Athemmuskeln geriethen, sowie er in Gang kam, in heftigen Tetanus. Die Stromstärke wurde übrigens öfters während der Versuche nach Bedürfniss abgeändert. Hierüber bestimmte Angaben zu machen, halten wir für überflüssig, da wir ja doch von der Stromdichtheit im Rückenmarke keine Vorstellung haben. Im Rectum des Thieres steckte ein in $\frac{1}{5}$ Grade getheiltes Thermometer, das von Minute zu Minute, stellenweise auch nach kürzeren Zeiträumen, abgelesen wurde. Die nachfolgende Tabelle giebt bloss einen Auszug aus den beim Versuche gemachten Aufzeichnungen, jedoch sind keine solchen weggelassen, die besonderen Punkten der Temperaturkurve entsprechen.

Tabelle I.

Zeit	Temperatur	Bemerkungen.
3h 25'	39,9°	Normaltemperatur, minutenlang konstant. — Nachher ein probeweiser Tetanus ohne Temperatureaufzeichnung.
47'	40,5	Tet. beginnt.
48'	40,9	
51'	41,1	
52'	41,2	Tet. hört auf.
53 $\frac{1}{2}$ '	41,2	Tet. beginnt.
54'	41,0	
55'	41,1	
56'	41,5	
57'	41,7	Tet. hört auf.
58'	41,6	
59'	41,5	

Zeit	Temperatur	Bemerkungen.
4 ^h 0'	41,5 ⁰	Tet. beginnt.
1'	41,5	
3'	41,7	
5'	41,9	
6'	42,1	Tet. hört auf.
7'	42,2	
12'	42,2	
14'	42,0	Tet. beginnt.
14'10"	41,9	
14'20"	41,6	
14'45"	41,7	
23'	43,2	Tet. hört auf.
23'15"	43,1	
23'30"	43,2	
23'45"	43,3	
24'	43,4	
29'	43,4	
30'	43,3	
31'	43,3	Tet. beginnt.
31'30"	43,1	
32'	43,3	
35'	44,1	
39'	44,8	Tet. hört auf.
40'	44,75	
41'	44,8	
43'	44,75	
48'	44,88	
49'	44,9	Tet. beginnt.
51'	45,0	Agonie.
52'	44,88	Letzter Athemzug. — Tod.
53'	45,0	Induktionsapparat still gestellt.
5 ^h 8'	45,4	
14'	45,4	
36'	44,85	

Einen zweiten Versuch machten wir mit Strychnin. Er lieferte kein brauchbares Ergebniss, da der Hund schon einem ersten kurzen Anfall erlag. Während desselben stieg das Thermometer im Mastdarme um eine kaum merkliche Spur und fing unmittelbar nach dem Tode an zu sinken.

Um zu sehen, ob die postmortale Steigerung der Temperatur auch bei anderen Todesarten vorkommen könne, tödteten wir einen Hund durch einen Genickstich, während ein in seinen Mastdarm gestecktes Thermometer abgelesen wurde. Dies stieg während des von Krämpfen begleiteten Todeskampfes um 0,1⁰ und zeigte diese erhöhte Temperatur noch 13 Min. lang; von da an sank es stetig.

Endlich haben wir noch einen Versuch nach folgendem Plane angestellt: Ganz wie beim ersten Versuchsthier waren die Vorkehrungen getroffen, um den Hund jederzeit elektrisch zu tetanisiren. Die Temperatur wurde aber jetzt an zwei Orten zugleich gemessen, erstens im Rektum und zweitens in einer ziemlich oberflächlich gelegenen Muskelgruppe. Zu diesem Ende wurde durch einen nicht allzugrossen Hautschnitt die Thermometerkugel zwischen die Muskeln an der Hinterseite des Oberschenkels eingeschoben und dann die Hautwunde möglichst dicht um das Rohr des Thermometers durch Nähte geschlossen. Das Ergebniss dieses Versuches ist in nachfolgender Tabelle dargestellt.

Tabelle II.

Zeit	Temperatur im Muskel	Temperatur im Rektum	Bemerkungen.
3h 42'	39,5 ⁰	39,8 ⁰	Normaltemperaturen, minutenlang konstant.
43'	39,5	39,8	Tetanus beginnt.
47'	40,15	40,2	
49'	40,5	40,45	Tet. hört auf.
50'	40,6	40,6	
52'	40,7	40,6	Tet. beginnt.
58'	41,75	41,2	Tet. hört auf.
4h 2'	41,5	41,3	
27'	39,7	40,0	Tet. beginnt.
30'	40,3	40,25	
33'	40,95	40,6	Tet. hört auf.
35'	40,9	40,7	
37'	40,7	40,7	Tet. beginnt.
43'	41,4	41,1	Tet. hört auf.
45'	41,2	41,1	
47'	41,0	41,0	Tet. beginnt.
54'	41,8	41,4	wahrsch. liess hier Tet. nach.
58'	41,6	41,5	Tet. hört auf.
5h 2'	41,2	41,4	Tet. beginnt.
3'	41,5	41,5	
18'	43,0	42,45	Tet. hört auf.
20'	42,7	42,5	
21'	42,5	42,5	
26'	42,1	42,5	Tet. beginnt.
32'	42,6	42,8	Muskeltherm. tiefer eingeschoben.
37'	43,0	43,0	
40'	43,0	43,2	
48'	42,7	43,6	Tod durch Einstecken der einen Elektrode ins verlängerte Mark.
51'	42,6	43,8	
58'	42,4	43,8	
6h 0'	42,2	43,7	Todtenstarre.

Unser erster Versuch Tab. I bestätigt nun zuvörderst alle Angaben *Le y den's*. Wir sehen vor Allem eine noch erheblichere Steigerung der Temperatur überhaupt. Fünf Tetanusanfalle bringen die Temperatur im Mastdarme während des Lebens von $39,9^{\circ}$ auf 45° , bewirken also eine Steigerung um $5,1^{\circ}$. Wir sehen ferner 3 Mal (um 3 Uhr 53 Min. 3 Sek., um 4 Uhr 14 Min. und um 4 Uhr 31 Min.) die Temperatur beim Beginne des Tetanus ein wenig sinken. Wir sehen endlich 2 Mal die Temperatur nach Aufhören des Tetanus noch weiter steigen um 4 Uhr 6 Min. und um 4 Uhr 23 Min. Im letzteren Falle war freilich ein momentanes Sinken dem nachträglichen Steigen vorhergegangen. Unser Versuch lehrt aber noch etwas Neues, dass nämlich die Temperaturerhöhung nach dem Tode sich auch bei Thieren zeigt, welche elektrisch zu Tode tetanisirt sind. In der That zeigt sich ja in unserem ersten Versuche die allerhöchste Temperatur im Mastdarme $45,4^{\circ}$ erst 22 Min. nach dem Tode.

Betrachten wir jetzt unsere Tabelle II näher, so springt vor Allem der höchst bemerkenswerthe Umstand in die Augen, dass regelmässig im Tetusanfalle das Thermometer im Muskel viel rascher steigt, als das im Mastdarme, und dass ersteres in den Pausen zwischen den Anfällen rascher sinkt als letzteres. Wir haben natürlich nicht verfehlt den Verdacht auszuschliessen, dass dieser Umstand etwa durch die Besonderheiten der Thermometer bedingt sei. Wir steckten sie beide in dieselbe Wassermasse, deren Temperatur durch abwechselndes Zugiessen wärmeren und kälteren Wassers ins Schwanken gebracht wurde und konnten nicht wahrnehmen, dass eines unserer Thermometer diesen Schwankungen prompter gefolgt wäre als das andere. Wir müssen also schliessen, dass der Gang unserer Thermometer das treue Bild vom Gange der Temperaturen ist, dass die Temperatur der in Betracht gezogenen Muskelgruppe im Tetanus rascher steigt, in der Ruhe rascher sinkt als im Mastdarme, die wohl etwa der Temperatur des arteriellen Blutes jederzeit gleich gesetzt werden dürfte. Ueberdies war die Normaltemperatur unserer Muskelgruppe in der Ruhe, weil sie ziemlich oberflächlich liegt, beträchtlich tiefer als die Normaltemperatur im Mastdarme. Sie stieg aber im Tetusanfall allemal so viel schneller, dass sie die Temperatur des Mastdarmes bald einholte und einen beträchtlich höheren Werth erlangte als diese. In der Ruhe sank dann wieder die Muskeltemperatur unter die Mastdarmtemperatur. Ein sehr anschauliches Bild dieses merkwürdigen Verhaltens bekommt man, wenn man den Gang der beiden Temperaturen in der Zeit graphisch darstellt. Man erhält so zwei Kurven, die in ungefähr gleichem Tempo wellen-

förmig auf- und abgehen, und sich bei jedem Aufsteigen und bei jedem Absteigen einmal schneiden. Die Kurve der Muskeltemperatur schneidet die Kurve der Mastdarmtemperatur beim Aufsteigen von unten nach oben, beim Absteigen von oben nach unten, weil der ersteren Wellenberge höher und Wellenthäler tiefer sind. Nach den obigen Betrachtungen kann nun kein Zweifel mehr sein, dass, wofern überall die Temperatursteigerung beim Tetanus vermehrter Wärmebildung verdankt wird, der Sitz dieser letzteren vorzugsweise das Muskelgewebe ist. Sahen wir ja doch eine Muskelgruppe, deren Normaltemperatur in der Ruhe $0,3^{\circ}$ unter der des Rektums liegt, nahe zu $0,6^{\circ}$ wärmer werden als das letztere. Ein so schlagendes Resultat durfte man kaum hoffen.

Wir haben soeben noch einmal ausdrücklich hervorgehoben, dass unser Versuch nur einen eventuellen Beweis für den Satz liefert, dass die Steigerung der Wärmeproduktion im Tetanus wesentlich auf das Muskelgewebe fällt. Unser Versuchsergebniss liesse sich nämlich rein physikalisch auch unter der Annahme erklären, dass die Temperatursteigerung beim Tetanus wesentlich bedingt sei durch Behinderung des Wärmeabflusses aus dem Körper. Mit dieser Annahme nämlich würde sich unser Versuch ganz gut vereinigen, wenn man noch die Annahme hinzufügte, dass überall das Muskelgewebe ein Hauptherd der thierischen Wärmebildung wäre. Dieser Hilfsannahme würde auch der Umstand keineswegs logisch widersprechen, dass trotzdem oberflächlich gelegene Muskelgruppen geringere Normaltemperaturen zeigen, als andere tiefer gelegene Gewebe. Um sich dies anschaulich zu machen, denke man sich ein Zimmer mit einem Fenster, darin zwei Oefen, den einen dicht am Fenster stärker geheizt (oberflächliche Muskelgruppe), den anderen in der Tiefe des Zimmers etwas schwächer geheizt (die Gewebe um das Rektum). Man sieht hier sofort, dass der stärker geheizte Ofen am Fenster, wofern die Differenz eine gewisse Grenze nicht überschreitet, kälter sein wird, als der weniger stark geheizte. Denkt man sich aber jetzt, das Fenster würde vermauert, so würde auch alsbald die Temperatur des stärker geheizten Ofens die des anderen übersteigen. Das Vermauern des Fensters wäre offenbar die Analogie zu unserem Versuche unter der Annahme, dass Tetanus die Wärmeausfuhr hemmt. Man sieht also, dass unser Versuch die eigentliche Kardinalfrage: ist die Ausfuhr gehemmt? oder die Zufuhr vermehrt? nicht endgültig entscheidet, und es ist gut zu bemerken, dass hierüber, so viel wir sehen, bloss Temperaturbestimmungen überall nicht entscheiden können.

Unser Versuch giebt nun ferner eine eventuelle, aber ganz unzweideutige Antwort auf die letzte oben aufgeworfene Frage. Er zeigt

nämlich, dass regelmässig das Temperatur-Maximum im Mastdarme später fällt, als das im Muskel. Dieses fällt im Allgemeinen auf den Zeitpunkt, wo der Tetanus durch Stillstellen des Induktionsapparates abgebrochen wird, nur einmal sinkt schon vor diesem Augenblicke die Muskeltemperatur (Siehe Tab. II. 4^h 54'). Wir vermuthen, dass in diesem Falle der Tetanus eben vor Stillstellen des Apparates aus irgend einem verborgenen Grunde bedeutend nachgelassen hat, obgleich in den ursprünglichen Aufzeichnungen Nichts derart bemerkt ist. Aber auch in diesem Falle fängt die Temperatur des Mastdarmes erst drei Minuten später an zu sinken. Wir haben in unserem Versuche demnach keine Erscheinung vor uns, welche der von Solger beobachteten „nachträglichen Erwärmung“ des Muskels analog ist. Diese hat zwar möglicherweise stattgefunden, konnte aber wegen zu grosser Flüchtigkeit mit unseren Beobachtungsmitteln nicht wahrgenommen werden. Unsere Erscheinung ist offenbar der handgreifliche Beweis der schon von Leyden ausgesprochenen Vermuthung, dass zu Ende des Anfalles die Muskeln — besonders die tief im Innern gelegenen — heisser sind als die übrigen Gewebe, und dass nun nach Aufhören der überschüssigen Wärmebildung in den Muskeln die Temperaturen streben sich auszugleichen, wobei natürlich unter günstigen Bedingungen die Temperatur des Mastdarmes noch fortfahren muss zu steigen auf Kosten der Wärme, welche von den wärmeren Muskeln her zugeleitet wird.

Ganz derselbe Vorgang kann recht wohl auch nach dem Tode stattfinden und die in diesem Zeitraume von Anderen und von uns beobachtete Steigerung der Temperatur im Rektum bedingen. Auf den ersten Blick könnte man gegen diese Erklärung einwenden, dass der zeitliche Verlauf der Temperatursteigerung nach dem Tode zu verschieden sei von dem der Temperatursteigerung nach einem Tetanusanfälle während des Lebens. In der That dauert die letztere höchstens 2—3 Minuten, während die erstere in unseren Versuchen am Hunde schon so lange dauerte, dass das merkliche Sinken der Mastdarmtemperatur im Versuche Tab. I erst 22 Min. nach dem Tode, im Versuche Tab. II 10 Min. nach dem Tode anfing. Beim Menschen verstrichen sogar in dem Falle von Wunderlich 55 Min. nach dem Tode, ehe ein merkliches Sinken der Temperatur an der beobachteten Stelle eintrat. Der erhobene Einwand ist aber durchaus nicht stichhaltig, denn der Tod setzt wirklich Bedingungen, welche die Ausgleichung der Temperaturen innerhalb des Körpers verzögern. Offenbar nämlich muss die Einstellung des Blutkreislaufes in diesem Sinne wirken. Sie muss aber zweitens auch dahin wirken, den Wärmeabfluss aus dem

Körper nach aussen zu verzögern. Ebendahin wirkt das gleichzeitige Aufhören der Athmung. Man kann gar nicht bezweifeln, dass die Leiche eines Menschen oder Thieres sich in unvergleichlich kürzerer Zeit abkühlen würde, wenn die Blutbewegung und der Luftwechsel in den Lungen fortbestände, ohne dass immer neue Wärme gebildet würde. Es ist daher auch durchaus nicht widersinnig, anzunehmen, dass umgekehrt in Wirklichkeit die Muskelmassen eines an Tetanus gestorbenen Geschöpfes sehr lange Zeit ihre enorm hohen Temperaturen behaupten — Temperaturen, welche die des Mastdarmes übersteigen, so dass die letztere während dieser ganzen Zeit immer noch zunehmen kann durch Zufuhr von Wärme, die aus dem in den Muskeln aufgespeicherten Vorrath geschöpft wird.

Leider ist es uns nicht möglich, vorstehende Betrachtungen thatsächlich zu belegen, obwohl der in Tab. II dargestellte Versuch auch hierauf angelegt war. Der Beweis würde geliefert sein, wenn die Temperatur einer Muskelgruppe bis zum Augenblicke des Todes gestiegen und von da an gesunken wäre, wenn ferner der Maximalwerth beim Tode die erst nach dem Tode eintretende maximale Temperatur im Mastdarme noch merklich übertroffen hätte. Das Misslingen dieses Nachweises war in unserem Versuche höchst wahrscheinlich bloss durch einen lokalen unglücklichen Zufall bedingt. Beim tieferen Einschieben des Muskelthermometers (Siehe Tab. II. 5^h 32') war vielleicht der Nerv beschädigt worden, so dass die Erregung nicht mehr in vollem Maasse der Muskelgruppe zukam, und bloss darum stieg wahrscheinlich ihre Temperatur im letzten Anfalle nicht mehr über die des Mastdarmes hinaus. Dies wird besonders bei graphischer Darstellung des Ganges der Temperaturen ersichtlich, wo sich um 5 Uhr 37 Min. der Kurve der Muskeltemperatur ganz deutlich ein besonderer Punkt zeigt. Es hat gar nichts Widersinniges, anzunehmen, dass in sehr tief gelegenen Muskelmassen zur Zeit des Todes die Temperatur viel höher als die des Mastdarmes (43,6°) war. Wäre sie z. B. nur 44,5° gewesen, so könnte man sich leicht denken, dass der hier aufgespeicherte Wärmervorrath zur nachträglichen Erwärmung des Rektums nach dem Tode gedient hätte.

Wir haben später noch einen Versuch unternommen, eigens zu dem Zwecke, um die postmortale Temperatursteigerung im Rektum als rein lokales Phänomen nachzuweisen. Aber auch dieser Versuch wurde durch eine zufällige Störung getrübt. Es gelang nämlich nicht, das Thier plötzlich zu tödten durch Applikation der einen Elektrode dicht am verlängerten Marke, was sonst sehr gut gelungen war. Wir wollen

daher den Versuch nicht mehr ausführlich mittheilen. Nur das eine Ergebniss wollen wir hervorheben: Die nach dem Tode noch steigende Temperatur im Rektum erreichte in diesem Versuche nicht ganz diejenige Höhe, welche während des Lebens einige Minuten lang im Muskel beobachtet war. Diese Thatsache giebt gewiss unserer Ansicht eine an Gewissheit grenzende Wahrscheinlichkeit, aber da in der betreffenden Muskelgruppe während der Agonie die Temperatur schon ein wenig niedriger war als im Rektum nach dem Tode, so ist es kein ganz strenger Beweis. Diesen müssen wir, wie gesagt, schuldig bleiben, denn wir können uns nicht entschliessen, den ziemlich grausamen und doch nicht sicher gelingenden Versuch ins Unbestimmte zu wiederholen.

II.

Ueber die Entstehung der Muskelkraft.

Von

A. Fick und J. Wislicenus*).

Dass die Arbeit des Muskels nur durch chemische Prozesse ermöglicht wird, ist wohl heutzutage ein allgemein anerkannter Satz. Ebensowenig dürfte man auf Widerspruch stossen, wenn man noch näher behauptet, dass es Oxydationsprozesse sind, durch die der Muskel zur Arbeitsleistung befähigt wird. Aber darüber sind nicht Alle einig, welche Stoffe es sind, deren Verbrennung den Vorrath von lebendigen Kräften liefert, der zum Theil in mechanische Arbeit verwandelt werden kann. Die meisten Physiologen und Chemiker scheinen der Meinung zu sein, dass ausschliesslich die Verbrennung von eiweissartigen Körpern Muskelkraft erzeugen könne. Noch neuerdings hat Playfair¹⁾ eine besondere Abhandlung veröffentlicht, um diese Annahme zu beweisen. Auch J. Ranke²⁾ scheint seine schönen Untersuchungen über den Chemismus der Muskelaktion wesentlich im Sinne dieser Hypothese zu deuten. In vielen Lehrbüchern der Physiologie findet man die fragliche Annahme als etwas Selbstverständliches zu Grunde gelegt. Dass diese Annahme so viele Anhänger zählt, dürfte

*) Aus Vierteljahresschrift der Züricher naturforschenden Gesellschaft. Bd. 10, S. 317. 1865.

¹⁾ On the food of man, in relation to his useful work. Vorlesung in der royal Society in Edinburg. 3. April 1865.

²⁾ Tetanus, eine physiologische Studie. Leipzig 1865.

vor Allem darin seinen Grund haben, dass die meisten mehr oder weniger bewusst die Ueberlegung machen: Die Leistung des Muskels ist an die Zersetzung seiner Substanz geknüpft, diese ist aber zum überwiegend grössten Theile eiweissartiger Natur, also ist die Zersetzung resp. Verbrennung eiweissartiger Körper die wesentliche Bedingung der mechanischen Arbeit des Muskels. Das unberechtigte dieser Schlussweise wird sofort einleuchtend, wenn wir sie z. B. auf eine Lokomotive anwenden: „Diesē Maschine besteht wesentlich aus Eisen, Stahl, Messing etc., sie enthält nur sehr wenig Kohle, also muss ihre Leistung geknüpft sein an die Verbrennung von Eisen und Stahl nicht an die Verbrennung von Kohle.“ Selbstverständlich ist es eben keineswegs, dass gerade nur die Verbrennung von eiweissartigen Verbindungen im Muskel die Kraft erzeugt. Es ist recht wohl möglich, dass die stickstofffreien Verbindungen im Muskel die Rolle des Brennmaterials spielen, obgleich von solchen Verbindungen in jedem Augenblicke nur wenig im Muskel zu finden ist. Es ist eben denkbar, dass diese Stoffe in raschem Strome gleichsam den Muskel passiren. Jedes Theilchen dieser Stoffe, das in den Muskel hineinkommt, wird rasch verbrannt, und wieder daraus entfernt. Prüfen wir die Sache näher, so hat schon von den allgemeinsten Gesichtspunkten aus gerade die Annahme viel Ansprechendes, dass stickstofffreie Verbindungen das Brennmaterial für den Muskel bilden. Als Heizmaterial hat schon Liebig's genialer Blick vor längeren Jahren die stickstofffreien organischen Verbindungen der Nahrungsmittel, namentlich die Kohlehydrate und Fette bezeichnet. Freilich hat damals Liebig schwerlich an krafterzeugendes Heizmaterial gedacht, wie denn überall damals unsere Frage den Physiologen und Chemikern noch fern lag. Für den heutigen Standpunkt der Wissenschaft aber liegt es nahe, wenn einmal eine gewisse Gruppe von Nahrungsstoffen als Heizmaterial bezeichnet wird, von der Verbrennung dieser Stoffe nicht bloss die Wärme, sondern auch die mechanischen Leistungen des Organismus herzuleiten, da eben für den heutigen Standpunkt der Wissenschaft Wärme und mechanische Arbeit nur zweierlei Erscheinungsformen desselben Wesens sind. In der That, es wäre höchst auffallend, wenn im thierischen Haushalte eine ganze besondere Gruppe von Nahrungsstoffen bloss dazu verwendet werden sollte, freie Wärme zu erzeugen, um die Körpertemperatur über der Temperatur der Umgebung zu erhalten. Allerdings ist die Temperatur für die Säugethiere und Vögel eine unerlässliche Existenzbedingung, allein nach den Prinzipien der mechanischen Wärmetheorie liegt es nahe, daran zu denken, dass die Wärme ein unvermeidliches Nebenprodukt

bei der Erzeugung von Muskelarbeit ist, und dass also zur Heizung des Organismus nicht noch besondere Prozesse stattfinden, dass dieselbe vielmehr mit der Erzeugung von mechanischer Kraft Hand in Hand geht. Wären die stickstofffreien Verbindungen ausschliesslich Heizmaterial im engeren Sinne, dagegen die eiweissartigen Körper das kraftgebende Brennmaterial, dann hätte die Natur im Thierkörper so unökonomisch verfahren, wie ein Fabrikant, welcher neben eine Dampfmaschine auch noch einen Ofen stellte, obwohl von der Dampfmaschine selbst schon eine bedeutende Wärmemenge geliefert wird. Wenn nun auch gegenwärtig im Lichte der Darwin'schen Anschauungsweise teleologische Betrachtungen in gewissem Sinne wieder zu Ehren kommen könnten, so sind wir doch keineswegs der Meinung, dass man mit einer Betrachtung, wie die vorstehende ist, einen physiologisch-chemischen Satz beweisen könnte. Immerhin aber können solche Betrachtungen das Vertrauen in entgegenstehende Behauptungen, die ebensowenig bewiesen sind, erschüttern.

Die Lehre, dass ausschliesslich die Verbrennung eiweissartiger Verbindungen die Muskelkraft liefert, wird aber noch viel mehr erschüttert durch die schönen Untersuchungen von Edward Smith, welcher auf's Ueberzeugenste dargethan hat, dass die Kohlensäureausscheidung des menschlichen Körpers auf das zehnfache gesteigert werden kann durch Muskelanstrengung, während dabei die Ausscheidung von Harnstoff ziemlich gleiches Schrittes weiter geht. Die letztere Thatsache ist auch von anderen Forschern, namentlich von Bischof und Voit öfters (zum Theile schon vor E. Smith) beobachtet worden. Die von Smith beigebrachten Zahlen sind aber noch immer kein ganz direkter Gegenbeweis gegen die fragliche Lehre. Wer sie eben mit aller Gewalt fest halten will, hat Smith gegenüber immer noch die Ausflucht, zu sagen: Die Muskelaktion regt vielleicht nothwendig sehr die Verbrennungsprozesse stickstofffreier Verbindungen an, aber diese Verbrennungen haben dennoch nichts mit der Erzeugung der Muskelkraft zu schaffen. Andererseits könnte Smith allenfalls der Einwand gemacht werden, dass vielleicht bei heftiger Muskelanstrengung dennoch der Umsatz stickstoffhaltiger Verbindungen erhöht ist, dass aber die Harnstoffausfuhr nicht erhöht erscheint, weil die Trümmer dieser Verbindungen in anderen Formen den Körper verlassen.

Es giebt nun einen Weg, auf welchem die Frage: „Kann Muskelkraft nur durch Verbrennung eiweissartiger Verbindungen erzeugt werden?“ möglicherweise durch einen einzigen Versuch mit voller Sicherheit verneint wird. Es ist folgender höchst einfache Gedankengang: Angenommen, es hätte eine Person eine gewisse messbare äussere Arbeit

geleistet, z. B. m Kilogrammometer, und es hätte diese Person während dessen in ihren Muskeln p Gramme Eiweiss verbrannt; angenommen endlich, wir kennten die Wärmemenge, welche frei wird, wenn ein Gramm Eiweiss bis zu den Zersetzungsprodukten verbrennt, in welchen die Bestandtheile des Eiweisses den menschlichen Körper verlassen, — ist dann das thermische Aequivalent der äusseren Arbeit m grösser als die bei Verbrennung von p Gramm Eiweiss möglicherweise zu erzeugende Wärmemenge, so ist die obige Frage mit apodiktischer Gewissheit zu verneinen. Ist hingegen das thermische Aequivalent der m Kilogrammometer kleiner als die bei Verbrennung von p Gramm Eiweiss entstehende Wärme, dann ist damit die Frage noch lange nicht bejaht. Der Versuch hat nur im ersteren Falle ein entscheidendes Resultat.

Wir haben einen solchen Versuch gemeinschaftlich angestellt. Allerdings sind die Grössen, deren Bestimmung erforderlich ist, ausser der mechanischen Arbeit keiner sicheren numerischen Auswerthung für jetzt zugänglich, aber man kann ihre Werthe doch zwischen gewisse Grenzen einschliessen, so dass ein bindender Schluss schon gezogen werden kann. Als messbare äussere Arbeit wählten wir die Besteigung eines Berggipfels von bekannter Höhe. Wir zogen den Berg einem Tretrade vor, nicht sowohl, weil seine Ersteigung eine unterhaltendere Arbeit ist, als vielmehr einfach aus dem Grunde, weil uns kein geeignetes Tretrad zu Gebote stand. Von den zahlreichen Gipfeln der Schweizer Alpen empfahl sich am meisten zu unserem Versuche das Faulhorn am Briener See im Berner Oberlande. Vor Allem nämlich musste der Berg, welcher zu unserem Versuche dienen sollte, möglichst hoch sein und dennoch gestatten, dass man unter nicht allzu abnormen Bedingungen auf seinem Gipfel eine Nacht verweilen konnte; denn wären wir gezwungen gewesen, sofort wieder herabzusteigen, so wäre auf die messbare äussere Arbeit sofort eine gewaltige unmessbare Muskelarbeit gefolgt, bei der jedesfalls viel Stoffumsatz stattfand, dessen thermisches Aequivalent aber ganz als Wärme frei wird. Das Faulhorn genügt nun diesen Anforderungen durchaus, indem sich auf seinem Gipfel ein Gasthof befindet und dennoch die Höhe desselben über dem Spiegel des Briener Sees sehr bedeutend, nämlich nahezu 2000 m ist. Es empfiehlt sich auch noch dadurch, dass man es auf einem sehr steilen Wege besteigen kann, was natürlich für unseren Versuch günstig ist, sofern dadurch die verlorene nicht messbare (wieder in Wärme zurückverwandelte) Muskelarbeit möglichst beschränkt wird. Wir wählten den steilsten unter den gangbaren Wegen. Er geht von einem kleinen

Dorfe Iseltwald am Briener See aus, und man erreicht auf ihm den Gipfel bei mässigem Tempo in weniger als 6 Stunden.

Um die Luxuskonsumtion von eiweissartigen Stoffen bei unserem Versuche möglichst zu beschränken, nahmen wir von Mittags um 12 Uhr am 29. August keine eiweisshaltige Nahrung mehr zu uns bis um 7 Uhr Abends am 30. August. Während dieser 31 Stunden genossen wir an festen Nahrungsmitteln nur Stärkemehl, Fett und Zucker. Die beiden ersten Stoffe nach dem Vorgange J. Ranke's in Form kleiner Küchelchen. Es wurde nämlich Stärkemehl in Wasser gerührt und der so gebildete dünne Brei in reichlichem Fette gebacken. Zucker wurde in Thee aufgelöst getrunken. Dazu kam noch der in Bier und Wein enthaltene Zucker, welche Getränke in den auf Fussreisen üblichen Mengen genommen wurden.

Der eigentliche Versuch begann am 29. VIII. Abends 6 Uhr 15 Min. mit möglichst vollständiger Entleerung des Harnes. Der von diesem Zeitpunkte an bis zum 30. VIII. Morgens 5 Uhr 10 Min. abgesonderte Harn wurde in Gefässe aufgefangen und volumetrisch gemessen. Wir nennen ihn Nachtharn. Eine Probe davon wurde zur Untersuchung mitgenommen. Wiederum für sich gemessen wurde der in der Zeit von Morgens 5 Uhr 10 Min. bis Nachmittags 1 Uhr 20 Min. am 30. VIII. ausgeschiedene Harn. In diese Zeit fällt die Besteigung des Berges, er mag daher als Arbeitsharn bezeichnet werden. Dann wurde auch die von 1 Uhr 20 Min. bis 7 Uhr Abends ausgeschiedene Harnmenge bestimmt, welche wir kurz Nacharbeitsharn nennen wollen. In dieser Zeit hielten wir uns meist ohne namhafte Muskelarbeit im Zimmer auf. Nach 7 Uhr Abends wurde eine reichliche Mahlzeit, meist aus Fleischspeisen bestehend, genommen und zuletzt noch der während der im Gasthofs auf dem Faulhorn zugebrachten Nacht, d. h. vom 30. VIII. Abends 7 Uhr bis 31. VIII. Morgens 5 Uhr 30 Min. ausgeschiedene Harn gemessen und wieder als Nachtharn bezeichnet.

Im Gasthause auf der Faulhornspitze angelangt, wurden sofort die Bestimmungen des Harnstoffgehaltes in den mitgeführten Proben des „Nachtharnes“ vom 29. auf den 30. und des von früh 5 Uhr 30 Min. bis kurz nach vollendeter Steigung 1 Uhr 20 Min. entleerten „Arbeitsharnes“ vorgenommen. Die befolgte Methode war genau die von Neubauer für absolute Harnstoffbestimmungen angegebene¹⁾. Aus 40 ccm Harn wurde zunächst Phosphorsäure und Schwefelsäure durch 20 ccm Barytlösung, welches Quantum sich stets als genügend erwies, ausgefällt

¹⁾ Neubauer und Vogel, Analyse des Harnes, 4. Aufl., S. 143—146.

und 15 ccm des Filtrates (10 ccm Harn enthaltend) zur Chlorbestimmung nach Liebig durch eine Quecksilbernitratlösung, von der 1 ccm einer Kochsalzmenge von 0,01 g entsprach, verwendet. Je 30 ccm des Filtrates wurden hierauf zur Ausfällung des Chlors mit der gerade nöthigen Menge einer der Quecksilberlösung äquivalenten Silberlösung versetzt und von der filtrirten Flüssigkeit zuvörderst ein Viertel des Gesamtvolums (= 5 ccm Harn) zu einer ungefähren, die 10 ccm Harn entsprechende Menge dann zu einer genauen Harnstofffiltrirung mittelst der passenden Quecksilberlösung (1 ccm = 0,01 gr Harnstoff) unter Beobachtung aller Kautelen benutzt.

Am Morgen des 30. August führten wir dieselben Bestimmungen auch mit dem am vorhergehenden Tage zwischen 1 Uhr 20 Min. Nachmittags und Abends 7 Uhr gesammelten „Nacharbeitsharn“ aus. Von jeder Harnsorte wurde überdies eine Probe in einem völlig damit gefüllten, gut verkorkten Arzneigläschen eingesiegelt, um nach der Rückkehr nach Zürich die noch wichtigeren absoluten Stickstoffbestimmungen damit vorzunehmen. Dasselbe geschah auch mit dem vom 30. August Abends 7 Uhr bis zum 31. Morgens 6 Uhr gesammelten und gemessenen zweiten Nachtharn, wogegen der Harnstoffgehalt in diesem wegen Mangels an Zeit unermittelt blieb.

Die ausgeführten Chlor- und Harnstofffiltrirungen ergaben folgende Resultate:

- I. Nachtharn vom 29. auf den 30. August. Bei beiden hellgelb gefärbt, vollkommen klar, deutlich sauer reagirend.
- a) Fick. Totalharnmenge 790 ccm. In 10 ccm wurden 0,0619 g Kochsalz mit Berücksichtigung der nöthigen Korrekturen¹⁾ 0,1580 g Harnstoff gefunden. Die Gesammtmenge des letzteren betrug demnach 12,4820 g.
 - b) Wislicenus. Harnmenge 916 ccm. In 10 ccm 0,03 g Kochsalz und 0,1284 g Harnstoff; im Ganzen von letzterem daher 11,7614 g.
- II. Arbeitsharn vom 30. August früh 5 Uhr 30 Min. bis 1 Uhr 20 Min.
- a) Fick. Harnmenge 396 ccm. Weingelb, klar, sauer. In 10 ccm 0,0395 g Kochsalz und 0,1776 g Harnstoff. Gesammtharnstoffmenge = 7,0330 g.
 - b) Wislicenus. Harnmenge 261 ccm. Weingelb, nach dem Erkalten trüb, sauer. In 10 ccm 0,0460 g Kochsalz und 0,2566 g Harnstoff. Totalmenge des letzteren = 6,6973 g.

¹⁾ Neubauer und Vogel, S. 144.

III. Nacharbeitsharn vom 30. August zwischen 1 Uhr 20 Min. Nachmittags und 7 Uhr Abends. Beide Sorten dunkel weingelb, beim Erkalten sedimentirend, sauer.

- a) Fick. Harnmenge 198 ccm. In 10 ccm 0,007 g Kochsalz und 0,2612 g Harnstoff; von diesem im Ganzen also 5,1718 g.
 b) Wislicenus. Harnmenge 200 ccm. In 10 ccm 0,018 g Kochsalz und 0,2551 g Harnstoff. Totalmenge derselben = 5,1020 g.

Es liegt auf der Hand, dass die gefundenen Harnstoffmengen nicht das richtige Maass für die Quantität oxydirten Albuminats sein können, namentlich da ein immerhin in Betracht kommendes Stickstoffquantum in den Sedimenten, welche fast ausschliesslich aus saurem Natriumurat bestanden, vorhanden sein müsste. Es waren daher Ermittlungen des Gesamtstickstoffgehaltes durchaus geboten und die Harnstoffbestimmungen wurden überhaupt nur unternommen, um im Falle Verunglückens einer der Harnproben auf dem Wege nach Zürich doch wenigstens einen ungefähren Anhalt für die Berechnung zu retten.

Die absoluten Stickstoffbestimmungen wurden vom 4. bis 6. September im Universitätslaboratorium in Zürich mit dem durchaus frisch gebliebenen Harn ausgeführt. Je 5 ccm desselben wurden in geeignetem Apparat mit einer mehr als hinreichenden Menge Natronkalk in vorgelegte reine Salzsäure abdestillirt, der Rückstand weiss gebrannt und Luft durch den Apparat und die vorgelegte Säure gezogen. Die Bestimmung des von der Säure absorbirten Ammons geschah auf die gewöhnliche Weise mit Platinchlorid, und zwar wurde das beim Glühen des Platinsalmiaks zurückbleibende Platin gewogen und daraus der Stickstoffgehalt berechnet.

I. Nachtharn vom 29. auf den 30. August.

- a) Fick. Von 5 ccm Harn = 0,3095 g Platin = 0,043768 g Stickstoff. Totalmenge des letzteren 6,915344 g.
 b) Wislicenus. Aus 5 ccm Harn wurden 0,2580 g Platin erhalten = 0,036485 g Stickstoff. Totalmenge = 6,684052 g.

II. Arbeitsharn.

- a) Fick. 5 ccm Harn ergaben 0,2958 g Platin = 0,0418303 g Stickstoff. Totalmenge = 3,312960 g.
 b) Wislicenus. 5 ccm Harn lieferten 0,4245 g Platin = 0,060030 g Stickstoff. Totalmenge = 3,133566 g.

III. Nacharbeitsharn.

a) Fick. Aus 5 ccm Harn wurden 0,4338 g Platin = 0,06134545 g Stickstoff erhalten. Totalmenge = 2,4293 g.

b) Wislicenus. 5 ccm Harn gaben 0,4272 g Platin = 0,0604121 g. Totalmenge = 2,416484 g.

IV. Nachtharn vom 30. auf den 31. August.

a) Fick. 5 ccm Harn ergaben 0,6601 g Platin = 0,0933475 gr Stickstoff, dessen Totalmenge in den 258 ccm, also 4,816731 g.

b) Wislicenus. 5 ccm Harn lieferten 0,7001 g Platin = 0,099004 g Stickstoff. Totalmenge in den 270 ccm Harn = 5,346216 g.

Es ergibt sich danach folgende tabellarische Zusammenstellung, für welche auch der Stickstoffgehalt der Totalharnstoffmengen berechnet ist:

Fick.

	Stickstoff in		Stickstoff Total
	Harnstoff	Harnstoff	
Nachtharn, 29. auf 30. August	12,4820	5,8249	6,9153
Arbeitsharn	7,0330	3,2681	3,3130
Nacharbeitsharn	5,1718	2,4151	2,4293
Nachtharn, 30. auf 31. August	—	—	4,8167
			5,7423

Wislicenus.

	Stickstoff in		Stickstoff Total
	Harnstoff	Harnstoff	
Nachtharn, 29. auf 30. August	11,7614	5,4887	6,6841
Arbeitsharn	6,6973	3,1254	3,1336
Nacharbeitsharn	5,1020	2,3809	2,4165
Nachtharn, 30. auf 31. August	—	—	5,3462
			5,5501

Es liegt auf der Hand, dass sich die Berechnung der in Frage kommenden Proteïnsubstanzmengen auf die für den Totalstickstoffgehalt ermittelten Zahlen zu stützen hat, und dass dabei, um dem Resultate die möglichste Ueberzeugungskraft zu geben, der ungünstigste Fall, d. h. derjenige, welcher zu den grössten Quantitäten von Proteïnkörpern führt, zu wählen sein wird. Alle wirklich gewebsbildenden Proteïnkörper, mit Ausnahme des Chondrin liefernden permanenten Knorpel, enthalten mehr als 15 Proc. Stickstoff. Wir werden berechtigt sein, dieses Verhältniss der Berechnung zu Grunde zu legen und erhalten danach an verbrauchten Proteïnstoffen bei

	Fick	Wislicenus
für Nachtharn, 29. auf		
30. August	46,1020 g	44,5607 g
für Arbeitsharn	22,0867 g	20,8907 g
für Nacharbeitsharn	16,1953 g	16,1100 g
für Nachtharn, 30. auf	38,2820 g	37,0007 g
31. August	32,1113 g	35,6413 g

Verwerthen wir die gewonnenen Zahlen zuvörderst, um einen Einblick in den Gang der Stickstoffausscheidung durch den Harn während der Versuchszeit zu gewinnen! Wir dividiren zu dem Ende die in den beiden ersten Tabellen verzeichneten Stickstoffmengen durch die Anzahl der Stunden, während welcher sie ausgeschieden wurden, und erhalten dann, indem wir auf 2 geltende Stellen abrunden:

Durchschnittlich in einer Stunde ausgeschiedene
Stickstoffmenge

	von F.	von W.
Während der Nacht, 29.—30.	0,63 g	0,61 g
Während der Arbeitszeit	0,41 g	0,39 g
In der Ruhe nach der Arbeit	0,40 g	0,40 g
Während der Nacht, 30.—31.	0,45 g	0,51 g

Ein Blick auf diese Tabelle zeigt uns darin einen neuen Beleg für den schon öfter experimentell bewiesenen Satz, dass Muskelarbeit die Stickstoffausfuhr durch den Harn nicht merklich steigert. Sie sank in unserem Versuche vom 29. VIII. bis zum Abend des 30. ziemlich stetig herunter¹⁾, offenbar in Folge der Enthaltung von stickstoffhaltiger Nahrung. In der Nacht vom 30.—31. August hat die Stickstoffausfuhr trotz der eiweissreichen Mahlzeit am Abend des 30. noch nicht die Höhe der vorigen Nacht erreicht. Dies rührt vielleicht daher, dass während der Enthaltung die nie ganz eingestellte Stickstoffausfuhr auf Kosten von Geweben unterhalten wurde und nun diese Gewebe zunächst wieder ergänzt werden mussten. Wir wollen derartigen Betrachtungen nicht weiter nachgehen und unsere Zahlen zu andern Folgerungen verwenden.

Vor Allem müssen wir uns freilich auf den Boden einer Hypothese stellen, der aber nach zahlreichen neueren Forschungen hinlänglich fest sein dürfte. Wir nehmen nämlich an, dass der Stickstoffgehalt

¹⁾ Die kleine scheinbare Abweichung der unter W. verzeichneten Zahlen dürfte kaum in Betracht kommen, da sie leicht herrühren kann von Zurückhaltung einiges Harnes in der Blase oder von anderen derartigen Störungen.

des verbrannten Eiweisses lediglich auf dem Wege des Harnes den Körper verlässt. In der That ist erst jüngst wieder einerseits von Ranke¹⁾, anderseits von Thiry dargethan, dass weder durch den Schweiß, noch durch den Athem merkliche Stickstoffmengen ausgeschieden werden. Glücklicherweise sind wir übrigens noch obendrein in dem Falle, bemerken zu können, dass wir beide während der Bergbesteigung keine irgend erhebliche Schweissmenge ausgeschieden haben. Wir befanden uns nämlich während der ganzen Besteigung in einem kalten Nebel, der uns vor grosser Erhitzung schützte. Sollten merkliche Mengen von Stickstoff durch den Koth ausgeschieden werden, so wären wir in der vorliegenden Untersuchung doch berechtigt, davon zu abstrahiren, denn die im Koth möglicherweise enthaltenen stickstoffhaltigen Umsetzungsprodukte der Eiweisskörper sind jedesfalls nicht hoch oxydirte Verbindungen, bei deren Entstehung keine irgend in Betracht kommende Wärmemenge frei wird.

Wir haben jetzt auf Grund der vorstehenden Annahmen zu erwägen, wie viel Eiweiss während der Bergbesteigung höchstens in unserem Körper verbrannt sein kann. Wir glauben eigentlich berechtigt zu sein, die während der Arbeitszeit verbrannte Eiweissmenge nicht höher anzuschlagen, als oben aus der während der Arbeitszeit im Harn ausgeschiedenen Stickstoffmenge berechnet wurde (22,09 für F. und 20,89 für W.). In der That sahen wir ja die Stickstoffausscheidung ihren wie es scheint lediglich durch die Nahrungszufuhr bedingten Gang so unabhängig von der Muskelarbeit gehen, dass wir füglich dasselbe von der Zersetzung der Proteinstoffe annehmen können. Wollte dann also jemand behaupten, dass am Ende der Arbeitszeit noch eine namhafte Menge von stickstoffhaltigen Zersetzungsprodukten im Körper zurück geblieben wäre, so würden wir ihm entgegenhalten können, dass mindestens dieselbe Menge solcher Produkte beim Beginne der Arbeitszeit im Körper hätte sein müssen.

Wir wollen auf diesem Rechte wiederum nicht bestehen, vielmehr den Gegnern des Satzes, auf dessen Beweis es abgesehen ist, das Zugeständniss machen, es werde seltsamerweise gerade von den bei Muskelarbeit gebildeten stickstoffhaltigen Zersetzungsprodukten ausnahmsweise viel im Körper zurückgehalten. Wir wollen auch nicht weiter der Betrachtung nachgehen, dass diese seltsame Erscheinung, wofern sie statt hätte, nur daher rühren könnte, dass jene bei der

¹⁾ A. a. O.

Muskelarbeit entstehenden Zersetzungsprodukte nicht so hohe Oxydationsstufen wären als gewöhnlich, und dass daher bei ihrer Entstehung nicht viel Wärme frei würde. Wir wollen also, wie gesagt, auch diese Betrachtungen bei Seite lassen, aber das werden wir ohne Gefahr, irgend welcher Einsprache zu begegnen, annehmen dürfen, dass in sechs auf die Arbeitszeit folgenden Stunden eine Menge stickstoffhaltiger Zersetzungsprodukte ausgespült wird, welche mindestens so gross ist als der Ueberschuss der am Ende der Arbeitszeit im Körper enthaltenen Menge über diejenige, die am Anfange der Arbeitszeit darin enthalten war. Es fehlte übrigens nicht gänzlich an thatsächlichen Anhaltspunkten für deren Schätzung. Unter den Zersetzungsprodukten von Proteinstoffen kann man überall wohl nur an Kreatin denken, wenn es sich um ein Zurückbleiben merklicher Mengen in den Muskeln handelt. Nun liegen allerdings Beobachtungen vor, dass ein Muskel, der stark gearbeitet hat, mehr Kreatin enthält, als ein Muskel, der in Ruhe war. So ist namentlich der Kreatingehalt des Herzens vom Ochsen einmal = 0,0014 (Gregory) und der Kreatingehalt anderes Ochsenfleisches = 0,0006 (Städeler) gefunden worden. Nehmen wir nun an, in unserem Falle hätten die Streckmuskeln des Schenkels (diese leisten wesentlich die Arbeit einer Bergbesteigung) vor der Arbeit den Kreatingehalt des gewöhnlichen Ochsenfleisches 0,0006, nachher aber den Kreatingehalt des Ochsenherzens besessen, dann wäre die Differenz jener Ueberschuss von Zersetzungsprodukten, welcher zu den während der Arbeit im Harn ausgeschiedenen zu addiren wäre. Die Muskeln, welche das Bein beim Gehen strecken, sind nun bei einem erwachsenen kräftigen Manne angeschlagen zu 2913 g (siehe Weber, Mechanik der Gehwerkzeuge, S. 218), an beiden Beinen zusammen also zu 5,8 kg. Den nach der Arbeit ausnahmsweise zurückgehaltenen Kreatinüberschuss könnten wir demgemäss anschlagen zu

$$5,8 \text{ kg. } (0,0014 - 0,0006) = 4,64 \text{ g.}$$

Das entspricht einer Eiweissmenge von 8,4 g. Aus den während der 6 auf die Arbeitszeit folgenden Stunden ausgeschiedenen Zersetzungsprodukten hatten wir über 16 g Eiweiss berechnet, also dürfen wir wohl die Annahme machen, dass während 6 Stunden mindestens so viel Zersetzungsprodukte von Proteinstoffen im Harn erscheinen, als jener Ueberschuss, der nach der Arbeit allesfalls zurückgeblieben sein könnte, über den normalen Gehalt der Gewebe an Zersetzungsprodukten hinaus beträgt. Dies zugegeben, so haben wir die Grundlage der weiteren Rechnungen in der Summe der Stickstoffmengen, welche im Arbeitsharn und im Nacharbeitsharn zusammen enthalten

waren. Diese Summe giebt (s. S. 22) für F. 38,28 g und für W. 37,00 g zersetztes Eiweiss. An der ersten dieser beiden Zahlen können wir noch eine kleine Korrektion anbringen. Durch ungünstige Ortsbedingungen waren wir gezwungen, die Messung des Nachtharns um 5 Uhr 10 Min. im Nachtquartier zu Interlaken vorzunehmen. Die Arbeit begann aber erst 2 Stunden später nach einer einstündigen Dampfschiffahrt und Einnahme eines Frühstückes zu Iseltwald. Der Harn also, welcher während dieser 2 Stunden abgesondert wurde, hätte eigentlich nicht zum Arbeitsharn gerechnet werden dürfen, Beim einen von uns (F.) kann dieser Fehler wenigstens einigermaßen verbessert werden. Derselbe hatte nämlich eine Quantität Harn unmittelbar vor der Besteigung in das zur Sammlung des Arbeitsharnes bestimmte Gefäss entleert. Diese Quantität konnte nun eben freilich, da die graduirten Apparate schon in Interlaken wieder verpackt waren, nicht mehr gemessen werden, allein die Schätzung nach dem Augenmasse ergab, dass die fragliche Menge mindestens 20 ccm betrug. Nehmen wir nun an, dass diese Harnmenge denselben Stickstoffgehalt hatte wie der gemischte Arbeitsharn, so entspräche ihr eine Eiweissmenge von 1,11 g, die wir also dreist von der Zahl 38,28 in Abzug bringen dürfen. Dadurch erhalten wir für die im Körper von F. während der Besteigung allerhöchstens verbrannte Eiweissmenge 37,17 g.

Wir haben nun zu fragen: welche Wärmemenge kann entstehen, wenn 37,17 resp. 37,00 g Eiweiss bis zu den Produkten verbrennen, in welchen ihre Bestandtheile den menschlichen Körper durch Lunge und Niere verlassen? Leider liegt zur genauen Beantwortung dieser wichtigen Frage gegenwärtig noch kein experimentelles Material vor, denn es ist weder die Verbrennungswärme des Eiweisses noch die der stickstoffhaltigen Reste des Eiweisses bekannt. Aber wir können für die in Rede stehende Wärmemenge eine Grenze angeben, die ihr Werth keinesfalls überschreitet. In der That ist es ganz sicher, dass die Wärmemenge, welche ein Gramm Eiweiss bei vollständiger Verbrennung liefert, kleiner ist, als die Wärmemenge, welche man erhalten würde, wenn die in einem Gramm Eiweiss enthaltenen brennbaren Elemente für sich verbrennten. Dies heisst ja mit andern Worten: die Verbrennungswärme des Eiweisses ist kleiner, als die Verbrennungswärme eines im selben Verhältnisse zusammengesetzten blossen Gemenges der Elemente, die alle mit dem Sauerstoff noch in gar keiner chemischen Verbindung stünden. Die letztere Zahl kann nun aber leicht berechnet werden; man braucht nur die Wärmemenge zu bestimmen, welche bei der Verbrennung des Kohlenstoff- und des

Wasserstoffgehaltes von einem Gramm Eiweiss frei werden würde. Vom Stickstoffgehalt kann man absehen, da dieser bekanntlich bei der Verbrennung von Eiweiss frei ausscheidet. Sehr wahrscheinlich kommt auch dem Stickstoff überall keine positive Verbrennungswärme zu, d. h. bei der Verbrennung eines Stickstoffatoms mit einem Sauerstoffatome wird nicht so viel Wärme frei, als bei Scheidung des Sauerstoffmoleküles in seine beiden Atome gebunden wird. Es sind nun in einem Gramm Albumin 0,535 g Kohlenstoff, die bei Verbrennung unter der höchsten Annahme (8080) für die Verbrennungswärme des Kohlenstoffes 4,32 Wärmeeinheiten geben. Daher erhalten wir noch für Verbrennung der in 1 g Eiweiss enthaltenen 0,07 g Wasserstoff, wenn die Verbrennungswärme dieses Elementes = 34462 gesetzt wird, 2,41 Wärmeeinheiten. Im Ganzen für 1 g Eiweiss 6,73 Wärmeeinheiten. Die wahre Verbrennungswärme eines Grammes Eiweiss ist jedesfalls bedeutend kleiner als diese Zahl, und noch viel kleiner ist unzweifelhaft die Wärmemenge, welche bei der unvollständigen Oxydation eines Grammes Eiweiss im menschlichen Körper frei wird. Machen wir aber für jetzt die den Gegnern des Satzes, der bewiesen werden soll, unsinnig günstige Annahme, es könnten bei Zersetzung von 1 g Eiweiss im menschlichen Körper 6,73 Wärmeeinheiten gebildet werden, dann hatte vermöge des Eiweisskonsums unter den übrigen ebenfalls den Gegnern möglichst günstigen Annahmen F. $37,17 \times 6,73 = 250$ und W. $37,00 \times 6,73 = 249$ Wärmeeinheiten zur Leistung der Muskelarbeit bei der Bergbesteigung disponibel. In Arbeitseinheiten ausgedrückt, giebt dies für F. 106250, für W. 105825 Kilogrammometer.

Fragen wir nun, wie viel Arbeit von unseren Muskeln wirklich geleistet wurde, so ist ein Posten sofort liquid, nämlich die Höhe des Faulhorngipfels über dem Spiegel des Briener Sees, multipliziert mit den Gewichten der Körper, erstere Grösse in Metern, letztere in Kilogrammen gemessen. Nun betrug das Gewicht des Körpers mit Ausrüstung (Hut, Kleider, Stock) für F. 66, für W. 76 kg. Die Höhe des Faulhorngipfels über dem Briener See beträgt nach den trigonometrischen Messungen genau 1956 m. Also hat an genau bestimmbarer äusserer Arbeit F. 129096 und W. 148656 Kilogrammometer geleistet.

Die Eingangs formulirte Frage ist schon hiermit definitiv beantwortet: Die Verbrennung von Proteinstoffen kann nicht die ausschliessliche Kraftquelle des Muskels sein, denn es liegen zwei Beobachtungen vor, in welchen von Menschen mehr messbare äussere Arbeit geleistet wurde, als das Aequivalent der Wärmemenge, welche sich unter geradezu

lächerlich hoch gegriffenen Annahmen aus der Eiweissverbrennung berechnen lässt. Unser Beweis wird aber noch um Vieles stärker, wenn wir erwägen, dass die kraftherzeugenden chemischen Prozesse eine sehr viel grössere Wärmemenge hergeben müssen, als der messbar geleisteten äusseren Arbeit äquivalent ist. Vor Allem nämlich können wir zu dem vorhin gefundenen Posten von 129096 beziehungsweise 148656 Kilogrammometer noch einen gleichfalls in Arbeitseinheiten ausdrückbaren Posten hinzufügen, der zwar nicht ebenso genau messbar, aber doch wenigstens sehr annähernd schätzbar ist. Dieser Posten besteht in der Herz- und Respirationsarbeit. Die Herzarbeit schätzt man bekanntlich bei einem gesunden erwachsenen Menschen zu etwa 0,64 Kilogrammometer¹⁾ für jede Systole. Nun hatte F. während der Besteigung durchschnittlich 120 Pulsschläge in der Minute. Es kommt also auf die 5,5 Stunden der Besteigung eine Arbeit von 25344 Kilogrammometer, die für die Erhaltung des Blutkreislaufes aufgewandt wurde. Die Arbeit der Respiration hat man bisher noch nie zu schätzen versucht. Der eine von uns hat aber in der zweiten Auflage seiner medizinischen Physik (S. 206) nachgewiesen, dass zu einer solchen Schätzung die bekannten Ermittlungen Donders' über die Druckverhältnisse im Thoraxraum hinlänglichen Anhalt geben. Er hat daselbst gezeigt, dass man die bei einem Athemzuge von 600 ccm geleistete Arbeit zu etwa 0,63 Kilogrammometer veranschlagen kann. F. machte nun durchschnittlich ungefähr 25 Athemzüge bei der Besteigung, das giebt unter den soeben gemachten Voraussetzungen für die ganze Besteigungszeit eine Respirationsarbeit von 5197 Kilogrammometer, addiren wir diese und die für die Herzarbeit gefundene Zahl zu der von F. geleisteten äusseren Arbeit, so erhalten wir eine Gesamtarbeit von 159637 Kilogrammometer, welche die aus der Verbrennungswärme des Eiweisses zu berechnende schon um die Hälfte übersteigt. Noch auffälliger gestaltet sich das Verhältniss bei W. Nehmen wir an, seine Respirations- und Herzarbeit verhielte sich zu der von F. etwa wie die respektiven Körpergewichte = 7 : 6, dann erhalten wir für die Gesamtarbeit von W., soweit sie der Messung und Schätzung zugänglich ist, die Zahl von 184287 Kilogrammometer, welche die aus der Verbrennung von Proteinstoffen berechnete um mehr als $\frac{3}{4}$ übersteigt.

Ausser den geschätzten und gewiss nicht überschätzten Posten kommen nun aber zu unserer Summe noch mehrere andere hinzu, die freilich

¹⁾ Hierbei ist für den linken 0,43, für den rechten Ventrikel 0,21 gerechnet.

nicht einmal in entfernter Annäherung zu schätzen sind, die aber wahrscheinlich zusammen den Betrag der bis jetzt aufgelaufenen Summe selbst noch übersteigen. Suchen wir uns wenigstens einigermaßen davon Rechenschaft zu geben. Es muss erstlich daran gedacht werden, dass der steilste Pfad auf einen Berg doch immerhin streckenweise eben oder gar wieder bergab geht. Bei der Begehung solcher Strecken arbeiten die Beinmuskeln analog wie beim Steigen, nur wird die ganze geleistete Arbeit wieder in Wärme verwandelt, aber es müssen doch immerhin dieselben krafterzeugenden Prozesse im Muskel vorgehen, wie wenn Arbeit geleistet wird, die als solche erhalten bleibt. Um diesen Punkt noch einleuchtender zu machen, können wir in Erwägung ziehen, dass die ganze Besteigungsarbeit auch nur eine temporär als solche bestehende war. Am anderen Tage wurde ja auch hier der Erfolg rückgängig gemacht, unser Körper näherte sich dem Erdmittelpunkte wieder eben so viel, als er am vorhergehenden Tage davon entfernt worden war und mithin wurde am folgenden Tage das Aequivalent der am vorhergehenden geleisteten Arbeit wieder als Wärme frei. Die zwei Akte des Vorganges, die sich hier auf zwei Tage vertheilen, geschehen beim Gehen auf ebenem Boden im Verlaufe einer Schrittdauer.

Beachten wir ferner, dass wir beim Bergsteigen nicht immer ausschliesslich die zur Arbeit des Steigens beitragenden Beinmuskeln anstrengen, wir bewegen auch hin und wieder Arme, Kopf oder Rumpf. Zu allen diesen Bewegungen sind krafterzeugende Prozesse nöthig, deren Ergebniss aber auch nicht in unserer Summe in Arbeit figuriren kann, sondern ganz als Wärme zum Vorschein kommen muss, da alle mechanischen Effekte dieser Bewegungen wieder rückgängig gemacht werden. Haben wir den Arm gehoben, so lassen wir ihn wieder sinken u. s. w.

Es geht dann weiterhin beim Bergsteigen in einem grossen Theile unserer Muskulatur noch etwas vor, was zwar keine Arbeitsleistung — auch keine temporäre, wieder rückgängig gemachte Arbeitsleistung — ist, was aber doch nicht geschehen kann, ohne dieselben krafterzeugenden Prozesse, welche die Arbeit ermöglichen. So lange wir nämlich den Körper in aufrechter Stellung halten wollen, müssen sich einzelne Muskelgruppen (Rückenstrecker, Nackenmuskeln, Träger des Schulterblattes) in dauerndem Tetanus befinden, um den Körper am Zusammensinken zu hindern. Wir wollen diesen Punkt mit einigen Worten noch prinzipiell erörtern, weil über ihn, wie es scheint, vielfach Missverständnisse verbreitet sind. Das geht schon daraus hervor, dass in mehreren Abhandlungen der in Rede stehende Vorgang als

„statische Arbeit“ bezeichnet wird, obgleich es doch eben keine Arbeit ist, wenn ein tetanisirter Muskel eine Last im Gleichgewichte hält. Arbeit ist nur der Anfang dieses Zustandes, wo die Last gehoben wird. Wir möchten daher, um dem Missverständnisse zu begegnen und doch die Sache kurz zu bezeichnen, den Ausdruck „statische Thätigkeit“ dafür vorschlagen. Eine Thätigkeit des Muskels ist es allerdings, wenn er tetanisirt einer Last Gleichgewicht hält. Es müssen, so lange dies geschieht, die krafterzeugenden Prozesse in ihm thätig sein, aber es wird die ganze dabei erzeugte lebendige Kraft nothwendig als Wärme frei, da eben keine Arbeit geleistet wird. Auf die Art, wie man sich dies zu denken hat, kann es einiges Licht werfen, wenn wir uns einen vollkommen analogen einfacheren Fall vorstellen. Denken wir uns einen senkrecht stehenden unten geschlossenen Cylinder. Er sei mit irgend einem Gase gefüllt, und Alles sei im Gleichgewichte der Temperatur mit der Umgebung. Im Cylinder sei ein Kolben mit luftdichtem Verschlusse aber ohne Reibung beweglich. Der Kolben habe ein gewisses Gewicht, das wir im Anfange mit der Spannung des darunter befindlichen Gases im Gleichgewichte denken wollen. Nun führen wir dem Gase im Cylinder eine gewisse Wärmemenge zu, so dass seine Temperatur steigt. Dann wird bei dem alten Volum kein Gleichgewicht mehr bestehen zwischen der Spannung des Gases und der Last des Kolbens. Dieser wird sich vielmehr heben. Hier ist eine mechanische Arbeit gethan, der entsprechend ein bestimmter Theil der zugeführten Wärme verschwindet. Ueberliessen wir nun alles sich selbst, so würde der Rest der zugeführten Wärme allmählich an die Umgebung abgegeben, und der Kolben sänke wieder an seine alte Stelle. Bei diesem Akte würde übrigens, beiläufig gesagt, auch die in Arbeit verwandelt gewesene Wärmemenge wieder frei. Wir können uns aber nun auch die Aufgabe stellen, den Kolben in der Höhe zu halten. Dann muss eben die erhöhte Temperatur des Gases erhalten werden. Dies kann aber nur geschehen durch fortwährende Zufuhr von Wärme zu demselben, da es unter den gemachten Voraussetzungen über die Temperaturverhältnisse fortwährend Wärme nach Aussen verliert. Offenbar ist aber genau nur Ersatz der Verluste nöthig, um den Zustand in infinitum zu erhalten. Es wird keine Spur von Wärme mehr in Arbeit verwandelt, weil eben keine Arbeit mehr geschieht. Brächten wir beispielsweise die zur Erhaltung des Zustandes erforderliche Wärme durch Verbrennung von Kohle hervor, so würde jetzt die gesammte Verbrennungswärme derselben auch als solche frei und an die Umgebung des Cylinders abgegeben. So wie die erwärmte

Luft in dem Cylinder haben wir uns wohl den tetanisirten Muskel zu denken, der auch eine Last auf einer Höhe hält, von der sie herabsinken würde, so wie die Zufuhr von lebendigen Kräften aufhörte. Er ist thätig, aber er leistet keine Arbeit, und es wird daher alle erzeugte Kraft als Wärme frei.

Kehren wir nach dieser kleinen Abschweifung zu unserem Gegenstande zurück, so haben wir schliesslich noch einen letzten Posten zu der Summe von lebendigen Kräften aufzuzählen, die von den krafterzeugenden Prozessen im Muskel geliefert werden müssen. Es ist nämlich nach den Prinzipien der mechanischen Wärmetheorie kaum denkbar, dass diese Prozesse auch im Falle der wirklichen Muskelarbeit eben gerade nur so viel lebendige Kräfte erzeugten, als zu der mechanischen Arbeit erforderlich ist. Es ist vielmehr von vorn herein ziemlich sicher zu erwarten, dass stets nur ein Theil der durch die krafterzeugenden Prozesse entwickelten lebendigen Kräfte in mechanische Arbeit umgesetzt werden kann. Diese mit der grössten Wahrscheinlichkeit aus allgemeinsten physikalischen Betrachtungen gezogene Folgerung lässt sich aber auch schon jetzt für experimentell bestätigt ansehen. Aus den schönen Untersuchungen von Heidenhain¹⁾ über Wärmeentwicklung bei der Muskelthätigkeit lässt sich nämlich der Werth der gesammten, im einzelnen Versuche entwickelten lebendigen Kraft annäherungsweise schätzen; wenigstens lässt sich dafür eine untere Grenze mit Sicherheit feststellen. Diese untere Grenze liegt nun schon fast allemal bedeutend höher, als das Aequivalent der im Versuche temporär in mechanische Arbeit verwandelt gewesenen lebendigen Kraft. Es mag beiläufig bemerkt werden, dass in fast allen Versuchen Heidenhain's die mechanische Arbeit in Wärme zurück verwandelt wurde, indem die gehobene Last den Muskel wieder dehnte, so dass eben schliesslich keine mechanische Arbeit geleistet war und mithin die ganze erzeugte lebendige Kraft als Wärme zum Vorschein kommen musste. Es scheint nun nach Heidenhain's Versuchen, als ob das Verhältniss der in Arbeit verwandelbaren lebendigen Kraft zu der gesammten bei der Muskelzusammenziehung erzeugten sehr variabel sei, je nach der Spannung, mit welcher der Muskel arbeitet; aber wir werden schwerlich zu hoch greifen, wenn wir annehmen, dass dies Verhältniss unter normalen Bedingungen nie grösser sein kann, als $\frac{1}{2} : 1$. Wir könnten demnach die oben gefundene Zahlen für die bleibend oder temporär geleistete Gesamtarbeit dreist verdoppeln, um eine

¹⁾ Mechanische Leistung und Wärmeentwicklung im Muskel. Leipzig 1864.

Zahl zu erhalten, welche uns eine annähernde Vorstellung giebt von dem in Arbeitseinheiten ausgedrückten Betrage der lebendigen Kraft, welche die krafterzeugenden Prozesse im Muskel bei der Leistung jener Arbeit liefern mussten. Was zu diesen Zahlen noch hinzugefügt werden müsste, um der rein vergeudeteten Arbeit und der statischen Thätigkeit der Muskulatur Rechnung zu tragen, ist ganz sicher nicht unbedeutend, mag aber unberücksichtigt bleiben, da wir, wie gesagt, zu einer Schätzung dieser Grösse gar keinen Anhalt haben. Wir bleiben demnach stehen bei den 319274 Kilogrammeter für F. und 368574 für W.

Es könnte scheinen, als hätten wir uns die Herleitung eines unteren Grenzwertes für die durch Muskelkraft bildenden Prozesse bei unserer Besteigung gelieferte gesammte lebendige Kraft bedeutend erleichtern können durch eine bekannte Betrachtung von Helmholtz. Dieser hat nämlich auf eben so einfache als scharfsinnige Weise durch Kombination der Ergebnisse von Smith's Respirationsversuchen mit Dulong's Messungen der thierischen Wärme und der durchaus zulässigen Annahmen über Arbeitsfähigkeit gefolgert, dass im menschlichen Körper allerhöchstens $\frac{1}{5}$ von der Verbrennungswärme der zersetzten Stoffe in äussere Arbeit verwandelt werde. Hiernach könnte es scheinen, als erhielten wir einfach die untere Grenze für den Werth der Grösse, welche wir zu bestimmen trachten, wenn wir die gemessene äussere Arbeit mit 5 multiplizirten. Dies ist aber in der That nicht der Fall, denn Helmholtz scheidet in seiner Betrachtung nicht die muskelkrafterzeugenden von etwaigen anderen wärmeerzeugenden Prozessen. Er sieht den Körper im Ganzen als einen mechanisch arbeitenden Apparat an und kommt zu dem Resultate, dieser Apparat könne von der gesammten in ihm erzeugten Verbrennungswärme höchstens $\frac{1}{5}$ nutzbar verwerthen. Durch Multiplikation unserer äusseren Arbeit mit 5 erhielten wir also einen unteren Grenzwert für die gesammte während der Besteigung durch alle Verbrennungsprozesse erzeugte lebendige Kraft, darunter könnten nun freilich auch solche sein, die mit der Erzeugung der Muskelkraft gar nichts zu schaffen haben, z. B. Verbrennung von Blutbestandtheilen, die eben gar nicht stille stehen.

Begnügen wir uns also mit den oben gefundenen Zahlen, welche an sich schon genügende Beweiskraft haben. Wir hätten damit das Resultat gewonnen: Während unserer Besteigung müssen krafterzeugende Prozesse in unseren Muskeln stattgefunden haben, genügend, um bei F 751 Wärmeeinheiten, bei W 820 Wärmeeinheiten zu liefern. Die

faktisch dabei verbrannte Eiweissmenge konnte aber, wie wir sahen, noch nicht den dritten Theil dieser Wärmemenge liefern. Wir wiederholen also mit noch weit besserem Grunde unsern obigen Schluss, dass die Verbrennung eiweissartiger Körper nicht die ausschliessliche Kraftquelle des Muskels sein kann. Wir können aber jetzt mehr sagen: die Verbrennung eiweissartiger Körper liefert höchstens einen kleinen Beitrag zur Muskelkraft. Sind wir aber einmal so weit, dann ist nur noch ein Schritt, den man kaum unterlassen kann, zu der Lehre, die schon öfters¹⁾ mehr oder weniger deutlich, namentlich neuerdings sehr entschieden von Traube ausgesprochen ist: Das eigentlich krafterzeugende Brennmaterial für den Muskel sind überhaupt gar nicht die eiweissartigen Stoffe dieses Gewebes, sondern stickstofffreie Verbindungen, seien es Fette, seien es Kohlehydrate.

Wir möchten diese Lehre noch in folgenden bildlichen Ausdruck bringen: Die Muskelfaser ist eine Arbeitsmaschine, aufgebaut aus eiweissartigem Material, ähnlich wie eine Dampfmaschine aufgebaut ist aus Stahl, Eisen, Messing etc. Wie nun in der Dampfmaschine zur Krafterzeugung Kohle verbrannt wird, so wird in der Muskelmaschine Fett oder Kohlehydrat verbrannt. Wie aber ferner in der Dampfmaschine fortwährend auch das Baumaterial (Eisen etc.) abgenutzt und oxydirt wird, so wird auch im Muskel das Baumaterial abgenutzt, und diese Abnutzung liefert stickstoffhaltige Harnbestandtheile. So wird auch die Erscheinung verständlich, dass die Ausscheidung von stickstoffhaltigen Harnbestandtheilen durch Muskelarbeit wenig oder gar nicht, die Kohlensäureausscheidung aber enorm gesteigert wird; denn bei einer Dampfmaschine, welche fortwährend zum Gebrauche bereit mässig geheizt dastünde, würde wohl auch die Oxydation von Eisen etc. immer ziemlich in gleichem Schritte weiter gehen und nicht bedeutend gesteigert werden durch stärkere Heizung bei der Arbeit, wohl aber wird in Zeiten der Arbeit viel mehr Kohle verbrannt, als in Zeiten der Ruhe.

Zu der Konsequenz, der Eiweissverbrennung die Bedeutung des krafterzeugenden Prozesses ganz abzusprechen, nachdem einmal gezeigt ist, dass sie nicht der einzige sein kann — zu dieser Konsequenz sieht man sich gedrängt durch die Ueberlegung, dass in einem so subtilen Apparate, wie das Muskelgewebe ist, nicht wohl verschiedenartige chemische Prozesse dieselbe Rolle spielen können. Ist ja doch

¹⁾ Der eine von uns hat selbst diese Lehre schon seit drei Jahren in seinen Vorlesungen als Hypothese vorgetragen, wollte aber damit nicht eher vor das Publikum treten, als bis er sie durch Thatsachen unwiderleglich beweisen könnte.

schon eine Dampfmaschine wählerisch im Brennmaterial; wenn eine solche für Holz eingerichtet ist, lassen sich nicht wohl Kohlen darauf verbrennen. Wie sollte es nun denkbar sein, dass die Muskelmaschine eigentlich für Eiweiss eingerichtet wäre, und dass sie, wenn nicht genügend Eiweiss vorhanden ist, auch mit stickstofflosem Brennmaterial fürlieb nimmt? Dass sie aber dies in der That thut, haben wir durch unseren Versuch zur Evidenz erwiesen. Wir schliessen also vielmehr so: da wir sehen, dass die Muskelmaschine unzweifelhaft durch stickstoffreies Brennmaterial geheizt werden kann, so wird dies überall das angemessene Brennmaterial für dieselbe sein.

Zum Schlusse sei es uns gestattet, noch einmal auf die im Eingange schon berührten allgemeineren Betrachtungen zurückzukommen. Im Lichte unseres Satzes erscheinen die grossen Veranstaltungen begreiflich, die in der Thierwelt getroffen sind, um Kohlehydrate zu verdauen. Sehen wir doch bei den Wiederkäuern beispielsweise die verwickelsten Apparate eingerichtet, um selbst von der schwerlöslichen Cellulose wenigstens etwas zu sacharifiziren und für den thierischen Haushalt zu gewinnen. Dies wird begreiflich, wenn man annimmt, dass die Kohlehydrate der wichtigsten Funktion des Thieres, der Muskelbewegung, dienen. Die Bedeutung des Heizmaterials im gewöhnlichen Sinne des Wortes verlieren diese Stoffe darum doch nicht; einmal, weil schon bei der Muskelarbeit ein grosser Theil der Verbrennungswärme als solche frei wird und weil dann die gethane Muskelarbeit doch immer schliesslich im Körper des Thieres in Wärme zurückverwandelt wird; es sei denn, dass ausnahmsweise das Thier vom Menschen zur Leistung äusserer mechanischer Arbeit methodisch verwandt würde.

Eine andere Betrachtung knüpft sich an das soeben Gesagte noch an, die ebenfalls geeignet ist, unseren Satz als einen schon von vornherein höchst wahrscheinlichen erscheinen zu lassen. Gerade unter den Thieren, die mit ihren Muskeln Enormes leisten, sind solche, denen Eiweisskörper nur sehr spärlich in der Nahrung zufließen, Kohlehydrate dagegen in reichlichem Maasse geboten werden. Man denke an die flüchtigen Wiederkäuer, an kletternde Ziegen, Gensen, Gazellen oder an manche fliegenden Insekten. Sollte es denkbar sein, dass die grossen Kraftanstrengungen dieser Thiere lediglich auf Kosten von Eiweissverbrennung gemacht werden? Eine bemerkenswerthe hierher gehörige Thatsache wollen wir noch anführen, die uns neuerlichst bei Besprechung des hier behandelten Gegenstandes von Herrn Dr. Piccard, Dozenten am eidgenössischen Polytechnikum, mitgetheilt

wurde. Die Gemsjäger in der Westschweiz pflegen auf mehrtägige überaus anstrengende Exkursionen zur Nahrung nichts mitzunehmen als Speck und Zucker, da, wie sie sich ausdrücken, diese Stoffe nahrhafter seien als Fleisch. Wir könnten diese Ausdrucksweise dahin abändern, dass diese Leute durch Erfahrung belehrt sind, sie führen in Form von Fett und Zucker am bequemsten einen reichhaltigen Vorrath von krafterzeugendem Brennmaterial bei sich. In Betreff dieses Punktes müssen wir über unsern Versuch noch anführen, dass wir beide trotz der grossen Arbeit bei 31 stündiger Enthaltung von eiweissartiger Nahrung uns nicht im Mindesten erschöpft fühlten. Dies wäre doch kaum zu erklären, wenn nicht die Muskelkraft auf Kosten der von uns genossenen stickstofffreien Nahrung entstanden wäre.

III.

Experimenteller Beitrag zur Lehre von der Erhaltung der Kraft bei der Muskelzusammenziehung.

Von A. Fick *).

(Hierzu Tafel I, Fig. 1.)

Es ist offenbar ein Desiderat der Experimentalphysiologie, zu zeigen, dass bei der Muskelarbeit der Satz von der Erhaltung der Kraft seine Geltung hat. Es sind auch schon von verschiedenen Seiten Anstrengungen gemacht, diesen Beweis zu liefern. Ich kann mich einer kritischen Würdigung dieser Bestrebungen, von denen keine zum Ziele geführt hat, enthalten, da eine solche in der allgemein bekannten Abhandlung von Heidenhain: über mechanische Leistung, Wärmeentwicklung und Stoffumsatz bei der Muskelthätigkeit gegeben ist. Heidenhain selbst hatte beim Beginne seiner Untersuchungen den Zweck, den fraglichen Nachweis zu liefern; er steht aber schliesslich davon ab, weil ihn eben der Verlauf der Untersuchung, welche die Wissenschaft mit so vielen interessanten Thatsachen bereichert hat, zu der Ueberzeugung führt, dass¹⁾ „in der Kräftegleichung, Verbrennungswärme = Arbeit + freie Wärme jede Aenderung der Arbeit die linke Seite der Gleichung ändert.“ Er resignirt ausdrücklich mit den Worten: „ich sehe vorläufig überhaupt keinen Weg, zu einem sichern Resultate zu gelangen.“ Dies rührt nur daher, dass er den Weg in einer falschen Richtung suchte. Er war nämlich offenbar befangen

*) Aus Untersuchungen aus dem physiologischen Laboratorium der Züricher Hochschule. Herausgegeben von A. Fick. Wien bei Braumüller. 1869. Nr. I.

¹⁾ Siehe Heidenhain a. a. O. S. 183.

in der Vorstellung, die beiden zu vergleichenden Zusammenziehungen des Muskels, wovon die eine wenig, die andere viel Arbeit leistet, müssten von vornherein einen verschiedenen Verlauf nehmen. Dies ist aber eben irrig. Es ist vielmehr klar, wenn der Nachweis für die Erhaltung der Kraft geführt werden soll, so muss man zwei Zuckungen vergleichen, die im Heben der Last ganz identisch verlaufen, und sich nur unterscheiden in der Art, wie die Last wieder herunterfällt, d. h. in der Art, wie der Muskel wieder auf seinen ursprünglichen Zustand gebracht wird. Dass dies der einzig sichere Weg ist, war schon von vorn herein zu sagen, denn nur so waren alle Bedingungen bis auf die schliesslich geleistete Arbeit sichtlich gleich. Nachdem uns aber Heidenhain mit der Abhängigkeit des Stoffumsatzes im thätigen Muskel von der jeweiligen Spannung bekannt gemacht hat, ist offenbar, dass jeder andere etwa einzuschlagende Weg nicht nur unsicher, sondern geradezu trügerisch ist.

Macht man sich aber den so eben angedeuteten Weg des experimentellen Beweises ganz klar, dann macht sich die ganze Sache so einfach und selbstverständlich, dass es kaum noch der Mühe werth erscheint, den Versuch wirklich anzustellen. In der That, wir haben folgende Vorgänge zu betrachten: 1. Der ruhende Muskel ist gedehnt und gespannt durch ein an ihm hängendes Gewicht P, er wird durch einen Induktionsschlag, der seinen Nerven trifft, gereizt, er wirft in Folge dessen das Gewicht auf, dies aber fällt, indem wir alles sich selbst überlassen, wieder herab und setzt sich nach einigen Schwingungen mit dem schon längst wieder ruhend gewordenen Muskel von Neuem in's Gleichgewicht, und zwar, von kleinen Störungen abgesehen, wieder auf der ursprünglichen Höhe. Hier hat der Muskel gar keine mechanische Veränderung ausserhalb hervorgebracht. Die in ihm während des ganzen Vorganges freigewordene Wärmemenge wird also ein Maass für den Betrag von chemischen Prozessen sein, welche sich während der Zeit im Muskel ereignet haben. Die einzige stichhaltige Einwendung, welche hiergegen gemacht werden könnte, wäre die, dass auch solche Prozesse im zuckenden Muskel stattfänden, bei denen die Molekularkräfte des Muskels negative Arbeit leisteten (z. B. Zersetzung von Wasser etc.). Unsere weitere Deduktion und Beweisführung würde übrigens, das will ich wenigstens zu bemerken nicht unterlassen, auch bei dieser Annahme gültig bleiben. Um aber einer entschieden abenteuerlichen Annahme zu Liebe nicht weitläufig zu werden, will ich die weitere Betrachtung führen, unter der Voraussetzung, dass wirklich die im Muskel frei werdende Wärme den Betrag der chemischen Prozesse im gedachten Falle misst.

Für diese Wärmemenge ihrerseits haben wir ein ungefähres Maass in der Temperaturerhöhung des Muskels, wofern man zugiebt — was Niemand bestreiten wird — dass nach Ablauf der Zuckung der Muskel noch merklich dieselbe Wärmekapazität besitzt, wie vorher.

Es ist gut, gleich hier zu bemerken, dass die aktiven Prozesse im Muskel jedenfalls längst abgelaufen sind, wenn das Gewicht wieder zu sinken anfängt, besonders dann, wenn mit dem Muskel etwa neben dem Gewichte noch rein träge Masse verbunden ist, die sowohl das Aufsteigen als das Sinken des Gewichtes verzögert.

2. Der ruhende Muskel ist wieder gedehnt und gespannt durch dasselbe an ihm hängende Gewicht P , wie sub. 1. Wir geben dem Nerv denselben Induktionsschlag. Die Last P wird genau so steigen, wie sub 1., nun sorgen wir aber dafür, dass sie auf dem Gipfel ihrer Bahn vom Muskel getrennt wird und stehen bleibt. Der Muskel geht dann wieder in den ruhenden Zustand über und wird länger. Nachdem er seine natürliche Länge wieder erreicht hat, knüpfen wir ein genau in der richtigen Höhe ruhend befindliches, dem ersteren gleiches Gewicht an ihn an, das ihn dann schliesslich auf die ursprüngliche Länge wiederum dehnen wird.

Vergleichen wir den Hergang sub 2 mit dem sub 1, so ergeben sich folgende Uebereinstimmungen: Zu Anfang sowohl als zu Ende befindet sich der Muskel beide Male in genau demselben Zustande, nämlich ruhend gespannt mit der Kraft P . Ferner hat beide Male genau derselbe chemische Prozess im Muskel stattgefunden, denn so lange überall chemische Prozesse von merklicher Intensität stattfanden, so lange nämlich der Muskel im gereizten Zustande war, so lange verliefen die beiden Vorgänge absolut identisch. Ein wesentlicher Unterschied findet sich aber zwischen beiden Vorgängen. Sub 1 hat der Muskel durch seine Zusammenziehung ausserhalb seiner selbst gar nichts geleistet, keine Veränderung bewirkt. Sub 2 aber sind Veränderungen in der Zusammenstellung anderer Körper bewirkt worden. Eine Last P nämlich ist gehoben auf eine gewisse Höhe, die wir mit H bezeichnen wollen, und eine andere gleiche Last P ist gesunken, um den Betrag, um welchen die Last P den ruhenden Muskel zu dehnen vermag. Diese letztere Grösse, sie mag h heissen, ist offenbar bedeutend kleiner als H , welches die ganze Höhe ist, auf welche der Muskel bei der Zuckung die Last P werfen kann. Hier ist also mit einem Worte eine äussere Arbeit $= P(H-h)$ geleistet. Da nun, wie gezeigt, der Gesamtbetrag der chemischen Prozesse beidemale derselbe sein muss, so muss noth-

wendig bei der Führung des Herganges, wie sub 2, weniger Wärme frei werden.

Im Einzelnen anschaulich wird dies sofort, wenn man die Vorgänge noch etwas anders zergliedert. Den sub 2 beschriebenen Vorgang könnten wir uns, ohne am Muskel etwas zu ändern, auch noch so denken, in der Höhe h über dem Ausgangspunkte des Gewichtes wollen wir uns eine absolut starre Metallplatte denken. Statt nun das Gewicht auf der Höhe H festzuhalten, wollen wir es hier nur vom Muskel abtrennen im Augenblicke, wo es die Geschwindigkeit Null hat, und es auf die Platte frei herabfallen lassen, d. h. also durch die Höhe $H - h$. Beim Aufschlag muss es dann durch Erschütterung der Platte eine der Arbeit $P(H - h)$ äquivalente Wärmemenge frei machen. Gerade diese Wärmemenge macht es aber bei der Versuchsweise sub 1 im Muskel selbst frei, indem es ja hier mit der im Falle durch die Höhe $H - h$ erlangten lebendigen Kraft am Muskel reisst und seine Moleküle erschüttert in derselben Weise, wie es die Moleküle einer Platte beim Aufschlagen erschüttern würde.

Sehen wir von der kleinen Fallhöhe h gänzlich ab, so können wir die Sache auch noch einfach so darstellen: Sei W die ganze Wärme, welche durch die chemischen Prozesse bei einer Zuckung erzeugt werden kann. Ziehen wir hiervon ein der Arbeit PH äquivalentes Wärmequantum $\frac{PH}{430}$ ab, und setzen wir die Differenz $W - \frac{PH}{430} = w$, dann können wir behaupten, in dem Augenblicke, wo die Last ihren Gipfel erreicht hat (und auch noch eine gewisse Zeit nachher), ist im Muskel das Wärmequantum w frei vorhanden. Schreitet dann der Hergang so weiter fort, wie sub 2 angenommen wurde, dann kommt keine neue Wärme hinzu, schreitet er aber so weiter, wie sub 1 beschrieben ist, dann wird nachträglich durch die Erschütterung beim Herabfallen des Gewichtes zu Lasten des Muskels in diesem noch die Wärmemenge $\frac{PH}{430}$ frei und dadurch das Quantum W voll.

Ich sollte meinen, wer sich einmal die Sache in dieser Weise anschaulich gemacht hat, den wird der Ausgang des Versuches, der so oft hat angestellt werden sollen, aber nie prinzipiell richtig angestellt worden ist, nicht mehr in grosse Spannung versetzen. Um den Versuch nun wirklich anzustellen, bedarf es nur einer Vorrichtung, vermittelst deren man im Stande ist, den Vorgang, wie er sub 2 beschrieben wurde, in rascher Wiederholung beliebig oft nacheinander geschehen zu lassen, denn eine einzige Zuckung entwickelt bekanntlich so wenig

Wärme, dass man nur bei enormer Astasie der Boussole grosse Ausschläge erhält. Solche Astasie hat dann aber manche Fehlerquellen im Gefolge, die eine quantitative Bestimmung unmöglich machen. Man bedarf gewissermassen einen Arbeitssammler, der die Arbeit mehrerer rasch aufeinander folgender Zuckungen eines Muskels aufspeichert.

Einen solchen „Arbeitssammler“ habe ich auf folgende Art hergestellt: Der Kreis MMM (in Fig. 1, Tafel I) ist der Umfang einer Messingscheibe von etwa 6 cm Halbmesser. Auf ihrer Achse steckt noch eine mit ihr fest verbundene messingene Rolle von etwa 1 cm Halbmesser. Um letztere ist ein Faden geschlungen, der durch ein Loch im Grundbrette des Apparates (und eines im Tische, worauf der Apparat steht) frei senkrecht herabsteigt und an seinem Ende eine Wagschale trägt. Um die Achse der Scheibe ist ein stählerner Rahmen RR drehbar, der die Scheibe rings umgiebt, ohne sie irgendwo selbst zu berühren. Durch ein Laufgewicht L auf einer dem Rahmen eingeschraubten Stange kann derselbe mehr oder weniger äquilibrirt werden. Am Ende links bei R trägt der Rahmen eine Achse, um welche der Hebel H drehbar ist. Dieser Hebel hat selbst, was in der Figur nicht ersichtlich und für das Prinzip unwesentlich ist, die Gestalt eines dreieckigen Rahmens. Der Hebel läuft (s. K) aus in ein Messingstück, das mit einer glatten Fläche gegen den Rand der Scheibe anlehnt. Die Gerade von der Achse des Hebels nach seinem Berührungspunkte muss mit der Tangente am Scheibenrande den sogenannten „Reibungswinkel“ bilden. Auf diese Weise entsteht eine „Klemmsperrung“, d. h. die Scheibe kann sich in der Richtung aufwärts am Hebel H vorbeidrehen, nicht aber in entgegengesetzter Richtung. Wenn also umgekehrt der linke Theil des Rahmens gehoben wird, so nimmt er durch Reibung die Scheibe mit, wenn aber der linke Theil des Rahmens sinkt, so braucht die Scheibe nicht nothwendig mit. Eine genau eben solche Klemmsperrung ist nun noch weiter unten angebracht, indem der Hebel H_1 mit einem Messingklötzchen an den Rand der Scheibe anlehnt. Dieser Hebel ist aber drehbar um eine Achse, die mit dem Grundbrette des Apparates in fester Verbindung ist, wie aus der Figur Taf. I zu ersehen ist. Der Rand der Scheibe ist in 36 gleiche Theile getheilt, deren jeder also 10 Grad umfasst. Bei I ist am Grundbrette des Apparates ein Index, auf den 10 einzelne Grade aufgetragen sind. Der Rahmen trägt jederseits an seinen langen Stäben in gleichen Abständen von der Achse einige Stifte. In ein Paar derselben wird eine leichte Drahtgabel eingehängt. Mittelst dieser zieht der Muskel am linken Theile des Rahmens aufwärts.

Denken wir uns jetzt den Apparat folgendermassen eingerichtet: das Laufgewicht sei so gestellt, dass der Rahmen links noch ein wenig Uebergewicht hat, wir wollen annehmen so viel, dass es am Muskel mit einer Kraft von 5 g senkrecht abwärts zieht. Der Hebel H_1 liege an, so dass die Scheibe sich nicht links abwärts drehen kann. An der Gabel sei ein Muskel oben befestigt, dieser wird also dann durch das Uebergewicht des Rahmens allein gespannt, folglich mit etwa 5 g, wenn der Rahmen in annähernd wagrechter Lage stehen bleibt. Nun wollen wir auf die Wagschale 120 g legen und dann die Sperrung H_1 lösen. Dann wird die Scheibe mit dem Rahmen sich ein wenig in entgegengesetztem Sinne wie der Pfeil drehen, der Muskel sich dehnen, bis seine Spannung um etwa 40 g gewachsen ist; wenn wir annehmen, dass die Entfernung des Stiftes, woran der Muskel zieht, von der Achse etwa dreimal so gross ist, als der Halbmesser der Rolle, an welcher das Gewicht wirkt. Der Muskel hätte also nun eine Spannung von etwa 45 g. Jetzt wollen wir die Sperrung H_1 wieder anlehnen, und nun den Muskel zu einer Zuckung reizen. Sofort wird der linke Theil des Rahmens aufsteigen, er nimmt folglich die Scheibe mit, die ja auch fast ohne Reibung an der Sperrung H_1 nach oben vorübergleiten kann. Es hebt sich dabei natürlich die Wagschale mit dem Gewicht. Sinkt jetzt der Rahmen zurück, so bleibt die Scheibe und mithin die Schale mit dem Gewichte stehen; denn der Hebel H_1 lässt abwärts den Rand der Scheibe nicht durchgleiten. Der Rahmen gleitet nun also seinerseits am Rande der Scheibe herunter und wird zur Ruhe kommen, sowie der Muskel wieder so weit gedehnt ist, wie es im ruhenden Zustande der Spannung von 5 g entspricht. Will man endlich die ursprüngliche Spannung von 45 g wieder herstellen, so öffnet man für einen Augenblick wieder die Sperrung H_1 wodurch dem Gewicht auf der Schale wieder der Zug am Rahmen mittelst des Scheibenrandes gestattet wird.

Diese ganze Prozedur kann man in den kürzesten Fristen beliebig oft wiederholen, und schliesslich kann man am Index bei I ablesen, um welchen Winkel die Scheibe im Ganzen gedreht wurde, woraus sich bei dem bekannten Umfange der Rolle und bekannter Grösse des Gewichtes die Gesamtarbeit leicht berechnet.

Sollen Versuche angestellt werden nach der sub 1 beschriebenen Art, d. h. Versuche, wie die gewöhnlichen Zuckungsversuche mit freigegebener Belastung, so wird einfach bei R das Rähmchen mit einem Holzkeil an den Scheibenrand festgeklemmt und die Sperrung bei H_1

von letzterem für die ganze Dauer der Versuche abgehoben. Es stellt dann der ganze Apparat ein gewöhnliches Myographion dar.

Ausserdem wurden zu den Versuchen, deren Ergebnisse ich mittheilen will, lauter bekannte Apparate gebraucht, die keiner eingehenden Beschreibung bedürfen. Die ganze Anordnung war folgende: der Muskel, dessen Sehnenende, wie schon beschrieben, mit dem Arbeitssammler verknüpft war, befand sich in einer feuchten Kammer, angelegt an die eine Fläche der Thermosäule genau nach Heidenhain's Beschreibung. Namentlich war auch der wichtige Kunstgriff nicht verabsäumt, die hintere Fläche der Thermosäule mit einem Stück Froschfleisch zu belegen. Der Nerv war über zwei Drähte gelegt, welche mit den Enden der sekundären Spirale eines Induktionsapparates verbunden waren. In dieser Leitung befand sich ein Schlüssel, der geschlossen eine Nebenschliessung für den Nerv bildete. Am Induktionsapparate war die von Pflüger¹⁾ beschriebene Einrichtung zur Abblendung der Oeffnungsschläge angebracht. Bei meinen meisten Versuchen habe ich übrigens die Pflüger'sche Einrichtung ein wenig modifizirt, dahin nämlich, dass die Oeffnungsschläge, nicht die Schliessungsschläge benützt werden. Dieser Zweck wurde erreicht, indem beim Schlusse des primären Stromes nicht eine Nebenleitung der sekundären Rolle hergestellt, sondern der den Nerven und die sekundäre Rolle enthaltene Kreis erst geschlossen wurde, jedoch um unipolare Wirkungen zu vermeiden, befinden sich in dem Kreise zwei Unterbrechungsstellen, die gleichzeitig überbrückt wurden. Schliessen und Oeffnen des primären Stromkreises wurde durch ein Metronom in regelmässigem Tempo vollzogen.

Zur Messung des thermoelektrischen Stromes diente ein Meyerstein'sches Galvanometer, dem man leicht ohne gerade unbequeme Astasie eine weit grössere Empfindlichkeit geben kann, als sie Heidenhain an seiner Boussole erreicht hat.

Der Hergang bei einer Versuchsreihe ist nun folgender: nachdem der Muskel an seinem Platze angebracht ist, begiebt sich ein Beobachter an's Fernrohr. Natürlich wird er stets eine bedeutende Ablenkung vorfinden. Der Magnet bewegt sich, eine Ausgleichung der Temperaturen zwischen beiden Säulenflächen anzeigend, nach der Gleichgewichtslage zu. Man darf indessen nicht erwarten, dass er jemals genau auf derselben zur Ruhe käme. Es sind stets irgend welche störende Ursachen vorhanden, welche eine bleibende Temperatur-Differenz der

¹⁾ *Physiol. des Elektrotonus.* S. 129 und flgde.

beiden Säulenflächen im einen oder anderen Sinne erhalten. Ich finde es am zweckmässigsten, nicht gar zu lange auf die Ausgleichung der Temperaturen zu warten. Man verliert sonst die Zeit, wo das Präparat am besten ist. Wenn auch der Magnet noch in grosser Entfernung von der Gleichgewichtslage steht, kann der Versuch doch beginnen. Der Magnet muss sich nur so langsam bewegen, dass seine Lageänderung während der Dauer eines Versuches klein ist im Verhältnisse zu der Ablenkung, die man zu erwarten hat. Der Beobachter am Fernrohr giebt nun ein verabredetes Zeichen zum Anfange des Versuches. Ein Zweiter öffnet darauf den Schlüssel im Kreis der sekundären Spirale des Induktionsapparates, und lässt ihn so lange geöffnet, bis die Zahl von Zuckungen erfolgt ist, die man sich von vorn herein festgesetzt hat. Dieser zweite Beobachter hat, wenn die Arbeit des Muskels bei seinen Zuckungen aufgespeichert werden soll, noch ein anderes Geschäft. Nach Ablauf der Zuckung, wenn das Rähmchen wieder herabgesunken ist, hat er, ehe die neue Zuckung beginnt, für einen Augenblick die Klemmspernung (bei H_1 in Fig. 1, Taf. I) zu öffnen, damit wieder dieselbe Anfangsspannung eintritt. Wenn dies unterbleibt, dann entsprechen die Zuckungen nicht genau denen bei ganz offener Sperrung bei H_1 und fest mit der Scheibe verbundenem Rähmchen. Sie haben alsdann Aehnlichkeit mit den Zuckungen des überlasteten Muskels.

Nach Ablauf der festgesetzten Zahl von Zuckungen wird der Schlüssel wieder zugemacht. Der Beobachter am Fernrohr notirt nun den Ausschlag, welcher in Folge der Erwärmung des zuckenden Muskels eintritt. Ausserdem wird die am Index I (Fig. 1, Taf. I) abzulesende Drehung der Scheibe notirt. Jetzt wird die Scheibe in der oben beschriebenen Weise an's Rähmchen festgeklemmt, die Sperrung H_1 wird gelöst. Der Beobachter am Fernrohr giebt, wenn sich der Magnet wieder hinlänglich beruhigt hat, das Zeichen zu einem zweiten Versuche. Der Schlüssel wird geöffnet, und der Muskel zuckt dieselbe festgesetzte Zahl von Malen, jetzt aber ohne äussere Arbeit zu leisten. Nun wird der Schlüssel wieder zugemacht, und der Beobachter am Fernrohre notirt den Ausschlag des Galvanometers.

Hierauf lässt man wieder einen Versuch wie den ersten folgen, „mit Arbeit“ und dann wieder einen ohne Arbeit, so kann man abwechselnd fortfahren, so lange der Muskel leistungsfähig ist.

Nach der vorstehenden Beschreibung der Versuche wird man kaum daran zweifeln, dass ihr Ergebniss in dem Sinne ausfallen muss, dass bei einem Versuche mit Arbeit ein kleinerer Ausschlag des Magnets

— eine kleinere freigewordene Wärmemenge anzeigend — erfolgen müsse, als bei einem Versuche ohne Arbeit. Man darf aber ja nicht glauben, dass sich aus unseren Versuchen sofort ein Schluss ziehen lasse auf das Verhältniss der im Muskel in Arbeit umsetzbaren Spannkraft zu der Gesamtmenge von Spannkraften, die bei der Muskel-erregung verbraucht werde. Erstens nämlich sind unsere Versuche „ohne Arbeit“ in der That doch nicht ganz streng als solche zu bezeichnen. Es arbeitet auch bei ihnen der Muskel gegen allerlei Widerstände, wodurch von der den chemischen Prozessen im Muskel entsprechenden Wärmemenge ein — wenn auch kleiner — Theil ausserhalb des Muskels frei wird, an allen den Stellen insbesondere, wo Reibung im Apparate stattfindet. Ferner wird beim Herabfallen des Gewichtes eben doch nicht der Muskel ganz allein erschüttert, sondern auch das Stativ, woran er hängt, die Zwischenstücke, durch welche er an das Rähmchen geknüpft ist und dieses letztere selbst. Von der durch den aufgehaltene Fall erzeugten Wärme, die ja ursprünglich auch von den chemischen Prozessen im Muskel her stammt, wird also ebenfalls ein Theil ausserhalb des Muskels in den anderen erschütterten Theilen frei. Jedoch kann dieser Theil nicht sehr bedeutend sein, wie man sich leicht überzeugen kann, wenn man bedenkt, dass wegen der Starrheit der anderen Theile und der Dehnbarkeit des Muskels der weitaus grösste Theil der durch den Fall des Gewichtes erzeugten lebendigen Kraft sich zunächst in elastische Spannung des Muskels umsetzen muss, und ist dies einmal geschehen, so wird auch das äquivalente Wärmequantum nun im Muskel selbst frei bis auf verschwindende Bruchtheile, welche den Reibungswiderständen des Apparates gegen die elastischen Nachschwingungen des Muskels entsprechen. Wäre bei den Versuchen ohne Arbeit ein Streif Kautschuk zwischen Muskel und Rähmchen statt eines Metalldrahtes als Verbindungsstück angebracht, dann würde ohne Zweifel in diesem ebenso viel und unter Umständen mehr von der beim Herabfallen des Gewichtes erzeugten Wärme frei, als im Muskel. Wenn man also den Muskel auf gewöhnliche Weise zucken liesse, indem man abwechselnd einmal mit Hilfe von Kautschuk, das andere Mal mit Hilfe von Metalldrähten die Last anknüpfte, so würde man im ersteren Falle weniger Wärme im Muskel freiwerden sehen, als im zweiten. Ich habe diesen Versuchsplan nur einmal flüchtig in's Werk gesetzt, kann daher keine bestimmten Ergebnisse mittheilen.

Zweitens sind unsere Versuche mit Arbeit nicht so eingerichtet, dass die gesammte Arbeit, welche der Muskel bei einer Zuckung

leisten kann, zu Erhebung der an der Rolle hängenden Last verwendet wird. Es ist nämlich bei Betrachtung unseres Apparates leicht zu sehen, dass das Rähmchen auf der Seite des Muskels ein ziemlich beträchtliches Uebergewicht haben muss, damit es in der Zwischenzeit zwischen zwei Zuckungen trotz der Reibung am Rande der Scheibe bei K (Fig. 1, Taf. I) vollständig herunter sinkt. Die Arbeit, welche der Muskel bei der Zusammenziehung verrichtet, besteht demnach aus zwei Summanden: 1^o Hub des Uebergewichtes vom Rähmchen, 2^o Hub des Gewichtes auf der Schale. Der erste Summand wird wieder rückgängig gemacht, indem das Rähmchen wieder vollständig auf seine ursprüngliche Höhe herabsinkt und es wird also eine dieser Arbeit äquivalente Wärmemenge frei, und zwar zufolge den oben angestellten Betrachtungen zum weitaus grössten Theile im Muskel. Die Differenz, welche wir zu erwarten haben zwischen der Wärmemenge, welche im Muskel frei wird bei den Versuchen ohne Arbeit und bei denen mit Arbeit ist nur das Aequivalent des zweiten obigen Summanden. Soll also die Differenz recht gross werden, so muss man dafür sorgen, dass der zweite Summand recht gross im Verhältniss zum ersten werde. Dies findet dann statt, wenn das Uebergewicht des Rähmchens keinen grossen Theil von der gesammten Spannung des Muskels ausmacht, mit anderen Worten (wofern wir nämlich dieselbe Einrichtung des Apparates, insbesondere dieselbe Stellung des Gegenwichtes bei L voraussetzen), wenn die gesammte Spannung des Muskels sehr gross ist. Für einen gegebenen Querschnitt des Muskels kann man aber die Spannung nicht in infinitum vergrössern, denn man weiss, dass nur bis zu einem gewissen Werthe die Leistung des Muskels mit wachsender Anfangsspannung wächst. Um also mit recht grosser Anfangsspannung experimentiren zu können, muss man einen recht grossen Muskel nehmen. Ich habe anfänglich stets den so überaus bequemen gastrocnemius des Frosches gebraucht. Er ist aber selbst bei grossen Exemplaren noch immer so klein, dass der in Rede stehende Uebelstand sich in hohem Grade geltend macht. Ich nahm daher später zu der bekannten Muskelgruppe an der inneren Seite des Oberschenkels meine Zuflucht, welche einerseits am Becken, anderseits an der Tibia befestigt ist. Das allerzweckmässigste Präparat erhält man, wenn man diese Muskelgruppe auf beiden Seiten präparirt. Klemmt man alsdann das eine Hüftbein am Stativ ein, so hängen die Muskelgruppen beider Seiten dicht nebeneinander herab, als wäre es ein Muskel, unten legt man um beide Knie eine Fadenschlinge und verbindet dieselbe mit dem Rähmchen des Arbeitsammlers. Die beiden plexus ischiadici werden über das

Elektrodenpaar des Induktionsapparates gebrückt. Auf diese Art erhält man, selbst von einem mässig grossen Frosche, eine grosse und fast parallelfaserige Muskelmasse, die einer enormen Arbeitsleistung fähig ist.

Es kommt noch ein anderer Umstand hinzu, der dahin wirkt, dass die im Arbeitsammler aufgespeicherte und messbare Arbeit nicht die ganze bei den Zuckungen zeitweise geleistete Arbeit darstellt. Der Hub der Last geht bei jeder Zuckung von dem Punkte aus, wo die Spannung des ruhenden Muskels der Last + dem Uebergewichte des Rähmchens Gleichgewicht hält. Das Rähmchen sinkt aber hernach nicht um diesen ganzen Betrag an der Scheibe gleitend wieder herab. Es sinkt eben nur so weit, bis die Spannung des ruhenden Muskels dem Uebergewichte des Rähmchens allein Gleichgewicht hält. Von hier bis zu dem erstgedachten Punkte sinkt hernach das Rähmchen erst wieder mit der Scheibe zusammen, wenn nach Verlauf der Zuckung der Sperrriegel bei H_1 gelöst wird. Die Drehung der Scheibe entspricht also nicht dem ganzen Hub, sondern dem Hube vermindert um die Dehnung, welche der ruhende Muskel erleidet, wenn seine Spannung vom Uebergewichte des Rähmchens vermehrt wird um den Betrag, welchen die Last auf der Schale hervorbringt. Man sieht hiernach: erstens, dass ein Theil der an der Last faktisch geleisteten Arbeit wieder rückgängig wird, und man sieht zweitens, dass der Hub des Rähmchens, der überall ganz wieder rückgängig wird, auch in Winkelgraden ausgedrückt mehr beträgt, als der Hub der Last auf der Schale. Die fragliche Differenz ist bei meinen Versuchen nicht besonders bestimmt, aber man kann sich doch eine angenäherte Vorstellung davon machen, und ich habe sie geschätzt. Mit einigen neuen Komplikationen des Apparates würden alle erforderlichen Grössen leicht graphisch darzustellen sein. Indessen finde ich es einstweilen nicht der Mühe werth, die Versuche in dieser Weise auszuführen, da die anderen Grössen nicht mit hinlänglicher Schärfe bestimmt werden können, um einen numerischen Kalkul darauf zu gründen, der mit einiger Sicherheit herausstellte, der wievielte Theil der chemischen Spannkraft im Muskel in mechanische Arbeit verwandelt werden könne.

Wir wollen nun zur Betrachtung der numerischen Ergebnisse meiner Versuche übergehen, von denen einige Reihen ausführlich mitgetheilt werden sollen. Zum Verständniss der Ergebnisse sind noch einige Angaben über die Einrichtung des Apparates nöthig. Ein Winkelgrad hat am Umfange der Rolle die Länge von 0,137 mm, am Umfange des Kreises, den der Angriffspunkt am Rähmchen be-

schreibt, die Länge von 0,55 mm. Bei ungetähr wagrechter Lage zieht das Uebergewicht des Rähmchens am Angriffspunkte des Muskels mit der Kraft von etwa 29 g, wenn gar kein Gegengewicht angebracht ist, und mit der Kraft von etwa 11 g, wenn das Gegengewicht die Stellung hat, welche in den mitgetheilten Versuchsreihen allein vorkommt. In den nachfolgenden Tabellen giebt die erste Spalte an, wie viel Schläge per Minute den Nerv treffen würden, wenn es im gleichen Tempo immer zuginge. Die zweite mit der Ueberschrift Last giebt an, wie viel Gewicht auf der Wagschale liegt. Die dritte giebt die Zahl von Zuckungen, welche in einem einzelnen Versuche der Muskel machte. Die vierte Spalte giebt an, von wo an bis wohin der Magnet während des Versuches schwingt. Die fünfte Spalte giebt die Differenz der beiden vorigen Zahlen, also den Ausschlag des Magnets in Skalentheilen. Wo in der vierten Spalte in der Mitte eine eingeklammerte Zahl steht, bedeutet dies, dass sich zuerst ein Schwung des Magnets im Sinne einer Abkühlung des Muskels zeigte¹⁾. Die sechste Spalte enthält die Angaben des Index I zu Anfang und zu Ende des Versuches, so dass die Differenz beider Zahlen in der siebenten Spalte angiebt, um wie viel der Muskel die Scheibe gedreht hat. Die achte Spalte giebt nun die faktisch aufgesammelte äussere Arbeit in Millimetergrammen ausgedrückt. Sie berechnet sich leicht = Last \times Drehung \times 0,137. Die neunte Spalte giebt die Arbeit an der Last, welche während des Versuches wieder rückgängig gemacht ist, durch Rückwärtsgehen der Scheibe mit dem Rahmen bei Eröffnung des Sperrriegels. Der Betrag dieses Rückganges ist nur so ungetähr geschätzt, er sei n Grade nach jeder Zuckung, dann ist die fragliche Grösse zu berechnen: Zahl der Zuckungen \times Last \times n \times 0,137. Endlich giebt die zehnte Spalte die ebenfalls wieder rückgängig gemachte Arbeit am Rähmchen. Diese Grösse findet sich, indem n \times die Zahl der Zuckungen noch zur Drehung der Scheibe addirt, und das Produkt multipliziert wird mit 0,55 \times 11, resp. 0,55 \times 29, je nachdem das Gegengewicht am Rähmchen angebracht war oder nicht.

¹⁾ Ich will mich hier nicht definitiv über die öfters besprochene „negative Wärmeschwankung“ aussprechen. Nur das möchte ich gelegentlich bemerken, dass ich nach meinen ziemlich ausgedehnten Erfahrungen Heidenhain's Meinung, es handle sich um einen blossen Fehler, doch nicht theilen kann. Klar ist mir übrigens die Erscheinung und ihre Bedingungen noch nicht.

Tempo	Last auf Schale	Zahl der Zuck.	Magnet von — bis	Ausschlag d. Magn.	Scheibe von — bis	Drehung d. Scheibe	Geleistete Arbeit	Verlorene Arbeit		Bemerkungen
								an Last	an Rahm.	

I. 7. XII. 67. Gastrocnemius Gegengewicht am Rahmen. Gleichgewichtslage des Magnets 445.

48	50	10	189—220	31	163—282	119	817	137	750	Das Herabsinken nach jeder Zuckung auf 1 ^o geschätzt.
			210—248	38	
			203 (200)	227	282—37	115	789	.	727	
			170 (168)	197	
			150 (147)	168	39—143	104	712	.	659	
			110—133	23	
			89 (86)	103	143—240	97	665	.	618	

II. 18. XII. 67. Die Oberschenkelmuskeln eines Beines. Gleichgewichtslage des Magnets 560.

48	100	5	467—479	12	? — ?	?	.	137	.	Gegengewicht am Rähmchen. Das Herabsinken nach jeder Zuckung wird auf 2 ^o geschätzt.
			465—482	17	
			464—478	12	94—122	28	385	.	199	Hier wahrscheinlich grössere Pause. Das Herabsinken der Scheibe auf 1 ^o geschätzt.
			454—470	16	
48	50	5	300—321	21	123—162	39	267	34	266	
			330—355	25	
			370—391	21	161—202	41	280	.	278	
			400—422	22	
			430—450	20	207—247	40	274	.	272	

III. 4. I. 68. Die Oberschenkelmuskeln beider Seiten. Rahmen ohne Gegengewicht. Gleichgewichtslage des Magnets 555.

57	200	5	293—310	17	150—186	36	986	274	733	Veränderung an der Aufhängung des Muskels.
			320—340	20	
			217—233	16	? — 229	?	?	.	?	Das Zurücksinken d. Scheibe wird für die ganze Versuchsreihe auf 2 ^o für jede Zuckung geschätzt.
			249—274	25	
			283—304	21	229—266	37	1014	.	749	
			319—342	23	
			346—364	18	266—303	37	1014	.	749	
			368—390	22	
			386—403	17	303—340	37	1014	.	749	An der Aufhängung des Muskels etwas verändert.
			495—516	21	
			495—505	10	345—17	32	877	.	669	
			448—465	17	
			460—470	10	17—46	29	795	.	622	
			458—473	15	
			440—449	9	? — 78	?	?	.	?	
			447—460	13	
		6	452—464	12	79—112	33	904	.	685	
		5	454—467	13	
			452—460	8	112—139	27	740	.	590	
			439—450	11	
			429—436	7	139—165	26	712	.	573	
			426—436	10	
			428—435	7	165—189	24	658	.	542	

Der oberflächlichste Blick auf die Tabellen ergibt sofort, dass sie beweisen, was zu beweisen war. In der fünften Spalte, welche den Ausschlag der Boussole angiebt, sind überall da grössere Zahlen, wo die siebente Spalte eine Null hat, als da, wo in dieser Spalte ein Werth verzeichnet ist. Der Ausschlag der Boussole ist aber ein Maass, wenn auch kein proportionales, für die im Versuche entwickelte Wärme. Es ist also erwiesen, dass in den Versuchen ohne äussere Arbeit mehr Wärme im Muskel frei wird, als in den Versuchen mit Arbeit. Sieht man nun aber die Zahlen der Tabellen noch genauer an, so werden sie noch beweisender, und es verschwinden manche scheinbare Abweichungen von der vollkommenen Regelmässigkeit. Ein Punkt vor Allem braucht nur erwähnt, nicht näher erörtert zu werden. Es ist kein Widerspruch, wenn am Ende der Reihe in den Versuchen ohne Arbeit ein kleinerer Schwung des Magnetes vorkommt, als in den Versuchen mit Arbeit zu Anfang der Reihe. Wir wissen ja aus den Versuchen Heidenhain's, dass mit der Ermüdung die Wärmeentwicklung des Muskels überhaupt abnimmt. Die Versuche einer Reihe mit geradem Stellenzeiger, oder die mit ungeradem, unter sich verglichen, bilden eine Bestätigung des besonderen von Heidenhain hierüber ausgesprochenen Satzes, dass die Wärmeentwicklung mit der Ermüdung rascher abnimmt, als die Arbeitsleistung. Für unsern Zweck dürfen wir natürlich nur immer einen Versuch mit Arbeit vergleichen mit den beiden Versuchen ohne Arbeit, zwischen welchen er steht, oder einen Versuch ohne Arbeit mit den beiden Versuchen mit Arbeit, zwischen denen er steht. Wenn wir so vergleichen, ist durchgängig die theoretische Vorhersage bestätigt.

In der Versuchsreihe Tab. III zeigt sich eine Unregelmässigkeit anderer Art. Die Magnetausschläge — gleichartige Versuche verglichen — nehmen nicht fortwährend ab. Sie nehmen im Anfange der Reihe zu, später ab. Namentlich sind der vierte und der fünfte Versuch durch besonders grosse Ausschläge ausgezeichnet. Dies hat in dem Einflusse einer leicht verfolgbaren, wenn auch nicht vermeidlichen, Fehlerquelle seinen Grund. Bei der Erörterung der Methode wurde schon bemerkt, dass es rein unmöglich ist, jedesmal abzuwarten, bis der Magnet in seiner Gleichgewichtslage zur Ruhe gekommen ist. Ja ich glaube, dass ein dauerndes Einstehen auf der Gleichgewichtslage bei den unvollkommenen Einrichtungen gar nie stattfinden würde. Man muss also den Versuch anstellen zu einer Zeit, wo irgend andere Ursachen entweder die vordere oder die hintere Säulenfläche relativ wärmer machen, und wo also der Magnet entweder im einen oder im

anderen Sinne sich bewegt. Man muss nur warten, bis diese Bewegung so langsam geworden ist, dass auf die Dauer eines Versuches keine grosse Lageänderung kommt. Bewegt er sich während des Versuches im gleichen Sinne, wie durch die Wärmebildung im Muskel, so muss ein grösserer, im entgegengesetzten Falle ein kleinerer Ausschlag erscheinen, als der, welcher eigentlich der Wärmeentwicklung durch die Zuckungen allein entspricht. Man kann nun in unseren Tabellen dieser selbständigen Bewegung des Magnets aus unbekanntem Ursachen folgen, wenn man die vorstehenden Ausgangszahlen der Ausschläge verfolgt. Im Anfange der Reihe III geht der Magnet zu den grossen Zahlen, denn er geht im ersten Versuche von 293, im zweiten von 320 aus. Zwischen dem zweiten und dritten Versuche liegt eine längere Pause und eine Aenderung an der Aufhängung des Präparates, hier können wir also nicht auf den Gang des Magnets schliessen. Vom dritten bis sechsten Versuche geht der Magnet ziemlich rasch zu den grossen Zahlen, und gerade in diesen Versuchen erscheinen deshalb offenbar besonders grosse Ausschläge. Vom elften Versuche an geht der Magnet umgekehrt zu den kleinen Zahlen, und dem entsprechend sind von da an die Ausschläge auffallend kleiner, mehr als der blossen Ermüdung zugeschrieben werden kann. Etwas ähnliches gilt offenbar für Reihe I.

Leider sind die durch unsere Versuche erzielten und überhaupt durch derartige Versuche erzielbaren Resultate nicht genügend, um sie zu numerischen Auswerthungen gewisser wichtiger Grössen zu verwenden. Hauptsächlich fehlt es an einer exakten Bestimmung der im Muskel wirklich erzeugten Wärmemenge. Der beobachtete Ausschlag ist, wie leicht begreiflich, nicht einmal ein genau proportionales Maass für die Temperaturerhöhung des Muskels durch die Zuckungen. Diese selbst, wenn wir sie messen könnten, wäre aber noch lange kein proportionales Maass für die frei gewordene Wärme. Ich glaube, eine Begründung dieser leider nur zu einleuchtenden Sätze wird nicht nöthig sein. Wenn wir uns diesen und früheren Bemerkungen gemäss keiner Täuschung über die Tragweite unserer Schlüsse hingeben, so wird es erlaubt sein, einmal für den Augenblick anzunehmen, wir hätten in dem Ausschlage des Magnets einen wirklichen proportionalen Maassstab für die im Muskel frei gewordene Wärmemenge, dann könnten wir aus unseren Versuchen ableiten, der wievielte Theil vom Aequivalent der verlorenen chemischen Spannkraft durch die Muskelzuckung in mechanische Arbeit umgesetzt werden kann. In der That, nehmen wir an, bei einem unserer arbeitslosen Versuche werde die

gesamte verlorene chemische Spannkraft als Wärme im Muskel frei, und dies dürfte wohl nach den obigen Erörterungen (s. S. 36) ziemlich richtig sein. Dann können wir leicht weiter rechnen, und wir wollen aus jeder Reihe den Versuch der Rechnung unterbreiten, in welchem am meisten gearbeitet worden ist. Nehmen wir also zunächst die beiden ersten Versuche von Reihe I. Das Maass der verlorenen Spannkraft wäre nach unseren Voraussetzungen 38 ; und $38 - 31 = 7$ wäre in derselben Wärmeeinheit das Aequivalent für 817 g Arbeit, denn dies Quantum Arbeit ist nicht rückgängig gemacht. Hierdurch würde, beiläufig bemerkt, die bis dahin unbekannte Wärmeeinheit bekannt, doch wollen wir ihre Reduktion auf die übliche hier unterlassen. Eine Zeit lang ist nun aber in Versuch 1 noch 750 grmm am Rähmchen und 137 g an der Last geleistet gewesen, zusammen 887 grmm¹⁾. Dies entspricht nahezu $7,5$ von unseren willkürlich gewählten Wärmeeinheiten. $14,5$ wäre also das Maass derjenigen Spannkraft, welche bei 10 Zuckungen unter den Bedingungen der Versuchsreihe 1 möglicherweise in mechanische äussere Arbeit verwandelt werden können, und das Maass der bei 10 solchen Zuckungen überall verlorenen Spannkraft hatten wir $= 38$ gefunden. Hiernach berechnet sich, dass von den gesammten verlorenen Spannkraften $\frac{144}{380} = 38\%$ als äussere Arbeit nutzbar gemacht werden können.

Von Versuchsreihe 2 müssen wir den zweiten und dritten Versuch nehmen. $17 - 12 = 5$ ist das Aequivalent der bleibend geleisteten Arbeit im Betrage von 385 grmm. Die rückgängig gewordene Arbeit beträgt $199 + 137 = 336$ grmm, das Aequivalent davon ist nahezu $4,4$. Unter den Bedingungen der Versuchsreihe kann also in 5 Zuckungen eine Spannkraftsumme von $9,4$ Einheiten in Arbeit verwandelt werden, das ist von der ganzen verlorenen Spannkraftsumme, die hier 17 beträgt $\frac{94}{107} = 55\%$.

Aus Tabelle III wähle ich Versuch 7 und 8. Ich schätzte also die ganze verlorene Spannkraftsumme $= 22$ und $22 - 18 = 4$ ist das Aequivalent von 1014 grmm bleibend geleisteter Arbeit. Die nur vorübergehend geleistete Arbeit betrug $749 + 274 = 1023$, ihr Aequivalent

1) Diese Arbeit dürfte allerdings, streng genommen, hier nur zum Theile in Rechnung gebracht werden, weil ein Theil derselben vor jeder neuen Zuckung wieder rückgängig gemacht werden muss, um dem Muskel die Anfangsspannung im ruhenden Zustande zu ertheilen.

also ebenfalls ungetähr = 4. Unter den Bedingungen dieser Versuchsreihe konnten also $\frac{8}{22} = 36\%$ der gesammten verlorenen Spannkraft in mechanische Arbeit verwandelt werden.

Aus dem ersten Theile der Tabelle IV nehme ich Versuch 2 und 3. Gesammte verlorene Spannkraft ist 20; Aequivalent der bleibend geleisteten Arbeit von 1039 grmm ist $20 - 15 = 5$. Die wieder rückgängig gewordene Arbeit beträgt $845 + 411 = 1256$. Davon ist das Aequivalent ungetähr = 6, und demnach konnten $\frac{11}{20} = 55\%$ der verlorenen Spannkraft in Arbeit verwandelt werden.

Aus dem zweiten Theile der Versuchsreihe ist der elfte und zwölfte Versuch zu nehmen. Gesammte Spannkraft 16; Aequivalent von 1030 grmm $16 - 14 = 2$. Wieder zurückverwandelte Arbeit $800 + 1030 = 1830$, das Aequivalent davon 3,5. Also können $2 + 3,5 = 5,5$ von 16 Einheiten verlorener Spannkräfte in Arbeit verwandelt werden, d. h. etwa 34%.

Die gefundenen Zahlen für den in Arbeit verwandelbaren Bruchtheil der verlorenen Spannkräfte sind wenigstens nicht unerwartet hoch, wenn man bedenkt, dass nach einer bekannten Deduktion von Helmholtz etwa 20% von der im Gesamtorganismus des Menschen verlorenen Spannkraft in äussere Arbeit verwandelt werden können.

IV.

Ueber die Wärmeentwicklung beim Starrwerden des Muskels.

Von

Dr. W. Dybkowsky und Prof. A. Fick*).

(Hierzu Taf. I, Fig. 2-7.)

In älterer Zeit war ziemlich allgemein die Ansicht verbreitet, dass die Starre des Muskels eine seiner Kontraktion während des Lebens analoge Erscheinung sei. In der Todtenstarre insbesondere sah man gleichsam den letzten Lebensakt des Gewebes. Später wurde diese Ansicht von der überwiegenden Mehrzahl der Physiologen verlassen, aber in allerneuester Zeit erheben sich wieder gewichtige Stimmen für dieselbe. Es kann sich selbstverständlich nicht darum handeln, den starren Muskel und den tetanisirten Muskel zu identifiziren. Die Unterschiede zwischen diesen beiden Gebilden springen sofort in die Augen; der starke Muskel ist, wie schon der Name sagt, wenig biegsam und brüchig, er ist ferner undurchsichtig und weniger dehnbar. Von alledem sehen wir am tetanisirten Muskel das Gegentheil. Dennoch kann es recht wohl ein und derselbe Prozess sein, welcher den lebenden ruhenden Muskel zu beiden Zuständen führt, und es wäre sogar möglich, dass sich der Muskel während des Erstarrens zu

*) Aus Vierteljahresschrift der naturforschenden Gesellschaft in Zürich. Jahrgang 1867, und Untersuchungen aus dem physiologischen Laboratorium der Züricher Hochschule. Herausgegeben von A. Fick. Wien bei Braumüller. 1869. Nr. II.

gewissen Zeiten in einem Zustande befindet, welcher dem tetanisirten Zustande identisch ist. Das Erstarren wäre dann aufzufassen als ein Weiterschreiten der Prozesse, die in ihren ersten Stadien zum Tetanus führen.

Gerade diese Auffassung ist es, die sich neuerdings geltend macht und die in den Untersuchungen von Ranke¹⁾ und Hermann²⁾ über Muskelchemie eine thatsächliche Grundlage findet. Der Erstere hat die von du Bois-Reymond entdeckte Säuerung des Muskels weiter verfolgt und gefunden, dass im Muskel ein gewisser Vorrath der Säure (wahrscheinlich Milchsäure) bildenden Körper vorhanden ist, der beim Tetanisiren stets nur theilweise, beim Starrwerden aber ganz erschöpft wird. Hermann zeigte, dass für die Kohlensäurebildung im Muskel dasselbe gelte. Er wies ferner nach, dass bei dieser Bildung von Milchsäure und von Kohlensäure kein freier Sauerstoff verbraucht werde.

Hermann macht es höchst wahrscheinlich, dass man sich die ganze Kette der in Rede stehenden Prozesse in folgender Weise zu denken habe. In der Muskelsubstanz befindet sich ein gewisser Vorrath einer höchst komplizirten Verbindung, welche unter gewissen Einflüssen (wohin unter Anderen die Reize und die Temperaturerhöhung gehören) ohne Aufnahme freies Sauerstoffes zu festeren und einfacheren Verbindungen zerfällt. Es verstösst keineswegs gegen das Prinzip von der Erhaltung der Kraft anzunehmen, dass dieser chemische Prozess, den Hermann einer Gährung vergleicht, lebendige Kraft erzeuge. Wir können ihn also namentlich als den der Arbeitsleistung des Muskels zu Grunde liegenden Prozess ansehen.

Unter die Produkte dieses Prozesses haben wir nun nach Hermann's scharfsinnigen Erörterungen neben der Milch- und Kohlensäure noch das Myosingerinnsel zu rechnen. Dieser von Kühne zuerst unter den stickstoffhaltigen Bestandtheilen der Muskelsubstanz ausgezeichnete Körper scheint bei nur theilweiser Erschöpfung des Vorrathes an jener Substanz, in deren Zusammensetzung er eingeht, eine nur unvollständige Gerinnung³⁾ zu erleiden. In dieser Form, in der wir den Körper im tetanisirten Muskel anzunehmen hätten, kann er sich leicht wieder mit den anderen Bestandtheilen jener hypothetischen komplizirten Verbindung vereinigen und in den flüssigen Aggregat-

1) Tetanus, eine physiologische Studie. Leipzig 1865.

2) Untersuchungen über den Stoffwechsel der Muskeln. Berlin 1867.

3) Hermann, l. c. S. 74.

zustand zurückgehen. Zu dieser Restitution des Muskels nach dem Tetanus muss im Sinne der von Hermann entwickelten Hypothese freier Sauerstoff und ein stickstoffreicher Körper beitragen, welche beide aus dem Blute stammen. Ist dagegen der Vorrath der mehrgenannten hypothetischen Verbindung im Muskel gänzlich erschöpft, so scheidet das Myosin in vollständig festgeronnener Form aus, die es ungeschickt macht, sich wieder mit den anderen Bestandtheilen zu verbinden. Diese feste vollständige Gerinnung ist nun eben das Wesen der Starre. Wir könnten im Sinne der Hermann'schen Hypothese die Kontraktion des Muskels als eine vorübergehende unvollständige Starre bezeichnen.

Aus der in Rede stehenden Hypothese lässt sich eine sehr bemerkenswerthe Folgerung ziehen: Die dem Tetanus zu Grunde liegenden Prozesse sind nachgewiesenermassen solche, bei denen chemische Spannkraft in lebendige Kraft umgesetzt wird; sind nun die der Starre zu Grunde liegenden chemischen Prozesse derselben Art, so muss auch beim Erstarren des Muskels lebendige Kraft erzeugt werden und zwar noch mehr als bei der Tetanisirung, da ja nach unserer Hypothese beim Erstarren eine grössere Menge Stoff umgesetzt wird als beim Tetanisiren. Eine Spur dieser Erzeugung von lebendiger Kraft beim Erstarren kann allerdings schon in der stattfindenden Zusammenziehung gesehen werden, indem dabei eine gewisse Arbeit durch Hub eines Gewichtes geleistet werden kann. Dies ist jedoch ein verschwindend kleiner Betrag, da es sich beim Erstarren stets nur um eine einzige Zusammenziehung handelt. Es muss also sicher, wenn die Hermann'sche Hypothese richtig sein soll, eine sehr bedeutende Wärmemenge beim Erstarren des Muskels frei werden. Die grosse Bedeutung dieses Argumentes hat schon Ludwig¹⁾ richtig gewürdigt, indem er der älteren Lehre von der Identität von Kontraktion und Starre entgegenhält, dass bei der Erstarrung keine Wärmeentwicklung nachgewiesen sei.

Sollte also eine Wärmeentwicklung beim Erstarren des Muskels erwiesen werden können, so wäre dadurch eine neue Stütze für die in Rede stehende Theorie der Muskelthätigkeit gegeben. Die Erledigung dieser Frage ist offenbar eine Forderung des gegenwärtigen Standes der Muskelphysiologie. Diesen Schritt in der Kenntniss des Muskelgewebes zu thun, ist der Zweck der vorliegenden Arbeit.

Es sind in jüngster Zeit mehrfach von pathologischer Seite her Winke in der bezeichneten Richtung gegeben. Wir meinen die Beobachtungen über postmortale Steigerung der Temperatur an Leichen.

1) Lehrbuch der Physiologie, 2. Aufl. Bd. I. S. 474.

Die erste hierher gehörige Angabe ist, soviel wir wissen von Hüb-
 net gemacht worden. Er theilt in seinem Berichte über die im Mili-
 tärhospital zu Kiew beobachtete Choleraepidemie des Jahres 1850
 mit, dass die Temperatur von Choleraleichen oft noch nach dem Tode
 um mehrere Grade zugenommen habe. Ueber die muthmasslichen Ur-
 sachen dieser Erscheinung spricht sich Hübnet nicht näher aus.
 Seine Angabe wurde von anderen Beobachtern theils bestätigt, theils
 angezweifelt. Von Neuem wurde die Aufmerksamkeit der Aerzte auf
 diesen Punkt gerichtet durch Wunderlich¹⁾. Er hatte einen Fall
 von rheumatischem Tetanus beobachtet, wo die Temperatur des Kör-
 pers im Augenblicke des Todes $44,75^{\circ}$ C. betrug und wo dann die
 Temperatur der Leiche noch 55 Minuten lang stieg und den Werth
 $45,37$ erreichte. Er bemerkt in seinem Berichte, dass die Muskeln
 dieser Leiche auffallend rasch erstarrten, ohne jedoch diesen Umstand
 als muthmassliche Ursache der Temperatursteigerung hinzustellen.

Später berichtet Leyden²⁾ von einer postmortalen Temperatur-
 steigerung der Leiche ebenfalls bei einem Falle von rheumatischem
 Tetanus. Er nimmt aber auch keinen Zusammenhang zwischen dieser
 Temperatursteigerung und dem Erstarren der Muskeln an, auch ist
 aus seiner Beschreibung nicht zu ersehen, ob die beiden Erscheinungen
 in dieselbe Zeit fallen. Ebenso wenig geben Versuche an Hunden, die
 er angestellt hat, über diesen Punkt Aufschluss.

Erst Walther³⁾ hat die Ansicht ausgesprochen, dass die post-
 mortale Temperatursteigerung der Leiche wohl auf die Erstarrung der
 Muskeln als Ursache zu beziehen sein dürfte. Er hat zur Bestätigung
 seiner Ansicht Versuche an Kaninchen angestellt, in denen das Thier
 durch Wärmezufuhr von aussen getödtet wurde. Er glaubt, durch
 Temperaturmessungen im Anus des sterbenden und todten Thieres be-
 weisen zu können, dass beim Erhitzen des Thieres im Inneren seines
 Körpers selbst Wärme frei wird, und dass auch noch nach dem Tode
 diese Wärmebildung fortdauert. Es erstarrten die Muskeln einiger
 Gruppen schon, während das Thier noch lebte, die anderen nach dem
 Erlöschen des Lebens. Wenn wir auch anerkennen, dass Walther's
 Folgerungen einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit haben, so können
 wir doch nicht zugeben, dass dieselben keiner Einwendung mehr Raum

1) Archiv der Heilkunde, 1861. S. 547 u. ff.

2) Virchow's Archiv 1863. S. 538.

3) Ueber tödtliche Wärmeproduktion im thierischen Körper. Bull. de l'acad.
 d. St. Petersbourg. Bd. XI. S. 18.

geben, auf einige mögliche Einwendungen kommen wir selbst noch weiter unten zu sprechen.

In der allerletzten Zeit hat Huppert¹⁾ auf Veranlassung der Walther'schen Publikationen von ihm früher schon angestellte Versuche veröffentlicht. Sie laufen wesentlich darauf hinaus, zu zeigen, dass bei Kaninchenleichen während des Eintrittes der Todtenstarre die Temperatur (im Anus gemessen) langsamer sinkt, als zu anderen Zeiten unter sonst gleichen Bedingungen.

Endlich haben wir noch anzuführen, dass Monti²⁾ die Ansicht ausgesprochen hat, dass die postmortale Temperatursteigerung von Leichen auf Rechnung der Erstarrung der Muskeln zu setzen sei.

Alle diese Beobachtungen und Erörterungen glauben wir nur als Winke bezeichnen zu müssen. Ein strenger Beweis für die Wärmeentwicklung beim Erstarren des Muskels ist dadurch noch nicht geliefert. Vor allen Dingen sind alle diese Folgerungen dem Einwande ausgesetzt, dass die Wärme, wenn auch solche in der Leiche überhaupt entstanden ist, in einem anderen Gewebe als gerade im Muskelgewebe entstanden sein kann. Denn alle Beobachtungen, die den fraglichen Folgerungen zu Grunde liegen, sind an der ganzen Leiche des Thieres oder des Menschen angestellt. Es wäre doch gewiss nicht widersinnig zu denken, dass nach dem Tode im Blute und den anderen Säften des Körpers Wärme erzeugende Prozesse zu einer gewissen Zeit stattfänden, und dass vielleicht gerade die Produkte dieser Prozesse auch die Erstarrung des Muskels einleiteten. So würde die Gleichzeitigkeit der Wärmeentwicklung und der Erstarrung eine ungezwungene Erklärung finden, ohne die Annahme, dass die eine die Folge der anderen wäre.

Ueberdies sind aber die meisten angeführten Thatsachen, die Walther'schen nicht ausgenommen, noch der Erklärung fähig, welche der eine³⁾ von uns in einer früheren Publikation für die postmortale Temperatursteigerung im Mastdarm als möglich hingestellt hat. Er zeigte, dass dieselbe möglicherweise lokal sei. Die Muskeln könnten nämlich während des Lebens schon bedeutend wärmer sein als der Mastdarm, und es könnte sich die dort angehäuften Wärme noch nach dem Tode zu dem im Mastdarm befindlichen Thermometer fortpflanzen und dessen Temperatur steigen machen. Bei Huppert's Versuchen

1) Archiv für Heilkunde 1867. S. 321.

2) Thermometrie der Choleraepidemie 1866. Jahrbuch für Kinderheilkunde.

3) Billroth und Fick, Vierteljahresschrift der naturf. Gesellsch. in Zürich, 1863. S. 427.

endlich könnte man an eine Veränderung in den Ableitungsbedingungen der Wärme durch Veränderung des Aggregatzustandes der Muskeln denken. Doch sind auch sie dem obigen Einwande ausgesetzt, dass vielleicht zur Zeit der Muskelerstarrung in anderen Geweben und Flüssigkeiten der Leiche Wärme erzeugende Prozesse stattfinden.

Soll ein strenger Beweis für die Wärmeezeugung geliefert werden, so sind Versuche beizubringen, welche den eben aufgeführten Einwendungen nicht unterworfen sind. Das erste Erforderniss ist daher, dass Versuche mit blossem Muskelgewebe angestellt werden. Solche Versuche haben wir nun angestellt und zwar zunächst mit Bezug auf die Wärmestarre des Muskels.

Der Nachweis der Wärmeproduktion bei Entstehung der Wärmestarre hat seine eigenthümlichen Schwierigkeiten, denn um den Muskel wärmestarr zu machen, muss man ihm Wärme zuführen, und wie soll man die von aussen zugeführte Wärme von der im Muskel entwickelten Wärme unterscheiden? Wir machen leicht folgende Bemerkung: wenn man einen Körper erwärmt durch Wärmezufuhr aus einer Umgebung von konstanter, oder auch von immer wachsender Temperatur, und wenn alsdann in irgend einem Augenblicke die Temperatur des Körpers höher ist als die der Umgebung, dann muss nothwendig in dem Körper selbst Wärme erzeugt sein. Keineswegs indessen lässt sich dieser Satz in der Weise umkehren, dass man sagen könnte: Wenn in dem Körper Wärme erzeugt wird, so muss während des fraglichen Prozesses zu irgend einer Zeit die Temperatur des Körpers sichtlich höher sein als die der Umgebung. Wenn wir also auf Grund der vorstehenden Bemerkung Versuche am wärmestarr werdenden Muskel anstellen, so sind dieselben entscheidend nur im Falle sie ein positives Resultat liefern. Ein negatives Resultat würde dagegen die Frage unbeantwortet lassen. Wir haben nun in der That Versuche der Art angestellt, und zwar mit ganz entschieden positivem Ergebniss.

Da es sich hier um die Feststellung einer elementaren Thatsache handelt, so glauben wir den Gang der Versuche und die dabei angewandten Hilfsmittel genau beschreiben zu sollen. Wir bedienten uns zur Messung der Temperatur des Muskels und der Umgebung zweier feinen Geissler'schen Thermometer, die auf Zwanzigstel eines Grades der 100theiligen Skala getheilt sind. Man kann daher $\frac{1}{100}$ Grad noch leidlich schätzen. Diese Thermometer waren leider nicht in ihrer ursprünglichen Einrichtung zu gebrauchen, da sie nur ein Temperatur-

intervall von der Gegend des Gefrierpunktes bis zu einigen und dreissig Grad befassten. Wir mussten daher zu einem bekannten Kunstgriffe unsere Zuflucht nehmen: das Thermometer wird auf eine Temperatur erwärmt, die weit über dem höchsten Punkte seiner Skala liegt, dabei steigt dann ein Theil des Quecksilbers in die kleine Erweiterung am oberen Ende des Rohres und bleibt daselbst getrennt von der übrigen Quecksilbermasse liegen, wenn man das Thermometer beim Abkühlen ein wenig erschüttelt. Es ist klar, dass wenn jetzt das Ende des Quecksilberfadens bei einer bestimmten Zahl n der Skala steht, die wirkliche Temperatur des Thermometergefässes eine höhere $n+m$ ist. Es kann also das Thermometer nun für ein höher liegendes Temperaturintervall gebraucht werden, sowie man nur die Zahl m kennt welche zu der rohen Ablesung des veränderten Thermometers addirt werden muss, um die wahre Temperatur zu erhalten. Diese Zahl erhält man durch Vergleichung mit einem anderen Thermometer. Man stellt nämlich das veränderte Thermometer und ein Normalthermometer in dieselbe gut umgerührte Wassermasse und macht an beiden gleichzeitig eine Ablesung. Durch Subtraktion der Ablesung am veränderten Thermometer von der Ablesung des Normalthermometers ergibt sich dann die Zahl m . Sie wurde für das eine unserer Geissler'schen Thermometer zu 35,2 bestimmt. Als Normalthermometer diente dabei ein in Fünftel Grad getheiltes Thermometer von Greiner in München. Wir haben dies letztere nicht express mit einem anerkannt richtigen Instrument verglichen und haben überall auf die Bestimmung der Zahl m keine sehr grosse Sorgfalt verwendet, da es uns nicht auf den absoluten Werth der Temperatur ankam, bei welchem die fraglichen Prozesse im Muskel stattfinden. Der Fehler im absoluten Werth der Temperatur kann möglicherweise 0,1 bis 0,2^o betragen.

Mit der grössten Genauigkeit wurden dagegen die beiden veränderten Geissler'schen Thermometer untereinander verglichen. Es gab sich aus vielen gut stimmenden Ablesungen als Mittel eine Differenz von 2,62^o zwischen ihnen in der Gegend der Skala, auf die es hier ankommt. Das heisst, wenn die Gefässe beider Thermometer genau dieselbe Temperatur hatten und das eine zeigte an seiner Skala n^o , so zeigte das andere an der seinigen $n + 2,62$. Wenn wir also zur Angabe des einen Thermometers 35,2 addiren mussten, um die wahre Temperatur zu erhalten, so mussten wir zur Angabe des anderen 35,2—2,62=32,58 addiren. Allerdings sind die so gewonnenen Werthe der Temperaturen nach dem, was soeben über die Bestimmung der Zahl 35,2 gesagt wurde, möglicherweise mit einem ziemlich merklichen Fehler

behaftet, aber beide sicher genau mit demselben, so dass ihre Differenz, auf die es hier allein ankommt, auf $\frac{1}{100}^{\circ}$ genau ist.

Der Gang des Versuches ist folgender: In einem grossen Becherglase wird eine ansehnliche Wassermasse (etwa 2 Liter) durch eine untergesetzte Lampe auf der Temperatur, bei welcher der Muskel starr wird, erhalten, das Gefäss des einen Thermometers steht frei in der Wassermasse. Es gelingt leicht, die Temperatur des Wassers ohne besondere künstliche Hilfsmittel sehr konstant zu erhalten. Man regulirt nämlich die untergesetzte Lampe so, dass die Temperatur des Wassers ohne besondere Abkühlung, gerade noch ganz langsam steigen würde und ein Beobachter, der das Thermometer beständig im Auge hat, bläst auf die Wasseroberfläche, sowie die Quecksilbersäule im Geringsten Miene macht, zu steigen. Selbstverständlich wird die ganze Wassermasse fortwährend gut umgerührt. Man erreicht auf diese Weise eine Konstanz, die gar nichts zu wünschen übrig lässt. Während eines ganzen Versuches, der mehr als 10 Minuten dauert, kommt keine Schwankung der Temperatur vor, die mehr als 0,01 oder höchstens 0,02^o beträgt.

In die so auf konstanter Temperatur erhaltene Wassermasse wird nun das zweite Thermometer eingesetzt, dessen Gefäss mit lebender Muskelsubstanz umwickelt ist. Die Temperatur der letzteren ist beim Einsetzen niedriger als die des Wassers. Sie erwärmt sich darin also allmählich, wovon das mit ihr umwickelte Thermometer Rechenschaft giebt. Beide Thermometer, das frei im Wasser stehende, welches die Temperatur der Umgebung anzeigt, und das mit Muskelsubstanz umwickelte, werden von Minute zu Minute abgelesen und die Ablesungen notirt, bis die Differenz der beiden Temperaturen schliesslich ausgeglichen ist.

Zeigt im Laufe dieser Zeit das mit dem Muskel umwickelte Thermometer jemals eine höhere Temperatur als das frei im Wasser befindliche, dann ist erwiesen, dass im Muskel selbst Wärme frei geworden ist. Zeigt dagegen das umwickelte Thermometer in keinem Augenblicke eine höhere Temperatur als das freie, so ist damit noch nicht bewiesen, dass keine Wärme im Muskel freigeworden ist, denn es wäre ja möglich, dass etwa entwickelte Wärme die Erwärmung des Muskels zur Temperatur des umgebenden Wassers nur beschleunigt habe, ohne dass es zu einer merklichen Steigerung, über diese hinaus, gekommen wäre.

Man kann von vorn herein fragen, wie die veränderlichen Umstände des Versuches wohl einzurichten sind, damit, wenn überall

Wärmeerzeugung stattfindet, dieselbe auch soviel als möglich als Steigerung der Temperatur des Muskelthermometers über die der Umgebung zur Erscheinung komme. Ein günstiger Umstand fällt sofort in die Augen. Man muss den Muskel, schon ehe er in die Umgebung von der starr machenden Temperatur eingesenkt wird, dieser Temperatur so nahe als möglich bringen. Denn wenn er mit einer viel niedrigeren Temperatur in diese Umgebung versetzt wird, so werden die oberflächlichsten Schichten starr werden, während er noch im Innern viel kälter ist und die allesfalls beim Starrwerden dieser Schichten erzeugte Wärme kann nur dazu verwandt werden, die inneren Schichten erst der Temperatur der Umgebung zu nähern und die beim Starrwerden der inneren Schichten frei werdende Wärme trifft vielleicht im Thermometergefäss noch Quecksilber von bedeutend niedrigerer Temperatur, so dass keinen Augenblick das im Muskel befindliche Thermometer eine höhere Temperatur zeigen könnte, als die der Umgebung. Diesen Erwägungen gemäss haben wir stets den Muskel bis in die Nähe des Erstarrungspunktes in einer anderen Wassermenge vorläufig erwärmt, ehe er in das auf konstanter Temperatur gehaltene Wasser eingesenkt wurde. Natürlich hat die Annäherung an die Erstarrungstemperatur ihre Grenzen, da dieselbe nicht für alle Muskeln auch derselben Thierspezies absolut gleich ist, und man daher um wenigstens 3—4° von derselben entfernt bleiben muss, wenn man sicher gehen will.

Ein anderer variabler Umstand beim Versuche ist die Dicke der um das Thermometer gewickelten Muskelmasse. Offenbar ist es in einer Beziehung um so vortheilhafter, je dünner man diese Masse wählt. Denn macht man sie dick, so wird sie sich nur allmählich auf den Erstarrungspunkt erwärmen, und angenommen, es wird beim Erstarren Wärme frei, so wird die ganze Menge derselben erst im Verlaufe einer längeren Zeit frei, während welcher zur Temperaturausgleichung durch Ableitung mehr Gelegenheit ist, so dass keine namhafte Temperatursteigerung erwartet werden kann. Nimmt man andererseits die Muskelmasse zu klein, so dass sie nur eine dünne Schicht um das Thermometergefäss bildet, so ist die gesammte Menge der entwickelten Wärme gering und kann wieder nur eine geringe, vielleicht nicht messbare Steigerung der Temperatur zur Folge haben, weil sich doch die gebildete Wärme, ganz abgesehen von der Ableitung, in die Umgebung zwischen der Masse des Muskels und dem Quecksilber des Thermometers vertheilen muss. Bestimmt lässt sich hierüber nichts im Voraus sagen, wir fanden nach einigen vorläufigen

Versuchen bald eine geeignete Grösse der um das Thermometer zu bindenden Muskelmasse.

Wir wollen im Folgenden 3 Versuche vollständig mittheilen; der erste ist angestellt mit Froschfleisch, und zwar wurde dazu die Muskulatur beider Schenkel eines Frosches benutzt, welche — ein Stück nach dem andern — an dem ziemlich grossen cylindrischen Gefässe des Thermometers T_1 angebunden wurde, bis zuletzt dasselbe ganz bedeckt war. Das Thermometer T_2 war frei im Wasser aufgestellt. Das Resultat ist in nachfolgender Tabelle I verzeichnet, sie besteht aus sechs Spalten. Die erste giebt die laufende Zeit in Minuten; die zweite T_1 überschrieben, giebt die rohen Ablesungen an dem mit Muskelsubstanz umhüllten Thermometer, welches mit einer Temperatur von etwa 36^0 in das Wasser eingesenkt war, die dritte, T_2 überschrieben,

Tabelle I.

Zeit	T_1	T_2	korrigirt T_1	korrigirt T_2	Differenz
0	4,50	8,93	37,08	44,13	— 7,05
1	10,70	8,95	43,28	44,15	— 0,87
2	11,56	8,95	44,14	44,15	— 0,01
3	11,64	8,95	44,22	44,15	+ 0,07
4	11,62	8,95	44,20	44,15	+ 0,05
5	11,60	8,95	44,18	44,15	+ 0,03
6	11,60	8,95	44,18	44,15	+ 0,03
7	11,58 ¹⁾	8,95	44,16 (?)	44,15	+ 0,01 (?)
8	11,60	8,95	44,18	44,15	+ 0,03
9	11,60	8,95	44,18	44,15	+ 0,03
10	11,59	8,93	44,17	44,13	+ 0,02
11	11,59	8,95	44,17	44,15	+ 0,02
12	11,59	8,95	44,17	44,15	+ 0,02
13	11,58	8,93	44,16	44,13	+ 0,03
14	11,57	8,95	44,15	44,15	+ 0,00

giebt ebenso die rohen Ablesungen am freien Thermometer, die vierte und fünfte Spalte geben die absoluten Werthe der Temperaturen, wie sie sich aus den rohen Ablesungen der beiden Thermometer berechnen, durch Addition von 32,58 einerseits und von 35,2 andererseits. Endlich enthält die letzte Spalte die Differenz zwischen der Temperatur des Muskels und der Temperatur der Umgebung ($T_1 - T_2 - 2,62$); wenn dieselbe positiv ist, bedeutet es, dass der Muskel wärmer ist als die Umgebung.

Die beiden folgenden Tabellen (II und III, S. 63) geben Versuche, die mit dem M. biceps vom Oberschenkel des Kaninchens an-

1) Wahrscheinlich ein Ablesungsfehler.

gestellt wurden. Dieser Muskel ist sehr geeignet, um das Gefäss unseres Thermometers in gerade zweckmässiger Dicke damit zu bedecken. Die Ueberschriften der Spalten haben dieselbe Bedeutung, wie in vorstehender Tabelle. Es wurde hier während des Versuches mit einem Holzstäbchen, das vorläufig in dem Wasser schon erwärmt war, der Muskel vom Thermometer abgeschoben. Dieser Akt ist in den Tabellen gehöriges Ortes verzeichnet.

Die Muskelmassen waren am Ende des Versuches vollständig starr. Zum Starmachen des Kaninchenmuskels bedurfte es, wie aus den

Tabelle II.

Zeit	T ₁	T ₂	korrigirt T ₁	korrigirt T ₂	Differenz
1	12,60	15	44,18	50,20	— 5,02
0,5	16,40	15	48,98	50,20	— 1,22
1	17,45	15	50,03	50,20	— 0,17
1,5	17,73	15	50,31	50,20	+ 0,11
2	17,79	15	50,37	50,20	+ 0,17
2,5	17,83	15	50,41	50,20	+ 0,21
3	17,83	15	50,41	50,20	+ 0,21
3,5	17,80	15,01	50,38	50,21	+ 0,17
4	17,75	15	50,33	50,20	+ 0,13
4,5	17,71	15	50,29	50,20	+ 0,09
5	17,69	15	50,27	50,20	+ 0,07
5,5	17,67	15	50,25	50,20	+ 0,05
6	17,66	16	50,24	50,20	+ 0,04
6,5	17,65	15	50,23	50,20	+ 0,03
7	17,65	15	50,23	50,20	+ 0,03
7,5	17,62	15	50,20	50,20	+ 0,00
Muskel abgestreift.					
8	17,62	15	50,20	50,20	+ 0,00

Tabelle III.

Zeit	T ₁	T ₂	korrigirt T ₁	korrigirt T ₂	Differenz
0	14,30	15	43,88	50,20	— 6,32
1	15,85	15	48,43	50,20	— 1,77
2	17,21	15	49,79	50,20	— 0,41
3	17,67	14,99	50,25	50,19	+ 0,06
3,5	17,75	15	50,33	50,20	+ 0,13
4	17,82	15	50,40	50,20	+ 0,20
4,5	17,83	15	50,43	50,20	+ 0,23
Muskel abgestreift.					
—	17,62	15	50,20	50,20	0,00
6	17,62	15	50,20	50,20	0,00

Tabellen selbst erhellt, einer höheren Temperatur, als zum Starrmachen des Froschmuskels. Bei dem letzteren kam eine Erhöhung der Muskeltemperatur über die des umgebenden Wassers im Betrage von $0,07^{\circ}$ zu Stande. Bei den Kaninchenmuskeln betrug diese Temperaturerhöhung im einen Falle $0,21$, im andern sogar $0,23^{\circ}$. Besonders anschaulich wird die Temperaturerhöhung in den beiden letzten Versuchen, wo während des Versuches der Muskel abgeschoben wurde. In Versuch II geschah dies, als schon die Differenz zwischen den beiden rohen Ablesungen auf $2,62$ zurückgesunken war, hier hatte das Abschieben des Muskels, wie man sieht, keinen Einfluss auf den Stand des Thermometers, weil dieses eben schon genau die Temperatur des Wassers angenommen hatte. Im Versuch III wurde der Muskel abgeschoben, als das Thermometer gerade am höchsten stand, und es sank nun momentan so weit, dass wieder eine Differenz von gerade $2,62$ zwischen beiden Ablesungen übrig blieb. Hier hatte man den Beweis, dass der Muskel wirklich wärmer als das umgebende Wasser war, deutlich vor Augen.

Wir könnten noch verschiedene andere Versuche mit Kaninchenmuskeln hinzufügen, bei denen der Muskel eine merklich höhere Temperatur annahm, als das umgebende Wasser. Wir haben noch einige Male Differenzen von $0,1$ und mehr beobachtet. In anderen Fällen zeigte allerdings der Muskel in keinem Augenblicke des Versuches eine höhere Temperatur, als das umgebende Wasser, allein es ist den obigen Auseinandersetzungen zufolge gar nicht zu verwundern, wenn in einzelnen Fällen ein positiver Erfolg ausbleibt. Es ist uns namentlich nicht gelungen, an einem Stück Fleisch von einem frischgeschlachteten Kalbe die Erwärmung über die Temperatur der Umgebung hinaus zu zeigen. Wir wollen nicht weiter erörtern, welche Umstände etwa am Misslingen dieses Versuches schuld sind.

Das rein thatsächliche Resultat aus den bis jetzt mitgetheilten Versuchen können wir in den Satz zusammenfassen: Wenn wir einen lebenden Muskel bis zu der Temperatur erwärmen, bei welcher er starr wird, so entwickelt sich in demselben eine gewisse Wärmemenge, die möglicherweise hinreicht, die Temperatur der ganzen Muskelmasse um mehr als $0,2^{\circ}$ zu steigern. Wahrscheinlich ist diese Wärmemenge stets so gross, und es liegt nur an den äusseren Umständen des Versuches, wenn eine solche Erwärmung nicht immer zu Stande kommt.

Wir haben aus den bisherigen Versuchen noch nicht erfahren, mit welchem Stadium des Erstarrens die Wärmeentwicklung zusammen-

trifft, da wir bei der Anordnung unserer Versuche den Prozess des Erstarrens nicht genauer verfolgen konnten. Es konnte zuerst Wärme frei werden, und dann der Muskelinhalt gerinnen oder umgekehrt, oder es konnten beide Ereignisse gleichzeitig statt haben. Sicher erfahren haben wir nur, dass jedesmal, wenn der Muskel starr geworden ist, auch Wärme in demselben entwickelt ist.

Um nun zu ermitteln, ob die Wärmeentwicklung mit der Gerinnung des Muskelinhaltes genau gleichzeitig statt finde, haben wir eine andere Reihe von Versuchen angestellt. Der Gang derselben beruht auf folgender Ueberlegung: Die Gerinnung des Muskelinhaltes verräth sich in der Zusammenziehung; es kommt also nur darauf an, zu untersuchen, ob die Wärmeentwicklung mit der Zusammenziehung gleichzeitig geschieht. Man muss den Versuch folglich so einrichten, dass man während der Wärmezufuhr von aussen zugleich sehen kann, in welchem Augenblicke der Muskel sich zusammenzieht, und in welchem Augenblicke in demselben Wärme entsteht. Hierzu bietet sich sofort folgender Plan dar. An die beiden Flächen einer Thermosäule werden möglichst gleiche Muskelstücke angelegt, und zwar an die eine Fläche ein bereits starrer, an die andere ein noch lebender Muskel. Der letztere ist durch eine mässige Last gespannt und mit einem Zeiger verbunden, der durch seine Bewegung die Zusammenziehung des Muskels in vergrössertem Masstabe anzeigt. Die Thermosäule mit den beiden Muskeln befindet sich in einem Raume, dessen Temperatur allmählich gesteigert wird. Die Enden der Thermosäule sind in Verbindung mit dem Galvanometer, dessen Bewegungen mit dem Fernrohre verfolgt werden. Man rechnet nun darauf, dass sich die beiden Muskeln an den beiden Flächen der Säule gleichmässig erwärmen, und dass mithin der Magnet des Galvanometers in der Gleichgewichtslage verharret, bis im lebenden Muskel eine selbständige Wärmeentwicklung beginnt, vermöge deren seine Temperatur höher wird, als die des nur von aussen erwärmten schon starren Muskels auf der andern Seite. Dieser Vorgang muss sich zu erkennen geben durch einen Schwung des Magnets in dem Sinne, welcher eine Erwärmung der Säulenfläche anzeigt, an welcher der lebende Muskel liegt. Sowie die Wärmeentwicklung im lebenden Muskel aufhört, muss der Magnet des Galvanometers natürlich wieder zurückgehen. Indem unterdessen auch die Bewegungen des am Muskel befestigten Zeigers beobachtet werden, muss sich zeigen, ob dieselben mit den Bewegungen des Magnets zeitlich zusammenfallen oder nicht.

Wenn der ganze Vorgang in so idealer Einfachheit verlaufen

sollte, so müsste natürlich die Zuleitung der Wärme zu den beiden an der Säule anliegenden Muskeln gleichmässig stattfinden, und es müsste auch die Wärmeleitung in den beiden Muskelstücken selbst ganz gleich sein, was wohl nie der Fall ist, und selbst die Wärmezufuhr konnten wir nicht ganz genau gleichmässig halten, da wir die ganze Anordnung nicht in umgerührtes Wasser versenken konnten, denn wenn man eine Thermosäule in Wasser versenkt, so bilden sich Nebenschliessungen und vielleicht hydroelektrische Stromzweige durch die Multiplikatorleitung. Vielleicht zwar sind diese von untergeordnetem Einflusse, allein unsere Probeversuche in dieser Richtung ermuthigten uns nicht sehr, auf diesem Wege vorzugehen; wir blieben dabei, die Thermosäule mit den Muskeln in einen mit Luft und gesättigtem Wasserdampf gefüllten Raum aufzustellen, und so lieber auf den Vortheil vollkommen gleichmässiger Wärmezufuhr zu verzichten. Natürlich war alsdann nicht zu erwarten, dass der Magnet des Galvanometers während der Erwärmung ruhig in der Gleichgewichtslage verharrte. Im Gegentheil musste man auf mehr oder weniger bedeutende Störungen gefasst sein, bedingt durch ungleichmässige Erwärmung der beiden Säulenflächen. Man durfte indessen doch hoffen, dass noch so grosse Störungen das vorhin entworfene Bild der Erscheinung nicht zu gänzlichem Unkenntlichwerden verzerren, da ja nach den zuerst mitgetheilten Versuchen die Wärmeproduktion beim Erstarren nicht unbedeutend ist.

Die angewandte Thermosäule war eine von Illner in Breslau gefertigte, eine gleiche, wie sie Heidenhain zu seinen bekannten Versuchen über Wärmeentwicklung bei der Muskelzusammenziehung angewandt hat; das Galvanometer, ein Meierstein'sches. Um seine Empfindlichkeit gehörig herabzustimmen, wurde der grosse Magnet so am Stativ befestigt, dass er in gleichem Sinne mit dem Erdmagnetismus auf den Magnetring wirkte. Die Muskeln waren folgendermassen befestigt: Auf ein ziemlich geräumiges cylindrisches Glasgefäss passte mit einem Kartonring ein hölzerner viereckiger Deckel. Von der unteren Seite desselben ragten zwei starke, zweimal rechtwinkelig gebogene Eisendrahtbügel in das Glas hinab. Am queren Theile des Bügels waren die Enden der beiden Muskeln mit Fäden angebunden. An den anderen Enden der Muskeln waren ebenfalls Fäden befestigt, die durch Löcher im Deckel senkrecht über den unteren Anknüpfungspunkten durchgingen; der am vorläufig schon starr gemachten Muskel befestigte Faden (ein gewöhnlicher Zwirnfaden) war einfach oben mit einiger Spannung angeknüpft. Am lebenden Muskel war dagegen ein

langes dünnes Metalldrähtchen befestigt, welches mit dem anderen Ende am kurzen Arme eines Hebels angeknüpft war. Der Stützpunkt dieses Hebels war mit einem Kork in Verbindung, der auf einen im Deckel befestigten, ziemlich langen, starken, steifen Eisendraht gesteckt werden konnte; der lange Hebelarm, der belastet war, spielte vor einer ebenfalls an dem erwähnten Korke befestigten Millimeterskala. Der lebende Muskel war demnach mittelst des feinen Drähtchens durch die Belastung des langen Hebelarmes gespannt, und wenn er sich zusammenzog, so musste der lange Hebelarm vor der Skala steigen.

Aus der Beschreibung¹⁾ wird ersichtlich geworden sein, dass die beiden Muskeln parallel senkrecht in einiger Entfernung nebeneinander ausgespannt waren. Die Abmessungen der ganzen Vorrichtung waren so gewählt, dass zwischen den beiden Muskeln gerade die Thermosäule der Länge nach Platz hatte, und dass der lebende Muskel ihre eine, der starre Muskel ihre andere Fläche vollständig deckte. Durch umgebundenen Zwirnfaden war noch dafür gesorgt, dass die Muskeln nicht von den Säulenflächen abgleiten konnten. Die Enden der Säule liefen durch Vermittelung von Quecksilbernäpfchen in Drähte aus, die durch den Deckel zum Galvanometer geführt waren. Durch ein Loch in der Mitte des Deckels war noch ein Thermometer in das Glas eingesteckt. Am Boden des Glases befand sich eine Schicht Wasser, um den Raum im Innern stets mit Wasserdampf zu sättigen, und so Verdunstung von den Muskeln zu verhüten. In einigen Versuchen war noch der übrige Binnenraum des Glases und namentlich die Zwischenräume zwischen Thermosäule, Thermometer u. s. w. mit lockerer Baumwolle ausgefüllt, um regelmässige Luftströmungen zu vermeiden. Wir haben übrigens davon keinen wesentlichen Vortheil gesehen. Das Glas mit den gehörig zugerichteten Muskeln mit Thermosäule und Thermometer wurde in ein zweites, grösseres Glas eingesetzt; damit auch zwischen den Böden der beiden Gläser noch eine Luftschicht sei, lag im grösseren Glase ein gläserner Dreifuss, auf den das kleinere gestellt wurde. Das grosse Glas wurde nun in eine Brutmaschine gebracht, dessen Wasser durch untergesetzte Lampen auf 100° erhalten wurde. Indem so der ganze Apparat gleichsam mit einer Hülle von kochendem Wasser umgeben war, glaubten wir eine möglichst gleichmässige Erwärmung von allen Seiten zu erzielen. Aus dem Deckel

1) In der ursprünglichen Veröffentlichung war diese Beschreibung durch eine Zeichnung erläutert, die indessen bei der jetzt allgemein verbreiteten Bekanntheit mit derartigen Anordnungen entbehrlich sein dürfte.

der Brutmaschine ragte nun bloss hervor das Thermometer, die Drähte von der Thermosäule zum Galvanometer und der Stab, dessen oberes Ende den Hebel trug, der mit dem lebenden Muskel verbunden war. In einigen Versuchen kühlten wir das Gefäss mit den Muskeln vor Beginn des eigentlichen Versuches in Eis ab, in anderen Versuchen gingen wir aus von der gerade herrschenden Zimmertemperatur, die meist einige über 20° betrug.

Begreiflich konnten zu diesen Versuchen stets nur Froschmuskeln verwendet werden. Wir haben, nach einigen Proben mit anderen Muskeln dieses Thieres, später stets die gesammte Muskelmasse des Oberschenkels benutzt, zwischen welcher mit möglichster Schonung der grösste Theil des Knochens herausgeschnitten wurde. Das Becken einerseits und ein Stück Tibia andererseits blieb am Präparat erhalten, um die Fäden daran zu knüpfen. Man kann trotzdem die beiden Schenkel eines Frosches zum Versuch benutzen, indem es leicht gelingt, das Becken in der Symphyse so zu durchschneiden, dass die Muskeln beider Schenkel für unsere Versuche hinlänglich unverletzt bleiben.

Wir wollen nun sogleich einige unserer Versuchsreihen in graphischer Darstellung mittheilen und daran die weitere Diskussion der Resultate anknüpfen. Die Figuren 2, 3, 4, 5 auf Taf. I stellen vier Versuchsreihen dar und sind folgendermassen zu verstehen: Die Abscissen sind die Zeit und der Masstab derselben in Minuten ist an der Abscissenachse angeschrieben. Es bedeutet also in Fig. 2, 3 und 5 jeder Theilstrich 2,5, in Fig. 4 fünf Minuten. Die Ordinaten der mit 2 bezeichneten Kurve bedeuten die abgelesenen Skalentheile des Galvanometers. Der Masstab dafür ist durch die an der Ordinatenachse dicht angeschriebene Zahlenreihe gegeben. Jeder Theilstrich der Ordinate stellt also in allen 4 Figuren 50 Skalentheile vor. Die Gleichgewichtslage des Magnets ist durch einen kleinen (schwarzen) Querstrich an der Ordinatenachse angedeutet; wo dieselbe ausser den Bereich der Figur fällt, ist sie unten links angeschrieben.

Die mit 3 bezeichnete Kurve lässt den Gang des Zeigers, also mittelbar den Verkürzungsgrad des Muskels, während der Versuchszeit sehen, in Theilen der Skala, vor welcher sich der mit dem lebenden Muskel verknüpfte Zeiger bewegt. Der Masstab dazu ist durch die mittlere Zahlenreihe links angedeutet. Es entspricht also jeder Theilstrich der Ordinate in den Fig. 2, 3, 4, je 10 in der Fig. 5, je 25 Theilen der Zeigerskala.

Die mit 1 bezeichnete Kurve giebt den am Thermometer abgelesenen Gang der Temperatur in dem Luftraume, in welchem sich Muskeln und Thermosäule befinden. Es entspricht überall jeder Theilstrich der Ordinate fünf Graden der hunderttheiligen Skala, wie aus der am weitesten links stehenden Zahlenreihe zu ersehen.

Die Drähte waren in allen Versuchen so mit dem Galvanometer verknüpft, dass die Ablenkung zu den grossen Zahlen der Skala geht, wenn die mit dem lebenden Muskel belegte Seite der Säule wärmer ist.

Sehen wir uns zunächst Fig. 2, Taf. I genauer an. Bis zum Schluss der 24. Minute steht der Zeiger absolut still auf dem Theile 63 der Skala. Es hat sich während der ersten 24 Minuten nichts im Muskel ereignet, was sich durch eine Zusammenziehung verrathen hätte. Die Temperatur desselben ist inzwischen von etwas über 4° bis $47,8^{\circ}$ gestiegen. Der Magnet des Galvanometers hat nun während dieser 24 Minuten allerlei Bewegungen ausgeführt. Er stand zu Anfang 350, also 80 Theilstriche von der Gleichgewichtslage in dem Sinne entfernt, dass eine kleine Temperaturdifferenz zu Gunsten des ursprünglich starren Muskels angezeigt wird. Diese Differenz ist bis zur 5. Minute gewachsen, der starre Muskel muss sich also schneller erwärmt haben, als der lebende. Vom Ende der 5. bis zum Ende der 11. Minute hat die Temperaturdifferenz abgenommen (jedoch nicht bis zu Null), in dieser Zeit hielt also die Erwärmung des lebenden Muskels einen rascheren Gang ein. Von der 11. bis zur 14. Minute erwärmte sich wieder der starre Muskel rascher. Hierauf geht 3 Minuten lang die Kurve der Abscissenachse fast genau parallel. Das bedeutet, dass während dieser Zeit die Erwärmung beider Muskeln gleichen Schritt hält, so dass die kleine Differenz zu Gunsten des starren Muskels konstant bleibt. Hierauf bis Ende der 21. Minute erwärmt sich wieder der starre, und dann wieder der lebende Muskel ein wenig rascher; bleiben wir nun auch hier bei der 24. Minute vorläufig stehen. Es ist von vorn herein nicht daran zu denken, dass diese Schwankungen des Magnets auf ungleiche Erwärmung der Muskeln durch innere Prozesse zu beziehen wären. Sie können auch nicht beruhen auf einer etwaigen Verschiedenheit im Leitungsvermögen des lebenden und des starren Muskels. Es müssten ja sonst die entsprechenden Kurvenstücke in den verschiedenen Versuchsreihen eine gewisse Regelmässigkeit und Analogie zeigen. Auch die Annahme einer Aenderung der elektromagnetischen Kraft der Säule mit der Temperatur würde keine befriedigende Rechenschaft geben, selbst wenn uns die Physik hinreichende Daten lieferte. Wir müssen also nothgedrungen in diesen Bewegungen

des Magnets einfach die Wirkung „störender Einflüsse“ erkennen, die sich bei unserer Versuchsweise gar nicht vermeiden lassen. Die Wärmezufuhr ist doch nicht von allen Seiten her absolut gleich, und offenbar auch im Laufe der Zeit veränderlich, so dass bald der starre, bald der lebende Muskel mehr Wärme zugeführt erhält.

Wir sind leider nicht im Stande gewesen, die störenden Einflüsse zu beseitigen, oder sie wenigstens durch konstant Halten unschädlich zu machen. Ganz rein sieht man ihre Wirkung hervortreten in Kontrollversuchen mit zwei von vornherein starren Muskeln. Zwei solche Versuche sind in Fig. 6 und 7, Taf. I graphisch dargestellt. Wie in den anderen Figuren deutet die mit 2 bezeichnete Kurve den Gang des Magnets vom Galvanometer an; die mit 1 bezeichnete Kurve zeigt den Gang der Temperatur. Die mit 3 bezeichnete Kurve fehlt hier natürlich, da kein Muskel sich zusammenziehen konnte, wenn beide von vorn herein starr waren. Beide Versuche wurden unter ziemlich gleichen Bedingungen angestellt, und dennoch machte im einen der Magnet Bewegungen im Betrag von 374 Skalatheilen, im anderen nur von 52. In diesem zweiten Kontrollversuche hielt sich also die Temperaturdifferenz der beiden der Säule angelegten Muskeln fast vollkommen konstant, oder es ging die Wärmezufuhr zu beiden ganz gleiches Schrittes; im ersten dagegen variierte die Wärmezufuhr bedeutend, so dass die Temperaturdifferenz zu verschiedenen Zeiten sehr verschieden war.

Obgleich es uns, wie gesagt, nicht gelungen ist, über die störenden Einflüsse Herr zu werden, so glauben wir doch durch unsere Versuche die schwebende Frage zur endgültigen Entscheidung gebracht zu haben, und zwar in dem Sinne, dass die Wärmeentwicklung beim Starrwerden des Muskels in dieselbe Zeit fällt, wie die Zusammenziehung. In der That, nehmen wir unsere Figuren 2, 3, 4, 5 auf Taf. I wieder vor, und fassen die Kurvenstücke in's Auge, welche der Zusammenziehung des ursprünglich lebenden Muskels entsprechen. Zunächst in Fig. 2 beginnt laut Angabe des Zeigers nach Ablauf der 24. Minute die Zusammenziehung. Sofort macht auch der Magnet einen raschen Schwung zu den grossen Zahlen, der bis zur Mitte der 30. Minute dauert, genau so lange als der Zeiger im Steigen — der Muskel in Zusammenziehung — begriffen ist. Während dieser ganzen Zeit war also die Erwärmung des lebenden, jetzt starr werden den Muskels rascher, so dass er ungefähr am Ende der 28. Minute schon die Temperatur des früher wärmer gewesenen, ursprünglich starren Muskels erreicht — in dieser Zeit nämlich passirt der Magnet die

Gleichgewichtslage. Diese Bewegung des Magnets ist nun offenbar auf eine Wärmeproduktion im Innern des starr werdenden Muskels zu beziehen. Einmal nämlich haben wir ja überall nach den zuerst mitgetheilten Versuchen eine Wärmeproduktion zu erwarten, dann aber trifft diese aufsteigende Bewegung des Magnets ganz regelmässig mit der aufsteigenden Bewegung des Zeigers zusammen, während die den störenden Einflüssen zugeschriebenen Bewegungen im ersten Theile der Kurven keinerlei Regelmässigkeit zeigen, wie ein vergleichender Ueberblick über unsere 4 Figuren lehrt.

Ganz besonders regelmässig ist die Erscheinung, dass der Magnet seinen Rückschwung beginnt in dem Augenblicke, wo der Zeiger stille steht. Nur in Fig. 4, Taf. I scheint der Magnet schon eine Minute früher (Min. 31) den Rückschwung zu beginnen, als der Zeiger stille steht (Min. 32). Dies rührt aber wohl daher, dass am Ende jeder Minute notirt wurde. Es kann sehr wohl Stillstand des Zeigers und Umkehr des Magnets in demselben Augenblicke der 32. Minute stattgefunden haben. In der Regel konnte der Beobachter am Fernrohr, wenn er den Stand des Magnets im Auge behielt, angeben „jetzt steht der Zeiger still“, was vom Beobachter an diesem meist auf die Sekunde bestätigt wurde. Diese Erscheinung des Rückschwunges gleichzeitig mit dem Stillstehen des Zeigers haben wir in den 35 Versuchsreihen, die wir angestellt haben, nur 2 oder 3 Mal vermisst, und das nur in solchen Fällen, wo wir mit kleinen Muskeln, z. B. mit dem Sartorius arbeiteten. Natürlich sind bei solchen die Störungen durch ungleiche Zufuhr der äusseren Wärme im Verhältnisse zur inneren Wärmeproduktion noch ungleich mächtiger als bei grösseren Muskelmassen. Ueberhaupt kann es nicht überraschen, dass in einer grösseren Anzahl von Versuchen auch solche vorkommen, wo das Wesentliche der ganzen Erscheinungsreihe durch die Störungen vollständig verdeckt wird. Sehen wir doch aus dem Kontrollversuch Fig. 6, Taf. I, dass unter Umständen die Störungen möglicherweise bedeutend genug sein können. Wenn es also der Zufall mit sich brächte, dass in dem Augenblicke, wo die Wärmeproduktion im lebenden Muskel beginnt, die äussere Wärmezufuhr zum starren Muskel in's Steigen käme, und dass dann gerade in dem Augenblicke, wo die Wärmeproduktion im eben erstarrten Muskel aufhört, die Wärmezufuhr von aussen zu ihm stärker würde, dann würde der Parallelismus der Zeigerkurve und der Magnetkurve nicht gefunden werden. Man sieht leicht, dass dies Zusammentreffen von Umständen nicht oft zu erwarten ist. Gleichwohl müssen wir die Möglichkeit der vollständigen

Verdeckung der wesentlichen Erscheinung durch die störenden Einflüsse ausdrücklich hervorheben, damit der, welcher etwa unsere Versuche wiederholen wollte, sich nicht mit einem einzigen oder einigen wenigen begnüge, wo vielleicht gerade ein unglücklicher Zufall scheinbar ein negatives Resultat herbeiführen könnte.

Ueber die Zeigerkurve in Fig. 4 und 5, Taf. I haben wir noch eine Bemerkung zu machen. Sie zeigt auch im Anfange vor Beginn der Starre einige Erhebungen und in Fig. 4 sogar eine Senkung. Es scheint also, als ob hier schon bei ganz niedriger Temperatur, Fig. 4 bei 21° , Fig. 5 bei 26° , eine Zusammenziehung des Muskels stattgefunden hätte. Dies ist jedoch bloss ein Fehler, dadurch veranlasst, dass der Muskel mit dem Hebel nicht mittelst eines feinen Metalldrähtchens, sondern mittelst eines Zwirnfadens verbunden war. Dieser zieht sich zusammen, wenn er durch die aufsteigenden Wasserdämpfe feucht wird. Wenn die Durchfeuchtung vollständig ist, kann zwar die Zusammenziehung des Fadens einen ziemlich hohen Betrag erreichen, aber es kann dadurch nie die Zusammenziehung des Muskels beim Erstarren verdeckt werden. In den Versuchen Fig. 2 und 3 war übrigens, wie in allen unseren späteren, dieser Fehler durch Anwendung des Metalldrahtes vollständig vermieden. Die kleine Erhebung des Zeigers in der vierten Minute Fig. 3 muss nur durch eine zufällige Erschütterung des ganzen Apparates herbeigeführt worden sein.

Kommen wir nach dieser nothwendigen Besprechung der Nebenumstände noch einmal zurück auf die Hapterscheinung, welche darin besteht, dass mit grosser Regelmässigkeit der Magnet in demselben Augenblicke seinen Rückschwung beginnt, in welchem der Zeiger still steht. Es liegt darin, wie gesagt, der Beweis, dass die Wärmeentwicklung im erstarrenden Muskel aufhört in demselben Momente, in welchem seine Zusammenziehung vollendet ist. In der That muss sich gerade das Aufhören der Wärmeentwicklung durch einen scharfen Knick der Kurve zu erkennen geben, welche den Gang des Magnets darstellt. Während der Wärmeentwicklung nämlich wird der bis dahin lebende Muskel eine höhere Temperatur annehmen als die, welche ihm in dieser Zeit vermöge der äusseren Wärmezufuhrbedingungen zukommt. Sowie die innere Wärmeentwicklung aufhört, treten die äusseren Bedingungen in ihr Recht, und, mögen dieselben beschaffen sein wie sie wollen, immer muss das Aufhören der Wärmeentwicklung eine plötzliche Minderung der Erwärmung oder sogar eine effektive Abkühlung des betreffenden Muskels zur Folge haben, was durch einen Knick in der Kurve angezeigt wird,

Dass die Wärmeentwicklung in demselben Momente aufhört, wie die Zusammenziehung des Muskels, war aus den zuerst mitgetheilten Versuchen keineswegs schon mit Sicherheit zu schliessen. Es wäre ja recht wohl denkbar gewesen, dass die durch das Gefüge des Muskelgewebes überall erreichbare Zusammenziehung eingetreten wäre, lange bevor die wärmebildenden Prozesse vollständig abgelaufen sind, mit anderen Worten, lange ehe der ganze Vorrath des zersetzbaren Körpers vollständig erschöpft ist. Verhielte sich die Sache so, dann hätte die Rückkehr des Magnets in unseren Versuchen in einem späteren Zeitpunkte erst erfolgen müssen, als in welchem der Zeiger seinen höchsten Stand erreicht.

Ob vielleicht später bei höheren Temperaturen noch einmal von Neuem Wärmeentwicklung stattfindet, haben wir nicht untersuchen können, da die Illner'sche Thermosäule nach der eigenen Angabe des Verfertigers keine höheren Temperaturen als etwa 55° erträgt.

Das ganze Resultat unserer Untersuchung können wir in folgenden zwei Sätzen aussprechen.

1. Wenn man einen Muskel zur Erstarrungstemperatur erwärmt, so wird in ihm Wärme frei.
2. Diese Wärmeentwicklung fällt genau in dieselbe Zeit, während welcher sich der erstarrende Muskel zusammenzieht.

Nachschrift.

Während des Druckes der vorherstehenden Zeilen sind wir durch Ludwig darauf aufmerksam gemacht worden, dass schon Anton de Haen (Siehe dessen *ratio medendi editio altera* P. II. Kap. X. Wien 1760) die postmortale Temperatursteigerung beobachtet hat. Ein Auszug der betreffenden Stelle findet sich in der Gratulationsschrift H. Lebert's zum 500 jährigen Jubiläum der Wiener Universität „Ueber das Aneurysma der Bauchorta und ihrer Zweige.“ Berlin 1865, S. XXI. Wir müssen demgemäss die S. 56 ausgesprochene Behauptung zurücknehmen, dass unseres Wissens Hübner zuerst eine Angabe über postmortale Temperatursteigerung gemacht habe.

Wir können ferner unserer Mittheilung noch hinzufügen, dass wir nachträglich noch einige Vorversuche über Wärmeentwicklung beim

Todtenstarrwerden des Muskels angestellt haben. Es wurden ausgeschnittene Kaninchenmuskeln rasch auf die Temperatur der Umgebung (in einem Kellerraum von sehr konstanter Temperatur) abgekühlt. Dann wurde ein Thermometer in die Muskelmasse versenkt und von Zeit zu Zeit mit einem daneben in der Luft befindlichen Thermometer verglichen. In einem Falle wurde ein Steigen der Muskeltemperatur über die der Umgebung deutlich beobachtet. Wir beschränken uns auf diese bloße Andeutung, da die Versuchsreihe durch unsere Trennung unterbrochen wurde.

V.

Ueber die Wirkung des Veratrins auf die Muskelfaser.

Von

A. Fick und R. Böhm *).

(Hierzu Taf. I, Fig. 8—12).

Die Vergiftung eines Frosches mit Veratrin versetzt seine Muskeln in einen sehr merkwürdigen Zustand, der zuerst von Kölliker¹⁾ beobachtet und später von Bezold²⁾ genauer untersucht worden ist. Dieser Zustand zeigt sich darin, dass der Muskel durch jeden momentanen Reiz, der ihn selbst oder seinen Nerven trifft zu einer lang andauernden Zusammenziehung gebracht wird, die nur sehr allmählich der Wieder- ausdehnung Platz macht.

Offenbar bietet diese Erscheinung vom Standpunkte der Physiologie der Muskel- und Nervensubstanz ein ausserordentliches Interesse, das auch schon v. Bezold vollständig gewürdigt hat. Gleichwohl schienen uns seine schönen Untersuchungen die Hauptfragen, welche sich an die Erscheinung knüpfen, noch keineswegs endgültig zu beantworten. Wir haben uns daher entschlossen, den Gegenstand von Neuem zu untersuchen. Vor allem ist offenbar die Vorfrage zu erledigen, wo der eigenthümliche Zustand, welcher die Andauer der

*) Aus Verhandlungen der physikalisch-medizinischen Gesellschaft zu Würzburg. N. F. Bd. 3. 1872 und Arbeiten aus dem physiologischen Laboratorium zu Würzburg. Heft II. Würzburg bei Stahel 1873.

1) Virchow's Arch. Bd. X. S. 259. 1856.

2) Bezold, Untersuchungen aus dem Würzburger Laboratorium. 1867.

Kontraktion bedingt, seinen Sitz habe, ob in den Nervenfasern oder im Muskel selbst? Zweitens wirft sich dann die Frage auf, worin das Wesen des Zustandes besteht, sei es nun ein Zustand der Nerven- oder der Muskelfasern.

Diese beiden Fragen hat auch schon v. Bezold erörtert. Auf die erste derselben glaubt er die Antwort geben zu müssen, dass zwar vorzugsweise die Muskelfaser der Angriffspunkt der Veratrinwirkung sei, dass aber doch auch der Nervenstamm durch das Gift in dem Sinne verändert werde, dass in ihm der Erregungsprozess den Reizanstoss merklich überdauere. In dieser Beziehung müssen wir nun auf Grund unserer Versuche v. Bezold geradezu widersprechen. Da unsere einschlägigen Versuche zum Theil nur in Wiederholung der v. Bezold'schen bestanden, so wird es am zweckmässigsten sein, in eine kritische Erörterung seiner Argumente den ersten Theil unserer thatsächlichen Mittheilungen zu verflechten.

S. 128 der citirten Abhandlung sagt v. Bezold, dass bei direkter Reizung des Muskels mit einem Induktionsschlage der zeitliche Verlauf der Zusammenziehung sich „meistens“ anders gestalte als nach Reizung des Nervenstammes. In der eigentlichen Erörterung der Frage nach „dem Sitze der krankhaften Nachwirkung (S. 140 u. ff.) macht zwar v. Bezold selbst von diesem Argumente keinen Gebrauch, aber man könnte es doch zu Gunsten seiner Ansicht anführen. Geht man nämlich von der freilich nicht absolut sicheren Voraussetzung aus, dass eine normale Erregungswelle vom Nerven her gleichwerthig ist mit einem das Muskelgewebe direkt treffenden Reizanstoss, so wäre aus einem Unterschiede der Zuckungen durch direkten Muskelreiz und durch Nervenreiz zu schliessen, dass schon im Nerven der Reiz etwas anderes als eine einfache Erregungswelle zu Stande gebracht hätte.

Wir haben uns nicht überzeugen können, dass die Form der Zuckungskurve im Geringsten abhängig sei von dem Orte der Reizung. Die 3. schon von v. Bezold als charakteristisch unterschiedenen Zuckungsformen haben wir sowohl bei direkter Reizung des Muskels als bei Reizung der Nerven gleich oft beobachtet. Diese drei Formen sind beiläufig gesagt, folgende:

1. Der Muskel zieht sich rasch ad maximum zusammen und dehnt sich dann sofort rasch ein klein wenig und weiterhin langsam wieder aus, das diesem Verlaufe entsprechende Myogramm ist annähernd ein rechtwinkeliges Dreieck, dessen Hypotenuse die Dehnungslinie, dessen eine Kathete die Zusammenziehungslinie ist. 2. Rasche Zusammen-

ziehung ad maximum, unmittelbar darauf rasche Wiederausdehnung um ein namhaftes Stück, hierauf langsame nochmalige Zusammenziehung und langsame Dehnung. Das Myogramm gleicht einer dikroten Pulskurve. Die zweite langsame Zusammenziehung kann die erste rasche an Grösse übertreffen, ihr gleich kommen oder hinter derselben zurückbleiben. 3. Anfänglich rasche, dann langsamer werdende Zusammenziehung, hierauf mehr oder weniger langdauerndes zusammen gezogen bleiben, dann langsame Wiederausdehnung. Zwischen diesen drei Formen kommen alle Uebergänge vor. Es hängt lediglich vom Zustande des Muskels ab, ob die eine oder die andere Form der Zusammenziehung erscheint und ein Muskel, der eine dieser Formen bei direkter Reizung zeigt, der zeigt stets dieselbe Form auch bei Reizung seiner Nerven.

Es ist hier der Ort, von Versuchen zu sprechen, in welchen wir die Wirkung des Veratrins mit der des Curare verbunden haben. Schon Kölliker hat diese beiden Gifte kombinirt, doch hat er dabei nicht auf die Erscheinungen geachtet, auf welche es uns gerade ankam. Das Resultat unserer Versuche ist folgendes. An den Muskeln eines zuvor mit Curare vergifteten Frosches bringt Veratrin genau dieselbe Wirkung hervor, wie an den Muskeln eines normalen Thieres. Namentlich zeigen die Muskeln des doppelt vergifteten Thieres auch die 3 soeben beschriebenen Zuckungsformen mit allen Uebergängen dazwischen je nach dem Grade und dem Stadium der Veratrinwirkung. Diese Thatsache hat ein doppeltes Interesse. Einmal dürfte sie ein gewichtiges Argument sein dafür, dass der Veratrinzustand lediglich im Muskel und nicht im Nervenstamme seinen Sitz hat. Dann aber ist es an sich schon von Interesse, zu erfahren, dass diese beiden Gifte ungestört neben einander ihre volle Wirkung entfalten, das eine auf die motorischen Nervenenden, das andere auf die Muskelsubstanz.

Wir gehen jetzt zu einem Versuche über, welchen v. Bezold für ein gewichtiges Zeugniß für seine Ansicht hält. Er gründet sich auf eine höchst merkwürdige Eigenthümlichkeit des Veratrinzustandes, die v. Bezold entdeckt hat. Wenn man nämlich den Veratrinmuskel wiederholte Zusammenziehungen ausführen lässt, so kommt er für einige Zeit in den normalen Zustand, so dass den folgenden Momentanreizungen gewöhnliche kurz dauernde Zuckungen folgen. Lässt man dann aber den Muskel ruhen, so entwickelt sich der Veratrinzustand wieder. v. Bezold behauptet nun Folgendes beobachtet zu haben. Wenn man von einer gewissen Nervenstrecke aus mehrere Zuckungen erregt hat, so dass keine Nachdauer der Zusammenziehung mehr be-

merkbar ist, dann enthält man sofort wieder dauernde Zusammenziehungen, wenn man statt der Nervenstrecke a eine tiefer unten gelegene Nervenstrecke b dem Reize aussetzt. Hieraus schliesst v. Bezold, dass der Nerv selbst mit dem Veratrinzustande behaftet ist, indem eine besondere Strecke desselben, wie z. B. die soeben mit a bezeichnete für sich von dem Zustande zeitweise befreit werden könnte.

Wir haben die thatsächlichen Angaben v. Bezold's in dieser Richtung durchaus nicht bestätigen können. Wir müssen vermuthen, dass er sich hat täuschen lassen durch die Rückkehr des Veratrinzustandes beim Ausruhen des Präparates, dass er die Strecke a rasch hintereinander gereizt hat und dann die Strecke b nach einer längeren Pause. Hätte er nach einer solchen die Strecke a selbst wieder gereizt, so wäre auch von dieser aus wieder eine dauernde Zusammenziehung erzielt worden.

Damit der Leser auf Grund eigener Anschauung urtheilen könne, wollen wir einen Versuch in graphischer Darstellung mittheilen, welcher folgendermassen angestellt ist. Der Nerv des Veratrinpräparates war über zwei Elektrodenpaare gelegt und ausserdem waren an den Muskel selbst Drahtenden als Elektroden befestigt. Durch eine besondere Vorrichtung war es möglich gemacht, durch einen einzigen Handgriff entweder die Elektroden der oberen oder die der unteren Nervenstrecke oder die am Muskel liegenden mit der sekundären Spirale eines Induktionsapparates zu verbinden. Der primäre Strom dieses Apparates wurde durch ein Metronom jede Sekunde einmal geschlossen und wieder unterbrochen, zugleich war mit Hilfe des bekannten Pflüger'schen Kunstgriffes dafür gesorgt, dass nur die Schliessungsschläge das Präparat erreichen konnten. Es wurde nun zuerst eine Reihe von Schlägen durch die obere Nervenstrecke geleitet, so lange bis keine Nachwirkung erfolgte. Dann wurde plötzlich so umgeschaltet, dass die folgenden Schläge ohne grössere Pause die untere Nervenstrecke oder den Muskel trafen. Der Muskel ist an ein Marey'sches Myographion befestigt, dessen Zeichenspitze an eine mit geringer Geschwindigkeit rotirende Trommel zeichnet.

Fig. 8 Taf. I. Stellt eine solche Versuchsreihe dar. Die Kurve ist von links nach rechts zu lesen, wie alle dieser Abhandlung beigegebenen graphischen Darstellungen. Bei o trifft der erste Schlag die obere Nervenstrecke, welchem, wie man sieht, eine sehr beträchtliche Nachwirkung folgt. Es werden noch weitere 5 Schläge der oberen Strecke zugeführt und man sieht, dass die letzten nur noch gewöhnliche

Zuckungen zur Folge haben. In dem Augenblicke, welcher dem Punkte *u* entspricht, wird die Leitung gewechselt, so dass die 6 folgenden Schläge die untere Nervenstrecke treffen. Endlich von *M* an treffen die Schläge den Muskel selbst. Man sieht sofort, dass die Zuckungen dabei ganz denselben Charakter beibehalten. Weder der Reizung der unteren Nervenstrecke folgt eine dauernde Zusammenziehung, wenn Reizung der oberen Strecke unter denselben Umständen keine mehr hervorbringt, noch auch der direkten Muskelreizung.

In Fig. 9 sind noch zwei Zuckungen dargestellt, welche dasselbe Präparat später nach längerer Ruhe gemacht hat. *M* ist eine Zuckung auf direkten Muskelreiz, welcher eine deutliche Nachwirkung folgt. Jetzt giebt aber, nachdem abermals eine Ruhepause eingeschaltet war, auch Reizung der oberen Nervenstrecke wieder ebenso deutliche Nachwirkung, wie die bei *o* Fig. 9 gezeichnete Zuckung sehen lässt.

Bei Gelegenheit dieser Versuche haben wir oft eine bemerkenswerthe Beobachtung gemacht, deren wir hier gedenken wollen, obwohl sie nicht zu dem Beweise beiträgt, den wir hier zu führen begonnen haben. Schon Fig. 8 giebt ein unvollkommenes Beispiel der fraglichen Erscheinung. Viel deutlicher aber zeigt sie sich in einer Reihe von Zuckungen, welche in Fig. 10 graphisch dargestellt ist. Hier traf alle halbe Sekunde den Nerven ein Schlag und es gingen alle Schläge, durch dieselbe Nervenstrecke, was übrigens nach Fig. 8 unwesentlich ist. Man sieht, dass alle Zuckungen sich zu sehr annähernd gleicher Höhe erheben, welche nur von Fall zu Fall eine kaum merkliche Abnahme erleidet, die offenbar durch die Ermüdung des Muskels bedingt ist. Die Fusspunkte der Zuckungen liegen sämmtlich in einer Kurve, welche, wie es scheint, genau der allmählichen Wiederausdehnung des Muskels nach der ersten Zuckung entspricht. Mit anderen Worten, wenn keine weiteren Reize den Muskel getroffen hätten, so hätte der Muskel die Kurve gezeichnet, über welcher sich wie über ihrer Abscissenlinie die ferneren Zuckungen erheben.

Es ist interessant, dass sich der Muskel genau so verhält, wenn er durch Ammoniakwirkung kontrahirt ist.

Als gewichtigen Beweisgrund für seine Ansicht führt v. Bezold die von ihm beobachtete Thatsache an, dass der Nervenstrom bei Veratrinfröschen eine merkliche negative Schwankung zeigt, wenn ein einzelner Induktionsschlag den Nerven trifft. Er glaubt hiermit bewiesen zu haben, dass im Nervenstamme selbst schon eine Art von Tetanus auf Momentanreiz folgte. Wir können aber diesem Argument keine Bedeutung beilegen. Wenn wir annehmen wollen, dass v. Bezold nicht

etwa durch Elektrotonus getäuscht ist, so sind doch die von ihm angegebenen Zahlen so überaus klein (1 bis höchstens 2 Skalentheile an der Spiegelboussole), dass ihr Werth schon an sich nicht hoch angeschlagen werden kann. Das Argument verliert aber jede Beweiskraft durch die ausdrückliche Angabe v. Bezold's, dass in allen Fällen, wo er überhaupt jene Spur negativer Schwankung bei Momentanreizen sah, eine solche stets nur bei der ersten Reizung des Präparates auftrat, während wir doch bereits gezeigt haben, dass von ein und derselben Nervenstrecke aus sehr oft der spezifische Veratrintetanus des Muskels durch Momentanreiz bewirkt werden kann.

Wir selbst haben bei Gelegenheit sogleich zu beschreibender Versuche oft den Nervenstrom vom Nerven eines Veratrinthieres beobachtet und haben wohl auch hie und da Spuren einer negativen Schwankung auf Momentanreize folgen sehen, doch nicht in höherem Maasse, wie es an Nerven gesunder Thiere vorkommt.

Bei Thieren, welche sehr vollständig¹⁾ veratrinisirt waren, haben wir eine Erscheinung beobachtet, welche eine Wirkung des Giftes auf den Nervenstamm zu beweisen scheint; freilich eine andere als die, von welcher wir bisher gehandelt haben. Die Erscheinung besteht darin, dass nach einigen Reizungen des Nerven von ihm aus keine Zusammenziehung des Muskels mehr bewirkt werden kann, dass aber noch ein oder mehrere Zusammenziehungen durch direkte Reizung des Muskels hervorgerufen werden können. Es scheint hiernach, als ob die Reizbarkeit des Nervenstammes durch das Gift vernichtet würde und zwar zu einer Zeit, wo die Reizbarkeit des Muskels noch besteht. Denselben Satz folgert auch v. Bezold aus seinen Versuchen ähnlicher Art (s. S. 91 seiner Abhandlung). Die Folgerung ist aber, soweit sie den eigentlichen Nervenstamm selbst betrifft, nicht richtig. Wenigstens wenn man berechtigt ist, in der negativen Schwankung des Nervenstromes den Ausdruck der Erregung zu sehen, so können wir beweisen, dass der Nervenstamm eines Präparates, welches die soeben beschriebene Erscheinung zeigt, seine normale Erregbarkeit besitzt. Wir haben nämlich an den Nerven vergifteter Frösche wiederholt die negative Stromschwankung in ganz normalem Betrage beobachtet, zu Zeiten, wo die stärksten Reize keine Zuckung des Muskels mehr zu Stande brachten. Wenn also ein vergiftetes Präparat noch direkte

¹⁾ Es wurde bei diesen Versuchen dem Frosche eine grössere Menge Veratrin (5—10 mg) in die Vena abdominalis eingespritzt und das Nervmuskelpreparat erst dann hergestellt, wenn der Frosch vollständig gelähmt war und auch alle Reflexe, selbst der Corneareflex erloschen waren.

Reizbarkeit des Muskels zeigt, aber auf Reizung des Nerven nicht mehr mit Zuckung antwortet, so müssen wir nothwendig schliessen, dass das Veratrin die Endapparate der motorischen Nerven, nicht aber ihre Fasern getödtet hat, wie das Kurare.

Wir glauben hiernach zu der Behauptung berechtigt zu sein, dass das Veratrin auf den Nervenstamm in keiner Weise wirkt. Dies ist auch von vornherein weitaus das wahrscheinlichste, denn die Fasern der Nervenstämme sind Gebilde von so überaus tragem Stoffwechsel, dass sie gewiss nicht leicht Angriffspunkte für spezifische Giftwirkungen bieten und in der That sind alle gegentheiligen Behauptungen, welche dem einen oder anderen Gifte Einwirkungen auf die Nervenstämme beimessen, kaum sicher begründet.

Nachdem somit erwiesen ist, dass bei der Veratrinvergiftung die Nachdauer der Zusammenziehung über den Reiz hinaus lediglich in einem Zustande des Muskels selbst begründet ist, können wir an die Frage herantreten, worin das Wesen dieses Zustandes bestehe. v. Bezold hat es gleichsam als selbstverständlich angesehen, dass die Nachdauer der Zusammenziehung als eine Nachdauer des Erregungsprozesses über den Reiz hinaus aufzufassen sei. Dies ist nun aber keineswegs selbstverständlich. Der verkürzte Zustand des Muskels und der Erregungsprozess sind keineswegs zusammenfallende Begriffe. Man wird uns diesen Satz sofort zugeben, wenn wir an die Erscheinung der Wärmestarre erinnern. Da verlaufen offenbar während der Zusammenziehung im Muskel jene Prozesse, deren Inbegriff wir kurz mit dem Namen der Erregung bezeichnen — jene Prozesse, bei denen Wärme erzeugt wird, bei denen Kohlensäure und andere Säuren gebildet werden, bei denen sich elektromotorische Moleküle umlagern. In dem Augenblicke, wo die Zusammenziehung ihren höchsten Grad erreicht hat, hören diese Prozesse, hört die „Erregung“ auf, der zusammengezogene Zustand aber dauert in infinitum fort, wir haben einen zusammengezogenen aber nicht erregten Muskel vor uns.

Bei einer Zuckung müssen wir uns also den Hergang folgendermassen vorstellen. Auf einen momentanen Reizanstoss folgt in der Muskelsubstanz ein Prozess, dessen Resultat ein neuer Zustand desselben ist, in welchem bei gleicher Spannung die Fasern kürzer und dicker sind. Es ist nichts weniger als selbstverständlich, dass dieser Zustand sofort von selbst wieder aufhört. Er könnte ganz gut wie bei der Wärmereizung beharren. Die sofortige Wiederausdehnung des Muskels bedarf einer Erklärung, denn sie ist eine der ersten Veränderung folgende zweite Veränderung des Muskels. Diese Erklärung kann

nur bestehen in der Annahme, dass in der Muskelfaser Veranstaltungen vorhanden sind, vermöge deren auf den erstgedachten Prozess ein zweiter neuer Prozess allemal folgt, welcher den zusammengezogenen Zustand wieder ändert. Beide Prozesse, der Erregungsprozess und der Restitutionsprozess — so können wir ihn nennen — werden chemische Prozesse sein. Als solche müssen wir sie jedenfalls bezeichnen, auch wenn wir der Hypothese du Boys-Reymond's folgend, uns vorstellen wollen, dass die Zusammenziehung auf einer Drehung elektromotorischer Theilchen und die Restitution auf einer Rückdrehung derselben in ihre alten Lagen beruht. Man kann es kaum als Hypothese bezeichnen, wenn wir die Sache so ausdrücken: der Reizanstoss giebt Anlass zu einer Art von Gährung in der Muskelsubstanz, das nächste Produkt derselben ist ein Stoff, dessen Anwesenheit den verkürzten Zustand der Faser bedingt — sei es nun, dass wir in ihm mit Hermann eine Gerinnung des Inhaltes der Sarkolemmschläuche oder im Sinne der Hypothese du Bois-Reymond's eine neue Anordnung der elektromotorischen Moleküle sehen. Blicke der hypothetische Stoff in der Muskelfaser, so würde dieselbe auch zusammengezogen bleiben. Wir müssen aber annehmen, dass dieser zunächst gebildete Stoff so geartet ist, dass er unter den in der normalen Muskelsubstanz gegebenen Bedingungen nicht dauernd bestehen kann, sondern mit irgend welchen anderen anwesenden Verbindungen sofort weitere Umsetzungen erleidet; sie würden das Wesen des vorhin als Restitutionsprozess bezeichneten Vorganges ausmachen, denn sie würden die Bedingung des zusammengezogenen Zustandes wieder wegräumen.

Auf dem Standpunkte dieser Darstellung kann man sich vom Wesen des Veratrinzustandes offenbar zwei ganz verschiedenartige Vorstellungen machen. Man könnte sich erstens nämlich denken, dass die Anwesenheit des Veratrins im Muskel den ersten Akt des chemischen Prozesses begünstigt, so dass auf einen momentanen Reizanstoss die verkürzende Substanz in reichlicherem Maasse und während längerer Zeit gebildet würde. Diese Anschauungsweise würde mit der nahezu übereinstimmen, welche v. Bezold als selbstverständlich ohne Diskussion seinen theoretischen Betrachtungen zu Grunde legt. Man könnte sich aber ebensogut auch zweitens denken, dass durch die Anwesenheit des Veratrins die Restitutionsprozesse erschwert und verzögert werden. Dadurch würde ebenfalls die Kontraktion zu einer dauernden gemacht, ohne dass die verkürzende Substanz in reichlicherem Maasse gebildet zu sein brauchte, als sonst nach einem Momentanreiz. Es würde eben nur ihre Beseitigung durch weitere Verbrennung gehemmt.

Man wird zugeben, dass die zweite Anschauungsweise vom Wesen des Veratrinzustandes etwas sehr ansprechendes hat und dass, wenn sie sich als die richtige bewähren sollte, eine weitere Untersuchung des Veratrinmuskels sehr viel versprechend sein würde. Es ist deshalb gewiss der Mühe werth, eine Entscheidung zu suchen zwischen ihr und der ersteren. Der Weg zu dieser Entscheidung ist leicht zu sehen. Wir werden unbedenklich annehmen dürfen, dass sowohl der Restitutionsprozess wie der Erregungsprozess Vorgänge sind, bei denen die chemischen Kräfte im Ganzen Arbeit leisten, bei denen also, soweit nicht andere Kräfte überwunden werden, Wärme erzeugt wird. Um bei dieser Behauptung nicht auf Widerspruch zu stossen, wollen wir lieber noch einmal ausdrücklich sagen, dass wir hier unter Restitutionsprozess im Muskel nicht etwa verstehen wollen den Vorgang, durch welchen unter Mitwirkung neu zugeführter Ernährungsstoffe der Vorrath von krafterzeugendem Brennmaterial im Muskel erzeugt wird. Wir verstehen hier unter Restitutionsprozess vielmehr den Vorgang, welcher im Allgemeinen auf jede Zusammenziehung folgt und den zusammenziehenden Stoff beseitigt, so dass eben die Wiederausdehnung des Muskels statt hat. Es darf gewiss angenommen werden, dass die Beseitigung des zusammenziehenden Stoffes durch Verbrennung im weiteren Sinne des Wortes geschieht und dass daher auch bei diesem Vorgange Wärme entsteht.

Lassen wir diese Annahme gelten, so ist folgendes klar: Wenn die Dauer der Zusammenziehung beim Veratrinmuskel bloss auf einer Hemmung des Restitutionsprozesses und nicht auf eine Steigerung des Erregungsprozesses über das normale Maass hinaus beruht, dann muss sich bei einer durch einen Momentanreiz ausgelösten Veratrinzusammenziehung der Muskel noch weniger erwärmen als bei einer normalen Zuckung. In der That wären ja alsdann bei der Veratrinzuckung zwei wärmebildende Prozesse auf einen längeren Zeitraum vertheilt, welche bei der normalen Zuckung fast in einem Augenblicke stattfinden. Beruht dagegen die Dauer der Zusammenziehung im Veratrinzustande darauf, dass nach einem einmaligen Reizanstoss der Erregungsprozess intensiver und vielleicht auch während längerer Zeit statt hat, so dass der zusammenziehende Stoff reichlicher gebildet wird, dann muss bei einer Veratrinzusammenziehung die Temperatur des Muskels mehr steigen als bei einer normalen Zuckung.

Die aufgeworfene Frage über das Wesen des Veratrinzustandes ist somit sehr leicht zu entscheiden durch Beobachtung der Temperaturerhöhung des Muskels bei seiner Zusammenziehung im Veratrinzustande

und im normalen. Solche Versuche haben wir in grosser Zahl an- gestellt mit Hilfe des vortrefflichen Heidenhain'schen Apparates zur Messung der Muskelwärme. Gleichzeitig mit der Bestimmung der Temperaturerhöhung des Muskels geschah die graphische Registrirung der Länge des Muskels bei konstanter Spannung mit Hilfe einer kleinen myographischen Vorrichtung, welche unter dem Tischchen des Heidenhain'schen Apparates angebracht war.

Um einen Vergleich anstellen zu können mit einem normalen Muskel von sonst möglichst gleicher Beschaffenheit wurde in der Regel ein Schenkel durch Unterbindung vor der Vergiftung geschützt. Von der Unterbindung war aber natürlich der Nervenstamm ausgenommen, damit man ein genügend langes Stück desselben zur Reizung übrig behielt. Dem Versuche wurde stets das bekannte Gastrocnemius- präparat mit n. ischiadicus unterworfen.

Man wird am besten eine Anschauung vom Gange unserer Ver- suche gewinnen durch die nachstehende Tabelle, welche mit Ausschluss einiger durch äussere Störungen oder verabsäumte Handgriffe miss- glückter Messungen die Originalaufzeichnungen einer ganzen Versuchs- reihe giebt. Wenige Bemerkungen werden genügen, die Bedeutung der Zahlen zu erklären.

Die Thermosäule, an deren einen Fläche der Muskel anlag, war mit dem Drahte einer Wiedemann'schen Spiegelboussole verbunden, deren Stand durch ein Fernrohr mit Okularfaden abgelesen wurde. In der Leitung war ein Schlüssel so angebracht, dass derselbe ge- schlossen den Boussolkreis für sich schloss, wodurch der Magnet auf die Gleichgewichtslage kam. Diese Manipulation wurde vor jedem Ver- suche ausgeführt und die dabei gemachte Fernrohrablesung steht in der Spalte mit der Ueberschrift „Gleichgewichtslage etc.“ verzeichnet. Man sieht aus den Zahlen dieser Spalte, dass im Verlaufe einer Ver- suchsreihe die Gleichgewichtslage des Magnets nicht unbedeutende Aenderungen erleidet, was bei dem hohen Grade von Astasie, der unentbehrlich war, begreiflich ist. Nach Bestimmung der Gleich- gewichtslage wurde der Schlüssel geöffnet, so dass der Strom der Thermosäule zur Boussole Zutritt erhielt. Es konnte natürlich nicht auf vollkommene Ausgleichung der Temperaturen gewartet werden. Wir begnügten uns, so lange zu warten, bis der Magnet ruhig genug war, um die hernach durch die Zuckungswärme eingeleitete Bewegung von der sonst noch vorhandenen deutlich zu unterscheiden. War dieser Grad von Ruhe erreicht, so begann die Reizung und die erste Zahl der „Aus Schlag etc.“ überschriebenen Spalte giebt die entsprechende

Ablesung, die zweite durch einen Strich von der ersten getrennte Zahl der Spalte giebt an, wie weit sich der Magnet in Folge der Reizung bewegte, bis er wieder anfang, umzukehren. Die Differenz beider Zahlen ist in der „Grösse etc.“ überschriebenen Spalte noch besonders aufgeführt. Diese Differenz ist das Maass für die Wärmeentwicklung im Muskel. Freilich ist sie kein genaues proportionales Maass dafür, aber es ist eben doch soviel sicher, dass, wenn diese Differenz gross ist, auf eine bedeutende Wärmeentwicklung geschlossen werden darf und umgekehrt. Ganz kleine Unterschiede der Differenz können natürlich zu Schlussfolgerungen über feinere Einzelheiten im Betrage der Wärmeentwicklung nicht verwendet werden.

Muskelwärmerversuch Nr. XXII.

Mittelgrosser Frosch. Belastung 250 g.

A. Veratrinmuskel.

Nr.	Zeit.		Gleichgewichts- lage des Magnets.	Ausschlag durch die Zuckung.	Grösse desselben in Skalentheile	Art des Reizes.
	Uhr	Min.				
1	11	22	346	320—300	20	Schliessungsinduktionsschlag.
2	11	25	347	310—284	26	1 Sekunde lang tetanisirt.
3	11	28	343	302—287	15	Schliessungsinduktionsschlag.
4	11	31	342	296—275	21	1 Sekunde lang tetanisirt.
5	11	33	338	295—285	10	Oeffnungsinduktionsschlag.
6	11	36	334	302—288	14	1 Moment lang tetanisirt.
7	11	39	332	304—295	9	Oeffnungsinduktionsschlag.
8	11	42	328	299—286	13	1 Moment lang tetanisirt.
9	11	45	326	297—291	6	Oeffnungsinduktionsschlag.
10	11	47	324	299—286	13	1 Moment lang tetanisirt.
11	11	50	319	298—292	6	Oeffnungsinduktionsschlag.
12	11	52	316	296—287	9	1 Moment lang tetanisirt.
13	11	55	313	294—264	30	10 Sekunden lang tetanisirt.

B. Normalmuskel desselben Frosches.

Nr.	Zeit.		Gleichgewichts- lage des Magnets.	Ausschlag durch die Zuckung.	Grösse desselben in Skalentheile	Art des Reizes.
	Uhr	Min.				
2	12	19	279	280—274	6	Momentan tetanisirt.
3	12	22	277	291—265	26	2 Sekunden tetanisirt.
5	12	27	269	265—259	6	Momentan tetanisirt.
6	12	29	267	267—244	23	2 Sekunden tetanisirt.
7	12	31	263	260—227	33	4 Sekunden tetanisirt.
8	12	34	259	249—219	30	6 Sekunden tetanisirt.
9	12	30 ¹⁾	255	251—228	23	4 Sekunden tetanisirt.
10	12	33	252	238—223	15	2 Sekunden tetanisirt.
11	12	35	249	240—235	5	Momentan tetanisirt.
12	12	37	244	242—237	5	Momentan tetanisirt.

1) In der Aufzeichnung der Zeiten muss — wahrscheinlich durch Verwechslung zweier Uhren — ein Irrthum vorgefallen sein.

Man vergleiche noch Fig. 11 und 12. Fig. 11 giebt die Anfänge der 4 Myogramme, welche zu den mit den entsprechenden Ziffern bezeichneten Versuchen der vom Veratrinmuskel gewonnenen Reihe A gehören. Fig. 12 giebt 3 Myogramme, welche zu dem entsprechend bezifferten Versuche am Normalmuskel aus der Reihe B gehören.

Wir müssen nun vor allen Dingen noch hinzufügen, dass in allen Versuchen an Normalmuskeln eine durch einen Induktionsschlag ausgelöste Zuckung nie einen deutlichen Wärmeauschlag hervorbrachte, dass mithin eine normale Zuckung eine für unseren Apparat unmerkliche Wärmemenge erzeugt. Halten wir damit zusammen die Ausschläge im Versuche 1, 3, 5, 7, 9, 11 der Reihe A, so zeigt sich, dass bei einer Veratrinzusammenziehung, wie sie auf einen Momentanreiz des Nerven folgt, eine Wärmemenge frei wird, die für die Empfindlichkeit unseres Apparates sehr deutlich, ja man kann sagen, oft recht ansehnlich ist. D. h. also, die Veratrinzusammenziehung auf einfachen Reiz giebt viel mehr Wärme als eine Normalzuckung. Damit wäre unsere Frage schon entschieden in dem Sinne, dass die Nachdauer der Zusammenziehung im Veratrinzustande auf einer grösseren Intensität der chemischen Prozesse beruht, nicht etwa auf einer blossen Verzögerung des Restitutionsprozesses.

Eine genauere Durchmusterung der Zahlen unserer Tabelle giebt noch zu einigen Bemerkungen Anlass. Vergleicht man zunächst die Ausschläge in 1, 3, 5, 7, 9, 11 der Reihe A mit den Ausschlägen in 3, 6 und 10 der Reihe B, so wird man sagen können, dass eine starke Veratrinzusammenziehung auf Einzelreiz beim vorliegenden Präparate an Wärmewirkung annähernd aequivalent ist einem 2 Sekunden dauernden Tetanus des Normalmuskels vom selben Thiere. Natürlich soll hiermit kein allgemeiner Satz ausgesprochen sein.

Vergleicht man endlich noch die Ausschläge unter 1, 3, 5, 7, 9, 11 der Reihe A mit den Ausschlägen unter 2, 4, 6, 8, 10 derselben Reihe, so zeigt sich das interessante Resultat, dass auf eine tetanisirende Reihe von Reizen, selbst wenn dieselbe nur sehr kurze Zeit dauert, der Veratrinmuskel doch noch viel mehr Wärme entwickelt, als auf einen Einzelreiz (Induktionsschlag.) Diesem Umstande entsprechend zeigen auch die Myogramme in Fig. 11 eine ergiebigere mechanische Wirkung der tetanisirenden Reize beim Veratrinmuskel.

Nachdem nunmehr feststeht, dass ein Einzelreiz im Veratrinmuskel einen massenhafteren und wahrscheinlich auch länger dauernden Stoffumsatz hervorruft, muss noch die Frage aufgeworfen werden, ob dieser

Vorgang ein eigentlicher Tetanus ist. Der Tetanus ist bekanntlich ein oscillatorischer Zustand des Muskels, bei welchem der Erregungsprozess in gesonderten periodisch wiederkehrenden Ausbrüchen stattfindet, zwischen denen Pausen liegen, die aber so kurz sind, dass in ihnen der Muskel nicht Zeit findet, sich mechanisch wieder herzustellen. Die oscillatorische Natur des Tetanus erkennt man bekanntlich am leichtesten mit Hilfe des stromprüfenden Froschschenkels, dessen Nerv man an den thätigen Muskel anlegt und der alsdann in den sekundären Tetanus verfällt, wenn der thätige Muskel in wahren Tetanus begriffen ist. Wir haben nun wiederholt Nerven von allerhöchster Reizbarkeit an den Veratrinmuskel angelegt, aber nie eine Spur von sekundärem Tetanus wahrgenommen. Es trat immer nur eine sekundäre Zuckung auf im Momente, wo die Veratrinzusammenziehung begann.

Wir müssen hiernach entschieden Einsprache dagegen erheben, dass man — wie es oft geschieht — die Zusammenziehung eines Veratrinmuskels auf Einzelreiz als „Tetanus“ bezeichnet. Diese Zusammenziehung hat keinen oscillatorischen Charakter, ihre Dauer muss darauf beruhen, dass der zusammenziehende Stoff mit einem Male oder im Verlaufe einiger Zeit aber ununterbrochen so massenhaft gebildet wird, dass er nicht so rasch wieder beseitigt werden kann, wie bei einer Normalzuckung.

VI.

Ueber die Wärmeentwicklung bei der Zusammenziehung des Muskels.

Von **A. Fick** *).

(Hierzu Tafel I Fig. 13.)

Die Untersuchung der Wärmeentwicklung bei der Muskelregung bildet ohne Zweifel ein vorzügliches Mittel zum Studium der in diesem Gewebe stattfindenden Prozesse. In der That muss ja, wenn am Ende einer Muskelzusammenziehung die äusseren Verhältnisse wieder dieselben sind wie zu Anfang, die ganze von den chemischen Verwandtschaftskräften geleistete Arbeit lediglich zur Erzeugung von Wärme verwendet sein. Man hat also in der entstandenen Wärme ein direktes Maass der geleisteten chemischen Arbeit.

Indem ich von Neuem an Untersuchungen dieser Art herantrat, wurde ich von folgenden Ueberlegungen geleitet. Betrachten wir den Verlauf einer Muskelzuckung, so müssen nothwendig zwei verschiedene chemische Prozesse während derselben stattfinden. Es muss nämlich erstens ein chemischer Prozess den Muskel in den veränderten Zustand seines molekularen Gefüges bringen, welcher den Fasern bei gleicher Länge eine grössere Spannung oder bei gleicher Spannung eine kleinere Länge ertheilt. Dieser Prozess muss sicher ein solcher sein, dass dabei chemische Kräfte Arbeit leisten, denn es werden während dieses Aktes äussere Kräfte überwunden, was nur auf Kosten chemischer

*) Aus Beiträge zur Anatomie und Physiologie als Festgabe Karl Ludwig zum 15. Oktober 1874 gewidmet von seinen Schülern.

Arbeit geschehen kann. Nach Analogie anderer derartiger Vorgänge wird aber wahrscheinlich nicht die ganze chemische Arbeit zur Ueberwindung der äusseren Kräfte verwendet, sondern wohl ein namhafter Bruchtheil auch schon während der Zusammenziehung des Muskels zur Erzeugung von Wärme. Nach vollendeter Zusammenziehung muss ein neuer chemischer Prozess im Muskel beginnen, der seinen inneren Zustand wieder verändert, denn wenn der Muskel in dem durch den ersten Prozess gesetzten Zustande verharrte, wäre kein Grund zur Wiederausdehnung gegeben, wie denn auch wirklich bei der Wärmestarre keine Wiederausdehnung der Zusammenziehung folgt. Obwohl es für diesen zweiten Prozess im Muskel nicht a priori gewiss ist, so ist es doch wohl sehr wahrscheinlich, dass auch er zu denen gehört, bei welchen im Ganzen chemische Kräfte Arbeit leisten. Die Prozesse der anderen Art, bei denen im Ganzen chemische Kräfte überwunden werden, wie z. B. Reduktionen u. dgl. kommen ja überhaupt selten unter gewöhnlichen Umständen vor, sondern erfordern meistens hohe Temperaturen oder elektrische Einwirkungen von aussen. Es ist hier aber ganz besonders wahrscheinlich, dass der zweite Akt der chemischen Prozesse im Muskel einfach in einem weiteren Zerfall der durch den ersten Akt gesetzten Produkte in derselben Richtung besteht, wobei noch einfachere und fester gefügte Zersetzungsprodukte entstehen. Es ist somit höchst wahrscheinlich, dass auch bei diesem zweiten Akt der Muskelzuckung Wärme entwickelt wird. Frei werden muss aber in diesem Akte auch noch eine andere Wärmemenge, nämlich ein Aequivalent derjenigen äusseren Arbeit, welche während des ersten Aktes geleistet wurde, da dieselbe Arbeit jetzt von den äusseren Kräften am Muskel geleistet wird.

Es fragt sich nun zweitens, welche Vorstellungen man sich von der Wärmeentwicklung bei einem Tetanus machen kann. Die nächstliegende Vermuthung ist die, dass für jeden vom Nerven kommenden Reizanstoss in der Muskelfaser eine bestimmte Menge zersetzbaren Stoffes bereit liegt, gleichsam eine geladene Patrone, die durch den Reizanstoss entzündet wird, und in jenen oben geschilderten zwei Akten abbrennt. Wenn sich die Sache so verhielte, dann müsste bei einem Tetanus von gewisser Dauer die entwickelte Wärme der Häufigkeit der Reizanstösse proportional sein und unabhängig davon, wie hoch die Zusammenziehung des Muskels steigt. Dass dem nicht so ist, hat schon Heidenhain in seiner ausgezeichneten Abhandlung über die Muskelwärme gezeigt. In einer freilich nur beiläufigen Bemerkung (Mechanische Leistung, Wärmeentwicklung etc. Leipzig 1864. S. 128)

berichtet er von Versuchen, die er nicht ausführlich mittheilt, aus denen hervorgeht, dass die in einem Tetanus von bestimmter Zeit entwickelte Wärme bis zu einem gewissen Punkte allerdings mit der Häufigkeit der Reizanstösse zunimmt, aber keineswegs dieser letzteren Grösse proportional und nur so lange, als auch noch die Höhe der Zusammenziehung wächst. Ich selbst habe diesen Satz in ausgedehnten eigenen Versuchsreihen durchaus bestätigt gefunden.

Man könnte sich nun zweitens eine der soeben entwickelten gerade entgegengesetzte Vorstellung machen. Man könnte nämlich denken, dass die ferneren Reizanstösse, welche nur zur Erhaltung der tetanischen Zusammenziehung, nicht aber zur Vermehrung der Zusammenziehung führen, gar keine chemischen Prozesse auslösten und nur dahin wirkten, das Entstehen des zweiten Processes zu hindern, welche zur Aufhebung der Zusammenziehung führt. In Fällen, wo noch ein mechanisch merkbares Vibriren im Tetanus stattfindet, wäre dann anzunehmen, dass nur ganz minime Beträge der beiden chemischen Prozesse stattfänden, so lange der Tetanus dauert. Mit den Ergebnissen der soeben angezogenen Versuche von Heidenhain und von mir liesse sich diese Vorstellung wohl vereinigen, sofern bei diesen Versuchen die Dauer des Tetanus konstant war und daher nicht auszumachen ist, wie viel Wärme während einer Zeiteinheit beim bestehenden Tetanus frei wird. Um die fragliche Vorstellung experimentell festzustellen, oder zu widerlegen, müssten Versuche gemacht werden mit variirender Dauer des Tetanus, und sollte die Vorstellung richtig sein, so müssten solche Versuche ergeben, dass die Dauer bei immer gleicher Höhe ohne grossen Einfluss auf die erzeugte Wärmemenge wäre, denn es dürfte ja nur bei der Zusammenziehung und bei der schliesslichen Wiederausdehnung eine namhafte Wärmemenge frei werden.

Versuche dieser Art habe ich in grosser Anzahl angestellt und sie will ich jetzt zunächst mittheilen. Eine Beschreibung der Methode kann ich mir ersparen, da ich mich durchweg der vortrefflichen Methode Heidenhain's bedient habe. Wenige Bemerkungen werden genügen. Zum Tetanisiren diente ein du Bois'scher Schlitteninduktor. Primärer Strom und Rollenabstand waren so gewählt, dass eine weitere Steigerung der Stärke des sekundären Schlages keine Verstärkung des Tetanus mehr herbeiführte. Die Unterbrechung wurde bewerkstelligt durch das Helmholtz'sche Hammerwerk, dessen Gang durch eine Schraube beliebig schnell gemacht werden kann. Bei den zunächst mitzutheilenden Versuchsreihen blieb der Gang unverändert und war so geregelt, dass sicher ein stetiger Tetanus entstand. Ich schätze, dass etwa 30—40

Unterbrechungen des Stromes in einer Sekunde erfolgten. Die Schläge der sekundären Rolle konnten von dem Nerven des im Heidenhain'schen Apparate aufgehängten Muskels durch Zumachen eines Schlüssels abgehalten werden. Seinen Griff hielt ich, während ich durch's Fernrohr sah, in der Hand und öffnete ihn nach dem Schlage eines Metronoms für eine bestimmte und von Versuch zu Versuch wechselnden Zeit, welche in den Tabellen in Metronomschlägen angegeben ist. Jeder Schlag entspricht ungefähr 0,36 Sek. Nachstehende Tabellen enthalten die Ergebnisse von vier Versuchsreihen, welche ich für wohlgelungene halte.

Dauer des Tetanus in Metronomschlägen	Ablenkung des Thermomultiplikators in Scalentheilung	Dauer des Tetanus in Metronomschlägen	Ablenkung des Thermomultiplikators in Scalentheilung
Nr. I.		5	91
1	48	4	82
2	76	3	59
3	98	2	47
4	103	1	36
5	96	Moment	
6	98	1	34
5	75	2	41
4	56	3	42
3	48	4	34
2	41	5	50
1	20	6	51
2	33	5	42
3	41	4	34
4	48	3	32
5	54	2	25
6	52	1	16
		1	14
		2	18
Nr. II.		3	21
1	24	4	25
2	31	5	25
3	35	6	27
4	43		
5	49	Nr. IV.	
6	52	6	156
5	39	5	132
4	34	4	113
3	27	3	82
2	21	2	66
1	13	1	45
Nr. III.		Moment	
1	65	1	43
2	58	2	57
3	87	3	68
4	101	4	77
5	116	5	81
6	123	6	84
		5	69

Dauer des Tetanus in Metronomschlägen	Ablenkung des Thermomultiplikators in Scalentheilung	Dauer des Tetanus in Metronomschlägen	Ablenkung des Thermomultiplikators in Scalenth.
4	60	4	40
3	48	5	43
2	35	6	40
1	23	5	36
Moment	13	4	31
1	25	3	26
2	32	2	20
3	41	1	14

Wenn man diese Zahlen zu weitertragenden Schlüssen verwenden will, so muss man sich vor allen Dingen darüber klar werden, in welcher Beziehung die Ablenkung des Thermomultiplikators zu der gesammten im Muskel frei werdenden Wärmemenge steht. Da die Bewegung meines Magnetspiegels sehr stark gedämpft war und nur sehr langsam erfolgte, mithin annähernd aperiodisch war, so kann unbedenklich angenommen werden, dass die Ablenkung in dem Augenblicke, wo sie ihr Maximum erreicht hatte und aufgeschrieben wurde, ein direktes Maass ist für die Temperaturerhöhung, welche die Vorderfläche der Säule vom Anfang der Beobachtung bis zu dem fraglichen Augenblicke erlitten hat. Diese Temperaturerhöhung würde nun ihrerseits ein genaues Maass für die im Muskel gebildete Wärmemenge sein, wenn die Wärme im Muskel momentan frei würde und wenn zweitens die Löthstellen der Seitenfläche ohne alle Tiefe ganz in der Oberfläche lägen, so dass sie momentan von der Temperaturerhöhung ergriffen würden und wenn endlich drittens der Magnetspiegel momentan das Maximum seiner Ablenkung erreichen könnte. Nun erfordern aber in Wirklichkeit alle diese Vorgänge Zeit und es geht während dieser Zeit also von der erzeugten Wärme schon eine gewisse Menge aus dem Muskel heraus, theils nach allen Seiten, theils in's Innere der Thermosäule, so dass im Momente der höchsten Ablenkung die Temperatur des Muskels selbst nicht um so viel erhöht ist, als der ganzen erzeugten Wärmemenge entspricht. Noch weniger kann die Intensität des Thermostromes der ganzen gebildeten Wärmemenge entsprechen, da dieselbe doch offenbar proportional sein muss dem Ueberschuss der mittleren Temperatur der vorderen Löthstellen über die Temperatur der hinteren. Von den vorderen Löthstellen theilen aber nur die in der Oberfläche gelegenen Punkte die Temperatur des Muskels, während die tiefer im Innern gelegenen Punkte eine niedrigere Temperatur haben müssen, um so niedriger, je weiter im Innern sie liegen. Es ist daher ersichtlich, dass die Ablenkung überall etwas

kleiner sein wird, als der Temperaturerhöhung des Muskels entspricht, die eintreten würde, wenn die ganze entwickelte Wärmemenge in demselben bliebe. Annähernd proportional wird aber, so scheint mir, die Ablenkung doch immerhin den gebildeten Wärmemengen gesetzt werden können, sofern die in Betracht kommenden Zeiten immer dieselben sind. Denn es werden wohl die Wärmeverluste der entwickelten Wärme und Temperaturerhöhung selbst annähernd proportional sein. Eine eingehendere mathematische Untersuchung der Sache würde kaum zu einer bestimmteren Aussage führen, da eine solche Untersuchung doch nur unter sehr vereinfachten, der Wirklichkeit nicht mehr entsprechenden Voraussetzungen ausführbar sein würde. So viel aber ist ersichtlich, dass, wenn die in Betracht kommenden Zeiten länger werden, die Verluste an wirksamer Wärme sich vergrössern müssen und dass alsdann die Ablenkung hinter der Proportionalität mit der entwickelten Wärme zurückbleiben muss. In unseren Versuchen war die Zeit bis zum Maximum der Ablenkung immer ziemlich gleich, betrug etwa 90—100 Metronomschläge, aber die Dauer des Tetanus, welche wohl als die Zeitdauer der Wärmeentwicklung betrachtet werden darf, variierte von 1 bis zu 6 Metronomschlägen, und man wird also wohl vermuthen dürfen, dass die Ablenkung um so mehr hinter der Proportionalität mit der Wärmeentwicklung zurückbleibt, je länger die Dauer des Tetanus ist. Da es sich indessen hier überall noch um kleine Zeiträume handelt, so wird der Fehler nicht sehr gross sein.

Gehen wir von dem so gewonnenen Gesichtspunkte aus an die Betrachtung der Tabellen S. 91 und 92, so zeigt schon der erste flüchtige Ueberblick, dass mit der Dauer des Tetanus die Wärmemenge bedeutend wächst und dass also die oben als möglich bezeichnete Vorstellung nicht richtig ist. Es wird jedenfalls in jeder Zeiteinheit, während welcher der Tetanus dauert, Wärme frei, nicht bloss in den Augenblicken der Verkürzung und der Wiederverlängerung.

Eine genauere Vergleichung der mitgetheilten Zahlen lässt aber sehen, dass doch bei den Akten der Verkürzung und Wiederverlängerung merklich mehr Wärme entwickelt wird, als während gleicher Zeiten andauerndes Tetanus. Um dies zu sehen, können wir nicht die rohen Zahlen der obigen Tabelle gebrauchen. Wie schon Heidenhain gezeigt hat, entwickelt ein Muskel bei zwei auf einander folgenden Versuchen, die in den äusseren Bedingungen vollkommen gleich sind, nicht gleich viel Wärme, sondern im zweiten weniger als im ersten, und wenn zwei auf einander folgende Versuche unter verschiedenen Be-

dingungen angestellt sind, kann man nicht ohne weiteres den Unterschied in der gefundenen Wärmemenge auf Rechnung der veränderten Bedingungen setzen. Um diesem Uebelstande zu begegnen, habe ich die Versuche der mitgetheilten Reihen von vornherein so wie E. Weber seine bekannten Dehnungsversuche geordnet. Man kann so das arithmetische Mittel aus zwei unter gleichen Bedingungen angestellten Versuchen nehmen, die immer gleich weit abstehen von einem gewissen in der Mitte liegenden Versuche. Dies arithmetische Mittel wird ungefähr gleich sein der Wärmemenge, welche unter den Bedingungen des betrachteten Versuchspaares entwickelt worden wäre, wenn sich der Muskel in dem Ermüdungszustande des mittleren Versuches befunden hätte. Die so gewonnenen Zahlen werden also eine Vergleichung untereinander zulassen. Aus der ersten Versuchsreihe kann man in dieser Weise zwei Zahlenreihen bilden, indem man einmal die 11 ersten Versuche auf die Ermüdungsstufe des sechsten Versuches, und indem man zweitens die 11 letzten Versuche auf die Ermüdungsstufe des elften Versuches reduziert. Ebenso giebt die zweite Versuchsreihe eine Zahlenreihe, die dritte und vierte je vier. Sie sind in den folgenden Tabellen zusammengestellt, welche keiner weiteren Erklärung bedürfen werden.

Erste Versuchsreihe.

Zweite Versuchsreihe.

Dauer des Tetanus	Ablenkung	Differenzen	Dauer des Tetanus	Ablenkung	Differenzen	Dauer des Tetanus	Ablenkung	Differenzen
1	34		1	20		1	18,5	
2	58,5	24,5	2	37	17	2	26	7,5
3	73	14,5	3	44,5	7,5	3	31	5
4	79,5	6,5	4	52	7,5	4	38,5	7,5
5	85,5	16	5	64,5	12,5	5	44	5,5
6	98	12,5	6	75	10,5	6	52	8

Dritte Versuchsreihe.

Dauer des Tet.	Ablenkung	Differenzen	Dauer des Tet.	Ablenkung	Differenzen	Dauer des Tet.	Ablenkung	Differenzen	Dauer des Tet.	Ablenkung	Differenzen
1	51,5		1	35		1	20		1	15	
2	52,2	1	2	44	9	2	33	13	2	21,5	6,5
3	73	20,5	3	51,5	7,5	3	37	4	3	26,5	5
4	91,5	18,5	4	58	6,5	4	34	— 3	4	29,5	3
5	103,5	12	5	70,5	12,5	5	46	12	5	33,5	4
6	123	19,5	6	87	16,5	6	51	5	6	39	5,5

Vierte Versuchsreihe.

Dauer des Tet.	Ab- lenkung	Diffe- renzen	Dauer des Tet.	Ab- lenkung	Diffe- renzen	Dauer des Tet.	Ab- lenkung	Diffe- renzen	Dauer des Tet.	Ab- lenkung	Diffe- renzen
1	44		1	33		1	24		1	19,5	
2	61,5	17,5	2	46	13	2	33,5	9,5	2	26	6,5
3	75	13,5	3	58	12	3	45,5	12	3	33,5	7,5
4	90	15	4	68,5	10,5	4	50	4,5	4	35,5	2
5	106,5	16,5	5	75	6,5	5	56	6	5	39,5	4
6	120	13,5	6	84	9	6	62	6	6	40	0,5

Wenn während der ganzen Erregungszeit in jeder Zeiteinheit gleichviel Wärme frei würde, so müsste bei einer Dauer von zwei Metronomschlägen gerade doppelt, bei einer Dauer von drei Schlägen gerade drei Mal so viel, allgemein bei einer Dauer von n-Schlägen gerade n-Mal so viel Wärme frei werden, als bei der Dauer von einem Schläge. Insoweit die Ablenkungen den Wärmemengen entsprechen, müssten also die Differenzen je zweier auf einander folgenden Zahlen unter sich und der ersten Zahl der Tabelle gleich sein. Sofern aber nach den obigen Betrachtungen die Ablenkungen etwas hinter der Proportionalität mit den Wärmemengen zurückbleiben könnten, wäre unter der gedachten Voraussetzung zu erwarten, dass in jeder Tabelle die erste Zahl und die fünf Differenzen eine ungefähr gleichmässig abnehmende Zahlenreihe darstellten. Diese Voraussetzung trifft nun aber durchaus nicht zu.

Die Differenzreihen unserer Täfelchen zeigen zwar grosse Unregelmässigkeiten. Dieselben halten sich jedoch in gewissen Schranken und namentlich in den aus den sehr gelungenen Versuchsreihen IV und II gebildeten Täfelchen sind die Unregelmässigkeiten so gering, dass man die Zahlen unbedenklich zu weiteren Schlüssen verwenden kann. Bei näherer Betrachtung dieser Zahlen ergibt sich nun, dass die Differenzen wohl eigentlich als unter sich gleich angesehen werden können, und dass die Abweichungen von der Gleichheit wohl nur auf Rechnung der zahlreichen unvermeidlichen Fehler zu setzen sind. Es liegt hierin vor allen Dingen der Beweis, dass bei so kurz dauernder Reizung, wie es die sämtlichen in unseren Versuchen vorkommenden sind, die Ablenkung des Thermomultiplikators wahrscheinlich sehr annähernd proportional der gebildeten Wärmemenge ist. In die Differenzreihe passt aber die Ablenkung für den Tetanus von einem Metronomschlag Dauer in keinem Falle hinein, sie ist stets viel grösser. Um diesen Satz recht anschaulich hervortreten zu lassen, wollen wir neben die Ablenkungen, welche bei eine Zeiteinheit dauerndem Tetanus erfolgt,

die Mittelwerthe der Differenzen der damit vergleichbaren Zahlen setzen. Wir benutzten dabei jedoch nur die vierte und zweite Versuchsreihe, da die anderen beiden Versuchsreihen doch zu grosse Unregelmässigkeiten zeigen, um das Nehmen von Mittelwerthen berechtigt erscheinen zu lassen. Wir erhalten aus den vier Gruppen der vierten und der Gruppe der zweiten Versuchsreihe folgende Zusammenstellung:

Ablenkung bei einem Metronomschlag dauerndem Tetanus.	Arithmetisches Mittel der Differenzen
44	15,2
33	10,2
24	7,4
19,5	5,1
18,5	6,7

Die mittlere Differenz ist offenbar ein angenähertes Maass für die während der Dauer des Tetanus in einer Zeiteinheit (Metronomschlag) gebildete Wärmemenge. Dahingegen misst die bei einem Tetanus von nur einer Zeiteinheit erfolgte Ablenkung die Wärmemenge, welche entsteht während einer Zeiteinheit Tetanus plus der Wärmemenge, welche bei der Zusammenziehung und Wiederausdehnung des Muskels entsteht. Von diesem letzteren Summanden würden wir also eine Vorstellung erhalten, wenn wir von der Ablenkung bei eine Zeiteinheit dauerndem Tetanus jene mittlere Differenz abziehen. In den fünf Fällen der vorstehenden Tabelle erhält man auf diese Art Zahlen, die annähernd doppelt so gross sind, als die bezüglichen mittleren Differenzen. Man wird also annehmen dürfen, dass bei der Zusammenziehung und Wiederausdehnung des Muskels viel mehr Wärme frei wird, als während einer Zeiteinheit bei gleichmässig andauerndem Tetanus. Die Zeiteinheit beträgt aber in unseren Versuchen etwa 0,36 Sek. Da nun die beiden Akte der Zusammenziehung und Wiederausdehnung des Muskels jedenfalls lange nicht so viel Zeit in Anspruch nehmen, so kann man um so viel sicherer behaupten, dass während dieser beiden Akte zusammengenommen jedenfalls sehr viel mehr Wärme frei wird als während einer gleichen Dauer des konstanten Tetanus. Die Bündigkeit dieser Schlussfolgerung wird noch erhöht durch die Erwägung, dass man von jener Wärmemenge oder Ablenkung die bei eine Zeiteinheit dauernder Reizung entsteht, nicht einmal die ganze mittlere Differenz hätte abziehen dürfen, um das Maass der bei Zusammenziehung und Wiederausdehnung gebildeten Wärmemenge zu erhalten, da ja eben während eines Theiles jener Zeiteinheit nicht konstanter Tetanus besteht.

Es ergibt sich also aus den vorliegenden Thatsachen unzweifelhaft der folgende Satz: Während eines in konstanter Höhe dauernden Tetanus verlaufen zwar fortwährend chemische Prozesse, bei denen chemische Anziehungskräfte Arbeit leisten und zwar, wie es scheint, bei nicht allzulanger Gesamtdauer mit annähernd beständiger Intensität, aber diese Intensität erreicht sicher lange nicht die Hälfte des Werthes, welchen die Intensität dieser Prozesse hat in den Zeiten, während welcher die Zusammenziehung und vielleicht auch die Wiederausdehnung des Muskels stattfindet. Das freilich kann auch durch die vorliegenden Versuche nicht positiv entschieden werden, ob während der Wiederausdehnung des Muskels lebhaftere chemische Prozesse statt haben. Ich sehe dazu überhaupt keine Möglichkeit, da man immer nur die Wärmemenge wird messen können, welche während einer gewissen Zeit frei wird, in welche Zusammenziehung und Wiederausdehnung hineinfällt. Aber selbst wenn man experimentell nachweisen könnte, dass während der Wiederausdehnung des Muskels Wärme frei wird, woran überhaupt nicht gezweifelt werden kann, so könnte dies vielleicht nur diejenige Wärmemenge sein, welche in Folge der Ueberwindung der Spannkraft des Muskels durch die äusseren Kräfte entstehen muss. Für das Verlaufen chemischer Prozesse bei der Wiederausdehnung werden sich wohl vorläufig nur die im Eingang aufgestellten allgemeinen Erwägungen geltend machen lassen.

Der vorhin aus unseren Versuchsreihen abgeleitete Satz findet eine sehr merkwürdige Bestätigung in einer Thatsache, welche wahrscheinlich den meisten Lesern ebenso überraschend vorkommen wird, wie sie mir selbst überraschend war. Es wird nämlich bei einer Reihe von möglichst rasch auf einander folgenden Zuckungen mehr Wärme frei, als während eines gleich lange dauernden Tetanus, hervorgebracht durch eine Frequenz von Reizanstößen, die eben im Stande ist, den Muskel in dauernder Zusammenziehung zu erhalten. Lässt man die Häufigkeit der Reizanstöße weiter wachsen, so wächst die Höhe des Tetanus und mit ihr die gebildete Wärmemenge, wie schon Heidenhain angiebt. Meist wird aber selbst durch die allerhäufigsten Reizanstöße noch nicht die Wärmemenge erreicht, welche bei einer Folge von Einzelzuckungen von gleicher Zeitdauer gebildet wird.

Zur Erläuterung des ausgesprochenen Satzes will ich die numerischen Ergebnisse einer Versuchsreihe mittheilen nebst graphischer Darstellung der mechanischen Veränderungen des Muskels (Taf. I, Fig. 13). Diese letzteren wurden gewonnen durch einen myographischen Apparat, der unter dem Heidenhain'schen Tischchen angebracht war.

Eine nähere Beschreibung desselben ist überflüssig. Es genügt zu bemerken, dass der Apparat von Eigenschwingungen so gut wie vollständig frei war, dass er im Muskel eine auch während der Zusammenziehung konstante Spannung von etwa 40^0 erhielt, und dass die Zusammenziehungen in sehr vergrössertem Masstabe durch die Spitze eines Rohrstäbchens an die rotirende Trommel angezeichnet wurden. Die Dauer der Reizung betrug in allen Versuchen der Reihe fünf Metronomschläge, also etwa 1,80 Sek. Die Wärmeeffekte sind in nachstehender Tabelle verzeichnet. Ihre erste Spalte giebt die Reihenfolge der Versuche in den Nummern des Versuchsprotokolles. Sie beginnt mit Nr. 9, weil dem ersten hier verzeichneten acht Versuche vorausgegangen waren, die wegen unvortheilhafter Anordnung weniger lehrreich sind. Die zweite Spalte giebt Auskunft über das Tempo der Reizschläge. Die dritte Spalte giebt die Ablenkung des Thermomultiplikators. In der vierten Spalte findet sich endlich eine Bemerkung über den mechanischen Zustand des Muskels während der Reizung, wovon übrigens Taf. I, Fig. 13 eine vollständige Anschauung gewährt. Um Bild und Tabelle bequem vergleichen zu lassen, sind die einzelnen Kurven mit Nummern bezeichnet.

Nummer	Tempo	Ablenkung	
9	langsam	27	Zuckungen.
10	schneller	12	Tetanus.
11	langsam	28	Zuckungen.
12	schneller	11	Tetanus.
13	noch schneller	17	Tetanus höher.
14	noch schneller	20	Tetanus noch höher.
15	noch schneller	21	Tetanus noch höher.
16	noch schneller	16	Tetanus niedriger.
17	etwa wie Nr. 15	21	Tetanus höher.
18	etwa wie Nr. 14	22	Tetanus gleich wie 17.
19	etwa wie Nr. 13	19	Tetanus niedriger.
20	etwa wie Nr. 12	10	Tetanus noch niedriger.
21	langsam	21	Schlechte Zuckungen.

Die vorstehenden Zahlen beweisen den vorausgeschickten Satz zur vollsten Evidenz. In den Versuchen 9 und 11 hat der zuckende Muskel mehr als doppelt so viel Wärme entwickelt, als in dem zwischenliegenden Versuch 10, bei welchem er sich in dauerndem Tetanus befand. Dasselbe zeigt der Vergleich des Versuches 11 mit dem vorhergehenden und nachfolgenden. Die Versuche 12 bis 16 zeigen, dass eine weitere Steigerung der Häufigkeit des Reizes so lange eine Steigerung der Wärmeentwicklung zur Folge hat, als noch eine Erhöhung

des Tetanus eintritt, aber nicht weiter. So ist z. B. in Versuch 16 weniger Wärme gebildet, als in Versuch 15, entsprechend der geringeren Höhe des Tetanus, obgleich die Häufigkeit der Schläge in 16 grösser war als in 15. Die weiteren Versuche bis 20 bieten kein besonderes Interesse. Dagegen ist Versuch 21 sehr lehrreich. Obgleich hier die Zuckungen wegen des hohen Ermüdungsgrades sehr mangelhaft ausgefallen sind, haben sie doch wenigstens eine gleiche Wärmemenge erzeugt, wie die durch äusserst rasche Schlagfolge bewirkten dauernden Zusammenziehungen der bei noch lange nicht so weit vorgeschrittener Ermüdung angestellten Versuche 15, 16, 17 und 18, denn der Unterschied von 21 und 22 Skalentheilen Ablenkung kann nicht in Betracht kommen. Dies Verhalten findet indessen nicht in allen Fällen statt. In den zahlreichen Versuchsreihen, die ich angestellt habe, und die im Wesentlichen mit den hier mitgetheilten übereinstimmen, ist es mir bisweilen vorgekommen, dass bei sehr grosser Häufigkeit der Reizschläge Wärmemengen gebildet werden, welche die bei einer raschen Folge getrennter Zuckungen entstehenden noch übersteigen. Es bedarf kaum der Erwähnung, dass die Bevorzugung derjenigen Häufigkeit der Reize, bei welcher möglichst viele getrennte Zuckungen in der Zeiteinheit entstehen, fortfällt, wenn man den Muskel an der Zusammenziehung ganz hindert. In diesem Falle entsteht einfach um so mehr Wärme, je häufiger die Reizanstösse sich folgen. Ich habe nicht versäumt, mich hiervon durch besondere Versuche zu überzeugen.

Zum Schlusse muss ich noch erwähnen, dass in meinen Versuchen der zeitliche Verlauf der Ablenkung des Multiplikators fast immer eine Eigenthümlichkeit zeigte, die möglicherweise einem Vorgange im Muskel entspricht. Die Ablenkung erfolgt nämlich in zwei Absätzen, oder genauer gesprochen: Der Magnetspiegel der Boussole bewegt sich von der bei Muskelruhe eingehaltenen Lage bis zu der am Ende der Reizung eingenommenen Stellung mit anfangs beschleunigter, dann eine Weile nahezu konstanter und hierauf verzögerter Geschwindigkeit. Hat die Verzögerung schon beinahe bis zu vollständiger Ruhe geführt, so erfolgt regelmässig eine neue Beschleunigung, die freilich zu lange nicht so hohen Werthen der Geschwindigkeit führt, wie solche in der ersteren Phase der Bewegung vorkommen. Der Betrag des zweiten Ruckes ist stets bedeutend kleiner, als der des ersten. Da sich die Bewegung des Magnets nicht wohl graphisch darstellen lässt, so kann ich leider den ausgesprochenen Satz nicht zur objektiven Anschauung bringen, ich kann aber versichern, dass nicht nur von mir selbst, sondern auch von mehreren anderen vorurtheilsfreien Beobachtern die

Erscheinung gesehen worden ist. Offenbar macht dieselbe den Eindruck, als ob zu der Zeit, wo die zweite Beschleunigung des Magnetes stattfindet, eine neue Wärmeentwicklung im Muskel anfinge, und wenn man alle Möglichkeiten erwägt, bleibt auch kaum eine andere Erklärung übrig. Namentlich kann davon gar nicht die Rede sein, dass etwa durch die Trägheit des Magnetes selbst die Erscheinung irgendwie bedingt sein könnte. Ich habe mich nämlich durch besondere Versuche überzeugt, dass der Stillstand des Magnetes zu einer Zeit eintritt (meist nach einigen 20 Metronomschlägen), die von der absichtlich veränderten Schwingungsdauer unabhängig ist. Letztere betrug bei dem höchsten von mir in Anwendung gebrachten Grade der Astasie nur 17 Metronomschläge. In meinen Tabellen ist zwar meist bei kleinerer Schwingungsdauer der Stillstand ein wenig früher verzeichnet. Dies rührt aber offenbar, bei der rein subjektiven Beobachtungsweise nur davon her, dass man den Magnet früher für ganz stillstehend ansieht, wenn er sich von vorneherein langsamer bewegte, wie das bei den geringeren Graden der Astasie der Fall ist, wo er eben im Ganzen eine kleinere Strecke durchläuft. Ich glaube hiernach die Erscheinung jedenfalls beziehen zu müssen auf den wirklichen Gang der Temperaturerhöhung an der massgebenden Stelle der Thermosäule. Mit anderen Worten: Man muss annehmen, dass sich in den Versuchen, wo sich der Stillstand zeigte, die Vorderfläche der Thermosäule vom Anfang des Versuches an erwärmte, dann eine kurze Zeit hindurch konstante Temperatur behielt und sich hierauf noch einmal erwärmte zu einer Zeit, wo längst die Reizung des Muskels vorüber ist, nämlich etwa 10 Sekunden später. Ich sehe zwar keine theoretische Möglichkeit, diesen Sachverhalt zu erklären unter der Annahme, dass nur während der Reizungsdauer im Muskel Wärme entsteht, aber ich will zugeben, dass diese Möglichkeit einstweilen noch offen bleiben muss. Es lag nahe, diese Annahme zu prüfen, indem man ermittelte, ob sich bei Anwendung anderer thermoelektrischer Vorrichtungen die Erscheinung noch in ähnlicher Weise zeigte. Ich habe zu diesem Ende ein Thermoelement von Eisen und Neusilber in den Muskel eingestochen. Dabei erhielt ich aber nicht hinlänglich grosse Ablenkungen an meiner Boussole, um den zeitlichen Verlauf derselben zu zergliedern. Sollte sich künftig zeigen lassen, dass die fragliche Erscheinung nicht bloss in den Besonderheiten der Wärmeleitung aus dem Muskel in die Thermosäule ihren Grund hat, so wäre sie von hohem Interesse. Sie wäre alsdann ein Beweis dafür, dass auch nach Ablauf des ganzen Erregungsvorganges Wärme im Muskel entwickelt wird, d. h. chemische Prozesse in demselben verlaufen. Von vorneherein

ist dies höchst wahrscheinlich, ich möchte fast sagen gewiss, da ja der Muskel in der auf eine Reizung folgenden Zeit sichtliche Veränderungen erleidet, insbesondere die oft sehr lang andauernde Wiederausdehnung und dann eine gewisse Erholung von der Ermüdung, die auch ohne Blutzufuhr stattfindet. Es fragt sich nur, ob bei diesen Vorgängen eine merkliche Wärmemenge entwickelt wird.

Vielleicht liegt hier der Schlüssel zu einer überaus merkwürdigen Beobachtung Heidenhain's. Bekanntlich fand derselbe, dass ein ermüdeteter Muskel bei annähernd gleicher mechanischer Leistung die Temperatur der angelegten Thermosäule lange nicht so viel erhöht, wie ein frischer Muskel. Man wird sich nun wohl nur schwer entschliessen zu der Annahme, dass der Muskel im ermüdeten Zustande zu einer bestimmten mechanischen Leistung weniger Material verbraucht, als im frischen. Viel weniger Bedenken wird offenbar die Annahme haben, dass der Materialverbrauch im Ganzen beide Male derselbe ist, dass aber bei ermüdetem Zustande des Muskels die späteren Stadien der Zersetzung langsamer verlaufen, so dass die ganze Wärmemenge in einer viel längeren Zeit entwickelt wird, als bei frischem Zustande. Dies würde zur Folge haben, dass beim ermüdeten Muskel mehr Wärme verloren geht und folglich keine so grosse Temperaturerhöhung der Säule erzielt wird, als beim frischen Muskel.

VII.

Ueber die Wärmeentwicklung bei der Muskelzuckung.

Von

A. Fick*).

(Nach Versuchen vom Verfasser und Dr. Karl Harteneck, Assistent
am physiologischen Institute.)

Es ist offenbar eine an sich schon interessante Frage der Muskelphysiologie, welcher Bruchtheil der von chemischen Kräften im Muskelgewebe geleisteten Arbeit zur Ueberwindung mechanischer Gegenkräfte bei der Zusammenziehung verwandt werden kann? Der Rest der chemischen Arbeit, so setzt man allgemein und wohl mit Recht als selbstverständlich voraus, wird zur Erzeugung von Wärme verwandt. Die Lösung dieser Frage könnte aber noch ein allgemein physiologisches Interesse haben, worauf wir gleich hier im Anfang der Darstellung unserer Untersuchung aufmerksam machen möchten. Schon vor längerer Zeit nämlich hat Helmholtz auf Grund von Betrachtungen, in welche allerdings manche hypothetische Faktoren eingingen, dargethan, dass von der gesammten im menschlichen Körper geleisteten Arbeit chemischer Kräfte möglicherweise der fünfte Theil zur Ueberwindung mechanischer Gegenkräfte durch Muskelthätigkeit verwandt werden könnte und nur $\frac{4}{5}$ jener chemischen Arbeit freie Wärme erzeugten. Hiernach wird man geneigt sein zu vermuthen, dass von der im Muskel selbst von chemischen Kräften geleisteten

*) Aus Pflüger's Archiv für die gesammte Physiologie. Bd. 16. 1878.

Arbeit ein viel grösserer Bruchtheil als $\frac{1}{5}$ zur Ueberwindung mechanischer Gegenkräfte verwandt werden könne, indem man voraussetzt, dass von den im ganzen Körper mit positiver Arbeit chemischer Kräfte einhergehenden Prozessen (Oxydationen) ein grosser Theil in anderen Geweben verläuft, wo von einer mechanischen Wirkung der Arbeit gar keine Rede sein kann, wo also der Effekt ein rein thermischer sein muss. Nehmen wir z. B. an, von dem ganzen Betrage der Oxydationen verlaufen drei Fünftheile in anderen Geweben, zwei Fünftheile im Muskelgewebe — sei es, dass wir nach oxydirten Massen, sei es, dass wir nach Stadien der Oxydation zu scheiden hätten — dann müsste man nach den Helmholtz'schen Zahlen annehmen, dass von der im Muskel geleisteten chemischen Arbeit die Hälfte äussere mechanische Wirkungen haben könnte, denn diese Hälfte von $\frac{2}{5}$ wäre gerade $\frac{1}{5}$ der ganzen durch die Gesamtoxydation dargestellten chemischen Arbeit.

Sollte nun aber die thermodynamische Untersuchung des Muskels für sich vielleicht herausstellen, dass von der in ihm geleisteten chemischen Arbeit selbst schon nur ein kleiner Bruchtheil, der $\frac{1}{5}$ gar nicht viel übertrifft, mechanische Wirkung ausübt, dann wäre dadurch bewiesen — immer den Helmholtz'schen Koeffizienten als richtig vorausgesetzt, — dass der ganze Betrag der Oxydationen fast ausschliesslich im Muskel verläuft, dass ausserhalb der Muskeln nur verschwindende Mengen von Brennstoff zur Oxydation kommen, resp. dass die Stadien der Oxydation des Muskelbrennstoffes, die etwa noch ausserhalb des Muskelgewebes verlaufen, ohne irgend erhebliche Arbeitsleistung der dabei wirksamen chemischen Kräfte geschehen. Wir werden auf die Erörterung dieser Alternative am Schlusse der Darstellung unserer Untersuchung zurückkommen, welche zu dem Zwecke unternommen wurde, womöglich eben die Eingangs gestellte Frage zu beantworten, welcher Bruchtheil der chemischen Arbeit im Muskel der mechanischen Leistung zu Gute kommt? Selbstverständlich kann eine solche Aufgabe bei dem heutigen Stande der Versuchswege nur am Froschmuskel in Angriff genommen werden, der daher unser ausschliessliches Versuchsmaterial abgegeben hat. Inwieweit die gewonnenen Ergebnisse auf das Muskelgewebe anderer Thierklassen übertragbar sind, das ist eine Frage für sich.

Um die gestellte Aufgabe zu lösen, müssen zwei Grössen in absolutem Maasse bestimmt werden, nämlich die gesammte mechanische Wirkung, welche eine Muskelmasse bei einer Zusammenziehung oder bei einer Gruppe von solchen hervorgebracht hat in Arbeitsmaass

gemessen und zweitens der gesammte Betrag von positiver Arbeit, welchen die chemischen Kräfte der Muskelatome während dieses Vorganges geleistet haben. Die Werthe dieser letzteren Grösse wird man numerisch am zweckmässigsten in thermischem Maasse zunächst angeben. Es sei gleich hier bemerkt, dass wir bei der Kleinheit der Beträge in beiden Grössengattungen, mit denen wir es hier zu thun haben, die Einheiten beider Millionen Mal kleiner genommen haben, als gewöhnlich zu geschehen pflegt. Die Arbeitseinheit ist also im Folgenden immer das Grammillimeter und die Wärmeeinheit ist diejenige Wärmemenge, welche die Temperatur eines Milligrammes Wasser von 0 auf 1° C. erhöht. Diese Wärmemenge könnte man passend Mikrocalorie nennen und soll dieselbe durch mc. angedeutet werden.

Der bei weitem schwierigere Theil der Aufgabe ist natürlich die Bestimmung des Betrages von Arbeit, welchen die chemischen Kräfte im Muskel bei dem Vorgange geleistet haben. Prinzipiell hat es freilich keine Schwierigkeit. Wenn nämlich bei dem Versuche die mechanischen Wirkungen des Muskels sämmtlich wieder rückgängig gemacht sind durch Wiederherabfallen der gehobenen Last, dann kann offenbar die Gesamtwirkung der geleisteten chemischen Arbeit nur in Erzeugung von Wärme bestehen, und zwar muss die ganze erzeugte Wärmemenge im Muskel selbst zum Vorschein kommen, von den minimen Spuren abgesehen, die etwa durch Reibung und Erschütterung der Theile des Apparates in diesen selbst entwickelt werden. Richtet man also den Versuch so ein, dass schliesslich keine äussere mechanische Wirkung übrig bleibt und gelingt es, die im Muskel frei werdende Wärme zu messen, so hat man in ihr das Maass der von chemischen Kräften geleisteten Arbeit. In der That wird man kaum im Ernst daran denken können, dass die Oxydation im Muskel noch andere als thermische (resp. mechanische) Wirkungen hervorbringen, wie etwa wesentliche Zustandsänderungen der Muskelsubstanz selbst, denn die Massen, um deren Verbrennung es sich handelt, sind ganz winzige und erleiden offenbar auch ganz analoge Aenderungen ihres Zustandes wie bei den Verbrennungen, denen man sie ausserhalb des Muskels unterwerfen kann und bei denen man ihre Verbrennungswärme bestimmen würde. Im übrigen bleibt aber die ganze Masse des Muskels nach dem Versuche dasselbe was sie vorher war, ja nicht einmal Ermüdung ist bei den meisten unserer Versuche zu bemerken. Wenn man aber an elektrische Nebenwirkungen des Muskelchemismus denken wollte, so würde es ein Missverständniss sein, wollte man diese von den thermischen ausscheiden, da ja beim

elektrischen Strom allemal die gesammte Arbeit, welche seine Erhaltung kostet, schliesslich Wärme erzeugt.

Zur Bestimmung der gesammten im Muskel erzeugten Wärmemenge kann man wohl füglich nur einen Weg zu betreten versuchen. Man misst die Temperaturerhöhung, welche der Muskel erleidet und misst zweitens die Wärmekapazität seiner Masse. Das Produkt beider Grössen ist die Wärmemenge, welche er am Ende des Versuches mehr enthält, als zu Anfang. Diese Wärmemenge ist nun allerdings nur unter gewissen Voraussetzungen derjenigen gleich, welche während des Versuches im Muskel entwickelt ist. Man kann nämlich die Temperaturerhöhung nur an einer Stelle des Muskels messen, und andererseits wird von der gebildeten Wärme schon während der Dauer des Versuches etwas an die Umgebung abgeleitet werden, wenn zu Anfang Gleichgewicht der Temperaturen bestand. Die Zunahme des Wärmehaltes wird also nur dann das gesuchte Maass sein, wenn man erstens annimmt, dass die Temperatur überall im Muskel um gleichviel erhöht wird, und zweitens, dass der Wärmeverlust während des Versuches verschwindend klein ist. Die erstere Annahme dürfte wohl ganz unbedenklich sein, wenn die Muskelmasse überall gleichartig ist und überall in gleicher Weise gereizt wird. Die zweite Annahme wird um so eher zulässig sein, je kürzere Dauer der einzelne Versuch hat. In unseren Versuchen handelt es sich nur um eine Dauer von 7 bis höchstens 10 Sekunden. Jedenfalls wird sich die hier berührte und die noch weiter zu erörternden Fehlerquellen dahin vereinigen, die gemessene Wärmemenge kleiner erscheinen zu lassen als die im Muskel wirklich erzeugte Wärme ist, soweit diese Fehlerquellen aus der Messung der Temperaturerhöhung herfliessen. Was den anderen Faktor betrifft, so haben wir für einstweilen die specifische Wärme der Muskelsubstanz der des Wassers gleich gesetzt. Zwar liegt eine uns im Augenblicke nicht gegenwärtige Angabe vor, wonach die specifische Wärme des Muskels noch grösser wäre als die des Wassers. Bei der grossen Schwierigkeit solcher Bestimmungen erscheint uns indessen diese Angabe sehr zweifelhaft und vermuthen wir, dass die fragliche specifische Wärme wohl eher etwas kleiner sein dürfte. Sehr gross wird indessen der Unterschied keinesfalls sein, da ja der lebende Muskel zu mindestens $\frac{3}{4}$ aus wirklichem freiem Wasser besteht. Wir haben also die Wärmekapazität der dem Versuche unterworfenen Muskelmasse einfach ihrem Gewichte in Milligrammen gleich gesetzt.

Sofern die besprochenen Annahmen zugelassen werden, kommt nun Alles darauf hinaus, die bei dem Versuche stattfindende

Temperaturerhöhung des Muskels zu messen. Es versteht sich wohl von selbst, dass eine solche Messung nur auf thermoelektrischem Wege angestrebt werden kann, wie dies bisher auch immer geschehen ist. Leider konnten wir aber nicht daran denken, zu diesem Zwecke den so überaus sinnreichen und empfindlichen Apparat Heidenhain's zu verwenden, dessen Vorzüglichkeit wir in verschiedenen früheren Untersuchungen schätzen gelernt haben. Die Brauchbarkeit dieses Apparates reicht nur so weit, als es sich darum handelt, bei rasch aufeinanderfolgenden Versuchen zu ermitteln, in welchem mehr, in welchem weniger Wärme frei wird. Eine absolute Bestimmung der Temperaturerhöhung des Muskels liesse sich damit selbst dann nicht ausführen, wenn der Apparat in der Weise graduirt wäre, dass man angeben könnte, welcher Temperaturdifferenz der beiden Säulenflächen eine jede Ablenkung der Boussole entspräche. In der That liegt ja die Vorderfläche der Thermosäule der äusseren Muskeloberfläche nur an, und bei der Temperaturerhöhung der letzteren wird sich ein Wärmestrom in's Innere der Säule ergiessen, der jeder Schicht der Säule im Bereiche der Löthung eine andere Temperatur ertheilt, der oberflächlichsten die höchste, der tiefsten die niedrigste. Die elektromotorischen Kräfte werden nun dem Unterschiede zwischen der mittleren Temperatur der vorderen Löthstellen und der Temperatur der hinteren entsprechen. Diese mittlere Temperatur einer vorderen Löthstelle ist aber sicher nicht die des Muskels und steht zu derselben in keinerlei auch nur vermuthungsweise angebarem Verhältnisse.

Die Heidenhain'sche Thermosäule musste also jedesfalls durch eine andere ersetzt werden, aber auch die Wiedemann'sche Boussole mit Astasirung durch einen festen Magnet war für unsere Zwecke nicht brauchbar. Bestimmungen, wie wir sie vorhatten, erfordern einen Apparat, dessen Empfindlichkeit über Wochen und Monate hinaus für hinlänglich konstant gelten darf, weil sonst für jeden Versuchstag resp. für jede Versuchsstunde eine besondere Graduirung erforderlich sein würde, die für sich schon eine Stunden in Anspruch nehmende Arbeit ist. Eine konstante Empfindlichkeit kann aber eine Boussole mit festem Astasirungsmagnet gar nicht besitzen. Wenn nämlich auch die Intensitätsschwankungen des Erdmagnetismus nur kleine Bruchtheile seines gesammten Betrages ausmachen, so dürften sie doch sehr in Betracht kommen gegen die Differenz zwischen ihm und dem Magnetismus des astasirenden Stabmagneten, welche Differenz ja um einen hohen Grad von Astasie zu erzielen fast der Null gleich zu machen ist. Bei einer derartigen Astasirung wird demnach die übrig

bleibende Richtkraft und mithin die Empfindlichkeit mit der Intensität des Erdmagnetismus sehr merklich schwanken. Anders ist es dagegen bei einem astatischen Nadelpaar. Hier wird die Richtkraft nur im gleichen Verhältnisse variiren wie der Erdmagnetismus selbst.

Wir haben dieser Erwägung entsprechend einen Thermomultiplikator mit astatischem Nadelpaar verwendet ohne festen Magnet, dessen Ablenkungen in gewöhnlicher Weise durch Fernrohr und Spiegel beobachtet wurden. Anfangs versuchten wir die Schwingungen durch Reibung eines Metallplättchens in Flüssigkeit zu dämpfen, da aber dies durchaus nicht gelang, gaben wir jede Dämpfung auf und fanden, dass es wenigstens für unsere Versuche auch prinzipiell zweckmässiger ist, ein wenig gedämpftes Magnetsystem zu verwenden und jedesmal einige Schwingungen desselben zu beobachten und zu notiren.

Die Konstanz der Empfindlichkeit unserer Boussole erwies sich durch verschiedene Graduirungen, die Wochen und Monate auseinanderlagen, als wahrhaft erstaunlich. Auch zeigte es sich, dass die Ablenkungen des Magnets, soweit die Skala reichte, der Stromstärke hinlänglich genau proportional waren, ganz unabhängig davon, welche Gleichgewichtslage der Magnet gerade einnahm. Auch zeigte sich stets genau dieselbe Ablenkung nach der einen wie nach der anderen Seite der Gleichgewichtslage, wenn derselbe Strom abwechselnd in entgegengesetzten Richtungen durch den Multiplikator geleitet wurde.

Es war nun zweitens nöthig, eine Thermosäule herzustellen und dem Muskel zu applizieren, so dass man wenigstens mit grosser Wahrscheinlichkeit voraussetzen darf, dass die durch die Ablenkung des Multiplikators angezeigte Temperatur des einen Säulenendes auch wirklich die Temperatur des Muskels sei. Offenbar ist hierzu vor Allem unerlässlich, dass das betreffende Säulenende der Muskelmasse nicht äusserlich anliegt, sondern möglichst in die Mitte derselben versenkt ist. Man hat wohl früher schon zu diesem Zwecke ein nadel förmig zugespitztes Thermoelement in den Muskel eingestochen. Dies führt aber mehrere Uebelstände mit sich. Einerseits giebt ein einzelnes Thermoelement sehr wenig elektromotorische Kraft, so dass man, um ordentliche Ausschläge an der Boussole zu erhalten, einen für quantitative Bestimmungen unbrauchbaren Astasiegrad anwenden müsste. Andererseits wird das Einstechen einer Nadel leicht die nächst anliegenden Muskelfasern tödten, so dass dann die Löthstelle nur mittelbar die Wärme von den thätigen Muskeltheilen zugeleitet bekäme. Durch einige Kunstgriffe ist es uns, glauben wir, gelungen, diese Uebelstände vollständig zu beseitigen. Zunächst haben wir an die

Stelle des zu Versuchen über Muskelphysiologie mit Vorliebe benutzten Gastrocnemius ein anderes Präparat gesetzt, das für unsere Versuche wie gemacht ist. Präparirt man nämlich von beiden Schenkeln des Frosches die Muskelmassen, welche auf der inneren Seite des Oberschenkels vom Becken zur Tibia überspringen und nimmt die sämtlichen übrigen Muskeln, sowie auch noch den Sartorius und Biceps nebst dem Schenkelknochen fort, befestigt sodann das Becken mit senkrechter Medianebene, so hängen die präparirten Muskelmassen in breiter Fläche einander innigst berührend senkrecht herab, als wären sie eine zusammenhängende Masse. Dies Präparat lässt sich sehr leicht mit Schonung der sämtlichen zugehörigen Nerven ausführen und wenn man unten kleine Stückchen der Ober- und Unterschenkelknochen an den Muskelmassen sitzen lässt, kann man an dieselben einen Faden beiderseits festbinden, der schlingenförmig zwischen beiden herabhängt, in welche Schlinge dann ein Häkchen eingehakt werden kann, an welchem irgend eine passende Last abwärts zieht.

In den Spalt zwischen der rechten und linken Muskelmasse lässt sich ganz vortrefflich das eine Ende einer mehrgliedrigen Thermosäule einschieben. Dasselbe wird die beiden Massen auch nicht auseinanderdrängen, wenn nur die Elemente recht platt und dünn gebildet sind. Sie können ohne Schaden ziemlich breit und lang sein, denn in der Flächenausbreitung des Spaltes ist von oben nach unten und von vorn nach hinten reichlich Platz.

Thermosäulen solcher Art verschafften wir uns eine grössere Anzahl. Sie waren aus Eisen und Neusilberdrähten gebildet. Die nach der einen Seite gerichteten Enden der Drähte waren durch Hämmern und Feilen auf die Dicke eines Papierblattes gebracht, und nur an der alleräussersten Spitze mittelst einer äusserst dünnen Zinnschicht zusammengelöthet. Wir haben solcher Säulen mehrere von 6 Gliedern, eine von 10 und eine sogar von 12 Gliedern verwendet¹⁾. Von jeder konnte das Ende bis auf die Tiefe von etwa 4 bis 5 Millimeter zwischen die Muskeln versenkt werden, ohne dass dieselben irgend erheblich auseinander geklafft hätten. Die Löthstellen befanden sich dabei ganz im Innern der Gesamtmasse, ohne beim Eindringen auch

1) Die im Texte beschriebenen Säulen hat der im feinen Löthen sehr gewandte Gehilfe am hiesigen physiologischen Institute, C. Zwickler, in vorzüglicher Weise hergestellt, der auch für andere, welche damit zu arbeiten wünschen, solche anfertigen würde.

nur eine einzige Faser im Geringsten verletzt zu haben. Die freien Enden der Säule standen in Quecksilbergefässen auf dem Boden auf, was der Säule eine hinlängliche Beweglichkeit bei der Zuckung sicherte und von den Quecksilbergefässen ging dann die Leitung zum Multiplikator.

Bei dieser Anordnung und der geringen Masse der Säulenenden aus einem Material von kleiner Wärmekapazität darf man wohl erwarten, dass fast momentan die Löthstellen die Temperatur der umgebenden Muskelmasse annehmen. Dies wird besonders deswegen statt haben, weil auch noch die an die Löthstellen angrenzenden Theile der Drähte in die Muskelmasse versenkt sind.

Mit dieser bloss apriorischen Betrachtung haben wir uns natürlich nicht begnügt, um so weniger, als sie aufhören würde, stichhaltig zu sein, wenn zwischen der Wärmeleitungsfähigkeit der Muskelsubstanz und der unserer Neusilber- und Eisendrähte ein allzugrosser Unterschied bestände. Wäre nämlich die letztere unendlich gegen erstere, so würden die Löthstellen nur aus den nächstangrenzenden Theilen der Muskeln Wärme beziehen und also eine viel zu kleine Temperaturerhöhung erleiden. Zur Begründung unseres Prüfungsverfahrens kann folgende Betrachtung dienen. Wenn wirklich bei einer gewissen Feinheit der Thermosäule ihre Löthstellen die Temperatur des Muskels merklich genau annehmen, dann kann eine weitere Steigerung dieser Feinheit d. h. eine noch weitere Verkleinerung der Masse ihrer Enden keinen Erfolg mehr haben. Es müssen dann zwei Thermosäulen von merklich verschiedener Dicke unter gleichen Umständen angewandt dieselbe Temperaturerhöhung zeigen und umgekehrt, wenn dies der Fall, so liegt darin eine Gewähr für die Zuverlässigkeit der Aussagen der Thermosäule. Solche Vergleichen haben wir in der That unter unseren drei sechsgliedrigen Thermosäulen angestellt. Zwei dieser Säulen waren an ihren zwischen die Muskeln geschobenen Enden sehr dünn, jedoch war zwischen ihnen immer noch ein sehr merklicher Unterschied, den wir freilich nicht in Zahlen angeben können. Es zeigte sich nun, dass die Ausschläge, welche 10 Zuckungen desselben Muskelpaares bei gleicher Belastung bei successiver Anwendung dieser beiden Säulen hervorbrachten, merklich gleich waren und auch die dritte Säule, deren Spitzen wenigstens 10 Mal mehr Masse hatten, als die Spitzen der feinsten, gab von demselben Muskelpaare Ausschläge, die von den Ausschlägen der feinsten nur um etwa $\frac{1}{5}$ differirten. Es war also bei der bedeutend gröberen Säule offenbar schon nahezu die Grenze erreicht, bei welcher die Säulenspitzen momentan

fast genau die Temperatur des Muskels annehmen, und wir glauben behaupten zu dürfen, dass bei den zwei feineren Säulen die fragliche Grenze wirklich erreicht war. Wir werden einen unserer Vergleichsversuche weiter unten numerisch mittheilen.

Der ganze thermoelektrische Apparat ist nun zu graduiren. Dazu ist einerseits die Bestimmung aller Widerstände in dem Thermokreise erforderlich und andererseits die Kenntniss der elektromotorischen Kraft der verschiedenen in Anwendung gezogenen Thermosäulen für eine gegebene Temperaturdifferenz ihrer beiden Seiten. Die Widerstände wurden in gewöhnlicher Weise mittelst des Wheatstone'schen Stromnetzes gemessen. Als Masstab diente ein Rheochord nach du Bois-Reymond's Konstruktion aus der Werkstätte Sauerwald's. Im Vertrauen auf die Güte der Arbeit dieses Künstlers haben wir eine eingehende Prüfung des Werkzeuges unterlassen, um so mehr, als uns wesentliche Fehler doch nicht hätten entgehen können. Eine allerdings nur flüchtige Vergleichung der Einheit von Sauerwald's Rheochord mit der Siemens'schen Einheit haben wir ausgeführt, das Ergebniss derselben hat indessen für unseren Zweck kein Interesse. Um die elektromotorischen Kräfte der Thermosäulen zu bestimmen, wurden von den Neusilber- und Eisendrähten, aus welchen sie gefertigt waren, an verschiedenen Stellen Probestücke genommen und zu grösseren eingliedrigen Ketten zusammengelöthet. Die Löthstellen eines solchen Probeelementes wurden nun in grosse Wassermassen eingesenkt, deren Temperatur mittelst feiner Thermometer aus der Werkstätte von Geissler in Bonn gemessen wurde. Das Element war zum Kreise geschlossen durch unseren Multiplikator, doch war in die Leitung noch das Rheochord aufgenommen, so dass man den Gesamtwiderstand zwischen gewissen Grenzen willkürlich verändern konnte. Bei jedem Versuche derart wurden für sehr verschiedene Temperaturdifferenzen und sehr verschiedene Widerstände die Ablenkungen der Multiplikatornadel beobachtet. Man bekam so jedesmal eine grosse Anzahl einander gegenseitig kontrollirender Bestimmungen der elektromotorischen Kraft eines Neusilber-Eisenelementes für 1° Temperaturdifferenz. Als numerischen Werth dieser mit ε zu bezeichnenden elektromotorischen Kraft nehmen wir an die Ablenkung unseres Multiplikators in Skalentheilen (Millimeters), welche ein Neusilber-Eisenelement bei 1° Temperaturdifferenz seiner Löthstellen hervorbringt, wenn der Gesamtwiderstand in der Leitung 1000 mm Rheochordlänge beträgt. Für diese Grösse ergab sich bei den verschiedenen aus den verschiedensten Gegenden

des benutzten Drahtes angefertigten Probeelementen und zu verschiedenen Zeitpunkten, die durch Monate von einander getrennt waren, immer sehr annähernd derselbe Werth, den wir in runder Zahl = 104 setzen können. Die bei einer Versuchsreihe aus den mit verschiedenen Temperaturdifferenzen und verschiedenen Widerständen gemachten Einzelbestimmungen berechneten Werthe zeigten nur regellose Abweichungen vom Mittelwerthe und keine gesetzmässige Abhängigkeit vom Widerstande oder der Temperaturdifferenz resp. der Stromstärke. Hierin liegt die Garantie, dass bei unserem Apparat die Ablenkung des Magnets der Stromstärke genau proportional ist.

Ist nun einmal die oben definirte Grösse ε numerisch bestimmt, so kann man aus der bei einem Versuche beobachteten Ablenkung die Temperaturerhöhung des Muskels sofort berechnen. Der Gang des Versuches, soweit er die Bestimmung der Temperaturerhöhung angeht, ist nämlich dieser. Nach Aufhängung des Präparates besteht selbstverständlich immer eine sehr erhebliche Temperaturdifferenz zwischen dem in die Muskelmasse versenkten Säulenende und dem freien, welches in ein anderes Muskelstück oder in einem Bausch nassen Fliesspapiers eingehüllt ist. Diese Differenz ist regelmässig so gross, dass sie die Skala weit aus dem Gesichtsfelde treibt. Jetzt wird gewartet, bis diese Temperaturdifferenz so weit ausgeglichen ist, dass der weitere Ausgleich so langsam vor sich geht, dass der Magnet im Laufe einer Minute weniger als 10 mm durchläuft. Vollständige Ausgleichung der Temperaturen würde wohl nie eintreten, da trotz aller Vorsichtsmassregeln immer Ursachen vorhanden sind, welche elektromotorische Kräfte im Kreise setzen. Während der Versuch stattfindet, sind also solche stets noch vorhanden, die aber für die wenigen Sekunden der Versuchsdauer für unveränderlich gelten dürfen. Wird zum Maasse dieser elektromotorischen Kräfte ebenfalls die Ablenkung genommen, welche sie in einer Leitung von 1000 mm Widerstand an unserer Boussole hervorbringen wird, so hat man zwischen der beim Beginne des Versuches beobachteten merklich konstanten Ablenkung A , der sie hervorbringenden elektromotorischen Kraft E und dem bekannten Gesamtwiderstand W im ganzen Thermokreise die Gleichung

$$\frac{1000 \cdot E}{W} = A \dots (1)$$

Nun geschieht die Reizung des Muskels mit der festgesetzten Zahl von Schlägen. Die dadurch bedingte Temperaturerhöhung des einen Endes der Thermosäule setzt eine neue elektromotorische Kraft in den Kreis, welche in gleichem oder in entgegengesetztem Sinne wie E wirken

kann. Der Magnet setzt sich demgemäss in Bewegung im ersten Falle von der Gleichgewichtslage hinweg, im anderen Falle nach ihr hin. Offenbar muss er vermöge seiner Trägheit über die neue Gleichgewichtslage hinausgehen, welche ihm die veränderte Summe elektromotorischer Kräfte anweisen würde, wenn sie dauernd wirksam bliebe. Die Zeit, welche vom Beginne der Reizung verstreicht, bis zu dem Augenblicke, wo der Magnet seine äusserste Lage erreicht, dauert nur einige Sekunden länger als die Reizzeit selbst, welche in der Regel 5 Sek. oder weniger betrug. Die äusserste Lage des Magnets wird notirt und ebenso die äussersten Lagen des Magnets bei den folgenden Schwingungen, welche der Magnet ausführt. Wir machen nun die Voraussetzung, dass während der ersten Schwingung, die wie jede folgende etwa 5 Sek. in Anspruch nimmt, die Temperatur des Säulenendes merklich konstant ist. Dann wird die Mitte zwischen den äussersten Lagen der ersten Schwingung der Punkt sein, dessen Abstand von der Gleichgewichtslage bei offenem Kreise massgebend ist für die ganze Summe von elektromotorischen Kräften, die während der Schwingung im Thermokreise wirksam sind. Dieser Punkt ist nämlich die neue Gleichgewichtslage, um welche die Schwingung ausgeführt wurde. Eigentlich müsste der Punkt noch einer kleinen Korrektion unterworfen werden, der Dämpfung der Schwingungen entsprechend. Doch kommt diese Korrektion den anderen unvermeidlichen Fehlern gegenüber so wenig in Betracht, dass wir sie uns als eine überflüssige Subtilität erspart haben. Der Abstand des Mittelpunktes der ersten Schwingung von der Gleichgewichtslage bei offenem Kreise sei nun $A \pm a$, so dass a seinen Abstand von der Gleichgewichtslage bei geschlossenem Kreise vor Beginn der Reizung bezeichnet.

Die Gesamtsumme der elektromotorischen Kräfte zur Zeit der ersten Schwingung ist, sofern ausser der Temperaturerhöhung des Säulenendes keine fremde Kraft zur vorhandenen Kraft E hinzutritt $E \pm n \cdot \epsilon \cdot x$ wenn n die Anzahl der Säulenelemente und x die Temperaturerhöhung in Graden bedeutet. Man kann also die Gleichung bilden

$$\frac{1000 (E \pm n \cdot \epsilon \cdot x)}{W} = A \pm a \dots (2)$$

Zieht man hiervon die Gleichung (1) ab, so erhält man die Gleichung

$$\frac{1000 \cdot n \cdot \epsilon \cdot x}{W} = a \quad \text{oder}$$

$$x = \frac{W \cdot a}{1000 \cdot n \cdot \epsilon} \dots \dots (3)$$

Hat man also den Koeffizienten $\frac{W}{1000 \cdot n \cdot \epsilon}$, der lediglich von den Konstanten des Apparates abhängt, einmal berechnet, so braucht man nur mit ihm zu multiplizieren den Abstand des Mittelpunktes der ersten Schwingung von der konstanten Gleichgewichtslage bei geschlossenem Kreise, um die Temperaturerhöhung in Bruchtheilen des Centigrades zu erhalten.

Was die Voraussetzung betrifft, dass während der Dauer der ersten Schwingung noch keine merkliche Wärmemenge verloren geht, so findet sie darin ihre wesentliche Stütze, dass die Mittelpunkte der zweiten und dritten Schwingung nicht viel näher an der Gleichgewichtslage bei geschlossenem Kreise liegen als der der ersten. Einigemale ist es uns sogar vorgekommen, dass die Mittelpunkte der zweiten und dritten Schwingung noch weiter von der Ruhelage abwichen, was auf eine erst nachträgliche Erwärmung des Säulenendes deutet. Dies sind indessen jedenfalls fehlerhafte Versuche, die immer auffallend kleinen Werth der Temperaturerhöhung ergaben. Es mag hier wiederholt darauf hingewiesen werden, dass jedesfalls alle Fehler, die bei der Bestimmung der Temperaturerhöhung x gemacht werden, dahin wirken müssen, den Werth derselben zu klein erscheinen zu lassen.

Bezüglich der Reizung des Präparates haben wir zunächst eine methodische Bemerkung zu machen, die jedem, der sich mit Untersuchungen über Muskelwärme beschäftigt hat, vielleicht verwunderlich oder gar verdächtig sein wird, von deren Richtigkeit man sich aber leicht überzeugen kann. Schon vor mehreren Jahren war dem Verfasser bei Gelegenheit von Versuchen über Muskelwärme, die nicht veröffentlicht worden sind, aufgefallen, dass ein Muskel durch einen elektrischen Strom, welcher ihn durchfließt, und der hinlänglich stark ist, um ihn zur kräftigsten Zusammenziehung zu bringen, absolut nicht merklich erwärmt wird. Selbst mit dem Heidenhain'schen Apparat, der viel empfindlicher ist, als der bei den gegenwärtigen Versuchen angewandte, war kaum eine merkliche Spur von Erwärmung an einem todtten Muskel nachzuweisen, wenn derselbe vom Strome von 24 Daniell'schen Elementen mehrere Sekunden lang durchflossen wurde. Induktionsschläge von kolossaler Stärke brachten vollends gar keine sichtbare Spur von Erwärmung hervor. Man kann also entschieden behaupten, dass die Wärme, welche durch das Fließen eines heftig reizenden elektrischen Stromes im Muskel ohne allen Zweifel erzeugt wird, jedesfalls unendlich klein ist gegen die Wärme, welche die

dadurch im Muskel ausgelösten chemischen Prozesse bei der Zusammenziehung entwickeln. Diese Thatsache beweist, dass die Arbeit der den Erregungsprozess auslösenden Kräfte unendlich klein ist gegen die Arbeit der ausgelösten Kräfte. Das hat an sich schon ein gewisses Interesse, sofern man dadurch zu der Vermuthung berechtigt ist, dass auch bei der natürlichen Auslösung des Erregungsprozesses durch den Vorgang der Nervenirregung die Arbeit, welche die Nervenkräfte leisten, nur unendlich geringfügig zu sein braucht. Für die myothermische Versuchstechnik hat es aber das grosse Interesse, dass wir nun nicht mehr darauf beschränkt sind, in allen myothermischen Versuchen nur vom Nerven aus zu reizen, sondern ganz dreist den Muskel direkt elektrisch reizen dürfen. Hieran hindert uns auch nicht etwa der Umstand, dass sich vom reizenden Strome selbst Zweige in die Multiplikatorleitung ergiessen könnten. Wenn dies auch wirklich in erheblichem Maasse der Fall sein sollte, so würden diese Stromschleifen auf den Magnet doch nur wie ein momentaner Stoss wirken, der die Amplitude der ersten nach Ablauf der Reizung erfolgenden Schwingung vergrössern oder verkleinern könnte, der aber keinerlei Einfluss hat auf die Mittellage, um welche herum die erste Schwingung erfolgt; nur diese Mittellage aber ist für die durchschnittliche Temperatur während der Dauer dieser Schwingung massgebend.

Für die Versuche mit unserem Präparate hat die Zulässigkeit der direkten Muskelreizung einen grossen Werth. Zwar sind die beiden plexus ischiadici von der Wirbelsäule bis zum Eintritt zwischen die Muskelmassen genügend lang, um sie über zwei Drahtelektroden zu legen, und haben wir dies auch bei allen unseren Versuchen ausgeführt, aber es macht sich doch oft schon bald das Absterben des Nerven im Laufe des Versuches bemerkbar, da man gezwungen ist, die Elektroden dem centralen Nervenende sehr nahe zu bringen. Ausserdem ist es bei unserem Präparate unvermeidlich ganz in der Nähe der zahlreichen Nervenverzweigungen zu hantiren, welche in die zu untersuchenden Muskeln eintreten, und es ist oft der Verdacht nicht auszuschliessen, dass einzelne dieser Zweige zerrissen sind und dann nicht alle Muskelfasern des Präparates gleichmässig gereizt werden. So haben wir denn in unseren späteren Versuchen vorzugsweise direkte Muskelreizung angewandt, indem wir von zwei mit der Induktionsrolle verknüpften dünnen Kupferdrahtschlingen die eine um das Becken, die andere um die am Knie befestigten Sehnen legten.

Die Reizung wurde in allen Versuchen durch Induktionsschläge bewerkstelligt, und zwar machte eine ziemlich verwickelte Verknüpfung

des Induktionsapparates, mit der Unterbrechungsuhr, den nöthigen Wippen und Schlüsseln u. s. w., deren Beschreibung wir dem Leser ersparen wollen, folgendes möglich: so lange der Beobachter am Fernrohr einen ihm zur Hand befindlichen Schlüssel offen hielt, ging alle halbe Sekunde ein Oeffnungs-Induktionsschlag entweder durch den Nerven oder durch den Muskel des Präparates, je nachdem eine in den Kreis der sekundären Rolle eingeschaltete Wippe ohne Kreuz die eine oder die andere Lage hatte. Durch eine andere Wippe mit Kreuz konnte dem Strome im Muskel nach Belieben die aufsteigende oder absteigende Richtung gegeben werden.

Endlich ist noch kurz anzugeben, wie die mechanischen Wirkungen des Muskels gemessen werden. Unter dem Tischchen, über welchem in der feuchten Kammer das Präparat mit der Thermosäule und den Elektroden eingeschlossen war, befand sich ein leichter gleicharmiger Holzhebel. An einem Arme desselben griff der Muskel an mittelst eines Zwischenstückes, welches einen in das Tischchen geschnittenen Spalt frei durchsetzte. Auf die Achse des Hebels war noch ein kleines Metallröllchen gesteckt, dessen Halbmesser $\frac{1}{5}$ von der Entfernung des Muskelangriffspunktes von der Achse betrug. An dem Röllchen war ein Faden befestigt und in dem Sinne um dasselbe geschlungen, dass ein an sein freies Ende angehängtes Gewicht den Muskel spannte und bei der Zusammenziehung gehoben werden musste. Der von Last und Muskelzug freie Hebelarm war durch ein Schilfstreifchen verlängert, dessen Spitze von der Achse 4 mal soweit als der Angriffspunkt des Muskels, also 20 mal soweit als der Angriffspunkt der Last entfernt war. Diese Spitze lehnte an die berusste Oberfläche einer sehr langsam sich drehenden Trommel und zeichnete also Striche an derselben, welche den Hub der Last in 20 facher Vergrößerung darstellten. Der zwanzigste Theil der Länge dieser Striche mit ihrer Anzahl und der Last multipliziert ergab also die bei einem Versuche geleistete Arbeit und zwar in Grammillimetern ausgedrückt, wenn die Last in Grammen, die Länge der Striche in Millimetern gemessen war. Als Last durfte indessen nicht das am Röllchen hängende Gewicht allein gerechnet werden. Vielmehr mussten dazu jedesmal 15 g addirt werden, da das Zwischenstück zwischen Muskel und Hebel 3 g wog und bei jeder Zuckung 5 mal höher gehoben wurde als das Gewicht am Röllchen. An die beiden Enden des gleicharmigen Hebels wurden bei manchen Versuchen noch zwei gleich schwere Massen — wir wollen sie Schwungmassen nennen — angesteckt, die sich also gegenseitig aequilibriren, aber die Bewegung des ganzen Systems durch ihre Trägheit verzögern.

Durch dieses Mittel wird die Arbeit einer Zuckung, namentlich wenn dies unter mässiger Belastung geschieht, sehr bedeutend vergrössert. Wie dies zusammenhängt, ist leicht zu sehen und braucht hier um so weniger auseinandergesetzt zu werden, da der Verfasser in einer früheren Veröffentlichung¹⁾ die Sache ausführlich erörtert hat.

Wir wollen nun zunächst die rohen Beobachtungsdata von vier Versuchen mittheilen, welche den Anfang einer am 11. X. 1877 angestellten Versuchsreihe bilden. Die Zahl der Zuckungen war jedesmal 5, die am Röllchen hängende Last betrug 100 g, Schwungmassen waren nicht angesteckt. Im ersten und dritten Versuche wurde der Nerv, im zweiten und vierten wurde der Muskel direkt gereizt, was durch Buchstaben in der zweiten Spalte der Tabelle angedeutet ist. Die angewandte Thermosäule ist sechsgliedrig und mit D bezeichnet.

Rollenabstand in cm	Art der Reizung.	Ruhelage des Magnets in Skalentheilen.	Grenzen der Schwingungen in Skalentheilen
8	N.	425	476 439—466 443—459
8	M.	447	493 460—482 462—476
6	N.	458	501 470—492 473—485
6	M.	469	516 481—505 483—449

Diese Data sind nach den vorstehenden Erörterungen folgendermassen zu behandeln. Im ersten Versuche der Gruppe bewegte sich die erste Schwingung zwischen den Zahlen 476 und 439, dazwischen ist die Mitte 457, ihr Abstand von der zu 425 angegebenen Ruhelage 32 Skalentheile, die zweite Schwingung geschah zwischen den Theilstrichen 439 und 466, Mitte 452, Abstand von Ruhelage 27. Dritte Schwingung 466 bis 443, Mitte 459, Abstand 29, endlich vierte Schwingung 443—459, Mitte 451, Abstand 26 Skalentheile. Dieser Gang der Ablenkung, welche erst im Laufe von 15 Sekunden von 32 auf 26 herabsinkt, zeigt, dass wir wohl berechtigt sind, in der Mittellage der ersten Schwingung nahezu das Maass für die höchste Temperatur sehen zu können, welche das Säulenende überhaupt angenommen hat, um so mehr, als dem Stadium der sinkenden Temperatur

¹⁾ A. Fick, Untersuchungen über Muskelarbeit. Basel 1867. S. 57 u. 58.

doch ohne Zweifel ein Stadium der steigenden vorangehen muss, welches in die Zeit bis zum Erreichen der ersten Exkursionslage fallen muss.

Nimmt man ebenso von den drei anderen Versuchen der Gruppe die Mitte der ersten Schwingung, so ergiebt sich der Reihe nach als Werth der massgebenden Ablenkung 29, 27 und 29. Der Mittelwerth aus den beiden Ablenkungen für die Nervenreizung, das heisst also aus 32 und 27, ist 29,5, der Mittelwerth aus den beiden Versuchen mit Muskelreizung ist 29. Man sieht hieraus, wie genau die Erwärmung bei Nerven und bei Muskelreizung übereinstimmen, woraus allein schon hervorgeht, dass die Durchströmung des Muskels für sich keine merkliche Erwärmung desselben hervorbringt, man also direkte Muskelreizung bei myothermischen Untersuchungen unbedenklich verwenden kann.

Die in allen vier Versuchen fast übereinstimmend gefundene Ablenkung von 29 Skalentheilen ist jetzt in die Gleichung (3) S. 112 als Werth von a einzusetzen. Es ist aber der Widerstand in der Thermosäule $D = 47$, der Widerstand im Multiplikator nebst Zuleitungsdrähten von der Thermosäule $= 150$ ¹⁾, mithin das W unserer Gleichung $= 150 + 47 = 197$; die Zahl der Elemente n ist $= 6$ und die elektromotorische Kraft ε ist $= 104$, also ist die Grösse $\frac{W}{1000 \times n \cdot \varepsilon}$, womit a zu multiplizieren ist, um die Temperaturerhöhung x zu erhalten $= \frac{197}{1000 \times 6 \times 104} = 0,000315$ ²⁾ ($\log 0,499 - 4$). Diese Zahl mit 29 multipliziert giebt 0,0091, welche Zahl die Erwärmung des Muskels in Bruchtheilen des Centigrades angiebt. Da nun die Muskelmasse 5382 mg wog, so ergiebt sich eine während der Leistung entwickelte Wärmemenge von 49 mc.

Die durchschnittliche Höhe der vergrösserten Zuckungen war bei den 4 in Rede stehenden Versuchen 35 mm (von welchem Mittel die einzelnen Werthe sehr wenig abwichen). Da nun in jedem Einzel-

1) In den vier ersten der auf S. 120 und 121 mitgetheilten Tabellen sind die Temperaturerhöhungen mit einem etwas kleineren Werthe berechnet, da die Berechnung schon vor den letzten und genauesten Widerstandsmessungen ausgeführt war. Da indessen die Einführung des verbesserten Widerstandswerthes an den Zahlen nur so kleine Aenderungen bedingt, dass dieselben für die zu ziehenden Folgerungen gar nicht in Betracht kommen, so haben wir die vorher berechneten Werthe einfach beibehalten.

2) Der entsprechende Koeffizient für die später noch öfter gebrauchte Säule E ist 0,000329.

versuch 5 Zuckungen erfolgten und die angehängte Last 100 g betrug, so berechnet sich die mechanische Leistung im Versuche zu

$$\frac{35}{20} \times 115 \times 5 = 1006 \text{ grmm.}$$

Diese Leistung giebt auf thermisches Maass reduziert $\frac{1006}{425} = 2,37 \text{ mc.}$

Die numerischen Ergebnisse der Rechnung wollen wir hier noch nicht besprechen, sondern zunächst einige Versuche folgen lassen, die für Beurtheilung der Methode von Bedeutung sind.

Zur Stütze der Annahme, dass bei den feineren unserer Thermosäulen schon die Grenze merklich erreicht sei, an welcher die Abgabe von Muskelwärme an die Löthstellen gegen den Wärmevorrath in den nächstliegenden Muskeltheilen verschwindet, geben wir die Zahlen eines Vergleichsversuches vom 11. X. 1877 zwischen den 3 Thermosäulen, welche mit A, D und E bezeichnet waren. Die Löthstellen von A haben mindestens 10mal so viel Masse als die von D sowohl als von E; zwischen beiden letzteren ist aber immer noch ein augenscheinlicher Unterschied der Feinheit zu Gunsten von E. Die Last am Röllchen betrug in allen angeführten Versuchen 100 g, der Muskel wog 4296 mg. Wir geben hier die Zeit des Versuches mit an, jedoch nicht die rohen Beobachtungszahlen, sondern bloss die berechnete Wärmemenge und Arbeitsleistung. Jeder Versuch besteht aus 5 Zuckungen.

Zeit des Versuches	Wärmemenge i. mc	Arbeit in grmm	Bezeichn. der Säule
4h33	28,1	773	E
38	27,4	773	E
5h12	28,3	877	D
20	27,7	892	D
49	22,9	833	A
6h 2	22,3	833	A
26	26,3	803	D
37	29,0	803	D
7h11	23,2	803	E
13	33,0	803	E

Nimmt man aus den mit derselben Thermosäule angestellten Versuchen das Mittel, so ergibt sich die Wärme, gemessen mit der Thermosäule E = 28,2, gemessen mit der Thermosäule D = 27,8 und gemessen mit der Thermosäule A = 22,6. Das Resultat dürfte geeignet sein, die oben ausgesprochene Annahme zu rechtfertigen.

Die Mittheilung der zwei folgenden Versuchsreihen hat den Zweck, zu zeigen, dass die Verhältnisse der unter verschiedenen Bedingungen entwickelten Wärmemengen selbst von den weniger feinen unserer Thermosäulen genau richtig angezeigt werden. Beide Reihen sind näm-

lich ausgeführt mit einer B bezeichneten 10gliedrigen Thermosäule, deren Löthstellen vielleicht 10 Mal mehr Masse haben als die der schon erwähnten Säulen D und E. Da wir hier nicht so viel Werth legen können auf den absoluten Werth der Wärmemengen, so geben wir bloss die Werthe der Ablenkungen. Variirt wurde in beiden Reihen die Zahl der Zuckungen, welcher offenbar die entwickelte Wärme genau proportional erscheinen muss, wofern die Messung die Verhältnisse richtig wieder giebt.

Versuch vom 16. V. 1877. Belastung 100 g. Gewicht des Muskels 4426 mg.

Zahl der Zuckungen	Ablenk. a. i. Skalentheilen
5	22,5
10	40
15	60
20	74
15	54
10	35,5
5	17,5

Wenn wir, um den hier sehr bemerkbaren Ermüdungseinfluss zu eliminiren, das Mittel nehmen aus den je zwei Versuchen mit 5, 10 und 15 Zuckungen, so ergiebt sich abgerundet

Zahl der Zuckungen	Ablenkung in Skalentheilen	berechn. a. d. Ablenk. f. 20 Zuckungen
5	20	18,5
10	38	37
15	57	55,5
20	74	74

Eine bessere Uebereinstimmung mit dem theoretisch geforderten Verhältnisse ist man bei so verwickelten Versuchen an lebenden Geweben schwerlich zu erwarten berechtigt.

Versuch vom 18. V. 1877. 100 g Last. Gewicht des Muskels 3951 mg.

Zahl der Zuckungen	Ablenkung in Skalentheilen
3	6,5
6	13,5
9	22
12	28
9	18
6	11
3	4,5

Berechnet man wieder das Mittel aus den je zwei Ablenkungen für 3, 6 und 9 Zuckungen und vergleicht sie mit denen, welche zu erwarten waren nach Massgabe der Ablenkung für 12 Zuckungen, so ergiebt sich

Zahl der Zuckungen	Ablenkung	
	beob. i. Mittel	berechnet
3	5,5	7
6	12,2	14
9	20	21
12	28	28

Die Abweichungen vom theoretisch Geforderten würden noch kleiner erscheinen, wenn man sich die Mühe nehmen wollte, sie nach den Prinzipien der Wahrscheinlichkeitsrechnung auf die 4 Werthe gleichmässig zu vertheilen.

Wir führen jetzt einige Versuchsreihen vollständig vor, von welchen wir glauben, dass sie eine Vorstellung von den absoluten Werthen der Wärmemenge und ihres Verhältnisses zur geleisteten mechanischen Arbeit geben können. Wir haben für diesen Zweck nur solche ausgewählt, welche mit den feinsten Thermosäulen (E und D) angestellt sind. In allen aufgeführten Versuchen ist mit Ausnahme des ersten Versuches der ersten Reihe der Muskel direkt gereizt.

	Be- lastung des Muskels	Tempe- raturer- höhung in $\frac{1}{1000}^{\circ}$	Wärme- menge in mc.	Arbeit in grmm	Thermi- sches Aequi- valent der Arbeit	Verhält- niss der Wärme zur Arbeit
4. VII. 1877. Je 10 Zuckungen. Gewicht des Muskels 4906 mg. Zimmertemperatur 20,5 ^o . E.	200	10,2	50,2	3225	7,60	6,6
	200	10,2	50,2	3332	7,80	6,4
	200	9,7	47,9	3225	7,60	6,6
29. IX. 1877. Je 5 Zuckungen. Gewicht des Muskels 3760 mg. Zimmertemperatur 13 ^o . E.	100	8,5	31,9	744	1,75	18,0
	100	8,6	32,5	758	1,78	18,0
	300	9,8	34,3	1876	4,4	7,8
	300 M ¹⁾	10,6	39,8	3345	7,8	5,1
	100	8,6	32,5	848	2,0	16,2
	100	8,3	31,3	848	2,0	15,6
6. X. 1877. Je 10 Zuckungen. Gewicht des Muskels 3114 mg. Zimmertemperatur 13 ^o . E.	100	13,9	43,3	1249	2,9	15,0
	500 M	19,5	60,8	6670	15,7	3,8
	100	16,0	49,5	1428	3,4	14,8
	100	16,4	51,1	1428	3,4	15,0
	300 M	23,9	74,4	5224	12,3	6,0
	100	16,6	51,7	1487	3,5	14,8
	100	17,5	54,5	1487	3,5	15,5
	300 M	22,4	69,7	5386	12,6	5,5
	100	17	52,7	1547	3,7	13,0

1) Wo bei der Belastungsziffer ein M steht, war der Hebel mit den äquivalenten Schwungmassen versehen.

	Be- lastung des Muskels	Tempe- raturer- höhung in $\frac{1}{1000}^{\circ}$	Wärme- menge in mc.	Arbeit in gramm	Thermi- sches Aequi- valent der Arbeit	Verhält- niss der Wärme zur Arbeit
10. X. 1877. Je 5 Zuckungen. Gewicht des Muskels 4180 mg. Zimmertemperatur 12 ^o . E.	100	7,4	31,1	713	1,6	18,8
	100	7,9	33,3	758	1,8	17,9
	300	9,0	37,6	1958	4,4	8,4
	300 M	12,5	52,2	4406	10,4	5,0
	500 M	12,8	53,5	6467	15,2	3,5
	200 M	13,8	57,7	4235	10,0	5,7
	200 M	13,2	55,2	4180	9,7	5,7
	100	10,6	43,4	891	2,0	21,0
11. X. 1877. Je 5 Zuckungen. Gewicht des Muskels 5382 mg. Zimmertemperatur 11,5 ^o . D. (Fortsetzung d. Versuchsreih. S. 116.)	600 M	14,7	79,1	7089	16,6	4,7
	600 M	13,6	73,2	6851	16,1	4,6
	100	9,4	51,9	1150	2,7	18,8
	100	10,2	66,2	1190	2,8	23,6
	800	14,4	77,5	6544	15,4	5,0
	800 M	15,5	83,4	7600	18,0	4,6
	800	15,6	83,9	7388	17,4	4,8
24. X. 1877. Je 3 Zuckungen. Gewicht des Muskels 3603 mg. (Der Muskel hatte 4 Stunden ruhig in der feuchten Kammer gehangen.) Zimmertemperatur 13 ^o . E.	0	5,1	18,3			
	100	6,3	22,9	465	1,09	20,9
	200	6,8	24,6	802	1,88	13,1
	400	8,3	29,9	1420	3,34	8,9
	600	8,4	30,2	1914	4,50	6,7
	800	8,9	32,3	2402	5,64	5,7
	1000	8,9	32,0	2905	6,83	4,6
	800	9,1	32,8	2402	5,64	5,7
	600	8,1	29,1	1914	4,50	6,5
	400	7,6	27,4	1420	3,34	8,2
	200	6,7	24,4	819	1,92	12,7
	100	6,2	22,5	465	1,09	20,7
	0	4,6	16,8			
	100	6,4	23,2	473	1,11	20,9
	200	6,8	24,6	836	1,97	12,5
	400	7,0	25,3	1420	3,34	7,8
	600	7,3	26,2	1866	4,39	6,0
800	8,2	29,5	2332	5,48	5,4	
1000	8,1	29,3	2681	6,30	4,6	

Ein Blick auf die zweite oder dritte Spalte der vorstehenden Tabellen lässt darin vor Allem eine durchgehende Bestätigung eines von Heidenhain gefundenen Satzes erkennen, nämlich, dass die Gesamtsumme der bei einer Muskelzuckung geleisteten chemischen Arbeit nicht allein von der Stärke des auslösenden Reizes abhängt, sondern auch von der Spannung, unter welcher die Zuckung verläuft, dass sie insbesondere mit dieser Spannung bis zu einer gewissen Grenze wächst. Wir glauben die Auffindung dieses Satzes zu den glänzendsten physiologischen Entdeckungen der Neuzeit zählen zu müssen. In der

That wirft kaum eine andere ein helleres Licht auf die geheimnissvolle innere Mechanik der Muskelsubstanz. Diese Substanz zeigt sich im Lichte des gedachten Satzes als eine erstaunlich zweckmässige Maschine, welche schon vermöge ihrer Einrichtung — nicht etwa durch Vermittelung des Nervensystems — um so energischer arbeitet, je mehr Widerstand sich ihrer Arbeit entgegenstellt. Bis zum Bekanntwerden des Heidenhain'schen Satzes war gewiss jeder Physiologe geneigt, es für selbstverständlich zu halten, dass für jeden eine Maximalzuckung auslösenden Reiz gewissermassen eine genau abgemessene Patrone bereit läge, die bei der Zuckung abgeschossen wird und deren Verbrennung immer der gleichen chemischen Arbeit entspricht. Der fragliche Satz lehrt uns nun, dass ein maximaler Reiz von dem ganzen Vorrath an Brennmaterial eine um so grössere Menge zur Verbrennung bringt, je grösser die zu leistende mechanische Arbeit ist.

Zur Bestätigung dieses wichtigen Satzes kann namentlich die letzte von den angeführten Versuchsreihen dienen, in welcher dreimal auf und ab die Belastung zwischen Null und 1000 g in Sprüngen von je 200 resp. 100 g variirte. Die Anfangsspannung des Muskels ist übrigens nicht die in der Spalte „Belastung“ aufgeführte Zahl selbst, sondern nach den obigen Angaben über die Einrichtung des Apparates der fünfte Theil der Belastung um 3 g vermehrt, so dass, wo die Belastung als Null bezeichnet ist, immer noch 3 g den Muskel spannten, nämlich das Gewicht des Verbindungsstückes. Zwar hat auch schon Heidenhain gefunden, dass die Wärmeentwicklung mit der Anfangsspannung zuerst schneller, später langsamer wächst, wir möchten aber doch noch ausdrücklich darauf aufmerksam machen, dass das Wachstum im Bereiche der kleinsten Werthe der Anfangsspannung ganz kolossal ist, wie sich aus einer Betrachtung der Wärmewerthe bei Null, 100 und 200 ergibt.

Wir können nun dem Heidenhain'schen Satze nach unseren Versuchen noch einen Zusatz geben. Die Wärmeentwicklung steigt nämlich nicht nur mit wachsender Anfangsspannung, sondern sie ist auch bei gleicher Anfangsspannung grösser, wenn im Verlaufe der Zusammenziehung grössere Spannungswerthe zu Stande kommen. Dieser Zusatz ergibt sich, wenn wir Fälle vergleichen, wo dieselbe Belastung an der Rolle hängt, wo aber im einen die Schwungmassen am Hebel angebracht sind, im andern nicht. In Fällen der letzteren Art darf nämlich angenommen werden, dass während des ganzen Verlaufes der Zusammenziehung und Wiederdehnung die Spannung konstant bleibt, da die Masse des Gewichtes kaum in Bewegung gesetzt

wird und mithin beim Steigen den Vorgang der Zusammenziehung kaum merklich verzögert und andererseits auch nicht in Schwung kommt, wobei es den Muskel entlasten könnte. Anders ist es, wenn die Schwungmassen am Hebel sind. Sie verzögern durch ihre Trägheit sehr merklich die Zusammenziehung des Muskels und dieser ist also in einem Stadium des Aktes, wo schon seine natürliche Länge bedeutend verkleinert zu denken ist, faktisch noch nahezu so lang, wie er in Ruhe war, so dass er in solchen Stadien bedeutend höhere Spannungswerthe entwickelt, als dem angehängten Gewichte entspricht. Dadurch werden die Massen des ganzen Systems bedeutend beschleunigt und es wird dann wohl die Wiederausdehnung des Muskels bei vollständiger Entlastung desselben verlaufen.

In den S. 121 mitgetheilten Versuchsreihen ist allerdings nur ein Fall, welcher als schlagender Beweis für den ausgesprochenen Zusatz zu Heidenhain's Gesetz aufgeführt werden kann, nämlich der dritte und vierte Versuch der zweiten Reihe, wo beidemale 300 g Belastung angehängt waren und wo der Versuch ohne Schwungmassen 9,8, der Versuch mit Schwungmassen 10,6 Temperaturerhöhung ergeben hatte. In den beiden letzten Versuchen der fünften Reihe liegt ferner der Beweis dafür, dass bei sehr hohen Belastungen die Wirkung der Schwungmassen auf die Wärmeentwicklung verschwindet, indem bei 800 g Belastung die Wärmeentwicklung mit und ohne Schwungmassen merklich gleich ist, da man wohl den Unterschied von 15,5 und 15,6 unbeachtet lassen kann. In diesen beiden Versuchen war übrigens, wie man aus der Tabelle ersieht, auch die mechanische Arbeit nicht sehr verschieden. Um übrigens für unsern Zusatz doch ein reichlicheres Beweismaterial beizubringen, wählen wir noch einige Versuchspaare aus älteren Versuchsreihen aus, die mit Thermosäulen angestellt waren, welche aus den oben besprochenen Gründen zur absoluten Bestimmung der Wärmeentwicklung nicht brauchbar waren, aber solche Verhältnisse doch ganz sicher sehen lassen. Wir geben deshalb auch nur die rohen Data der betreffenden Versuche, nämlich Belastungsweise, beobachtete Ablenkung und die mechanische Arbeit, wo sie gemessen wurde.

	Zahl der Zuckungen.	Belastung.	Ausschlag.	Mechanische Arbeit.
30. IX. 1877. Unbezeichnete dreigliedrige Thermosäule.	10	100	8,5	
	10	100 M.	10,5	
Gewicht des Muskels 5466 mg.	10	100	8,5	

	Zahl der Zuckungen.	Belastung.	Ausschlag.	Mechanische Arbeit.
14. V. 1877. Thermosäule A.	10	100	19	
	10	100 M.	24,5	
	10	100	18	
16. V. 1877. Thermosäule B. Gewicht des Muskels 4426 mg.	10	200	21	2116
	10	200	20	2005
	10	200 M.	28,5	4233
	10	200 M	29	4410
	10	200	18,5	2173
	10	200	17	2005
18. V. 1877. Thermosäule B. Gewicht des Muskels 3951 mg.	10	200 M.	32	
	10	200 M.	31,5	
	10	200	24,5	
	10	200	23	

Wir kommen nun zur eingehenderen Besprechung der Frage, zu deren Lösung die ganze Untersuchung unternommen wurde, nämlich der Frage nach dem Verhältnisse der gesammten durch die entwickelte Wärme dargestellten Arbeit chemischer Kräfte zu der hervorgebrachten mechanischen Wirkung bei der Muskelthätigkeit. Das für die Erörterung zu verwendende Versuchsmaterial ist in der obigen Tabelle gegeben, und zwar ist hier vorzugsweise die letzte Spalte in's Auge zu fassen, in welcher dies Verhältniss für jeden einzelnen Versuch numerisch ausgerechnet zu finden ist. Vergleicht man die Zahlen dieser Spalte bei den mit demselben Muskel angestellten Versuchen untereinander, so springt ohne weiteres der Satz in die Augen: Es wird ein um so grösserer Bruchtheil der gesammten chemischen Arbeit auf die mechanische Wirkung verwendet, je grösser die Kraft ist, welche sich der Zusammenziehung des Muskels widersetzt, sei nun diese Gegenkraft bloss die Schwere eines spannenden Gewichtes oder auch noch die Trägheit zu bewegender Massen. Ehe wir auf die Zahlenwerthe des Verhältnisses selbst näher eingehen, möchten wir noch eine Bemerkung über einige der obigen Versuchsreihen machen. In der dritten, vierten und fünften Reihe scheinen die Temperaturerhöhungen ziemlich unregelmässig zu erfolgen. Bei genauerer Betrachtung aber sieht man, dass dies nur in einem während der Reihe erfolgenden Zunehmen der Energie des Muskels seinen Grund hat. Wenn man nämlich die stellenweise eingestreuten Versuche mit 100 g Last vergleicht, so zeigt sich bei jedem folgenden eine grössere Temperaturerhöhung als beim

vorhergehenden, und dass es sich dabei nicht um zufällige Fehler der Temperaturmessung handelt, ergibt sich aus der Vergleichung der mit „Arbeit“ überschriebenen Spalte, in welcher die Zahlen für 100 g Last eine ganz entsprechende Zunahme im Verlaufe der Reihe aufweisen. Wir sind daher überzeugt, dass die einzelnen Zahlen dieser Versuchsreihen volles Zutrauen verdienen.

Für den uns gegenwärtig beschäftigenden Satz, dass der Muskel von der in ihm geleisteten Arbeit chemischer Kräfte einen um so grösseren Bruchtheil zu äusserer mechanischer Wirkung verwenden kann, je grösser die mechanische Gegenkraft ist, lässt sich schon Einiges a priori geltend machen. In der That ist es durchaus begreiflich, dass die im Muskel durch den Reiz wach gerufenen Molekularkräfte, wenn sie weniger mechanische Gegenwirkung zu überwinden finden, mehr auf die Muskelmoleküle selbst bewegend wirken, d. h. aber mit anderen Worten verhältnissmässig mehr Wärme erzeugen müssen. Ganz unzweifelhaft ist sogar von vornherein, dass bei ganz fehlender äusserer mechanischer Gegenwirkung die gesammte chemische Arbeit zur Wärmeerzeugung verwandt werden müsse. Hier ist der Quotient der Wärme durch die mechanische Arbeit unendlich gross, da der Divisor = 0 ist. Es kann darum auch nicht Wunder nehmen, dass dieser Quotient von seinem unendlichen Werthe an im Bereiche der kleineren Spannungswerthe sehr rasch sinkt. Man könnte aber wohl vermuthen, dass dies Sinken des Quotienten sehr bald eine Grenze erreichen würde und dass bei weiterem Wachsen der Belastung das Verhältniss nahezu konstant bliebe. Dies ist aber nicht der Fall, sondern, wie man aus der letzten mitgetheilten Versuchsreihe S. 121 sieht, nimmt das Verhältniss noch sehr merklich ab im Bereiche von hohen Spannungswerthen, die sich schon der Grenze derjenigen nähern, bei denen der Muskel nicht mehr ohne Gefahr für seine innere Struktur arbeiten kann. Wir können den soeben erörterten Satz auch wohl kurz dahin ausdrücken, dass der Muskel gegen grössere Widerstände bis zu einer gewissen Grenze „sparsamer“ arbeitet, als gegen kleinere. Es ist gut zu bemerken, dass der vorher besprochene Satz Heidenhains, dass der Muskel gegen grössere Widerstände überhaupt mehr chemische Energie verwendet, keiner Begründung durch allgemeine Betrachtungen fähig sein dürfte, dass er vielmehr eine ganz spezifische und fundamentale Eigenschaft der Muskelfaser ausdrückt.

Besondere Aufmerksamkeit müssen wir jetzt den numerischen Werthen des in Rede stehenden Verhältnisses, sowie der im Ganzen erzeugten Wärmemenge zuwenden, von welchen Werthen unsere Ver-

suche, soviel wir sehen, zum ersten Male eine Vorstellung geben. Es hat vor Allem einiges Interesse, zu sehen, wie viel Brennmaterial nöthig ist zur Erzeugung der nach unseren Versuchen bei einer Zuckung auftretenden Wärmemenge. Den höchsten Werth der auf 1 g Muskelsubstanz in einer Zuckung entwickelten Wärmemenge ergibt der letzte Versuch der fünften Reihe auf S. 121. Er berechnet sich zu 3,1 mcal., wenn man nämlich die an der angezogenen Stelle verzeichnete Wärmemenge von 83,9 mcal. durch die Zahl der Zuckungen 5 und die Zahl der Gramme, welche der Muskel wog, d. h. durch 5,38 dividirt. Nehmen wir nun an, das Brennmaterial im Muskel wäre ein kohlehydratartiger Körper, so hätten wir die Zahl 3,1 zu dividiren durch 3800, um zu wissen, wie viel Milligramm Material verbrennen müssen, um die ganze chemische Arbeit zu leisten, da nach den einzigen vorliegenden Bestimmungen in runder Zahl 3800 mcal. durch die Verbrennung von 1 mg Kohlehydrat erzeugt werden. Man findet so, dass für eine Zuckung unter schwerer Belastung in einem Gramme Muskelsubstanz 0,0008, also weniger als $\frac{1}{1000}$ Milligramm Kohlehydrat ausreicht. Stellt man sich vor, dass Fett mit der höheren Verbrennungswärme von rund 9000 als Brennmaterial des Muskels diene, so würde schon 0,0003 mg des Brennmateriales genügen. Zu einer Zuckung unter geringer Belastung würde nur wenig mehr als die Hälfte dieser Menge Brennmaterial ausreichen. Man sieht also, dass die kleinen Mengen von Kohlehydrat oder Fett, die in einem Gramm Muskelsubstanz jederzeit anwesend sind, vollkommen ausreichen, um es erklärlich erscheinen zu lassen, dass ein ausgeschnittener Muskel noch viele hundert Zuckungen ausführen kann.

So klein die eben berechneten Zahlen auch sind, so können sie keineswegs überraschend genannt werden, denn die Wärmemenge, welcher die in der Zuckung geleistete mechanische Arbeit entspricht, ist ja noch viel kleiner. Für uns selbst war gerade umgekehrt an den Ergebnissen unserer Versuche nichts so unerwartet und überraschend, als die Höhe des Wärmebetrages, welchen die Zuckung liefert. In der That hatten wir erwartet, im Muskel eine Maschine zu finden, in welcher ein ganz enorm grosser Bruchtheil, wohl mindestens $\frac{1}{3}$ wo nicht gar die Hälfte der von den Molekularkräften geleisteten Arbeit zu mechanischer Wirkung kommt. Dies ist nun nach unseren Versuchen ganz und gar nicht der Fall. In unseren sämtlichen Versuchen nähert sich dieser Bruchtheil nur in 2 Fällen mit grosser Belastung und Schwungmassen dem Werthe $\frac{1}{3}$ ohne ihn jemals zu erreichen. (Siehe den zweiten Versuch der dritten und den fünften Versuch der vierten Reihe S. 121.) In

weitaus der Mehrzahl der Fälle kommt selbst bei den grössten Belastungen noch nicht $\frac{1}{4}$, sondern höchstens etwas über $\frac{1}{5}$ der gesammten chemischen Arbeit zur mechanischen Wirkung. Bei mässigen Belastungen ist der mechanisch verwerthete Bruchtheil noch viel kleiner und sinkt bei kleinen Belastungen, wie die Tabelle ausweist, unter $\frac{1}{20}$ herunter. Bei mässigen Belastungen arbeitet also der Muskel, wie man sich ausdrücken kann, nicht sparsamer als eine Dampfmaschine.

Dies Resultat ist um so sicherer, als jeder Zweifel an der Richtigkeit unserer Zahlen doch wohl nur dahin gehen kann, dass die Wärmemengen von uns zu klein gefunden sind, während wohl kaum ein Bedenken gegen die annähernd richtige Bestimmung der mechanischen Arbeit erhoben werden dürfte, deren Ausführung gar keine Schwierigkeit hat.

Wenn sich das in der letzten Spalte unserer Tabelle verzeichnete Verhältniss zwischen Gesamtwärme und mechanischer Leistung bei gleicher Belastung für verschiedene Muskeln sehr verschieden herausgestellt hätte, so wäre dies keineswegs ein Grund gewesen, gegen die Zuverlässigkeit der Methoden Verdacht zu schöpfen, da ja der individuelle Zustand des Muskels auf dies Verhältniss Einfluss haben wird. Um so mehr spricht es für diese Zuverlässigkeit, dass sehr grosse Unterschiede doch nicht vorkommen, namentlich halten sich die Schwankungen in den übrigen Reihen ausser der ersten in ziemlich engen Grenzen, was wohl dem Umstande entsprechen dürfte, dass diese Reihen sämmtlich in der günstigen Herbstzeit mit ziemlich kurz vorher eingefangenen Fröschen angestellt sind.

Weiter weicht die Verhältnisszahl 6,6 (resp. 6,4) in der ersten Reihe von der entsprechenden bei 200 g Belastung ohne Schwungmassen in der sechsten Reihe verzeichneten ab, welche 12,5 (resp. 12,7 und 13,1) beträgt. Dies dürfte aber daraus zu erklären sein, dass die erste Versuchsreihe abweichend von den anderen im Hochsommer mit einem schon längere Zeit in der Gefangenschaft gehaltenen Frosche angestellt war. Nun wissen wir schon aus den Erfahrungen von Heidenhain, dass bei der Ermüdung die Wärmeentwicklung rascher abnimmt, als die mechanische Leistung. Man darf also erwarten, dass der ermüdete Muskel sparsamer arbeitet als der unermüdete bei gleicher Belastung, offenbar weil auf den ermüdeten Muskel eine kleinere Last so wirkt, wie auf den unermüdeten eine grössere. Die Muskeln des lange gefangen gehaltenen Sommerfrosches können sich nun recht wohl wie ermüdete verhalten haben, wodurch die kleine Verhältnisszahl für 200 g Last erklärbar ist. Wenn sich im sechsten und siebenten Ver-

suche der vierten Reihe (S. 121) bei 200 g Last die noch kleinere Verhältnisszahl 5,7 findet, so liegt darin kein Widerspruch, da diese Versuche, wie in der ersten Spalte bemerkt ist, mit Schwungmassen am Hebel angestellt waren, was die Arbeit kolossal vergrössert. Man braucht auch nur den dritten Versuch derselben vierten Reihe zu vergleichen und findet da für 300 g Last (ohne Schwungmassen) die Verhältnisszahl 8,4 angegeben, welche die der ersten Reihe schon bedeutend übertrifft. Wäre mit dem Muskel der vierten Reihe ein Versuch bei 200 g Last ohne Schwungmassen angestellt worden, so hätte sich sicher eine Verhältnisszahl im Betrage von mindestens 10 gefunden.

Kommen wir nun mit den gewonnenen quantitativen Ergebnissen auf die im Eingange berührte allgemein-physiologische Frage zurück. Vor Allem wäre zu diesem Zwecke zu erörtern, in wie weit die am Froschmuskel gewonnenen Zahlen auf die Säugethiermuskeln und insbesondere auf die menschlichen übertragen werden dürfen. Wir wissen allerdings keine entscheidenden Gründe für die Verallgemeinerung des Resultates beizubringen aber noch weniger wird irgend jemand solche dagegen vorbringen können. Am allerwenigsten wird man es wahrscheinlich finden können, dass der Muskel eines Thieres wie der Frosch ist, das doch recht eigentlich zu gewaltigen mechanischen Leistungen bei spärlicher Nahrung organisirt ist, verschwenderischer arbeiten sollte als die Muskeln anderer Thiere, die sich mit weit geringerer Arbeit reichliche, ihrer Einrichtung angemessene Nahrung verschaffen können. Man wird also wohl bis auf Weiteres einmal annehmen dürfen, dass auch im menschlichen Muskel allerhöchstens etwa $\frac{1}{4}$ der ganzen chemischen Arbeit mechanisch wirksam werden könne, bei geringerer Spannung aber viel weniger mechanisch zur Wirkung kommt. Wenn nun wirklich von einem angestrengt arbeitenden Menschen $\frac{1}{5}$ der ganzen in seinem Körper geleisteten Arbeit chemischer Kräfte zu mechanischer Wirkung nach aussen gebracht werden kann, so ist zunächst klar, dass wenigstens in solchen Fällen fast alle überhaupt im Körper geleistete chemische Arbeit im Muskelgewebe zum Zwecke der Zusammenziehung stattfinden muss. Nimmt man dies aber als erwiesen an für die Zeiten, wo der Körper angestrengt arbeitet, so wird man der Konsequenz nicht mehr aus dem Wege gehen können, dass es sich während des ganzen Lebens ebenso verhält. In der That wird man kaum daran denken können, dass der ganze Stoffstrom durch den Organismus zu Zeiten der Ruhe ganz andere Bahnen einschläge als zu Zeiten der Anstrengung und dass zu Zeiten der Ruhe diejenigen chemischen Prozesse irgendwo anders, etwa in der Säftemasse verlaufen

sollten, welche während der Muskelanstrengung in den Muskelfasern statt haben.

Wir wären also unter den gemachten Annahmen zu der Folgerung gedrängt: Der Verbrennungsprozess der eingeführten Nahrungsstoffe verläuft, soweit dabei die Verwandtschaft des Sauerstoffes zu den brennbaren Stoffen positive Arbeit leistet, fast ausschliesslich in der Muskelsubstanz und nur gewisse Stadien — vielleicht die Vorbereitungs- und Endstadien — bei denen die positive Arbeit der Verwandtschaftskräfte überhaupt gering ist, oder wesentlich zur Ueberwindung entgegenwirkender Verwandtschaftskräfte verwandt wird, verlaufen in anderen Geweben oder in der Säftemasse. Zu den derartigen Stadien der Nährstoffverbrennung dürften namentlich die Abspaltungen stickstoffhaltiger Moleküle aus dem Eiweiss und dergleichen gehören.

Schliesslich glauben wir noch darauf hinweisen zu sollen, dass mit Hilfe der beschriebenen Methoden wohl noch sehr zahlreiche Fragen der so sehr interessanten Lehre von der Muskelwärme in Angriff genommen werden können. So z. B. ist es jetzt möglich, den curaresirten Muskel auf sein thermisches Verhalten zu untersuchen, da wir ihn direkt elektrisch reizen dürfen. Ferner glauben wir nicht allzu sanguinisch zu sein, wenn wir die Hoffnung aussprechen, es werde auf diesem Wege vielleicht sogar möglich sein, den ausgeschnittenen Froschmuskel zum Medium einer Bestimmung des mechanischen Wärmeäquivalentes zu machen. Wenn auch eine solche Bestimmung in Genauigkeit niemals mit den Bestimmungen auf rein physikalischem Wege wird wetteifern können, so hätte sie doch ohne Zweifel ein grosses theoretisches Interesse.

Auf die Lösung einer von den vielen sich aufdrängenden Fragen haben wir selbst schon im Laufe unserer Untersuchung viel Mühe verwendet. Da wir indessen bis jetzt nur sehr unvollkommene Hilfsmittel zu der für diesen Zweck erforderlichen besonderen Reizungsart zur Verfügung hatten, sind wir nicht zu ganz entscheidenden Ergebnissen gekommen, die wir deshalb auch nicht numerisch mittheilen wollen. Doch sei es uns gestattet, dieselben mit einigen Worten zu berühren. Die Frage ist einfach die, ob bei einer tetanischen Zusammenziehung der Muskel möglicherweise noch sparsamer arbeiten kann als bei einer Einzelzuckung, d. h. ob bei einer tetanischen Zusammenziehung ein grösserer Bruchtheil der chemischen Arbeit mechanisch wirksam werden kann, als bei einer Einzelzuckung. Man könnte die Frage auch so stellen, ob durch die Summirung von Zuckungen die mechanische Arbeit mehr als die entwickelte Wärme gesteigert werden

könne. Vom teleologischen Standpunkte aus hat es etwas Ansprechendes, anzunehmen, dass die tetanische Zusammenziehung ökonomischer wirke als die Einzelzuckung, da ja die natürliche Zusammenziehung der Skelettmuskeln meistens den tetanischen Charakter hat. Andererseits kann freilich geltend gemacht werden, dass der Muskelapparat, der während des ganzen Lebens wohl verhältnissmässig bei weitem am meisten leistet, nämlich das Herz in Einzelzuckungen arbeitet.

Unsere Versuche halten wir, wie gesagt, selbst noch nicht für entscheidend, doch sprechen sie jedenfalls nicht zu Gunsten einer sparsameren Arbeit durch tetanische Zusammenziehung und so viel dürfte mit grosser Wahrscheinlichkeit schon aus ihnen gefolgert werden, dass die Verhältnisszahl zwischen Wärme und mechanischer Arbeit für grosse Belastung bei tetanischer Zusammenziehung nicht sehr verschieden ist von der bei Einzelzuckung gültigen. Es wird kaum nöthig sein, noch besonders zu bemerken, dass bei Versuchen zu dem gedachten Zwecke vor Allem dafür Sorge zu tragen ist, dass die tetanische Reizung nicht länger dauert als zur vollen Entwicklung der Zusammenziehung eben erforderlich ist, denn sonst würde ja Wärme frei, ganz ohne dass weitere Arbeit geleistet wird.

Die Hauptergebnisse der vorliegenden Untersuchung fassen wir in folgende Sätze zusammen.

1. Durch Einschieben feiner Thermosäulen zwischen geeignete Muskelmassen ist es möglich, den absoluten Werth der bei der Zuckung entwickelten Wärmemenge sehr annähernd zu bestimmen.

2. Die Bestimmung der Muskelwärme wird nicht gestört durch elektrische Ströme, welche zum Zwecke der Reizung durch den Muskel gesandt werden. Es ist daher direkte elektrische Reizung des Muskels bei myothermischen Untersuchungen zulässig und der indirekten sogar bei weitem vorzuziehen.

3. Dem fundamentalen Satze Heidenhain's, dass der Muskel maximal zuckend um so mehr Wärme entwickelt, je grösser seine Anfangsspannung ist, kann der Zusatz gegeben werden, dass bei gleicher Anfangsspannung der Muskel mehr Wärme entwickelt, wenn durch Anbringen äquilibrirter Massen nur im Verlaufe der Zuckung höhere Spannungswerthe zu Stande gebracht werden.

4. Der Muskel arbeitet gegen grössere Widerstände nicht bloss energischer, sondern auch sparsamer, als gegen kleinere.

5. Die bei einer energischen Zuckung gegen möglichst grossen Widerstand geleistete chemische Arbeit ist etwa das 4fache von der dabei zu leistenden mechanischen Arbeit. Bei geringerem Widerstande

ist die chemische Arbeit ein grösseres Vielfaches der mechanischen und selbstverständlich bei der Belastung Null das Unendlichfache.

6. Die bei einer energischen Zuckung eines Grammes unermüdeten Froschmuskelsubstanz gegen grossen Widerstand geleistete chemische Arbeit vermag etwa eine Wärmemenge zu erzeugen, wie sie erfordert wird, um 3 mgr Wasser von 0° auf 1° zu erwärmen.

7. Unter Zuziehung einiger sehr wahrscheinlichen Hilfsannahmen kann man folgern, dass die Verbrennung der aufgenommenen Nahrungstoffe, soweit dabei die Verwandtschaft des eingeathmeten Sauerstoffes positive chemische Arbeit leistet, fast ausschliesslich im Muskelgewebe verläuft.

VIII.

Versuch, die Gültigkeit des Prinzips der Erhaltung der Energie bei der Muskelarbeit experimentell zu beweisen.

Von

Prof. Dr. B. Danilewsky, Charkow*).

Einleitung.

„Während des Lebensprozesses geht nur eine Umwandlung sowohl der Materie, wie der Kraft vor sich, niemals aber eine Erschaffung der einen oder der anderen.“

J. R. Mayer.

Der Muskel, als der höchste Repräsentant des kontraktilen Gewebes, stellt sich als den meist entwickelten, bewegenden Apparat dar, in welchem die Kraft aus dem latenten Zustande (Spannkraft) in mechanische Arbeit oder lebendige Kraft übergeht. Also ist der Muskel nicht nur ein arbeitender Apparat, sondern auch ein solcher, der Kraft in sich selbst entwickelt. In ihm selbst sind die sämtlichen Bedingungen zu dieser Metamorphose der Kraft gegeben. Als eine solche genetische Bedingung erscheint die Metamorphose des Stoffes — chemische Veränderungen des kontraktilen Gewebes, — und daher schliessen wir, dass chemische Spannkraften als Generatoren der Muskelkraft dienen, d. h. der Summe der lebendigen Kräfte, die sich bei gewissen Impulsen in dem betreffenden System der kontraktilen Theilchen entwickeln.

*) Pflüger's Archiv für die gesammte Physiologie Bd. 21. 1880 unter dem Titel „Thermodynamische Untersuchungen am Muskel“.

Die Summe der lebendigen Kräfte erscheint hauptsächlich in der Form von Wärme und mechanischer Arbeit. Dabei entstehen zwei Grundfragen:

1. Was für einem Gesetze unterwerfen sich die quantitativen Beziehungen zwischen der chemischen Arbeit einerseits, der entwickelten Wärme und der dabei erhaltenen mechanischen Bewegungen andererseits?

2. Welcher Theil der gesammten entwickelten lebendigen Kräfte des Muskels wird eigentlich auf die mechanische Arbeit, als den teleologischen Endzweck verwendet?

Wenn chemische Prozesse wirklich die einzigen Generatoren der Muskelkraft sind, so muss — unter Voraussetzung der Gültigkeit des Gesetzes der Erhaltung der Kraft auch für organisches Leben — unter gewissen Bedingungen die Summe der Spannkräfte (resp. lebendigen) der im thätigen Muskel vorkommenden chemischen Metamorphose genau der Summe der von dem Muskel geleisteten, nützlichen Arbeit plus der in ihm entwickelten Wärme gleich sein. Dieser Satz ist die Antwort auf unsere erste Frage; der experimentelle Beweis derselben ist jetzt fast noch unmöglich und hauptsächlich wegen unserer sehr mangelhaften Kenntnisse von den qualitativen und quantitativen Verhältnissen der chemischen Metamorphose. In folgender Form ist dieses Gesetz dem Versuche schon mehr zugänglich: die Wärme, die sich bei der vollständigen Verbrennung des ruhenden Muskels entwickelt, muss *ceteris paribus* grösser sein, als die des thätig gewesenen Muskels, und zwar um die äquivalente Grösse aller, während der Thätigkeit entwickelten lebendigen Kräfte. In allen diesen Fällen handelt es sich um den Beweis des Satzes, dass die verbrauchten Spannkräfte und die entwickelten lebendigen Kräfte, in welcher Form die letzteren auch erscheinen mögen, gleich sind. Daraus folgt, dass unter verschiedenen Bedingungen der Muskelthätigkeit dieses Verhältniss konstant bleibt, wie verschieden auch die quantitativen Beziehungen zwischen der mechanischen Arbeit und der entwickelten Wärme sein mögen.

Eine direkte, unmittelbare Entscheidung dieser allgemeinen Frage, in der oben angezeigten Form, erscheint bei den gegenwärtigen Methoden fast unausführbar zu sein, und deshalb müssen wir andere Momente oder Faktoren, zum experimentellen Beweise der Gültigkeit des Gesetzes der Erhaltung der Kraft, wählen. Und sollte das Gesetz einmal genau bewiesen sein, so haben wir das Recht, auf induktivem Wege dasselbe auch für andere Momente der Muskelthätigkeit (und des ganzen Organismus) anzuerkennen, und damit wird unsere erste Frage in dem oben angezeigten Sinne erledigt.

Würde der Muskel jedesmal bei der gleichen Reizung eine gleiche Quantität lebendiger Kräfte, Wärme (W) und mechanischer Arbeit (A) entwickelt haben, so müsste sich W , nach dem Gesetze „der Erhaltung der Kraft“, bei den Werth x betragenden Aenderung von A , um die Grösse $\mp \left(\frac{x}{425}\right)$ ändern. Allein es hat sich ergeben, dass bei Veränderung der Quantität der mechanischen Arbeit die gesammte Summe der lebendigen Kräfte sich auch ändert (Heidenhain, Fick). Also auf solche Weise erwies sich dieses Schema als unbrauchbar, und es bleibt uns noch übrig, das folgende zu benützen, welches auf dem Prinzip der Gleichung der gegebenen Summe der entwickelten Energie, unabhängig von der Art der Vertheilung der lebendigen Kräfte beruht. Wenn ein Muskel während seiner Thätigkeit keine äussere nützliche Arbeit verrichtet, so erscheint in ihm die ganze Summe der entwickelten, lebendigen Kräfte, und zwar in Form von Wärme; wenn aber ein anderes Mal *ceteris paribus* der Muskel durch seine Zusammenziehung eine „nützliche, äussere Arbeit“ leistet, wie das Heben eines Gewichtes auf irgend eine Höhe, oder wie die Erwärmung eines fremden Körpers u. s. w., überhaupt bleibende Veränderungen in der Aussenwelt bewirkt, so muss seine Endwärme im zweiten Falle, nach dem Gesetze der „Erhaltung der Kraft“, geringer sein als im ersten, und zwar um eine Grösse, welche der verrichteten äusseren Arbeit äquivalent ist. Es ist klar, dass in beiden Fällen die gesammte Summe der entwickelten Energie konstant bleibt, aber das eine Mal erscheint dieselbe ganz im Muskel, das andere Mal wird ein Theil derselben an die Aussenwelt abgegeben, also ist im zweiten Falle dieser Theil für den Muskel verloren. Dabei ist es natürlich einerlei, in welcher Form dieser verlorene Theil an die Aussenwelt übertragen wurde, ob als Wärme oder als Vorrath von Energie (z. B. ein Gewicht, das in die Höhe gehoben ist, Vergrösserung der elastischen Spannung u. s. w.).

Bis zur letzten Zeit war die Lösung unserer Frage nach diesem Schema fast unausführbar, da eine ausgearbeitete Methode für die absoluten Messungen der Erwärmung der Muskel fehlte. Seitdem aber die thermoelektrische Methode in dieser Beziehung von Prof. A. Fick vervollkommnet war, konnte man hoffen, diese Aufgabe zu lösen, und dies veranlasste mich, ihre experimentelle Entscheidung zu versuchen. Vor allem war nothwendig, eine Kontrolle der Genauigkeit der Methode zur Bestimmung der absoluten Erwärmung der Muskel in Kalorien zu haben. Das wurde dadurch erreicht, dass man der betreffenden Masse von Muskeln ein bestimmtes Quantum Wärme hinzufügte und

unmittelbar nachher die Erwärmung auf thermoelektrischem Wege bestimmte. Nach diesem Prinzip ist eine Reihe von Versuchen angestellt, die im folgenden Kapitel beschrieben sind, und die, wie alle übrigen weiter zu erwähnenden Versuche, im physiologischen Laboratorium von Prof. A. Fick in Würzburg ausgeführt wurden.

Kapitel I.

Quantitative Bestimmung der Erwärmung des Muskels und des Kautschuks bei passiver Erschütterung.

Denken wir uns ein Gewicht P aufgehängt an einem unausdehnbaren Faden, dessen oberes Ende unbeweglich befestigt ist. Wird dieses Gewicht in die Höhe gehoben und dann schnell losgelassen, so wird dasselbe beim Fallen irgend eine Arbeit $P \cdot H$ verrichten, die endlich vollständig vom ganzen System, in Form von „innerer Arbeit“ (resp. Wärme) aufgenommen sein wird, bei der Voraussetzung, dass der ursprüngliche Zustand des Systems unverändert geblieben ist. Also erschien die Kraft, die beim Heben des Gewichtes P auf die Höhe H verbraucht wird, nach dem Gesetze der „Erhaltung der Kraft“, in der Form des äquivalenten Quantum von Wärme $\left(\frac{P \cdot H}{425}\right)$. Wir wollen jetzt den Faden durch irgend einen elastischen, ausdehnbaren Körper K ersetzen und denselben Versuch ausführen. Wenn das Gewicht P beim Fallen seine ursprüngliche Lage a erlangt hatte, in welcher die elastische Kraft des Körpers K gleich P ist, wird das Gewicht dieselbe übersteigen und irgend einen Punkt c erreichen¹⁾, und schliesslich wird der Körper K in elastische Schwingungen um den Punkt a versetzt, so dass streng genommen die obere Amplitude ad der unteren ac gleich sein soll. Jedesmal wird die Fall-Arbeit ($P \times ac$) von dem ausdehnbaren Körper K aufgenommen sein, und wieder von demselben, bei der elastischen Zusammenziehung, in der Art einer gleichen nützlichen, äusseren Arbeit des Hebens P auf die Höhe ad , zurückgegeben. Jedes Theilchen des Körpers K , das sich, bei der Ausdehnung, auf irgend einen Abstand y vom Punkte seiner ursprünglichen Gleichgewichtslage entfernt, kommt in ähnliche Schwingungen, wobei das Quadrat der Geschwindigkeit desselben proportional y ist, und daher auch der Kraft, die auf die Ausdehnung des Körpers K auf die Grösse ac verbraucht

1) Dabei wird vorausgesetzt, dass die Ausdehnung in den Grenzen der Elasticität des Körpers K geschieht.

worden war. Da zur Ausdehnung $a c$, die Arbeit des Hebens (resp. Falles) des Gewichtes P auf die Höhe H , d. h. $(P \times H)$ verbraucht worden war, so ist die lebendige Kraft der Bewegung des Theilchens m proportional $(P \times H)$, also haben wir für den ganzen Körper K die Gleichung:

$$\Sigma \frac{mv^2}{2} = P \times H.$$

Da sich, in Folge der inneren Reibungen des Körpers K , die Amplitude der Schwingungen stets vermindert, so kommt schliesslich das ganze System nach einiger Zeit in die ursprüngliche Gleichgewichtslage. In einem solchen Falle wird die ganze lebendige Kraft der sichtbaren Bewegungen der Theilchen des Körpers in die Form der molekularen Bewegung d. h. in Wärme übergehen, deren Grösse W durch die Gleichung:

$$W = \frac{1}{425} \Sigma \frac{mv^2}{1} = \frac{1}{425} (P \times H)$$

bestimmt wird, da das Wärmeäquivalent der Arbeit-Einheit $= 1/425$.

Wenn wir auf solche Weise nach Belieben die Grösse der Arbeit $(P \times H)$ ändern, so veranlassen wir Wärme sich im Körper K in einem willkürlichen aber immer bestimmten Quantum zu entwickeln. Dieser Satz ist nur so lange richtig, als der Disgregationsgrad des Körpers K unverändert bleibt; ändert sich der letztere, z. B. in Folge einer Erschütterung, oder kommt eine Veränderung des Volumens des Körpers K vor, so ist

$$W = \frac{1}{425} [(P \times H) - \Sigma dJ],$$

wo ΣdJ die Arbeit, die auf die Veränderung der gegenseitigen Anordnung der Moleküle (Disgregationsarbeit) verbraucht worden war, darstellt¹⁾. Die letztere bleibt ausgeschlossen, wenn die Ausdehnung des Körpers K in den Grenzen seiner Elasticität stattfindet und in Folge dessen das ganze System nach einiger Zeit wieder in die ursprüngliche Lage übergeht. Auf solche Weise wird der ganze Prozess der Erschütterung, vom Standpunkte der mechanischen Wärme-Theorie, als ein Kreisprozess und zwar als nicht umkehrbar dargestellt, weil die entwickelte Wärme nicht wieder in mechanische Arbeit übergehen kann. Dagegen können einzelne Phasen dieses Prozesses, und zwar Schwingungen

¹⁾ Dazu muss man noch die äussere Arbeit ΣdL hinzuaddiren, welche durch die Vergrösserung des Volumens des Körpers eventuell bedingt wird: so dass $(P \cdot H) - (\Sigma dJ + \Sigma dL) = A \cdot W$.

zwischen c und d, wie oben angedeutet wurde, als umkehrbare Kreisprozesse betrachtet werden, und also die algebraische Summe der Arbeiten, welche von dem zwischen c und d schwingenden Körper K bald aufgenommen, bald abgegeben werden, muss gleich Null sein. Da das ursprüngliche Gleichgewicht des Systems wieder hergestellt wird, so ist

$$(\sum d J + \sum d L) = 0 \text{ also } W = A (P \times H)$$

und daraus ist

$$\frac{P \times H}{W} = A,$$

wo A das mechanische Wärmeäquivalent ausdrückt.

Diese Versuche mit passiver Erschütterung des elastischen Körpers bieten eine vollständige Analogie zu den thermischen Erscheinungen, welche in einem elastischen Körper bei der Fortpflanzung des Schalles auftreten. In beiden Fällen handelt es sich um die Umwandlung der lebendigen Kraft der mechanischen Bewegung in Wärme. Inwiefern die erste verschwindet (resp. Schallbewegung ausgelöscht wird), grade insofern tritt die zweite vor¹⁾. Dies ist das Prinzip meiner Versuche, deren Zweck es war, über die Grenzen der Genauigkeit der thermoelektrischen Methode, zur absoluten Bestimmung der Erwärmung der Muskel Aufschlüsse zu erhalten. Da die Grösse $P \times H$ gegeben ist, und W aus den Beobachtungen bekannt wird, so ist auch leicht die Grösse A zu finden, und je näher die letztere der allgemein angenommenen Grösse des mechanischen Wärmeäquivalentes (425) ist, desto genauer war die Bestimmung von W ausgeführt worden. Daraus ist ersichtlich, dass, unter streng bestimmten Bedingungen des Versuches, derselbe als eines der Mittel zur Bestimmung der Grösse des genannten Äquivalentes angesehen werden kann.

Solche Versuche habe ich mit Muskeln (des Frosches) und mit Kautschuk ausgeführt. Da die Elasticität des letzteren gering, aber eine vollkommene ist, so war derselbe mehr geeignet für solche Versuche.

Zur Bestimmung der Erwärmung eines Körpers in Wärme-Einheiten, muss man sein Gewicht, seine Wärme-Kapazität und seine Temperatur wissen. Die spezifische Wärme der Muskel des Frosches habe ich auf 0,88 berechnet, dabei wurde der Wassergehalt (80 %) und die Wärmekapazität der ausgetrockneten Bestandtheile des Muskels (J. Rosenthal) in Betracht gezogen.

So viel mir bekannt, ist die Wärmekapazität des Kautschuks bis jetzt noch nicht bestimmt worden, und wahrscheinlich ist diese Grösse für jede Sorte des Kautschuks eine andere, so dass ich für nöthig

¹⁾ S. Warburg's Versuche in Poggendorff's Annalen, CXXXIX, 89.

fand, Bestimmungen der Wärmekapazität des von mir bei meinen Versuchen gebrauchten schwarzen Kautschuks zu machen. Solche Bestimmungen waren von mir im physikalischen Laboratorium des Herrn Prof. Kohlrausch (in Würzburg) ausgeführt worden, und zwar nach der Mischungsmethode von Regnault. Da das Kautschuk leichter als Wasser ist, so musste man später zu besonderen Mitteln seine Zuflucht nehmen (zum Anhängen von metallischen Gewichten), in Folge dessen haben sich die ersten Bestimmungen ohne diese Kunstgriffe als weniger genau herausgestellt und haben Schwankungen in weiten Grenzen zwischen 0,443 und 0,582 ergeben; das arithmetische Mittel aller früheren weniger genauen Bestimmungen ist gleich 0,4840. Die letzten genaueren Bestimmungen haben folgende Zahlen ergeben: 0,502 — 0,514 — 0,500 — 0,527; durchschnittlich — 0,511. Die Erwärmung des Kautschuks geschah in den Grenzen 40—93° C. ¹⁾ In diesen Grenzen ist keine Abhängigkeit der Wärmekapazität von der Temperatur der Erwärmung gefunden worden.

Wenden wir uns jetzt zur Methode der Bestimmung der Temperaturveränderungen der Muskel und des Kautschuks. Dies wurde ausgeführt nach der Methode der thermoelektrischen Messungen des Herrn Prof. Fick, auf dessen Darstellung ich mich hier auch berufe ²⁾. Einige methodische Bemerkungen jedoch werden nicht überflüssig sein.

Da es sich bei meinen Versuchen um die Messung einer sehr kurzdauernden und zugleich einer äusserst unbedeutenden Erwärmung handelte, so müssen die Elemente der Thermosäule, die zwischen den Muskeln eingeschaltet werden, möglichst dünn und von möglichst geringer Masse sein. Obwohl dadurch der galvanische Widerstand sich vergrösserte, und in Folge dessen die Empfindlichkeit sich verminderte, ist aber damit auf der andern Seite die Möglichkeit zu genaueren Beobachtungen der Erwärmung gegeben. Die Empfindlichkeit wurde übrigens durch Vergrösserung der Zahl der Elemente wieder erhöht. Die hauptsächlichste Bedingung dieser Methode besteht in der genaueren Graduirung der Boussole. Zu diesem Zwecke waren nöthig: Messung des galvanischen Widerstandes des ganzen Thermokreises (und seiner einzelnen Theile) und die Graduirung der Boussole mittelst eines Probeelementes von einem bestimmten Widerstande und von derselben

1) Der bis zu dieser Temperatur erwärmte Kautschuk verhält sich indifferent zum Wasser, was, wie bekannt, eine der hauptsächlichsten Bedingungen der Methode Regnault's vorstellt, wenn ein erhitzter Körper zur Abkühlung unmittelbar ins Wasser gebracht wird.

2) Pflüger's Archiv, Bd. XVI.

elektromotorischen Kraft, wie die Thermosäule. Den galvanischen Widerstand habe ich mittelst der Wheatstone'schen Methode bestimmt; in den Kreis der Brücke ist ein Multiplikator von Du-Bois-Reymond eingeschaltet worden, so dass der Widerstand mit sehr grosser Genauigkeit bestimmt worden war; die Schliessung des Kreises geschah sehr schnell und während einer kurzen Zeit, weil sonst der Einfluss der Erwärmung der Leiter durch den durchfliessenden Strom (1 Element Daniel) störend gewirkt hätte. Bei der gewöhnlichen Wheatstone'schen Methode wird, wie bekannt, der Multiplikator mittelst eines Leiters mit dem mittleren Punkte der Brücke vereinigt; da aber beide Hälften des Drahtes in gewissen Beschaffenheiten ein wenig differiren können, so habe ich zur Kontrolle die zu messenden Leiter abwechselnd bald mit einem Ende des Drahtes, bald mit dem andern vereinigt. Ausserdem sind auch Bestimmungen nach der Methode der Substitution ausgeführt worden. Um den Grad der Genauigkeit dieser Bestimmungen zu zeigen, werde ich einige Zahlen der Messungen des Widerstandes des ganzen Thermokreises anführen. Der Widerstand ist in mm des Drahtes des Rheochardes, der als Einheit der Vergleichung angenommen ist, ausgedrückt. Der Widerstand des Kreises der Boussole ohne Thermosäule: 149—148,9—148,6—150,8—149,2—149,3; sodann mitsammt der Thermosäule N: 223,7—223,4—224,0—224,2—224,5; dann mitsammt der Thermosäule X: 319,0—321,9—320,1—320,8—322,8—320,0. Wie bekannt, ist es für die Empfindlichkeit des ganzen Systems sehr günstig, dass die galvanischen Widerstände der Thermosäule und des Kreises ziemlich gleich sind. Eben diese Verhältnisse entstehen durch die Kombination unseres Thermokreises mit der Thermosäule X.

Viel schwieriger ist die genaue Graduirung der Boussole mittelst eines Probeelements, d. h. die Bestimmung der Ablenkung des Magnets für eine bestimmte Differenz der Temperaturen beider Löthstellen des Elements und bei gewissem Widerstande des ganzen Kreises. Eine Löthstelle des Probeelements war in Wasser von konstanter Zimmertemperatur getaucht worden; die andere in Wasser mit variabler Temperatur; beide Thermometer mussten mit einander möglichst genau verglichen werden (in 100 Theilen des Grades). Die Differenz der Temperaturen beider Löthstellen war bei verschiedenen Widerständen, des in den Kreis eingeschalteten Rheochards, in den Grenzen von 1,5—12° C. geändert. Die Hauptbedingung dabei ist, möglichst gleichzeitige Ablesung der Differenz der Temperaturen bei immerwährendem Rühren des Wassers und die Schliessung des Kreises, d. h. die Be-

stimmung der entsprechenden Ablenkungen des Magnetes der Boussole. Ausserdem soll man die Veränderungen der Temperaturen der Vereinigungsstellen der Leiter im Kreise, der Klemmen etc. zu vermeiden suchen. Ich habe mich überzeugt, dass z. B. eine Berührung, mit der Hand, des Schlittens des Rheochards genügt, um bei geringem Widerstande im Kreise eine wahrnehmbare Ablenkung des Magnets hervorzurufen. Deshalb soll man alle Vereinigungen der verschiedenen Metalle im Kreise mit Watte umlegen. Aus den Ergebnissen der Graduirung wird die Grösse y (die Grösse der Ablenkung des Magnets für ein Element bei Differenz der Temperaturen der Löthstellen um 1° C. und beim Widerstande des ganzen Kreises $= 1000$ mm des Rheochards) ausgerechnet; diese Grösse wird in die Gleichung eingeführt, nach welcher die Veränderung der Temperatur des untersuchten Körpers direkt in Graden der 100-theiligen Skala ausgerechnet wird

$$t = \frac{W}{1000 \cdot n \cdot y} \times a$$

wo W den Widerstand des ganzen Kreises bedeutet; n die Zahl der Elemente der Thermosäule, a die beobachtete Grösse der Ablenkung des Magnets in Skalatheilen ¹⁾. Daraus ist klar, dass die Messung der Temperatur desto genauer sein wird, je genauer W und y bestimmt sein werden.

Die folgende Tabelle stellt einige meiner Bestimmungen dieser Grösse mittelst eines Probeelements für die Thermosäule N dar.

Tabelle I.

W	t	A	y ²⁾
Widerstand des ganzen Kreises.	Differenz der Temperatur der Löthstellen.	Ablenkung des Magnets in Skalatheilen.	
5280 mm	5,73 ⁰ C.	248	228,5
15280 "	8,75 "	133	232,4
7280 "	5,47 "	173	230,2
10280 "	5,14 "	117	234,0
15280 "	4,88 "	74	231,7
17280 "	4,73 "	64	233,8
12280 "	12,35 "	236	234,6
15280 "	12,10 "	185	234,6
6280 "	11,53 "	439	234,8
18280 "	11,37 "	147	236,3
8280 "	7,90 "	232	232,7
12280 "	7,75 "	148	234,5

1) Die Grösse $\frac{W}{1000 \cdot n \cdot y}$ ist also die Zahl der Thermometergrade, die einem Skalentheile entsprechen. Der letzte war gleich 1 mm und entsprach einem Winkel von 57 Sekunden.

2) Wird nach der Formel $1000 \cdot \frac{t y}{W} = A$ ausgerechnet.

Die folgenden Zahlen für y zeigen die Graduirung derselben Boussole, aber mittelst eines anderen Probeelements, das der Thermosäule X entsprach. $y = 227-225-222-227-234-225-235-231-229-228-226-227$. Ein Skalatheil entspricht (bei $y = 222$) einer Temperaturdifferenz von $0,000120^{\circ}$ C.; bei $y = 235$ einer solchen von $0,000114^{\circ}$ C.; also die Schwankungen übersteigen nicht $0,000006^{\circ}$ C., und doch dürfen solche Schwankungen ($235-222$) nicht vorkommen; meistens hatte ich diese Grenzen nicht grösser als 8—10.

Bei diesen Graduirungen wird vorausgesetzt, dass die Ablenkung des Magnets lediglich durch die Differenz der Temperaturen der Löthstellen des Elementes hervorgerufen wurde, d. h., dass im Kreise keine andere elektromotorische Kraft vorhanden ist. Bei diesen Voraussetzungen wird angenommen, dass x in der Gleichung

$$1000 \times \frac{x + ty}{W} = A$$

gleich Null ist. Um sich davon zu überzeugen, muss man $t = 0$ machen, dann werden wir die Gleichung in der Form

$$1000 \times \frac{x}{W} = A'$$

haben, und wenn $x = 0$, so muss A auch $= 0$ sein, d. h. das Gleichgewicht des magnetischen Paares wird sich bei Schliessung des Kreises nicht ändern. Zu diesem Zwecke werden beide Löthstellen des Elementes in's Wasser eines und desselben Gefässes getaucht, und nachher wird *ceteris paribus* die Ablenkung A' bei verschiedenen Widerständen beobachtet. Diese Grösse A' soll als Korrektion ($A \pm A'$) in entsprechender Weise unter der Berücksichtigung der Richtung des Stromes und der Lage der Wippe eingeführt werden. Bei meinen Bestimmungen war A' gewöhnlich $=$ Null, bei Widerstand von 4—5000 mm; bei noch geringerem Widerstande überstieg A' keine 3—5 Skalatheile.

Weiss man die Grösse y , so ist die Zahl der Grade des Thermometers, die einem Skalatheile entsprechen, leicht auszurechnen. In meinen ersten Versuchen entsprach die Ablenkung des Magnets um einen Skalatheil der Veränderung der Temperatur des untersuchten Körpers um $0,000160^{\circ}$ C. (bei $y = 233$); die zweite Graduirung, die nach anderthalb Monaten ausgeführt worden war, ergab $y = 236$, so dass 1 Skalatheil $0,000158^{\circ}$ C. entsprach. Die dritte Graduirung, die 2 Monate später, nach anderer Aufstellung der Apparate, stattfand,

1) Diese Differenz von $0,000007^{\circ}$ C. wurde zum Theil durch Veränderung der Lagestellung des Tisches bedingt, wodurch der Abstand zwischen der Boussole und dem Fernrohre sich geändert hat.

ergab $y = 224$, 1 Skalatheil $= 0,000167^{\circ} \text{C.}$ ¹⁾ Endlich die vierte Graduirung in der letzten Serie der Versuche mittelst des Probeelementes für die Thermosäule X¹⁾ ergab nach den folgenden zwei Monaten $y = 228$ und 1 Sk. Th. $= 0,000117^{\circ} \text{C.}$ Daraus ist ersichtlich, dass der Grad der Empfindlichkeit der Boussole im Verlaufe von längerer Zeit sich fast nicht im geringsten geändert hat, worauf schon früher von Herrn Prof. A. Fick aufmerksam gemacht worden war. Diese Beschaffenheit der Boussole mit dem astatischen Paar, die mehr oder weniger den schädlichen Einfluss der Schwankungen des Erdmagnetismus beseitigt, ist eine der hauptsächlichsten Bedingungen der ganzen Methode, weil man sonst genöthigt wäre, für jeden einzelnen Versuch auf's Neue die Boussole zu graduiren. Die Konstanz der Beschaffenheiten des astatischen Paares und des galvanischen Widerstandes des ganzen Kreises macht die öfteren Graduirungen unnöthig, deren genauere Ausführung nicht wenig Schwierigkeiten darbietet und viel Zeit in Anspruch nimmt. Es muss bemerkt werden, dass die Konstanz der Grösse y bei verschiedener Intensität des thermoelektrischen Stromes, die Proportionalität zwischen der elektromotorischen Kraft und der Temperaturdifferenz der Löthstellen in den weiten Grenzen der Skala andeutet. Da sich bei einigen Versuchen, z. B. bei der Untersuchung der Entwicklung der Wärme im tetanisirten Muskel oder der physikalischen Erwärmung des todten Muskels unter dem Einflusse des durchströmenden elektrischen Stromes, die grosse Empfindlichkeit der Boussole als überflüssig, sogar schädlich sich erwiesen hatte, so habe ich in diesen Fällen in den Thermokreis den Rheochard eingeführt, der zur Bestimmung des Widerstandes gedient hatte, und indem derselbe auf verschiedene Weise eingestellt worden, habe ich entsprechende Veränderungen der Empfindlichkeit der Boussole erzielt. Und auf diese Weise habe ich mit dieser Methode den thermometrischen Werth eines Skalatheiles zwischen $0,00016^{\circ} \text{C.}$ und $0,015^{\circ} \text{C.}$ ändern können. Die Ausrechnung wurde nach der oben angeführten Formel ausgeführt

$$t = \frac{W}{1000 \cdot n \cdot y} \times a$$

wo $a = 1$.

¹⁾ Die Thermosäule N bestand aus 6 Paar Elementen und die Thermosäule x aus 12. Da bei meinen Versuchen die Ablesung der Ablenkung des Magnets mit der Genauigkeit bis $\frac{1}{4}$ des Skalatheils ausgeführt worden war, so war also die Möglichkeit gegeben, die Veränderung der Temperatur des Körpers auf $0,00003^{\circ} \text{C.}$ zu bestimmen.

Jetzt gehe ich zur Beschreibung der Anordnung der Versuche selbst über.

Die Muskel (resp. Kautschuk) waren in einer feuchten (resp. trockenen) Kammer aufgehängt; ihr unteres Ende ist mittelst eines unausdehnbaren Fadens oder mittelst eines sehr feinen Drahtes, der nach unten durch eine Spalte des Bodens der Kammer durchging, mit einem Ende eines leichten, äquilibrirten zweiarmigen Hebels verbunden, der sich unter der Kammer befand, und an einem Fusse der letzten befestigt war. Der Hebel bewegte sich frei um eine horizontale Achse, die seinem mittleren Punkte entsprach; gerade unter der Stelle der Befestigung des Fadens wurden an demselben Ende des Hebels Gewichte aufgehängt; das andere, freie Ende des Hebels ragte über den Rand des Kammerbodens heraus und war gegen den Beobachter gerichtet. Unter diesem freien Ende des Hebels wurde eine eiserne Stange in verschiedenen Abständen unbeweglich so angebracht, dass das freie Ende des Hebels, beim Niederdrücken, mit derselben in Berührung kam, wodurch, wie es sich versteht, das andere belastete Ende des Hebels auf die entsprechende Höhe erhoben wurde.

Da der Hebel sich immer in einer und derselben vertikalen Ebene bewegte, so kam das freie Ende, beim Niederdrücken des Hebels, immer in einem und demselben Punkte mit der eisernen Stütze in Berührung. Daraus ist klar, dass die Höhe des Aufhebens des Gewichtes, für den betreffenden Abstand zwischen dem Hebel und der Stütze leicht auszurechnen ist, wenn man die Abstände zwischen der Stelle des Aufhängens des Gewichtes und der Achse des Hebels weiss, ferner den Abstand zwischen der Achse und dem Punkte des freien Endes, welches beim Niederdrücken mit der Stütze in Berührung kommt, und endlich den vertikalen Abstand des freien Endes des Hebels von der Stütze weiss. Wenn man diese Höhe kennt, so ist die Arbeit, die ein Gewicht bei seinem Falle verrichten würde, wenn man das freie Ende des Hebels bis zur Stütze niedergedrückt hat und nachher schnell losgelassen, leicht auszurechnen. Die zweite nachfolgende Messung des Abstandes zwischen dem Hebel und der Stütze deutet an, ob das ganze System in den ursprünglichen Zustand gekommen ist, oder ob z. B. der Muskel sich in Folge der Erschütterung verlängert, ausgedehnt hat. Im letzteren Falle wird das belastete Ende des Hebels ein wenig niedriger zu stehen kommen, und das äussere freie Ende wird im Gegentheil sich ein wenig nach oben von der unbeweglichen Stütze entfernen. Aus diesen Grössen wird die Verlängerung des Muskels leicht ausgerechnet. Die Spannung des Muskels aber bleibt

ohne Veränderung, da dieselbe nur von der Grösse der Belastung abhängt. Indem wir den Abstand zwischen dem freien Arme des Hebels und der eisernen Stütze¹⁾ ändern oder indem wir verschiedene Gewichte aufhängen, variiren wir dementsprechend die Grösse der Fallarbeit des Gewichts. Die erste Methode ist mehr geeignet in solchen Fällen, wo wir die Grösse der Arbeit, ohne Veränderung der Spannung ändern wollen, um die starke Abnahme der Vollkommenheit der Elasticität der Muskel (resp. des Kautschuks) zu vermeiden, was bei grossen Belastungen oft geschieht. Die Veränderung der Höhe des Hebens des Gewichts aber beeinflusst nur die Grösse der Fallarbeit, folglich auch die „nicht bleibende Ausdehnung“.

Der Versuch selbst wird in folgender Weise ausgeführt. Nachdem der Magnet der Boussole bei geschlossenem Kreise ins Gleichgewicht gekommen ist, wird der freie Arm des Hebels rasch zur Stütze niedergedrückt und sogleich losgelassen, das Gewicht fällt von einer bestimmten Höhe und erschüttert den Muskel (resp. Kautschuk). Alles das muss so rasch geschehen, dass der Stand des Magnets während dieser Zeit sich nicht ändert, und seine folgende Bewegung vom Punkte des Gleichgewichtes direkt die Grösse der vorgekommenen Erwärmung bedeutet.

Der ganze Prozess der Erschütterung wird einmal oder mehrere Male (2 bis 3) rasch nacheinander ausgeführt, so dass die erste Ablenkung des Magnets schon die gesammte Summe der entwickelten Wärme andeutet²⁾. Es versteht sich von selbst, dass ein Theil der lebendigen Kraft, bei ähnlicher Anstellung der Versuche auf die Ueberwindung der Reibung der Achse des Hebels und theilweise auf die allgemeine Erschütterung des ganzen Apparates des ganzen Systems verbraucht wird. Uebrigens, unter gewissen Vorsichtsmassregeln, erweist sich dieser Verlust als sehr unbedeutend.

I. Versuche mit Kautschuk.

Kautschuk wurde in der Form zweier vertikalparallel angehängten Streifen, jeder 1 mm dick, von 7—15 mm breit und von 30—50 mm lang, angewendet³⁾. Das obere Ende wurde mittelst einer Muskel-

1) Dies wurde durch Verschiebung der Stütze erreicht; der Hebel hat immer nahezu die horizontale Lage bewahrt.

2) Jede einzelne Schwingungsdauer derselben war während der ganzen Zeit meiner Untersuchungen = 7,8—8 Sekunden.

3) Zur Ausrechnung der Quantität der, bei der Erschütterung entwickelten Wärme, wurde selbstverständlich das Gewicht nur des ausdehnbaren mittleren

zange befestigt; das untere mit dem Hebel verbunden. Zwischen diesen dicht aneinander anliegenden Streifen wird eine Thermosäule eingeschoben; die Ränder der Kautschuk-Streifen müssen so dicht aneinander liegen, dass die Luft während der elastischen Zusammenziehung des Kautschuks nach der Erschütterung, zwischen den inneren Flächen der Streifen und den Elementen der Thermosäule nicht eindringen kann; andernfalls kann eine bedeutende Abkühlung wahrnehmbar sein.

Bei diesen Versuchen wird das Faktum der Erwärmung des Kautschuks bei der Ausdehnung und Abkühlung bei elastischer Zusammenziehung leicht bestätigt, was man schon bei sehr schwachen Dehnungen wahrnimmt.

Die Gewichte, die bei den Versuchen der Erschütterungen (von 40—90 gr) gebraucht worden waren, ergaben bei der einfachen Belastung, resp. Dehnung Ablenkungen des Magnets von 20—40 Skalatheilen. Daher wurde eine negative Schwankung (d. h. Abkühlung) wahrnehmbar, oder die erste Schwingung des Magnets geschah langsam und unvollständig, wenn das Gewicht bei der Erschütterung langsam mittelst des Hebels nach oben gehoben worden war, und wenn der Hebel nicht rasch losgelassen war. Wird die Erschütterung rasch ausgeführt, so bemerkt man sogleich eine Bewegung des Magnets nach der Seite der Erwärmung, und die ersten zwei Schwingungen des Magnets bestimmen eine neue Lage seines Gleichgewichts, welche die definitive Grösse der Erwärmung andeutet¹⁾. Im Allgemeinen unterscheiden sich die Versuche mit Kautschuk durch eine grössere Regelmässigkeit und Gleichmässigkeit, von denen mit Muskeln; bei einer und derselben Belastung und bei derselben Höhe des Hebens der Gewichte differiren die Ablenkungen des Magnets bei dieser Erschütterung sehr wenig untereinander, was man z. B. aus den folgenden Ziffern ersehen kann:

1. Kautschuk A; Belastung 60 gr; die Fallarbeit ist stets gleich 1002 grmm, die Ablenkung des Magnets (a) in Skalatheilen:

16,7 — 16,9 — 17,1 — 16,5 — 15,7 (?) — 17,6 — 17,3.

2. Kautschuk M; Arbeit = 1725 grmm:

a = 27,0 — 27,8 — 27,7 — 27,5 — 28,0 — 26,8.

Die Erschütterung ist zweifach, also die Arbeit = 3450 grmm:

a = 55,2 — 54,5 — 50,7(?) — 55,3.

Theiles der Streifen in Betracht gezogen, welcher sich zwischen den Enden, die in die metallischen Fassungen eingeklemmt waren, befand.

¹⁾ S. Fick l. c.

3, Kautschuk D, Belastung 90 gr, die Hubhöhe ist konstant, war aber nicht in mm gemessen worden:

$$a = 32,5 - 30,7 - 30,0 - 32,3 - 30,7 - 31,7 - 29,4.$$

Belastung 80 gr: $a = 23,1 - 18,2 (?) - 20,5 - 20,2 - 20,0 - 21,8 - 20,5.$

Aus den angeführten Zahlen der Reihe 2. ist zu ersehen, dass die zweifache Erschütterung, die selbstverständlich im Verlaufe eines mehr dauernden Intervalles geschieht, nichts desto weniger genau eine doppelte Ablenkung ergiebt; also geschieht im Verlaufe der ersten 10—15 Sekunden ein sehr unbedeutender Wärmeverlust. Das wird verständlicher, wenn man die schlechte Wärmeleitung des Kautschuks und die geringfügige Steigerung seiner Temperatur im Verhältnisse zur umgebenden Luft in Betracht zieht (nach dem Newton'schen Gesetze).

Bei diesen Versuchen und zwar bei Berechnung der ganzen, bei der Erschütterung entwickelten Wärme, muss man berücksichtigen, dass die Länge des Kautschukstreifens grösser ist, als die der Thermo säule; wir messen also eigentlich die Wärme nur desjenigen Theiles des Kautschuks, der sich zwischen den äusseren Elementen der Thermo säule befindet (bei meinen Versuchen in dem mittleren Theile der Streifen). Die Grösse dieser Erwärmung führen wir in die Berechnung als gleichmässig für die ganze Masse des ausdehnbaren Theiles des Kautschuks geltende ein. Daraus versteht sich auch die Möglichkeit der Fehler bei der Ausrechnung der Resultate, die man bei geringerer Länge der Streifen (15—20 mm) leicht vermeiden könnte, aber das letztere hat wider seine Unbequemlichkeiten. In Folge dessen habe ich bei meinen Versuchen mit längeren Streifen Kontroll-Bestimmungen ausgeführt, die darin bestanden, dass ich für jede Grösse der Arbeit ($P \times h$) besonders die Erwärmung im oberen, mittleren und unteren Theile des Kautschuks gemessen habe; und wenn das arithmetische Mittel mit der Grösse der Erwärmung des mittleren Theiles übereinstimmte, so wurden die Zahlen der Erwärmung nur des mittleren Theiles, in solchem Falle, für die ausprobirten Streifen zur Ausrechnung in den weiter folgenden Versuchen gebraucht. In der horizontalen Richtung aber geschah die Erwärmung gleichmässig, wovon ich mich durch direkte Versuche überzeugt habe. Ferner ist sehr wichtig das richtige Verhältniss des Gewichtes zu der ausdehnbaren Masse des Kautschuks zu wählen. Wenn das Gewicht sehr gering ist, bei mehr oder weniger grosser Breite des Kautschuks, so bekommt man zu wenig Wärme, es findet eine unbedeutende Ablenkung des Magnets statt, da der Kautschuk in diesem Falle wegen des grossen Wider-

standes gegen das Gewicht als ein fester, starrer Körper sich verhält, und deshalb geringere elastische Schwingungen giebt. Wenn dagegen das Gewicht zu gross ist, im Verhältniss zur Masse des Kautschuks, so findet eine Erschütterung des ganzen Apparates statt, daher auch ein Verlust der lebendigen Kraft des Falles des Gewichtes. Ausserdem kann eine bedeutende Verschiebung der Thermosäule im Innern zwischen den Streifen, in Folge ihrer grossen Beweglichkeit, und auch eine bleibende Ausdehnung vorkommen. Für jedes Paar der Kautschukstreifen finden bestimmte Grenzen der Belastung und Grössen der Erschütterung statt, bei welchen die Beobachtungen die genauesten Resultate geben. Diese Verhältnisse werden am besten und einfachsten auf rein empirischem Wege bestimmt, was selbstverständlich nicht wenig Zeit in Anspruch nimmt, aber deshalb giebt es eine grössere Sicherheit für die Genauigkeit der Ergebnisse.

Die Wichtigkeit dieser Verhältnisse kann man auch in den unten angeführten Tabellen wahrnehmen.

Da die Versuche mit Erschütterungen des Kautschuk sich durch grosse Gleichmässigkeit auszeichnen, so werde ich aus der grossen Reihe der von mir angestellten Versuche nur einige, mehr zuverlässige anführen. — In der folgenden Tabelle stellt P die Belastung in Grammen dar, $P \times h$ die Fallarbeit des Gewichtes in grmm, W die entwickelte Wärme und $J = \frac{P \times h}{W}$ — die Quantität der Arbeit, bezogen auf eine Einheit der entwickelten Wärme, d. h. das mechanische Wärmeäquivalent dar.

Tabelle II.

No.	P	$P \times h$	W		J
			in Skalathellen.	microcalori.	
1	70	1519	22,2	3,40	447
2	90	1953	27,6	4,22	463
3	100	2172	28,9	4,42	491
4	100	3110	34,3	5,25	592

Die Zahlen dieser Tabelle beziehen sich auf ein und dasselbe Paar Kautschukstreifen (1,867 gr). Die Ziffern jeder aus diesen vier Reihen stellen das arithmetische Mittel aus einer grossen Zahl einzelner Erschütterungen dar, welche in verschiedenen Zeiten erhalten wurden. Aus der Tabelle ist zu sehen, dass man gleichmässiger und genauere Bestimmungen der Grösse J bekommt bei der Belastung von 70—90 gr,

wenn die Grösse der Fallarbeit die Grenze von 2000 grmm nicht überschreitet.

Die folgende Tabelle zeigt Resultate einiger einzelnen Erschütterungen dar.

Tabelle III.

P × h	No.	W		J
		in Skalatheilen.	in microcalori.	
1080 (60 gr)	1	15,0	2,29	471
	2	16,1	2,46	439
	3	15,2	2,33	463
1519 (70 gr)	4	24,5	3,65	416
	5	22,9	3,50	434
	6	23,5	3,59	423
	7	22,7	3,47	437
	8	22,6	3,46	439
1953 (100 gr)	9	28,0	4,28	456
	10	27,5	4,21	464
	11	27,8	4,25	459
	12	27,2	4,16	469
2172 (100 gr)	13	30,0	4,59	473
	14	29,8	4,56	476
	15	31,0	4,70	458
	16	30,7	4,70	462
2799 (100 gr)	17	30,8	4,71	594
	18	31,8	4,86	576
	19	31,6	4,83	579

Aus dieser Tabelle sieht man, dass man die genauesten Resultate für den betreffenden Kautschuk, bei der Arbeit von 1519 grmm, erhält. Die Grösse J ist im Mittel aus NNro. 4—8 gleich 430, was auf die Genauigkeit der ausgeführten Wärme-Messungen hindeutet. Auf solche Weise hat sich die angewandte thermoelektrische Methode als passend für die absoluten Messungen der Erwärmung unter gewissen Umständen erwiesen. Jetzt muss man sich noch von der Brauchbarkeit derselben in Beziehung auf die Muskel überzeugen.

II. Versuche mit Muskeln.

Die Versuche mit Erschütterungen der Muskel (des Frosches) wurden genau so ausgeführt, wie die des Kautschuk, aber selbstverständlich bieten sie verhältnissmässig mehr Schwierigkeiten. Vor Allem

musste man ein solches Muskelpräparat auswählen, das für die betreffende Form der Thermosäule passend ist und zu gleicher Zeit aus parallelen Fasern besteht, was äusserst wichtig für die gleichmässige Entwicklung der Wärme, resp. für die gleichmässige Spannung ist. Dieser Bedingung entspricht am meisten das Präparat, welches aus den Gruppen der Adduktoren beider Oberschenkel (*m. m. recti int. major. und semimembr.*) besteht¹⁾. In einigen Versuchen bei grossen Fröschen habe ich nur ein Paar der *m. m. semimembranosi* angewendet. Die Muskel wurden den Versuchen bald lebendig, bald zeitstarr unterworfen. — In beiden Fällen merkt man am Anfange einen starken thermoelektrischen Strom, wegen der verschiedenen Temperaturen beider Löthstellen, so dass nicht selten der Magnet erst nach Verlauf von $\frac{1}{2}$ —1 und mehr Stunden zu seinem ursprünglichen Gleichgewichte zurückgekehrt ist und in einigen Fällen blieb sogar die Ablenkung fast konstant im Verlaufe des Versuches. In Folge dessen habe ich nicht immer die Zurückkehr des vorigen Gleichgewichtes abgewartet; doch habe ich die Untersuchungen erst dann angefangen, wenn die Bewegung des Magnets schon so langsam wurde, dass die Ablenkung des Magnets auf einen Skalthheil nur im Verlaufe von 1—2 Minuten geschah. Da die Bestimmung des Maximum der Erwärmung schon im Laufe der ersten zwei Schwingungen des Magnets (während 15—16 Sekunden) ausgeführt wurde, so war offenbar der Fehler wegen der Bewegung des Magnets auf ein äusserst kleines Maass zurückgeführt. Die Belastungen wurden zwischen 30 und 90 gr angewendet. Daraus folgt, dass man nach dem Aufhängen des Gewichtes noch lange warten muss, bis die stattfindende Ausdehnung des Muskels aufhört, d. h., bis die „elastische Nachwirkung“ unwahrnehmbar wird; andernfalls bedingen die ersten Erschütterungen bedeutende bleibende Verlängerungen (s. unten). Ausserdem müssen zwischen den einzelnen Erschütterungen Pausen von nicht weniger als 4—5 Minuten, sogar bei nicht grossen Gewichten stattfinden. Wenn man zu schnell die Erschütterungen nach einander ausführt, so entwickelt sich mit jedem Male weniger und weniger Wärme, trotz der jedesmaligen Zurückkehr des Magnets in den ursprünglichen Stand, da das ursprüngliche elastische Gleichgewicht keine Zeit hat, sich von Neuem wieder herzustellen. Wenn man aber eine Zeit abwartet und nachher den Versuch auf's Neue macht, so bekommt man die richtige, regelmässige Erwärmung wie zuerst.

Oben wurde schon für das Kautschuk die Wichtigkeit der em-

1) S. A. Fick, l. c.

pirischen Bestimmung der Grenzen der Belastung und Grösse der Arbeit für jede gegebene Masse eines ausdehnbaren elastischen Körpers angedeutet. Dasselbe und sogar in noch höherem Grade ist nöthig für die Muskel, da die Elasticität der letzteren gross und viel weniger vollkommen ist, als die des Kautschuks; ausserdem verwickeln sich noch die Erscheinungen durch die Betheiligung der elastischen Nachwirkung. Im Allgemeinen sind die Versuche mit Muskeln bei sehr geringen Ablenkungen des Magnets äusserst schwierig, besonders mit lebendigen. Nicht selten bemerkte man gleich nach der Erschütterung anfängliche Abkühlungen, und nachher nur geschah die Erwärmung; da ich in solchen Fällen nicht immer im Stande war, diese störende Verwicklung zu beseitigen, so musste ich solche Versuche als unbrauchbare ausschliessen. In anderen Fällen geschah die Erwärmung sehr langsam, so dass die maximale Erwärmung erst nach Verlauf von 4—6 Magnetschwingungen erschien und nicht selten der Magnet in sein ursprüngliches Gleichgewicht gar nicht zurückkehrte; in ähnlichen Fällen wurde der Versuch unterbrochen. Als taugliche für die Ausrechnungen wurden nur solche Versuche gezählt, wo die Schwingungen des Magnets mit normaler Geschwindigkeit geschahen; wo die ersten zwei Schwingungen die Grösse der maximalen Erwärmung bestimmten und wo der Magnet nach einigen Schwingungen in sein ursprüngliches Gleichgewicht zurückkehrte. Aus einer Masse von mir angestellter Versuche entsprach nur die Minderzahl diesen Forderungen; das ist verständlich, da die Untersuchung der Entwicklung der Wärme, bei passiver Erschütterung des Muskels, verhältnissmässig viel schwieriger und umständlicher ist, als die Bestimmung der Erwärmung des arbeitenden Muskels sogar bei einzelnen Kontraktionen. Man macht sich mit diesen Schwierigkeiten und den Kunstgriffen, sie zu beseitigen, am besten auf rein empirischem Wege vertraut.

Es bleibt uns noch übrig, einen angeblich wichtigen Einwand gegen diese Versuche zu erörtern und zwar, dass die Wärme, die sich bei passiver Erschütterung des lebenden Muskels entwickelt, nicht durch den Uebergang der Fallarbeit des Gewichtes in Wärme, d. h. nicht durch einen rein physikalischen Prozess bedingt wird, sondern durch den Muskel selbst ganz (oder theilweise) gegeben wird, — der, in Folge der Erschütterung als eines mechanischen Reizes in einen thätigen, gereizten Zustand kommt ¹⁾. In Folge dessen sollte man erwarten,

¹⁾ Meyerstein und Thiry (Ztschr. für ration. Medizin. Bd. XX. S. 67) erklärten auf solche Weise die Erwärmung des lebendigen ruhenden Muskels bei einfacher Ausdehnung (!).

dass bei Erschütterungen eines todten Muskels sich *ceteris paribus* weniger Wärme entwickeln muss, als im lebenden; die Versuche haben dagegen eher das Umgekehrte gezeigt. Ferner sollte man, nach der oben angeführten Voraussetzung, erwarten, dass im lebendigen Muskel sich mehr Wärme entwickeln muss, als es der Fallarbeit des Gewichtes entspricht, und zwar in Folge der Hinzufügung der physiologischen Erwärmung. Allein auch diese Folge der Voraussetzung wird durch Versuchsergebnisse widerlegt, welche gezeigt haben, dass die Erwärmung meistentheils in geringerer Grösse, als nach dem Aequivalent der Fallarbeit erzeugt wurde, und nur in seltenen Fällen (s. unten) verhältnissmässig zu gross ausfiel. Auf diese Weise verliert der angeführte Einwand seine Beweiskraft. Wenn auch Erschütterung eine physiologische Entwicklung lebendiger Kräfte im lebenden Muskel hervorruft, so ist sie jedenfalls in ganz unbedeutender Quantität im Vergleiche zur physikalischen Erwärmung, wie man aus betreffenden Versuchen fast mit Gewissheit vermuthen kann. Da dieser Einwand für die Versuche mit todten Muskeln, die genauere Resultate für unsere Aufgabe ergeben haben, nicht passend ist, so halte ich mich bei demselben nicht mehr auf.

Die folgende Tabelle stellt Zahlenergebnisse aus einigen genaueren Versuchen mit Erschütterung lebender Muskel dar (A — die Fallarbeit des Gewichtes P in grmm, W — die Grösse der Erwärmung, $J = \frac{A}{W}$ — mechanisches Aequivalent der entwickelten Wärme.

Tabelle IV¹⁾.

	A	W		J
		in Skalatheilen.	in microcalori.	
P = 30 gr	1848 (2)	10,0	3,70	497
	924 (1)	5,2	1,92	481
P = 30 gr	1848 (2)	9,7	3,59	515
	924 (1)	5,6	2,07	446
	1848 (2)	9,0	3,33	555
	1850 (2)	10,3	3,81	485
	1500 (1)	8,0	3,14	478
P = 60 gr	1500 (1)	7,7	3,03	495
	1512 (1)	7,9	3,10	488

In diesen Versuchen war die bleibende Ausdehnung der Muskel nach der Erschütterung fast gleich Null, also gerieth das ganze System vollständig wieder in den Zustand des ursprünglichen Gleichgewichtes²⁾.

¹⁾ Die Ziffern, welche bei A eingeklammert sind, deuten die Zahl der ausgeführten Erschütterungen an.

²⁾ Die Ausmessungen der Veränderungen der Länge des Muskels wurde bis auf Zehntel eines Millimeters ausgeführt (s. oben).

Die folgende Tabelle V gehört dem Versuche mit bleibender Ausdehnung (Spalte l) der Muskel an. Die ganze Länge des Muskels betrug annähernd 39,5 mm.

Tabelle V (27. Versuch).

No.	A (P = 40 gr.	l	W		J
			in Skalatheilen.	in microcalori.	
1	1398	0,3 mm	7,7	3,40	411
2	1404	0,3 "	7,5	3,31	424
3	1405	0,2 "	7,0	3,09	454
4	1416	0,3 "	7,4	3,27	433
5	1454	0,7 "	6,3	2,78	522

Wenn man aus den ersten 4 Beobachtungen (N 1—4), im Ver gleiche zu den Ergebnissen der Tabelle IV, auch schliessen könnte, dass die bleibende Ausdehnung schon in den Grenzen von 0,2—0,3 mm bedeutend die Quantität der sich entwickelnden Wärme, unabhängig von den elastischen Schwingungen um den Stand des Gleichgewichtes vergrössert, so widerspricht die 5. Beobachtung direkt einem solchen allgemeinen Schlusse. Ueberhaupt bei meinen Untersuchungen habe ich oft bemerkt, dass fast gar keine Proportionalität zwischen der Grösse der bleibenden Ausdehnung und der Wärmeentwicklung stattfand.

Also lassen die Tabellen IV und V den Schluss ziehen, dass die passive Erschütterung des lebenden ruhenden Muskels mit fallendem Gewichte unter gewissen Bedingungen die Entwicklung von Wärme in demselben bedingt, deren Quantität äquivalent der Fallarbeit des Gewichtes ist. Der Verlust eines Theiles der Wärme, der durch Differenz der ausgerechneten J und 425 bestimmt wird, wird aus der Anstellung des Versuches selbst verständlich (die Reibung und die Erschütterung des Hebels, die Erschütterung des ganzen Apparates, die Entwicklung von Schallbewegungen etc.), und deshalb widerspricht es nicht im Geringsten dem gemachten allgemeinen Schlusse. Wenn in der Mehrzahl meiner Versuche mit lebendigen Muskeln die Grösse J zwischen 500 und 600 schwankte, so lag die Ursache offenbar in den oben erwähnten Fehlerquellen bei diesen schwierigen Versuchen, die die Geduld des Experimentators sehr auf die Probe stellen.

Wenn man bei diesen Versuchen zwischen den Muskeln und dem Gewichte einen schmalen Kautschukstreifen einschaltet, seine vollständige Ausdehnung abwartet, und dann der Erschütterungsversuch ausgeführt

wird, so wird die Temperatur des Muskels nicht erhöht, — also ging die ganze Fallarbeit des Gewichtes auf die Erschütterung und Erwärmung des viel mehr ausdehnbaren Kautschuks. Dieses Faktum hat eine besonders wichtige Bedeutung für die Untersuchungen, die im folgenden Kapitel beschrieben sind.

Die folgende Tabelle bietet die Zahlen-Ergebnisse einiger Bestimmungen der Erwärmung, bei der Erschütterung des zeitstarren¹⁾ Muskels dar.

Tabelle VI.

No.	A P = 40 gr.	W		J
		in Skalatheilen.	in microcalori.	
1	1340	6,7	2,91	460
2	2660 (2)	12,7	5,51	483
3	1392	7,4	3,21	434
4	1350	7,2	3,12	432
5	1280	5,3	2,30	556
6	1376	7,3	3,17	433
7	1350	5,8	2,52	536
8	1392	6,8	2,95	472
9	1394	7,1	3,08	452
10	1450	6,2	2,69	539

In den angeführten Beobachtungen war die Grösse l (bleibende Ausdehnung) entweder Null (in den No. 3, 4, 8), oder höchstens = 0,1 mm, nur in No. 5 ist $l = 0,2$ mm gleich. In denjenigen Fällen aber, wann eine bedeutendere Ausdehnung zurückbleibt, was bei den ersten Erschütterungen des verkürzten zeitstarren Muskels geschieht, merkt man eine grosse Entwicklung von Wärme, welche die Grösse $\frac{A}{425}$ bedeutend übertrifft. So war in einigen Versuchen die Grösse J — 201, 226, 133 und sogar 70 gleich!

Die folgende Tabelle bietet ein Muster einer solchen auffallenden paradoxalen Erwärmung, in der Form eines Protokolls der Beobachtung dar.

1) Gewöhnlich nach 24—36 Stunden nach dem Ausschneiden aus dem Körper bei Temperatur 18—21° C.

Tabelle VII (74. Versuch).

No.	Gleichgewicht des Magnets in Skalatheilen.	Schwingungen des Magnets.	W		A (P = 30 gr)	J
			in Skala- theilen.	in microcalori.		
1	465	273 —588,1	34,4	13,07	915 (l = 0,7 mm)	70
		368 —522	20,0			
		407,2—489	16,9			
		430,3—475,2	12,2			
		447 —472	5,5			
		458 —473	—0,3			
2	480.3	470,5—480	5,0	1,89	920 (l = 0,2 mm)	487
		475 —479,2				
3	483	475 —481,5	4,7	1,78	920 (l = 0)	518
		476 —480,7				

Aus der Tabelle sieht man, dass die erste Erschütterung, die die grösste Verlängerung hervorgerufen hatte, eine sehr bedeutende Wärmemenge erzeugt, während die folgenden eine gewöhnliche Erwärmung erzeugt haben. Das in dieser Tabelle angezeigte Zurückkehren des Magnets zum ursprünglichen Gleichgewichte, was in der Mehrzahl der Fälle der paradoxalen Erwärmung beobachtet wurde, schliesst schon selbst allein eine Reihe vermuthlicher Quellen von Fehlern aus (die Lageänderung der Thermosäule im Innern zwischen den Muskeln, die Berührung mit neuen wärmeren (?) Schichten derselben, u. s. f.). Die folgende Fehlerquelle, auf deren mögliche Anwesenheit bei diesen Versuchen Prof. Fick meine Aufmerksamkeit richtete, bietet mehr Wahrscheinlichkeit dar. Sie besteht darin, dass die Spannung der inneren Muskelschichten, die unmittelbar an der Thermosäule anliegen, bedeutend grösser ist, als der äusseren Schichten, sodass die Erschütterung selbstverständlich in einem solchen Falle die Wärme-Entwicklung überwiegend in den inneren Schichten bedingen wird, die gerade beobachtet wird, und die bei der Rechnung als gleichmässige Erwärmung der ganzen Muskelmasse vorausgesetzt wird. Daraus ist auch die unverhältnissmässig kleine Grösse J verständlich. Gegen Anwendung dieser Erklärung für alle Fälle der paradoxalen Erwärmung spricht jedoch der Umstand, dass die Grösse l in Beziehung zur Länge (und Masse) der Muskel zu gering ist, dass schon nach der ersten Erschütterung eine solche gleichmässige Anordnung der Spannung in allen Muskelschichten stattfinden könnte, dass J aus 70 in 487 übergeht. Mir scheint, dass in der Erscheinung der paradoxalen Erwärmung unzweifelhaft der Einfluss der Ausdehnung theilnimmt, worauf die Grösse l

hindeutet, und was schon allein für sich, unabhängig von der Erschütterung, die Entwicklung von Wärme im Muskel bedingt. Bei meinen Untersuchungen habe ich mich vollständig überzeugt, dass eine einfache Dehnung des zeitstarren Muskels *ceteris paribus* gerade so viel, wenn nicht mehr Wärme entwickelt, als die Ausdehnung eines lebendigen. Da man dabei am allerwenigsten von einer chemischen Metamorphose als Quelle der Wärme sprechen kann, so bleibt nur übrig, sich an die Untersuchung des Disgregationszustandes zu wenden. Die Versuche haben hier gezeigt, dass die Ausdehnung des lebendigen, wie des zeitstarren Muskels von einer Verminderung seines Volumens begleitet wird (Schmulewitsch), welche besonders bei den ersten Dehnungen wahrnehmbar ist. Dieses Faktum der Verminderung des Volumens, vom Standpunkte der mechanischen Wärmetheorie, ist schon allein für sich hinreichend, um die Wärme-Entwicklung zu erklären, da die Verminderung des Volumens, d. h. die Annäherung der Moleküle eines Körpers zu einander (die Verminderung des Disgregationsgrades) bedingt eine Auslösung von „innerer Arbeit“ in der Form von Wärme (Clausius)! Weitere Untersuchungen müssen die quantitativen Beziehungen zwischen der Grösse der Volumverminderung und der Wärme-Entwicklung ermitteln, um die Richtigkeit dieser Vermuthung zu prüfen.

In einigen Versuchen ist bemerkt worden, dass die mehr oder weniger bedeutende bleibende Ausdehnung (l) des Muskels nicht jedesmal von paradoxer Erwärmung, die besonders bei den ersten Erschütterungen und nach grossen Pausen (bei der Entlastung) erscheint, begleitet wird. Wie es scheint, ist das Verhältniss zwischen der Grösse l und der Veränderung der Form des Muskels (resp. seines Volumens) und der Wärme-Entwicklung bei der Ausdehnung nicht immer gleich. Jedenfalls wurde jede paradoxe Erwärmung von Verlängerung des Muskels d. h. von der Ausdehnung des Muskels über die Grenzen seiner Elasticität, begleitet¹⁾. Da diese paradoxe Erwärmung von mir nicht ausführlicher untersucht worden war, so finde ich es auch nicht berechtigt mich bei derselben länger aufzuhalten. Ich möchte bemerken, dass ich dieselbe auch an frischen Muskeln beobachtet habe, aber verhältnissmässig seltener und viel schwächer ausgeprägt.

¹⁾ Edlund (Poggendorff's Ann. CXIV. 1861, S. 37) hat bei der Ausdehnung der metallischen Drähte eine Abkühlung bemerkt; wenn aber die Ausdehnung die Grenzen der Elasticität des Drahtes überschritten hatte und blieb als „permanente Verlängerung“, so bemerkt man anstatt der Abkühlung eine Erwärmung. — Westermann (Ein Beitrag zur Physik des Muskels, S. 10) beobachtete auch mitunter eine grosse Entwicklung von Wärme bei den ersten Dehnungen der zeitstarren Muskel.

Am Anfange dieses Kapitels wurde schon erwähnt, dass für den Uebergang der Fallarbeit des Gewichtes in Wärme des betreffenden Körpers nöthig ist, dass der letztere eine Elasticität (resp. eine grössere oder geringere Vollkommenheit derselben) besitze, d. h., dass derselbe während der Ausdehnung eine Reihe von elastischen Schwankungen um den Gleichgewichtspunkt, auf welchem er sich am Ende einstellt, ausführen soll. Da die Meinung von der ungenügend vollkommenen Elasticität des Muskels, besonders des todten (E. Weber), mehr oder weniger verbreitet ist, so könnte man eine solche Regelmässigkeit des Verlaufes des ganzen Erschütterungsvorganges bezweifeln. In Folge dessen habe ich das belastete Ende des Hebels mit einem Zeiger, der auf berusstem Papier eines Cylinders des Marey'schen Kymographion schrieb, versehen. Dabei habe ich mich vollständig überzeugt, dass, wenn lebendige und zeitstarre Muskel bei Belastungen von 30—90gr, erschüttert werden, sie nachher, nach einer Reihe von mehreren elastischen Schwingungen, genau in den Stand des ursprünglichen Gleichgewichtes kommen. Ausserdem ist leicht wahrzunehmen, dass die nicht bleibende Verlängerung des Muskels bei der Erschütterung sich proportional der Hubhöhe des Gewichtes ändert; ferner ist das Verhältniss derselben zur Länge des Muskels abhängig von der Grösse des Querschnittes des letzteren. Daraus ist begreiflich, dass diese Methode uns nicht nur Auskunft über die Grenzen der Vollkommenheit der Elasticität des Körpers giebt, sondern sie kann auch, bei gewisser Länge, und Querschnitte desselben und bei gegebener Grösse der lebendigen Fallkraft des Gewichtes, zur Bestimmung der Elasticitäts-Koeffizienten dienen.

Um mich vollständig von der Bedeutung der nicht grossen, aber vollkommenen Elasticität für die zu erörternde Untersuchung, zu überzeugen, habe ich eine Reihe von Messungen der Erwärmung erschütterter Muskel, welche ohne Veränderung der normalen Länge¹⁾ (bei 45°C.) wärmestarr wurden, ausgeführt. Da die Muskel in Folge dessen weniger ausdehnbar wurden, so hat sich die Grösse J , wie auch zu erwarten war, bedeutend erhöht (680, 867, 764) sogar bei bedeutenden Belastungen. Dasselbe bemerkte man auch an lebendigen Muskeln, die vor dem Versuche einer andauernden Wirkung der maximalen Dehnung ausgesetzt waren. Dieses Resultat erklärt sich leicht durch Vergrösserung des Widerstandes der Muskel gegenüber der Einwirkung der Erschütterung, weshalb auch ein bedeutender Theil der lebendigen Kraft

¹⁾ Die Kontraktion beim Starrwerden wurde durch Festhalten der Muskelenden verhindert.

verloren geht, resp. auf die Erschütterung des Hebels, des ganzen Apparates etc. geht.

Auf solche Weise haben die Untersuchungen, die in diesem Kapitel beschrieben sind, eine vollständige Anwendbarkeit der thermoelektrischen Methode von A. Fick zur genauen Bestimmung der kurzdauernden Erwärmung der Muskel gezeigt und damit auch die Möglichkeit gegeben, sich der Erledigung der Grundfrage betreffs der Gültigkeit des Gesetzes „der Erhaltung der Kraft“ bei den Erscheinungen der Muskelthätigkeit zu nähern.

Kapitel II.

Wärmeentwicklung im thätigen Muskel bei und ohne Verrichtung äusserer nützlicher Arbeit.

Das Prinzip des Beweises dieses Gesetzes war schon in der Einleitung dargestellt. Es besteht, wie wir sahen, darin, dass das Quantum der lebendigen Kräfte des thätigen Muskels, unabhängig von ihrer Vertheilung im betreffenden System von Körpern, in Form von Spannkraften oder lebendigen Kräften, konstant bleibt. In der That wollen wir uns einen sich kontrahirenden Muskel, der ein Gewicht P auf die Höhe H hebt, auf welcher auch das Gewicht bleibt, vorstellen; und wollen wir annehmen, dass bei diesem Prozesse in dem Muskel sich die ganze Wärme W entwickelte¹⁾. Also ist die gesammte Summe der entwickelten Energie in Wärmeeinheiten $W + \frac{P.H}{425}$ gleich; ein Theil der Kraft blieb ausserhalb des Muskels in der Aussenwelt, in Form eines Zuwachses von negativer Arbeit der Schwerkraft, d. h. in Form von Spannkraft oder potentieller Energie (äusserer nützlicher Arbeit). Die Grösse dieses Zuwachses der möglichen Arbeit, in Vergleich mit dem Zustande des Gewichtes P bei Ruhe des Muskels, ist $(P \times H)$ gleich. — Wollen wir jetzt denselben Versuch auf's Neue ausführen, aber nur mit dem Unterschiede, dass das Gewicht jetzt auf der Höhe H nicht zurückbleibt, sondern fällt, nach der Kontraktion des Muskels, nach unten, so dass am Ende das ganze System vollständig in die Lage des ursprünglichen Gleichgewichts übergeht, also die äussere nützliche Arbeit gleich Null ist. Nennen wir das Quantum der dabei entwickelten Wärme W' und untersuchen wir das Verhältniss derselben

¹⁾ Bei diesem Schema, welchem wir jetzt folgen, stellt die Wärmegrösse W gerade diejenige Grösse, welche sich nur auf das Kontraktions-Stadium bezieht.

zur vorigen — W . Es ist selbstverständlich, dass in beiden Versuchen das Quantum der lebendigen Kräfte, die sich während des Hebens des Gewichtes P auf die Höhe H entwickelten, gleich ist, da in beiden Fällen der Prozess der Kontraktion bei identischen Bedingungen verläuft. Die Differenz zwischen W' und W wird also nur durch die ferneren (weiterfolgenden) Veränderungen im System bedingt. Daraus ist klar, dass die gesammte Summe der Energie, die von dem thätigen Muskel aktiv entwickelt wurde, in beiden Fällen ganz gleich ist, und da im zweiten Versuch die ganze ausgelöste Energie in Form von Wärme erschien, so ist nach dem Gesetze der „Erhaltung der Kraft“

$$W' = W + \frac{P \cdot H}{425}$$

also

$$W' - W = \frac{P \cdot H}{425}$$

Wenn ein Theil der entwickelten Kraft nicht verloren gegangen und nicht ex nihilo entstanden ist, so muss der Versuch genau die Berechnung bestätigen, bei der Richtigkeit des angenommenen postulativen Satzes von dem Auftreten der aktiven Energie ganz und nur in Form von Wärme. Selbstverständlich, für das Prinzip der Aufgabe ist es ganz gleichgültig, ob im ersten Versuche ein Theil der aktiven Energie des Muskels ($P \times H$) in die Aussenwelt in Form potentieller Energie des aufgehobenen Gewichtes, der gebogenen Feder etc., oder in Form der äquivalenten Erwärmung irgend eines Körpers übergehen wird.

Obwohl die Bedeutung des Gesetzes der „Erhaltung der Kraft“ in der angedeuteten Auffassung, im Prinzip von Bécclard schon im Jahre 1861 hingestellt worden war, so erschienen doch erst im Jahre 1869 die präzise Formulirung und experimentelle Entscheidung dieser Frage von A. Fick mittelst eines besonderen von ihm konstruirtem sinnreichen Apparates (Arbeitsammler)¹⁾. Wenn auch theils die Beschaffenheiten dieses Apparates, theils die nicht hinreichende Genauigkeit der thermoelektrischen Messungen in der damaligen Zeit A. Fick nicht erlaubten, quantitative, genaue Bestimmungen auszuführen, so war jedenfalls nach meiner Meinung die qualitative Seite der Aufgabe im positiven Sinne gelöst. Die Untersuchungen, die im ersten Kapitel beschrieben sind, haben die Hoffnung gegeben, die betreffende Aufgabe auch quantitativ zu erledigen und zugleich haben sie auch die Anweisung zu der Anordnung der Versuche gegeben. In der That haben

¹⁾ Arbeiten aus d. physiolog. Laboratorium der Züricher Hochschule. 1869.

wir gesehen, dass das Gewicht P , beim Fall von der Höhe H den Muskel erschüttert, welcher sich auch auf die äquivalente Grösse erwärmt. Daraus ist klar, dass die Differenz zwischen W' und W , die $\frac{P \times H}{425}$ gleich ist, eben dadurch bedingt wird, dass im ersten Falle, bei Verrichtung einer nützlichen Arbeit, die Erschütterung des Muskels beseitigt ist oder wegfällt. Allein wenn wir die Versuche genau nach diesem Plan ausführen werden, d. h. im ersten Falle wird der Muskel nach der Kontraktion der ursprünglichen Belastung ausgesetzt, und im zweiten Falle wird derselbe entlastet, so wird die Differenz zwischen den Grössen der Erwärmung ($W' - W$) bedeutend grösser als $\left(\frac{P \times H}{425}\right)$ erscheinen; in einigen Fällen aber anstatt $+ W'$, giebt die Beobachtung $- W''$, d. h. der Muskel wird sich bei Verrichtung einer nützlichen Arbeit abkühlen. Einige Versuche, die von mir nach diesem Plane angestellt worden waren, haben wirklich bei nicht grossen Belastungen anstatt einer Erwärmung, eine paradoxe Abkühlung und zwar eine nicht unbedeutende gezeigt. Die Ursache desselben liegt offenbar darin, dass bei der elastischen Kontraktion des Muskels derselbe sich in Folge der Verminderung der Dehnung (resp. Entlastung) abkühlt, seine Wärme geht in latente — innere Arbeit über; und diese physikalische Abkühlung kann unter gewissen Bedingungen die gleichzeitige physiologische Erwärmung übersteigen. Im Gegentheil, bei der Belastung, bei der Ausdehnung erwärmt sich der Muskel. Daraus folgt, dass man zur Erreichung unseres oben erwähnten Zweckes, der durch die Gleichung

$$W' - W = \frac{P \times H}{425}$$

ausgedrückt ist, den Versuch so anordnen muss, dass die endliche Spannung des Muskels in beiden Fällen gleich ist, d. h. dass das ganze System in beiden Versuchen, in den Zustand des ursprünglichen Gleichgewichtes käme, bevor die Bestimmung der summarischen Erwärmung ausgeführt wird. In einem solchen Falle wird die Dehnungswärme, die nur durch die Grösse der endlichen, ausdehnenden Kraft (des Gewichtes P) bestimmt wird, in beiden Versuchen gleich sein; der ganze Unterschied, zwischen den letzten muss prinzipiell nur im Ausschliessen der Fallarbeit ($P \times H$), im ersten Versuche bestehen. Alles das wird damit erreicht, dass man gerade im Momente des Anfanges der Wiederausdehnung, nach der Kontraktion zwischen dem Gewichte und dem Muskel einen dünnen und schmalen Kautschuk-

streifen einschaltet; dann erschüttert das hinaufgeworfene Gewicht beim Fallen nicht den Muskel, sondern den viel nachgiebigeren Kautschuk, der streng genommen, im Ganzen die Arbeit ($P \times H$)¹⁾ aufnehmen muss; wenn die Ausdehnung des Kautschuks eine gewisse Grösse erreicht, dann fängt die Ausdehnung auch des Muskels an, welche nur von der Grösse des Gewichtes abhängig ist und ohne elastische Schwingungen geschieht (aperiodische Bewegung). In diesem Falle also bestand die äussere nützliche Arbeit des Muskels, d. h. der Theil seiner aktiven Energie, die der Aussenwelt abgegeben ist, nicht in der potentiellen Energie des aufgehobenen Gewichtes, sondern in der Erwärmung und Vergrösserung der elastischen Spannung des dazwischen liegenden Kautschuks. Also diesen ganzen Vorgang kann man als aus zwei Momenten bestehend betrachten: 1. das Heben des Gewichtes, d. h. Umwandlung der aktiven Energie des thätigen Muskels in potentielle, und 2. die Fallarbeit des Gewichtes, d. h. umgekehrter Prozess, die Spannkraft wieder in die lebendige (Wärme) übergeht. Diese beiden Momente sind zusammen vereinigt nur, um die oben erwähnten rein physikalischen Einflüsse auf die Temperatur des Muskels zu beseitigen.

Die Anordnung der von mir nach diesem Plane ausgeführten Versuche bestand im Folgenden. Die Muskel (Gruppe der Adduktoren, mitunter nur ein Paar der mm. semimenbranosii) wurden mit der Thermosäule in eine feuchte Kammer gebracht; durch eine Spalte derselben ging ein Faden durch, der die Muskel mit einem Hebel des Pflüger'schen Myographion, der sich unter der Kammer befand, vereinigte. Der Hebel konnte mit den Muskeln auf diese Weise nach Belieben vereinigt werden: mittelst eines unausdehnbaren Fadens, mittelst Kautschuk, welcher aus 2—4 schmalen parallelen Streifen bestand, und endlich mittelst doppelter Haken. Der letztere bestand aus 2 Häkchen von welchen eines mittelst eines kurzen Fadens mit den Muskeln, ein anderes mit dem Hebel verbunden wurde. Die Häkchen waren so schwach gebogen, dass, wenn dieselben nur allein die Muskel mit dem Hebel (ohne Faden und Kautschuk) vereinigten, so war schon eine geringere Erschütterung hinreichend, um dieselben auseinandergehen zu lassen, — der obere bleibt in Verbindung mit den Muskeln, und der untere mit dem Hebel, welcher selbstverständlich dabei frei nach unten fällt. Daraus ist ersichtlich, dass, wenn die Muskel während der Kontraktion den Hebel hinaufwerfen, so löst sich die Verbindung der

1) S. Kap. I.

Haken jedesmal auseinander, der Hebel fällt frei und die Muskel werden entlastet. Wenn aber vor der Kontraktion die Muskel mit dem Hebel gleichzeitig mittelst Haken und Faden vereinigt waren, so waren nur die Haken gespannt, weil dieselben kürzer als der Faden waren; der letztere also hing schlaff¹⁾. Beim Wurf gehen die Haken auseinander, die Muskel bleiben nur mittelst eines Fadens mit dem Hebel in Verbindung; es ist also klar, dass der Hebel, welcher jetzt mit den Muskeln nur mittelst des Fadens verbunden ist, beim Fall nach unten die Muskel erschüttert und ihnen dieselbe Spannung ertheilt, welche vor der Kontraktion bestanden hatte. Der ganze Unterschied besteht nur darin, dass der Hebel jetzt, in Folge der grösseren Länge des Fadens, eine niedrigere Lage annimmt, als zuvor. Nun wollen wir uns vorstellen, dass die Muskel *ceteris paribus* mit dem Hebel nur mittelst doppelten Hakens und Kautschuks vereinigt sind. Die ursprüngliche Lage des Hebels ist genau eine solche, wie sie im ersten Versuche war; der längere Kautschuk bleibt schlaff nicht gespannt. Die Muskel kontrahiren sich, die Haken gehen auseinander, der geworfene Hebel fällt und dehnt den mehr nachgiebigen Kautschuk aus, und nachher wird auch die vorige Ausdehnung der Muskel hergestellt; die Lage des Hebels ist jetzt gerade eine solche, wie beim Faden oder ein wenig niedriger, wenn der Kautschuk zu sehr ausdehnbar, resp. sehr lang ist, oder wenn seine Streifen sehr schmal sind. Da in beiden Versuchen die Kontraktionsarbeit ($P \times H$) und die endliche Belastung der Muskel gleich sind, so können die beobachteten Grössen der Erwärmung in beiden Fällen unmittelbar mit einander in dem oben angezeigten Sinne verglichen werden.

Da der Hebel des Myographion mit grossen äquilibrirten Schwungmassen versehen war, so ermüdeten die Muskel ziemlich schnell sogar bei verhältnissmässig nicht grossen direkten Belastungen. In Folge dessen, um den Einfluss der Ermüdung auszuschliessen, wurden die Beobachtungen mit Kautschuk und mit Faden immer abwechselnd nach einander ausgeführt.

Die Aenderung der Belastung der Muskel wurde entweder durch Verschiebung des Laufgewichtes des Hebels, oder durch Aufhängen besonderer Gewichte an den (vollständig) äquilibrirten Hebel ausgeführt. Im ersten Falle muss man, zur Bestimmung des Gewichtes der äquilibrirten Schwungmassen, selbstverständlich von dem gemeinschaftlichen

¹⁾ Dasselbe bezieht sich auch im Falle des Ersatzes des Fadens durch Kautschukstreifen.

Gewichte des ganzen Hebels (240 gr) die Grösse der unmittelbaren Belastung für jede entsprechende Lage des Laufgewichtes abziehen. Die letzte Grösse aber wird entweder durch Berechnung (nach der Lage des Schwerpunktes) oder unmittelbar auf dem empirischen Wege — durch Bestimmung der Gewichte, die den Hebel im Gleichgewichte halten, bestimmt. Da das Hebelende mit einem Zeiger versehen war, der auf berusstem Glase zeichnete, so kann man leicht die Arbeit der Muskelkontraktion ausrechnen, wenn man die Höhe des Aufhebens des Hebels weiss. Die Aenderung des Gewichtes, eigentlich der Schwungmassen bei verschiedenen Belastungen im Falle der Verschiebung des Laufgewichtes hat Einfluss nur auf den zeitlichen Verlauf des ganzen Prozesses und theilweise auf die Grösse der ursprünglichen Spannung des sich kontrahirenden Muskels, aber nicht auf die Grösse der zu verrichtenden Arbeit. Aus dem Vorausgegangenen aber ist klar, dass alle diese Einflüsse ganz gleich, bei parallelen Versuchen, mittelst Kautschuk und Faden, bleiben. Einen störenden Einfluss zeigt die Anwesenheit der Schwungmassen auf die Beschleunigung der Ermüdung der Muskel, und zwar in Folge der Vergrösserung der Kontraktions-Spannung und daher auch der verstärkten Wärme-Entwicklung (A. Fick). Dieser Einfluss erwies sich rasch durch die allmähliche immerwährende Senkung der Hubhöhe des Gewichtes. Nichts desto weniger dürften die massiven Schwungmassen unentbehrlich sein, da ihr verzögernder Einfluss auf die Bewegung des Hebels sich als äusserst wichtig zur Beseitigung eines Einwandes gegen ähnliche Versuche erwies. In der That erhellt es aus dem oben angeführten, dass bei der Wiederausdehnung der Muskel sich rascher der Einwirkung der Ausdehnung durch das Gewicht in Gegenwart eines dazwischen befindlichen Fadens aussetzen kann, als beim Ersatz desselben durch Kautschuk. Also wenn wir annehmen, dass der ganze Akt der Kontraktion sehr rasch verläuft und dass die aktiven Prozesse bei der Wiederausdehnung noch in dem Muskel fortdauern können, so kann der beobachtete Unterschied der Erwärmung in beiden Versuchen ausser der physikalischen Einwirkung der Erschütterung noch durch den Umstand erklärt werden, dass die raschere Ausdehnung durch das Gewicht in Gegenwart des Fadens noch die aktiven Prozesse der Wiederausdehnung antrifft und dieselben verstärkt, z. B. als ein mechanischer Reiz; im anderen Versuche aber bei dem dazwischen befindlichen Kautschuk verläuft die endliche Ausdehnung viel später, also kann dieselbe ohne Einfluss auf die schon verlaufenen aktiven Prozesse bleiben. Um diesen möglichen Einwand zu beseitigen, muss

man den ganzen Akt der Kontraktion und der Wiederausdehnung möglichst so verzögern, dass lange vor dem Momente der Ausdehnung die aktiven Prozesse im Muskel schon aufgehört haben. Wenn wir auch zugeben wollen, dass die aktiven Prozesse bis zum Momente der völligen Zurückkehr des Muskels zur ursprünglichen Länge noch fort-dauern, dürfte doch die Ausdehnung, welche erst nach Verlauf von 0,25 Sekunde anfangt, vermuthlich ohne Einfluss auf den Verlauf der aktiven Prozesse der „sich vermindernden Energie“ des Muskels bleiben. Für eine derartige Verlängerung seiner Arbeit ist die Gegenwart von mehr oder weniger bedeutenderen Schwungmassen nöthig. Die graphischen Darstellungen, die ich in meinen Versuchen für den ganzen Prozess der Wurf-Arbeit auf einem rotirenden Cylinder mit einem Regulator von Foucault erhalten habe, zeigten mir, dass sogar bei bedeutenden Belastungen von 50—60 gr und Schwungmassen von 180—190 gr, vom Anfange des Kontraktions-Wurfes bis zum Momente der grössten Dehnung bei Kautschuk von 0,39—0,43“, beim Faden —0,35—0,41“ verlief und bis zum Anfange des Dehnungsaktes von 0,28 bis 0,34“ und noch mehr; bei Belastungen mit 30—50 gr verlief der Akt noch langsamer¹⁾. Dabei ist noch in Betracht zu ziehen, dass die endliche Dehnung sich noch später nach 0,3—0,4“ einstellte, da derselben bedeutende elastische Schwingungen in beiden Fällen vorangingen. Endlich in den Versuchen mit Aufhängen einzelner Gewichte an dem völlig äquilibrirten Hebel vergrösserte sich die Dauer des ganzen Aktes auf 2 bis 3fach gegen die obenangeführten Zahlen, wobei auch die elastischen Schwingungen bedeutend langsamer verliefen.

Auf solche Weise kann der oben angeführte, mögliche Einwand als ganz beseitigt betrachtet werden. Der Prozess der Erschütterung durch das fallende Gewicht geschieht erst dann, wenn der Muskel sich schon in vollster Ruhe befindet gerade so, wie auch in den Versuchen, die im ersten Kapitel dargestellt sind; und deshalb kann man die beschriebene Reihe von Versuchen als Wiederholung der vorigen (Kap. I) betrachten, nur mit dem Unterschiede, dass nicht der Beobachter, sondern der Muskel selbst das Gewicht hebt. Dieser Vergleich ist desto mehr erlaubt, weil sowohl beim Faden, als auch beim Kautschuk die völlige Herstellung des ursprünglichen Gleichgewichtes am Ende stattfindet.

Oben wurde schon erwähnt, dass die Länge der doppelten Haken kleiner war, als die des Fadens, in Folge dessen war die Hubhöhe

¹⁾ Daraus ist leicht ersichtlich, dass die Einflüsse des Fadens und des Kautschuks auf die Dauer des ganzen Vorganges ziemlich gleich sind.

des Gewichtes immer kleiner als die Fallhöhe desselben. Damit wurde erreicht, dass der thermische Effekt der Fallarbeit sich in Beziehung zur Kontraktionswärme vergrösserte, und -deshalb muss auch die Differenz ($W' - W$) mehr ausgeprägt erscheinen. Es ist sogar ein Fall möglich, dass $\frac{P \cdot H'}{425} > W$ ist, wo H' die Fallhöhe des Gewichtes P ist, und W die Wärme des Kontraktionsvorganges.

In allen meinen Versuchen wurden die Muskel direkt gereizt und zwar durch einen Oeffnungsschlag des Induktorium von Dubois-Reymond, der eine maximale Zuckung erzeugte. Die Oeffnung des primären Stromes geschah durch einen Quecksilber-Schlüssel, von dessen Brauchbarkeit zur gleichmässigen Reizung ich mich durch eine Reihe von Kontroll-Versuchen überzeugte. Also arbeiteten die Muskel mit einer einzigen Zuckung, die nichts desto weniger sehr bedeutende Ablenkungen des Magnets erzeugte. Der Haupteinwand gegen die Anwendung des direkten Reizes besteht in der Möglichkeit eines beeinträchtigenden Einflusses der Stromschleifen im Boussolekreise. Allein, wie schon A. Fick (l. c.) bemerkte, existirt ein solcher Einfluss nicht; nach meinen Beobachtungen merkt man nur bei sehr starkem übermaximalem Strome den Einfluss der Stromschleifen entweder in Form einer kleinen, aber raschen „negativen Schwankung“, oder in Form der Verstärkung der Amplitude der Schwingungen des Magnets, je nach der Richtung der Ströme, sowohl des reizenden wie des thermoelektrischen; auf die Lage des Gleichgewichtes aber (bei Erwärmung) bleiben die Stromschleifen ohne Einfluss. Davon kann man sich leicht überzeugen, wenn man einzelne Induktionsschläge von maximaler Stärke durch todte Muskel gehen lässt, deren Temperatur sich dabei nicht im Geringsten ändert; die Schwingungen des Magnets, die in diesem Falle nur von den Stromschleifen bedingt sind, geschehen pendelartig um den Punkt des vorigen Gleichgewichtes. Endlich wenn man die Richtung des reizenden Stromes abwechselnd ändert, kann man sich von der Abwesenheit eines beeinträchtigenden Einflusses auf die Bestimmung der Erwärmung des arbeitenden Muskels leicht überzeugen. Endlich können wir durch das Firnissen der Thermosäule die störende Wirkung der Stromschleifen bis auf ein Minimum herabsetzen.

Zu den Versuchen wurden möglichst grosse und frisch gefangene Frösche gewählt; andernfalls merkt man im Verlaufe des Versuches eine auffallende Wirkung der Ermüdung. Im Allgemeinen fordern diese Versuche eine grosse Behutsamkeit und Vorsicht, da es sich um

den Vergleich der Resultate zweier parallelen Beobachtungen bei möglichst genauer Erfüllung der Bedingung „ceteris paribus“ handelt. Das ist besonders wichtig im Verhältniss zur Lage des Gleichgewichtes des Magnets; jede Vertauschung des Fadens mit Kautschuk und umgekehrt, die unvermeidlich von einer Bewegung des Muskels begleitet wird, ruft Schwingungen des Magnets hervor; bei der Entlastung beobachtet man eine bedeutende Abkühlung, bei der Vereinigung der beiden Haken, d. h. bei der Belastung — eine Erwärmung. In Folge dessen sind zwischen den Beobachtungen Pausen von 3—5 Minuten nöthig, bis das Gleichgewicht sich einstellt.

Weiter ist es sehr wichtig, ein richtiges Verhältniss zwischen der Grösse der Belastung, dem Widerstande des Kautschuks und der Muskelmasse auszusuchen. Wenn das Gewicht verhältnissmässig zu gross und der Kautschuk zu ausdehnbar ist, so wird der letztere beim Fallen des Gewichtes viel zu schnell bis zu einem Maximum ausgedehnt, und daher werden die Muskeln bei ihrem nicht grossen Querschnitte erschüttert, d. h. in elastische Schwingungen um die neue Gleichgewichtslage versetzt, obwohl nicht in solchem Maasse, wie beim Faden.

In Folge dessen wird die Differenz ($W' - W$) geringer als $\frac{(P \cdot H)}{425}$

ausfallen. Wenn dagegen der Widerstand des Kautschuks in Bezug auf die Grösse der Belastung zu gross ist, so wird damit eine Möglichkeit gegeben, dass die Muskel nach der Kontraktion nicht vollständig zu ihrer ursprünglichen Gleichgewichtslage zurückkehren oder dass sie bei geringem Querschnitte auch erschüttert werden.

Die richtigsten zweckmässigsten Beziehungen zwischen den erwähnten Faktoren lassen sich am besten auf rein empirischem Wege herstellen.

Tabelle VIII.

N ^o .	45. Versuch. (20 gr)	49. Versuch. —	59. Versuch. (53 gr)	67. Versuch. (53 gr)	69. Versuch. (64 gr)	77. Versuch. (64 gr)	93. Versuch. (50 gr)	
1	9,2	—	12,5	22,2	—	16,6	25,5	F
2	8,5	16,3	9,0	9,0	23,7	14,5	22,0	K
3	10,8	18,0	11,5	15,5(!)	29,2	14,4(?)	25,5	F
4	6,3	16,7	9,7	12,1	23,0	15,3	23,0	K
5	9,9	20,7	10,6?	22,0	27,5	17,8	25,6	F
6	6,1	14,1	—	9,7	23,5	15,0	21,5	K
7	8,8	19,5	11,6	20,0	(29,0)	17,9	24,6	F

No.	45. Versuch. (20 gr)	49. Versuch. —	59. Versuch. (53 gr)	67. Versuch. (53 gr)	69. Versuch. (64 gr)	77. Versuch. (64 gr)	93. Versuch. (50 gr)	
8	7,0	15,5	—	9,7	(23,0) (73 gr)	15,6	19,0	K
9	9,4	19,3	—	—	—	—	24,8 (70 gr)	F
10	6,5	15,2	—	—	25,3	—	—	K
11	—	19,6	—	—	31,8	—	22,5	F
12	—	14,0	—	—	25,7	—	15,2	K
13	—	20,0	—	—	31,0	—	21,5	F
14	—	—	—	—	—	—	14,5	K
15	—	—	—	—	—	—	20,5	F
16	—	—	—	—	—	—	16,5(!)	K
17	—	—	—	—	—	—	19,8	F
18	—	—	—	—	—	—	15,5	K

Die vorstehende Tabelle enthält die Zahlenergebnisse einiger Versuche, welche genau nach der oben erwähnten Darstellung ausgeführt worden sind. Die Zahlen drücken die Muskelwärme in Skalatheilen aus. Die Ziffern in den horizontalen Reihen, welche mit dem Buchstaben „F“ bezeichnet sind, beziehen sich auf die Erwärmung bei dem eingeschalteten Faden, d. h. ohne äussere Arbeit; und die Reihe K beim Kautschuk, d. h. mit äusserer Arbeit. Die eingeklammerten Zahlen (gr) deuten auf die Grösse der Belastung hin.

Im Versuche 67 waren die Kautschukstreifen zu dünn und ausdehnbar, weshalb das fallende Gewicht an das Brett des Myographions anstiess, und folglich gelangte die Ausdehnung des Muskels nicht zu seiner ursprünglichen Grösse (No. 2, 6 und 8). In Folge dessen war die physikalische Wärmeentwicklung (Dehnung) vermindert und daher war die Differenz ($W' - W$) zu gross ausgefallen. Ferner, in der zweiten Hälfte des Versuches 93 bemerkt man eine deutliche Wirkung der Muskelermüdung auf die Wärmeentwicklung, trotzdem wurde das Verhältniss zwischen den Grössen W' (bei F) und W (bei K) vollständig bewahrt. Dies war noch deutlicher in den Versuchen 44 und 46 ausgeprägt, in welchen die Ermüdung sich noch schneller und stärker entwickelte.

Tabelle IX.

No.	44. Versuch.	46. Versuch.		No.	44. Versuch.	46. Versuch.	
1	24,5	22,7	} F	7	14,3	14,1	} K
2	26,9	19,4		8	15,3	13,0	
3	19,7	17,0	} K	9	18,2	15,5	} F
4	16,2	16,7		10	15,5	14,9	
5	21,5	16,8	} F	11	12,2	12,7	} K
6	19,0	15,8		12	—	13,6	

Aus den angeführten Versuchen, deren Resultate durch eine Reihe anderer, hier nicht beschriebener Versuche bestätigt werden, sind wir berechtigt, den Schluss zu ziehen, dass die Wärmeentwicklung im thätigen Muskel auch von der Art der Wiederausdehnung desselben nach der Kontraktion abhängig ist: in dem Falle, wenn der Muskel durch fallendes Gewicht erschüttert wird, erwärmt er sich stärker, als bei der langsamen Wiederherstellung der ursprünglichen Gleichgewichtslage, ohne elastische Schwingungen. Somit hat der Versuch gezeigt, dass wenn die verrichtete mechanische Arbeit des thätigen Muskels gleich Null ist, so geschieht die Erwärmung desselben stärker, als wenn er *ceteris paribus* eine äussere nützliche Arbeit bietet¹⁾.

Oben haben wir schon theilweise eines Einwandes erwähnt, den man möglicherweise gegen unsere Versuche anführen kann und der wirklich schon einmal von Heidenhain in Bezug auf die analogen Versuche von A. Fick hervorgehoben worden ist²⁾. Wie wir sahen, besteht derselbe darin, dass die Veränderung der Muskelspannung in der Periode der Wiederausdehnung einen Einfluss auf den Gang der aktiven Prozesse des Muskels ausübt. Es gelang Heidenhain in der That, zu zeigen, dass die saure Reaktion des Muskels in diesem Falle stärker wird, wenn derselbe die ganze Zeit belastet bleibt, als während der Entlastung nach der Periode der Kontraktion. Ferner beobachtete Steiner³⁾ genau eine ähnliche Veränderung in der Wärmeentwicklung, nämlich bei beständiger Belastung war die Wärmeentwicklung stärker. Gegen diese Untersuchung kann man folgendes anführen. Da Steiner keine absoluten Messungen des entwickelten Wärmeüberschusses ausgeführt hatte, so kann von der Entstehung dieses Ueberschusses aus der Verstärkung der physiologischen aktiven Prozesse nicht die Rede sein, weil die Steigerung der Erwärmung bei bleibender Belastung des Muskels vollständig auf dem rein physikalischen Wege zu erklären ist: durch die Erschütterung und durch die Ausdehnung desselben. Nur in dem Falle könnte man die Verstärkung der aktiven Prozesse unter dem Einflusse der Belastung bei der Wiederausdehnung behaupten, wenn der beobachtete Ueberschuss der Wärmeentwicklung sich grösser erwiesen hätte, als den beiden erwähnten physikalischen Faktoren unter gewissen Umständen entsprach. — In Bezug auf die parallele

1) Ausserdem sieht man aus der Tabelle, dass die Wärmeentwicklung sogar bei einzelnen Zuckungen ziemlich bedeutend ist: sie beträgt im Maximum 30 Skalatheile, was der Temperatursteigerung um $0,0035^{\circ} \text{C}$. entspricht.

2) Pflüger's Archiv. II. 1869. 423.

3) *ibidem* XI. 1875. S. 196.

Verstärkung der saueren Reaktion ist zu bemerken, dass wir nicht berechtigt sind, im Muskel jeden chemischen Prozess als einen aktiven zu betrachten¹⁾, und dass wir wenigstens meiner Ansicht nach, mit Sicherheit nicht behaupten können, dass alle chemischen Prozesse im lebendigen Muskel bei allen möglichen Bedingungen von Wärmeentwicklung begleitet sind.

Sollten wir auch ganz willkürlich annehmen, dass in unseren Versuchen die aktiven Prozesse, im Momente der Ausdehnung noch nicht aufgehört hatten, dass bei der Wiederverlängerung die aktiven Prozesse von Wärmeentwicklung begleitet sind, und dass die Belastung diese Prozesse verstärkt, so ist sogar in diesem Falle die obenangeführte Deutung der Resultate der Versuche nicht im Geringsten widerlegt, da alle diese Nebeneinflüsse bei den betreffenden Bedingungen des Versuches keinesfalls allein für sich eine so bedeutende Differenz in der Grösse der Erwärmung ($W' - W$), welche während der Versuche bemerkt wurde, erzeugen können (s. unten). Allein solche Einwände und Annahmen können die von mir ausgeführten Versuche nicht treffen, weil die Muskeln sogar im Momente des Anfanges der Ausdehnung durch das fallende Gewicht jedesmal sich im Ruhezustande befanden; alle chemischen aktiven Prozesse bis zum Minimum gesunken waren oder schon vollständig aufgehört hatten. Also streng gesagt, handelt es sich in diesen Versuchen um die Erschütterung des schon ruhenden Muskels, deren thermischer Effekt, unabhängig von den chemischen Veränderungen, schon im I. Kapitel betrachtet worden war.

Prof. A. Fick hat die Vermuthung ausgesprochen, dass ein Verbrauch der lebendigen Kräfte der chemischen Metamorphose bei der Wiederausdehnung stattfindet²⁾. Wenn auch diese Hypothese richtig wäre, so widerspricht sie doch unserem Schlusse nicht, weil der letztere sich in dieser Hinsicht auf ganz parallele Bedingungen bezieht. Steiner hält die Resultate seiner Versuche für eine Bestätigung dieser Hypothese: oben haben wir schon auf die Unrichtigkeit solch' eines Schlusses aufmerksam gemacht. Ausserdem scheint es mir, dass sogar die Anstellung seiner Versuche theoretisch nicht ganz richtig sei. In der That, wenn die lebendigen Kräfte der chemischen Prozesse für die

1) Es ist nicht undenkbar, dass die Verstärkung der saueren Reaktion in Heidenhain's Versuchen in einem engen Zusammenhange mit den obenerwähnten rein physikalischen Faktoren, ganz unabhängig von dem thätigen Zustande des Muskels steht.

2) Ueber die Wärmeentwicklung bei der Zusammenziehung des Muskels. Beiträge etc. . . . als Festgabe Herrn C. Ludwig gewidmet 1875.

Ueberführung der kontrahirten Form des Muskels in eine normale, ruhende verbraucht werden, so könnte man dabei am wenigsten erwarten, dass am Ende des ganzen Vorganges die verbrauchten lebendigen Kräfte für die Temperatursteigerung des Muskels verwendet werden.

Ueberhaupt kann man die Frage betreffs der chemischen Prozesse und der Wärmeentwicklung während der Wiederausdehnung nur dann erledigen, wenn wir im Stande sein werden, nicht nur die gesammte Erwärmung des arbeitenden Muskels, sondern auch einzelne Momente der Wärmeentwicklung, zu untersuchen.

Die obigen Tabellen bieten uns die Erledigung unserer Hauptfrage nach ihrer qualitativen Seite; obwohl die oben angeführte Auseinandersetzung der Methode den Resultaten die Gültigkeit eines vollkommenen Beweises sichern, so wäre es doch wünschenswerth, auch die quantitative Erledigung dieser Aufgabe zu besitzen. Das letztere wird durch folgende Formel ausgedrückt:

$$W' - W = \frac{P \cdot H}{J} \quad (1)$$

und daraus
$$J = \frac{P \cdot H}{W' - W} \quad (2)$$

Das ist auch in der Beziehung wichtig, dass die absoluten Wärmemessungen auch als Prüfung des Heidenhain'schen Einwandes dienen können. Wenn der letztere richtig und für unsere Versuche anwendbar wäre, so müsste die Differenz ($W' - W$) offenbar grösser als $\frac{P \cdot H}{425}$ sein, und nämlich

$$W' - W = \frac{P \cdot H}{425} + \frac{1}{2} \Sigma mv^2.$$

Das letzte Glied dieser Gleichung stellt die Wärmemenge, welche den lebendigen Kräften des physiologischen Faktors äquivalent ist, dar. Wir werden aber gleich sehen, dass die Differenz ($W' - W$) nicht nur nicht grösser, sondern sogar stets kleiner als $\frac{P \cdot H}{425}$ ausfiel.

Dieser Umstand berechtigt uns, jede Bedeutung des erwähnten Einwandes in Bezug auf unsere Versuche zurückzuweisen.

Für den angedeuteten Zweck wurde die Bestimmung der Hub- und Fallhöhe des Gewichtes ausgeführt. Der Verlust an lebendigen Kräften, wegen der Reibung des Zeigers auf dem berussten Glase, wurde möglichst bis zu einem Minimum herabgesetzt. In den folgenden Tabellen deutet H die Hubhöhe des Gewichtes (P) in Millimetern.

Die Fallhöhe wird bekannt, wenn man die Fallarbeit (P. H') durch das Gewicht dividirt. Die Zahlen der vertikalen Reihen, welche durch den Buchstaben J bezeichnet sind, stellen die Grösse des mechanischen Wärmeäquivalents dar (s. oben die Formel 2).

Tabelle X (69. Versuch).

Belastung 64 gr (P).							
No.		H	Erwärmung		(W'—W) microcalori.	P. H' grmm.	J
			in Skalatheilen.	in microcalori.			
1	K	15,8	23,7	10,38	} 2,41 } 2,72 } 1,97 } 1,75	1273 1273 1192 1192	528 468 605 681
2	F	15,5	29,2	12,79			
3	K	15,5	23,0	10,07			
4	F	15,2	27,5	12,04			
5	K	15,1	23,5	10,29			
Belastung 73 gr.							
6	K	12,7	25,3	11,08	} 2,85 } 2,67 } 2,32	1219 1219 1173	428 457 506
7	F	12,6	31,8	13,93			
8	K	12,6	25,7	11,26			
9	F	12,4	31,0	13,58			

Tabelle XI (93. Versuch).

Belastung 50 gr (P).							
No.		H	Erwärmung		(W'—W) microcalori.	P. H' grmm.	J
			in Skalatheilen.	in microcalori.			
1	F	19,9	24,6	8,61	} 1,96 } 2,03	1231 1160	628 571
2	K	18,9	19,0	6,65			
3	F	18,6	24,8	8,68			
Belastung 70 gr.							
4	F	13,6	22,5	7,87	} 2,55 } 2,20 } 2,45 } 2,10	1267 1217 1217 1166	496 553 497 555
5	K	13,4	15,2	5,32			
6	F	13,0	21,5	7,52			
7	K	12,7	14,5	5,07			
8	F	12,2	20,5	7,17			

Also aus den angeführten Zahlen sieht man ganz deutlich, dass die Differenz zwischen den Wärmemengen bei F und der bei K der Grösse der Fallarbeit entspricht. Damit ist der Beweis für den Schluss geliefert, dass, wenn der sich kontrahirende Muskel einmal eine äussere nützliche Arbeit leistet, und ein anderes Mal die letztere aber gleich Null sei, so wird der Wärmeüberschuss im zweiten Falle der im ersten Falle verrichteten Arbeit äquivalent sein. Die Grösse J wurde in

beiden angeführten Versuchen stets grösser als 425 gefunden; das zeigt uns, dass sich die thermische Differenz ($W' - W$) kleiner, als $\left(\frac{P \cdot H}{425}\right)$ ergab. In anderen, hier nicht angeführten Versuchen war das Aequivalent J noch grösser: 550—600 und mehr.

Dieses Resultat wird uns mehr begreiflich, wenn wir uns vergegenwärtigen, dass die Grösse $\left(\frac{P \cdot H'}{W}\right)$ sogar bei direkten, einfachen Erschütterungen immerwährend grösser als 425 erhalten wurde (s. Kap. I). Desto mehr darf man diese Abweichungen bei der viel mehr komplizierten Anordnung der eben angeführten Versuche erwarten.

Also diese Untersuchungen haben uns einen vollständigen Beweis der Gültigkeit des Gesetzes der Erhaltung der Kraft für gewisse Verhältnisse der Muskelthätigkeit geliefert. Ausserdem kann man diese Versuche als eine Anwendung der physiologischen Methode zur Bestimmung des mechanischen Wärmeäquivalents (J) betrachten. Die bedeutende Abweichung des letzteren von seiner wirklichen Grösse (425 resp. 430) lässt sich leicht dadurch erklären, dass die hier beschriebenen Untersuchungen den ersten Versuch der physiologischen Bestimmung der Grösse J^1) bieten. Ich zweifle nicht, dass die künftigen Untersuchungen bei genaueren Bedingungen auch genauere Zahlenergebnisse liefern werden. Dieselben Verhältnisse sehen wir auch in der Physik. Die ersten Bestimmungen des mechanischen Wärmeäquivalents, auf rein physikalischem Wege ausgeführt, boten auch sehr grosse Schwankungen dar, z. B.: nach Colding ist die Grösse $A = 372$ (aus Wärmeentwicklung bei der Reibung der Metalle); nach Hirn ist sie von 399 bis 427 (aus derselben in Dampfmaschinen); nach Kupfer — von 452 bis 500 (aus derselben bei Ausdehnung der Metalle)²); nach Joule — 460 (aus derselben bei elektromagnetischer Rotation); ferner

1) Gegen die angeführten Bestimmungen der Grösse J könnte man den Einwand hervorheben, dass die Wärmekapazität des Muskels ($a = 0,88$) durch die Ausrechnung, nicht aber durch den Versuch bestimmt wurde, und dass vielleicht diese Grösse für die Berechnung von J von grosser Wichtigkeit sei. Das letztere aber ist nicht ganz richtig, was aus folgendem Beispiele zu sehen ist: in einem Versuche war das Gewicht der Muskel 3,400 gr; ($P \cdot H$) 1267; bei $a = 0,88$ ist die Differenz ($W' - W$) = 2,55 microcalori, also $J = 496$; bei $a = 0,91$ wird $J = 479$, und bei $a = 0,85$ wird $J = 513$. Die Schwankungen von J für unsere Aufgabe sind nicht ganz bedeutend; die wirkliche Wärmekapazität der Froschmuskel muss unzweifelhaft zwischen 0,91 und 0,85 liegen.

2) Kurz, über thermische und mechanische Ausdehnung fester Körper, Poggendorff's Annalen. 1874. S. 315.

aus der Wärmeentwicklung bei der Bewegung der Schaufeln im Wasser hat der letztere Forscher J gleich 488 gefunden, etc.

Wenn wir aus den oben angeführten Zahlen eine arithmetische Mittelzahl für die genaueren Bestimmungen nehmen wollen, so bekommen wir den Durchschnitt in den Grenzen zwischen 480 und 535¹⁾.

1) Weiter kann man aus den oben angeführten Zahlen leicht berechnen, welch' ein grosser Theil der gesammten, entwickelten lebendigen Kräfte für die mechanische Arbeit eigentlich verwendet wird. Darüber aber, wie auch über andere thermische Erscheinungen der Muskelthätigkeit wird in der zweiten Abhandlung gehandelt werden.

VIII a.

**Ergebnisse weiterer thermodynamischer Untersuchungen
der Muskeln.**

Von

Prof. B. Danilewsky, Charkow*).

Im Anschluss an meinen vorhergehenden Versuch, die Gültigkeit des Prinzips der Erhaltung der Energie bei der Muskelarbeit experimentell zu beweisen, habe ich im physiologischen Institute des Prof. A. Fick noch eine andere Reihe myo-thermischer Versuche angestellt, deren Ergebnisse in dieser kurzen Mittheilung vorläufig hier Platz finden mögen. Da diese Untersuchungen schon abgeschlossen sind, so dürfen die Ergebnisse im Allgemeinen als sichergestellt betrachtet werden. Was die thermo-elektrische Methode, von Herrn Professor A. Fick angegeben, betrifft, so habe ich sie ausführlich in meiner ersten Abhandlung (l. c.) beschrieben. Die unten beschriebenen Versuche sind zu derselben Zeit und nach derselben Versuchsanordnung und wärmemessenden Methode, wie die ersteren Untersuchungen ausgeführt worden.

Diese Untersuchungen beziehen sich hauptsächlich auf zwei Fragen von grossem physiologischen Interesse: 1. über die Umsetzung der Wärme in mechanische Arbeit des Muskels und 2. über die Vertheilung der lebendigen Kräfte des Muskels in Wärme und Arbeit unter verschiedenen Bedingungen der Reizung,

* Diese Ergänzung der vorhergehenden Abhandlung kommt hier zum ersten Male zur Veröffentlichung.

Spannung und Hubhöhe. Die erste Frage hängt mit der sogenannten „negativen Wärme-Schwankung“ des arbeitenden Muskels zusammen, welche ich in erster Abhandlung schon erörtert habe. Die zweite Frage bezieht sich auf die Bestimmung des „Quotient der Utilisation der Muskelkräfte“¹⁾ d. h. des Verhältnisses zwischen der Grösse der verrichteten mechanischen Arbeit und der Menge der freigewordenen Wärme im Muskel bei variablem Reiz und Belastung. Die unten angeführten Ergebnisse meiner ausgedehnten Untersuchungen mögen als Beiträge zur Beleuchtung jener Fragen betrachtet werden, um so mehr als sie auch andere Probleme berühren, welche in innigem Zusammenhange mit den oben erwähnten stehen. Um das gesammelte thatsächliche Material, d. i. die numerischen Data möglichst auszunutzen, habe ich Ergebnisse auch anderer Versuche beigeführt, welche aber in keiner Beziehung zu obengenannten Problemen stehen (s. unten).

1. Ueber die Erwärmung des Froschmuskels bei einmaligen Zuckungen.

Während meiner Untersuchungen beobachtete ich mehrmals, dass die ersten Muskelzuckungen viel mehr Wärme als die folgenden bei derselben Reizgrösse und Spannung entwickelten, obgleich die Hubhöhe dieselbe bleibt. Als Beispiel mögen folgende Zahlen dienen (Reiz maximal).

No. der Zuckungen.	Erwärmung.	Hubhöhe des Hebels.	
1	0,0056 ⁰ C.	51,5 mm	} aus Versuch 68.
2	0,0019 "	52 "	
3	0,0019 "	52 "	
1	0,0037 ⁰ C.	53,5 mm	} Vers. 67.
2	0,0018 "	55 "	
3	0,0020 "	57 "	

So viel ich bemerkt habe, fällt diese Erscheinung mitunter mit der bleibenden Ausdehnung des Muskels durch das fallende Gewicht nach der ersten Zuckung während seiner Wiederverlängerung zusammen. Es ist wohl möglich, dass in diesen Fällen die abnorm grosse Wärmeentwicklung sich sowohl physikalischen, als auch physiologischen Ur-

¹⁾ S. meine Abhandlung „Ueber die Wärmeproduktion und Arbeitsleistung des Menschen“, Pflüger's Archiv. Bd. XXX. S. 197.

sprunges sich erweisen wird, insofern sie aus Dehnungswärme (s. unten) des Muskels abstammt. Da aber in anderen Versuchen jene physikalische Ursache vermisst war, so könnte man wohl eine physiologische sehr labile Aufspeicherung der Spannkkräfte im ruhenden Muskel annehmen, welche schon beim ersten Reizanstoss so zu sagen sofort entladen wird. — Die grösste von mir beobachtete Wärmeentwicklung im Froschmuskel bei einmaliger Zuckung (direkte Maximalreizung mittlere Belastung 40—60 grm) belief sich bis $0,01^{\circ}\text{C}$. ($0,0092^{\circ}\text{C}$) was für 1 grm Muskelsubstanz einem Wärmequantum von 0,0088 calori oder rund 9 microcalori entspricht, während es gewöhnlich 1,5—2 mcal. beträgt. Jene maximale Wärmemenge (9 mcal.) kann durch die Verbrennungswärme von 0,000002 grm Eiweiss gegeben werden, was circa 0,0013 % des gesammten Eiweissgehalts im Muskel entspricht, — oder durch dieselbe von circa 0,0000025 grm Traubenzuckers¹⁾.

2. Ueber die Wärmeentwicklung bei der Dehnung des Muskels.

Da diese Erscheinung von grösster Bedeutung für die unten beschriebenen Versuche ist, und da ich absolute Wärmemessungen ausgeführt habe, so scheint es mir von Interesse, folgende Zahlen als neuere Bestätigung der längst bekannten Thatsache der Erwärmung des gedehnten Muskels anzuführen. Ich habe mich vollkommen überzeugt, dass unter allen möglichen Bedingungen die passiv-mechanische Störung des Gleichgewichtes resp. der Spannung des ruhenden Muskels, sowie auch des todten von einer Wärmetönung begleitet wird und zwar während der Ausdehnung wird Wärme frei, während der elastischen Verkürzung kühlt sich der Muskel ab. Um die mögliche physiologische Wärmequelle auszuschliessen, habe ich ceteris paribus dieselben Wärmebestimmungen an denselben todtenstarrten Muskeln ausgeführt.

a) Dehnungswärme des lebenden Muskels.

Die Wärmeentwicklung im gedehnten Muskel geht ziemlich langsam vor sich und doch erreicht sie eine bedeutende Grösse selbst in dem Falle, wo die Dehnung der Aduktorengruppe (beide semimembranosi und graciles nach Prof. A. Fick präparirt) bloss durch das Gewicht 50—100 grm erzielt. Will man aber vollkommen exakte Wärmemessungen ausführen, so muss man zu der kalorimetrischen

1) S. Anhang I.

Methode greifen, weil der Muskel während der mehreren Magnet-schwingungen, welche zu einem neuen Gleichgewichte (Erwärmung) führen, doch vielleicht eine nicht ganz unbedeutende Wärmemenge verliert. Ausserdem ist der störende Einfluss der elastischen Nachwirkung auch nicht abzuleugnen.

In Versuch 71 betrug die Muskelerwärmung bei der Dehnung $0,005^{\circ}\text{C} = 12,4$ microcalori, was für 1 grm der gedehnten Muskelsubstanz — 4,43 microcalori ergibt ¹⁾.

Was die Wirkung der Dehnungsspannung auf die Erwärmung betrifft, so mögen folgende Zahlen dieses Verhältniss beleuchten:

	Das dehnende Gewicht.	Erhöhung der Temperatur.	Wärme in microcalori auf 1 grm Muskel.
aus dem Versuche 68	125 grm	0,00220 C.	1,91
	225 "	0,0032 "	2,71
Vers. 85	125 grm	0,00380 C.	3,3
	225 "	0,0055 "	4,9

Vergleicht man die erwärmende Einwirkung der verschiedenen Belastungen, so ergibt sich im Allgemeinen, dass mit steigender Spannung die Wärmeentwicklung relativ abnimmt, d. i. ihre Steigerung geschieht viel langsamer, wie folgt:

Belastung	30 grm	60	100
Verhältniss der Wärmemenge (in Skalthheiten) zum Gewicht . .	2,28	0,18	0,12

Um die Abkühlung des Muskels in Folge der elastischen Verkürzung genau zu bestimmen, muss man selbstverständlich den Muskel im gedehnten Zustande lange Zeit verbleiben lassen, um die ursprüngliche Gleichgewichtslage des Magnets resp. normale T° des Muskel-Präparats vollkommen abzuwarten. Wird die Spannungsänderung in gewissen Grenzen (in meinen Versuchen etwa bis 100 grm) variabel, so erweist sich die Grösse der Abkühlung in Folge der Entlastung fast genau gleich der Erwärmung während der Belastung mit demselben Gewichte, z. B.

¹⁾ Das Gewicht der Muskelmasse betrug in allen meinen Versuchen überhaupt 3,0—4,5 grm.

aus dem Versuche 111.	{	Belastung mit 60 grm	Erwärmung = + 0,0063° C.
		Entlastung	Abkühlung = — 0,0056° C.
Versuch 114.	{	Erwärmung = + 0,00521° C.	
		Abkühlung = — 0,00527° C.	

b) Dehnungswärme des todtten Muskels.

Die Versuche wurden an denselben Muskelpräparaten (wie in a) nur in zeitstarrem Zustande angestellt. Es ergab sich, dass auch in diesem Zustande die Dehnung des Muskels von einer Wärmeentwicklung begleitet wird, welche im Allgemeinen eben so gross als wie für lebende Muskel ausfällt. Wenn die Dehnung allmählich durch langsame Abnahme der Unterstützung geschieht, so entsteht die Erwärmung nur aus inneren physikalischen Vorgängen im Muskel selbst. Wird aber derselbe durch das fallende Gewicht schnell erschüttert und gedehnt, so stammt die freigewordene Wärme aus 2 Quellen — 1. aus Fallarbeit des Gewichtes¹⁾ und 2. eigentliche Dehnungswärme im ersteren Sinne. Daraus erklärt sich, warum in solchen Dehnungsversuchen das Verhältniss (J) der Fallarbeit zu der Wärme viel geringer als das mechanische Wärmeäquivalent herauskommt. So z. B. im Versuche 81 war die vom fallenden Gewichte verrichtete Arbeit gleich 2047 grammillimetern, die entwickelte Wärme betrug 16,5 microcalori (0,004° C.), also $J = 128$; daraus ist leicht zu berechnen, dass die eigentliche Dehnungswärme gleich 11,7 microcalori war, was für 1 gr der Muskelsubstanz rund 2,7 mcal. ergibt. — Die Entlastung des gedehnten todtten Muskels veranlasst eine entsprechende Abkühlung als unmittelbare Folge seiner elastischen Verkürzung.

c) Dehnungswärme des Kautschuk.

Da die absoluten Wärmemessungen bei der Dehnung des Kautschuk — so viel ich weiss — in der Litteratur bis jetzt fehlen, so mögen folgende Zahlen als Beispiele dienen. Bekanntlich erwärmt sich Kautschuk bei der Dehnung und kühlt sich ab bei elastischer Verkürzung — z. B. Versuch 80; zwei Kautschukstreifen von 6 cm Länge, und 1,5 cm Breite und 1 mm Dicke; ihr Gewicht beträgt 2,125 grm. Da nach meinen Bestimmungen²⁾ die Wärmekapazität des Kautschuk gleich 0,511 ist, so beträgt der thermische Wasserwerth des Kautschuk — 1085,9. — Die Dehnung durch Belastung von 100 grm

1) Pflüger's Arch. XXI. S. 127 und oben S. 153.

2) l. c. S. 115.

verursachte die Erwärmung $+ 0,0011^{\circ} \text{C}$., was eine Wärmemenge von 1,17 microcalori ergibt; bei der Belastung von 200 grm — $+ 0,0019^{\circ} \text{C} = 2,09 \text{ mcal.}$; bei der Belastung mit 300 grm — $+ 0,0036^{\circ} \text{C} = 3,91 \text{ mcal.}$ Also auf 1 grm Kautschuk:

Belastung	100	200	300 grm.
Wärme	0,55	0,99	1,85 mcal.

3. Ueber die „negative Wärmeschwankung“ des gereizten Muskels.

Dieser höchst interessante Vorgang besteht darin, dass die Kontraktion des Muskels statt einer Erwärmung von einer Abkühlung desselben begleitet wird. Wie ich schon früher¹⁾ angegeben habe, kommt diese „paradoxe Erscheinung“ besonders prägnant bei schwacher Belastung und minimalen Reizen sowohl in Einzelzuckungen, als auch im Anfange einer Tetanisation zum Vorschein. Die Hauptbedingung besteht darin, dass der Verkürzungsgrad des gereizten Muskels ziemlich gross, die Spannung aber resp. die verrichtete mechanische Arbeit im Gegentheil sehr gering sein sollen. Deshalb bekommen wir eine komplizierte Wärmetönung, als algebraische Summe einer „physikalischen Abkühlung“ (in Folge der Verkürzung mit Abnahme der Spannung) mit einer „physiologischen Wärmeentwicklung“, als einem Resultat der chemischen Kontraktions-Arbeit. Unter oben benannten Bedingungen tritt die erste Komponente stärker ausgeprägt hervor, weshalb die Wärmetönung negativ ausfällt. Diese Erklärung gilt für alle Fälle der „negativen Wärme-Schwankung“ des gereizten Muskels, welche von mir beobachtet worden waren und in welchen alle mögliche Fehlerquellen ausgeschlossen wurden (z. B. Aenderung in der Berührung zwischen Muskeln und Thermosäule, Verschiebung der letzteren u. s. w.).

Will man diese Erscheinung am bequemsten beobachten, so genügt es, den Muskel in der Weise zucken zu lassen, dass er auf der Höhe der Kontraktion entlastet wird. War die ursprüngliche Spannung keine grosse, so kann die Abkühlung des Muskels nach einer Zuckung bis $- 0,0012^{\circ} \text{C}$. ($- 1,03 \text{ microcalori}$ für 1 grm Muskel) und noch mehr erreichen. Gewöhnlich aber beträgt die Abkühlung $0,0003$ bis $0,0008^{\circ} \text{C}$. bei Einzelzuckungen. Tetanisirt man den Muskel unter

1) l. c. S. 138.

oben erwähnten Bedingungen, so kann die negative Wärmetönung nur darin sich kundgeben, dass der Magnet mehrere Sekunden seine ursprüngliche Gleichgewichtslage innebehält und erst nachdem zur Erwärmung geht. Mit Vortheil kann man dabei die Schwungmassen am Myographionhebel benutzen.

Was die theoretische Deutung der negativen Wärmetönung betrifft, so darf man schwerlich darin einen direkten Beweis für die Umsetzung der Wärme in mechanische Arbeit des Muskels finden. Dass bei gewissen Umständen eine Wärmebindung stattfindet, das ist noch kein dringender Beweis für die Behauptung über die thermische Quelle der mechanischen Muskelkraft. Es bleibt nämlich noch übrig darzutun, dass die gebundene Wärme in keine „innere Arbeit“ umgewandelt wird. Ausserdem wäre es auch sehr wünschenswerth den zeitlichen Verlauf dieses Vorganges im Vergleiche mit der Kontraktion des Muskels zu untersuchen¹⁾. Was nun die quantitativen Verhältnisse anbelangt, so erweist sich die Wärmebindung als keine unbedeutende, und zwar für 1 grm Muskel würde sie im Stande sein, eine mechanische Arbeit von 430 grammillimetern zu leisten.

4. Ueber die physikalische Erwärmung des todten Muskels durch den Induktionsstrom.

Da in den unten beschriebenen Versuchen mit Tetanuswärme die Muskeln direkt gereizt wurden, so habe ich vorerst diese Kontrollversuche mit derselben Tetanisation starrer Muskeln angestellt. Wie man schon a priori vermuthen könnte, hat es sich herausgestellt, dass die Induktionsströme an sich nämlich als Stromschleifen in den Thermokreis auf die Gleichgewichtslage des Magnet so gut wie gar keine Wirkung ausüben. Erst wenn der Induktionsschlag allzu stark war, kann man pendelartige Magnetschwingungen um die Gleichgewichtslage bemerken²⁾. Tetanisirt man aber den Muskel mittelst starker Ströme bei schnellem Tempo des Hammers des Schlitten-

1) Als Mittel zur Beleuchtung dieser Probleme würde ich einen einfacheren Versuch (analog dem Versuche von Edlund mit Metalldraht) mit Kautschuk anzustellen vorschlagen: man lässt einen ausgedehnten Kautschuk einmal ohne, andersmal mit einem Gewichte sich zusammenziehen bis zu einer gewissen Länge, so dass in beiden Fällen der Verkürzungsgrad derselbe bleiben soll, so wie auch die Anfangs- und Endlänge desselben. Wenn die Wärme für die mechanische Arbeit im zweiten Falle verbraucht wird, so soll dann die Abkühlung entsprechend stärker ausfallen; sonst wird nur der Verlauf der negativen Wärmetönung verzögert.

2) l. c. S. 144.

induktoriums, so tritt deutlich eine Erwärmung des Muskels hervor; schwingt der Hammer seltener, (z. B. 2—3 mal in 1 Sekunde) so erwärmt sich derselbe sehr wenig oder meistens gar nicht. Die Wärmeentwicklung erreicht eine bedeutende Grösse je nach der Stärke des Stromes, nach Häufigkeit der Unterbrechungen und je nach der Dauer der Tetanisirung. Nach Aufhören des Reizes kann die Erwärmung mitunter während 1 bis 1,5 Minuten noch weiter vorwärts gehen, um dann auf der äussersten Ablenkung eine Zeitlang (10—20 Sek.) innezuhalten und nachher zurückzukehren (Abkühlung).

Aus dem Versuche 58: Schlitteninduktorium mit 2 Daniel'schen Elementen gespeist; „Reiz“ maximal: Tetanisationsdauer 20 Minuten; Maximal-Erwärmung ist $0,066^{\circ}\text{C}$. gleich; trotz weiterer „Reizung“ geht die Magnetablenkung nicht weiter. In einer zweiten Beobachtung während 7 Minuten erwärmt sich der Muskel auf $0,046^{\circ}\text{C}$. Weiter habe ich den Strom verstärkt (übermaximal) und die Häufigkeit seiner Unterbrechungen vermehrt; in Folge dessen betrug die Wärmeentwicklung während nur 2 Minuten bis $0,117^{\circ}\text{C}$. = 316 microcalori (Die Abkühlung bis Anfangstemperatur ging während mehr als 25 Minuten vor sich). — Im Versuche 63 gelang die Wärmeentwicklung bei 4 Minuten währrender Tetanisation bis zu einer Grösse von $0,17^{\circ}\text{C}$.; — im Versuche 104 während 20 Sekunden — $0,016^{\circ}\text{C}$. — Was den Einfluss der Stromstärke betrifft, so mögen folgende Zahlen dies Verhältniss darstellen: Vers. 104: Reizdauer 10 Sekunden; Reizstärke (R) in Graden des graduirten Schlitteninduktoriums; Erwärmung (W) in Skala-Theilen (1 Skalath. entspricht $0,000117^{\circ}\text{C}$).

R =	800	600	400	200	100	800	400	100
W =	61	56	20	6	1,5	79	27	3,5

Reizdauer 20 Sekunden.

W = 143 100 67 15 3,5.

Man sieht daraus, dass die Wärmeentwicklung viel schneller als die Reizstärke wächst, was an das bekannte Joule'sche Gesetz der Erwärmung der metallischen Leitern durch den galvanischen Strom erinnert.

5. Ueber die Wärmeentwicklung im Muskel bei direkter Tetanisation.

A. Minimale Tetanisation (während 30—60 Sek.) und zwar mittelst ganz schwachen intermittirenden Induktionsstromes, veranlasst eine geringe Erwärmung (W), welcher gewöhnlich eine Abkühlung

in Form der negativen Wärmeschwankung (N) vorangeht — z. B. im Versuche 83, sogleich nach dem Beginne der Reizung tritt $N = -0,00052^{\circ} \text{C.}$ hervor, und erst ungefähr nach 40 Sekunden zeigt der Magnet eine Erwärmung an, welche sehr langsam $+0,0027^{\circ} \text{C.}$ erreichte. Der Reizstrom war in folgender Beobachtung etwas verstärkt, weshalb auch die Verkürzung stieg; die negative Wärmetönung trat viel stärker hervor und zwar N war gleich $-0,0024^{\circ} \text{C.}$; diese Abkühlung nahm langsam ab um nach Verlauf von etwa 60—80 Sek. einer Erwärmung (bis $0,0031^{\circ} \text{C.}$) Platz zu machen. Um die negative Wärmetönung sicher zu beobachten, soll man keine zu geringe Belastung anwenden.

In diesen Versuchen gelingt es mitunter sehr deutlich zu beobachten, dass selbst nach Aufhören der Reizung die Wärmeentwicklung noch eine Zeitlang (30—60 Sek.) fort dauert. Wenn aber die Reizung sehr kurz, etwa 5—10 Sek. dauert, so kann N die Grösse der nachfolgenden $+W$ selbst übertreffen; unter gewissen Bedingungen bleibt $+W$ ganz aus, z. B. im Falle der Abnahme der Muskelspannung am Ende der Reizung resp. der Verkürzung. Wird der Muskel sehr schwach belastet und minimal tetanisirt, so steigt seine Temperatur auf $0,0003^{\circ} - 0,0006^{\circ} \text{C.}$ und trotz weiter dauernder Tetanisation geht die Erwärmung nicht vorwärts (resp. wird nicht auf thermoelektrischem Wege angezeigt). Dieses Verhalten offenbart sich besonders deutlich bei ermüdeten Muskeln, welche sehr oft gar keine negative Wärmetönung zeigen, weil die Tetanisation keine bemerkbare Verkürzung derselben hervorruft.

B. Die letzterwähnte Erscheinung, namentlich Erwärmung des (ermüdeten, erschöpften) Muskels bei der Tetanisation ohne jegliche bemerkbare Verkürzung habe ich besonders untersucht. Die Kontrollversuche mit physikalischer Erwärmung (s. oben 4) an denselben Muskelpräparaten ceteris paribus haben diese Fehlerquelle vollkommen ausgeschlossen, so wie auch die schädliche Wirkung der Stromschleifen. Die Beobachtungen gelingen sowohl an Muskeln, welche durch die vorangegangene Tetanisation ermüdet worden waren, als auch an denen, welche vor 36—48 Stunden ausgeschnitten und nur deshalb (ohne gereizt zu werden) fast unerregbar waren. Tetanisirt man solche Muskeln während 10—20 Sekunden mittelst „subminimalen“ Reizströmen, welche selbst gar keine fibrilläre Zuckungen hervorrufen (nach den sogleich folgenden Kontrollbeobachtungen mit Hilfe der starken Lupe am Muskel nach dem Oeffnen der feuchten Kammer),

so tritt trotzdem eine deutliche Wärmeentwicklung und zwar bis $0,00022 - 0,00040^{\circ} \text{C}$. hervor. Eine schon geringe Verstärkung des reizenden Stromes bringt diese Erwärmung bis $0,0004 - 0,0008^{\circ} \text{C}$ unter erstauftretenden fibrillären Zuckungen. Um dieses Verhalten der Temperatur sicher zu beobachten, braucht man am Anfange und am Ende des Versuches die „ausreichende“ Reizschwelle mit Hilfe der Lupe festzustellen. Als Beispiel mögen folgende Zahlen aus dem Versuche 103 dienen: die Reizschwelle bei 120—110 mm Rollenabstand des Induktoriums; die Tetanisation dauert circa 40 Sekunden:

1. Subminimaler Reiz 160 — 150 — 145 mm R. A.
Erwärmung $0,00012 - 0,00023^{\circ} \text{C}$.
2. „ „ 140 mm R. A. Erwärmung $0,0004^{\circ} \text{C}$.
3. Minimaler Reiz 112 „ „ „ $0,0005^{\circ} \text{C}$.
(kaum bemerkbare Erhebung des Hebels).
4. „ „ 96 mm R. A. Erwärmung $0,0010^{\circ} \text{C}$.
(deutliche Hubhöhe).
5. „ „ 90 mm R. A. „ $0,0014^{\circ} \text{C}$.
(dasselbe).

In den Beobachtungen 4 und 5 wurde ganz deutliche negative Wärmetönung bemerkt, welche sofort durch Erwärmung ersetzt war.

Aus diesen Versuchen darf man den Schluss ziehen, dass 1. entweder es sich hier handelt um mikroskopisch geringfügige fibrilläre Zuckungen, welche der Beobachtung mit der Lupe entgangen sind und welche natürlicherweise von einer positiven Wärmetönung begleitet sind, oder 2. man darf hier zugeben, dass unter der Wirkung des elektrischen Reizes die chemischen Spannkräfte ohne jeglichen Kontraktionsvorgang unmittelbar in frei werdende Wärmebewegung sich umzusetzen vermögen. Da überhaupt die Auslösung der kontraktiven Kräfte nur partieller Vorgang des Freiwerdens der chemischen Spannkräfte ist, deren weit grösserer Theil (s. unten) unmittelbar in Wärmeentwicklung übergeht, so halte ich schon deswegen für zulässig, die zweite Hypothese als richtige anzunehmen.

In Versuch 61 waren die Muskeln schon vom Anfange ab ziemlich unerregbar; als Reiz dienten maximale Induktionsschläge — (160 in 1 Minute); Belastung 35 grm; direkte Tetanisation während 10 Minuten hat eine Temperaturerhöhung auf $0,024^{\circ} \text{C}$. (circa 22 microcalori auf 1 grm Muskel) veranlasst, obgleich jede Verkürzung d. i. Erhebung des Gewichtes fast ganz vermisst wurde.

C. Was nun die Wärmeentwicklung während tetanischer Muskelverkürzung betrifft, so erlaube ich mir nur einige absolute Wärmemessungen anzuführen, welche wegen des Mangels an entsprechenden kalorimetrischen Bestimmungen einiges Interesse bieten dürfen. Aus dem Versuche 62: Belastung 35 grm; Reiz maximal, 160 Schläge in 1 Minute; Tetanus während 3 Minuten verursachte eine rein physiologische (s. oben) Erwärmung auf $0,275^{\circ}$ C, was für 1 grm Muskel einer Wärmemenge von 243 microcalori entsprach; die Abkühlung dauerte circa 12 Minuten. — Versuch 64: Reizmethode dieselbe, Belastung 40 grm; Muskeln frisch, kräftig; 1. Tetanus dauert nur 1 Minute lang; nach dem Aufhören der Reizung ging die Erwärmung während 15 Sekunden noch weiter vor sich; die gesammte Erwärmung stieg auf $0,37^{\circ}$ C; die Abkühlung bis auf die Norm war im Verlaufe von 13 Minuten geschehen. — 2. Tetanus dauert 3 Minuten, die Erwärmung erreichte $0,257^{\circ}$ C. — 3. Tetanus — 2 Minuten — Temperaturerhöhung $0,042^{\circ}$ C. — 4. Tetanus — $2\frac{1}{2}$ Minuten — $0,036^{\circ}$ C. — Die gesammte Wärmeentwicklung (thermo-elektrisch bestimmt!) während 5 Tetani, zusammen 14 Minuten, betrug $0,75^{\circ}$ C. resp. 660 microcalori für 1 grm Froschmuskel. Diese Wärmemenge kann durch die Verbrennung von 0,132 mgr Eiweiss oder circa 0,160 mgr Zucker geliefert werden. Man soll aber bedenken, dass während denselben 14 Minuten eine nicht unbedeutende Wärmemenge durch die Strahlung und Fortleitung verloren gegangen war. Es ist wohl möglich, dass auf diesem Wege ungefähr 25 % der Wärmeentwicklung vermisst wurde. — Die angegebene gesammte Wärmeentwicklung (660 mcal.) ist selbstverständlich bei weitem nicht die maximale, welche überhaupt mittelst der Tetanisation des ausgeschnittenen Froschmuskels erreicht werden kann. Die Bestimmung dieses disponiblen Vorraths an auszulösenden Spannkräften — als Maximum der gesammten freigewordenen Tetanuswärme — kann offenbar erst auf kalorimetrischem Wege ausgeführt werden, für welchen Zweck das Verdampfungskalorimeter von Rosenthal wohl das geeignetste zu sein scheint.

6. Ueber den Einfluss der Reizgrösse auf die Wärmeentwicklung im Muskel bei verhinderter Verkürzung.

Die Anordnung dieser Versuche war folgende. Die Muskeln wurden mit einem Gewichte belastet, welches nachher fixirt wurde, so dass die Muskelverkürzung vollkommen verhindert war. Die einmalige

Reizung geschah durch Oeffnungsinduktionsschlag eines graduirten Schlitteninduktoriums.

Versuch 75 Gewicht 40 grm	{	Reizgrösse	800°	600°	300°	100°	80°	50°	40°	30°	20°
		Erwärmung in Skalatheilen ¹⁾	24,2	22	20,5	19,8	19,2	16,2	11,4	4,5	1,7
Gewicht 80 grm	{	Reiz	300°	100°	50°	30°					
		Wärme	24,8	21,7	18	6					

Aus diesen Zahlen ergibt sich deutlich, dass die Erwärmung durch die Reizung unmittelbar beeinflusst wird, obgleich die Kontraktionsarbeit gleich Null ist. Dasselbe bestätigen auch folgende Zahlen aus dem Versuche 109:

Gewicht 20 grm	{	Reiz	400°	100°	30°		
		Wärme	12,5	5,8	2,9		
Gewicht 60 grm	{	Reiz	600°	100°	30°		
		Wärme	10,2	6,3	1,5		
Gewicht 300 grm	{	Reiz	800°	400°	100°	30°	
		Wärme	21,5	20	18	5,5	

Also es hat sich sicher herausgestellt, das nicht nur die Hubhöhe, d. i. mechanische Arbeit, sondern auch die Wärmeentwicklung von dem Reizanstosse direkt quantitativ beeinflusst wird und zwar unabhängig von der Verkürzung. Die gesammte Erwärmung des Muskels hängt von den mechanischen Bedingungen nur theilweise ab, namentlich von dem Kontraktionszustande d. i. von der Aenderung der Länge. Was nun aber die Spannung des fixirten und gedehnten Muskels betrifft, so wächst sie selbstverständlich proportional der Reizgrösse und in dieser Beziehung finden wir einen unmittelbaren Zusammenhang zwischen den Aenderungen der Spannung und der Wärmeentwicklung. Je grösser die Anfangsspannung vor der Reizung war, desto geringer fallen die Differenzen in der Erwärmung bei verschiedenen Reizen aus (man vergleiche die R. R. 100° — 800° im Versuche 109), was schon a priori zu vermuthen war.

Sieht man die Zahlenergebnisse des Versuches 75 genauer an, so bemerkt man sofort, dass von minimalen Reizen zu grösseren ausgehend die Wärmeentwicklung ungleichmässig anwächst: bei geringen Reizen steigt sie viel schneller als bei grösseren. Dasselbe Verhältniss gilt höchst wahrscheinlich auch für das Anwachsen der Spannung bei isometrischen Kontraktionen unter der Wirkung von verschiedenen Reizgrössen.

1) Jeder Skalatheil entspricht 0,000117° C.; Wasserwerth der Muskeln 2845.

Da nach der thermo-physiologischen Lehre von A. Fick die Erwärmung des gereizten Muskels seine gesammte positive chemische Arbeit, als Kraftquelle, repräsentirt, so darf man den Schluss ziehen, dass die Muskeln bei der gehemmten (isometrischen) Zuckung sehr viel chemische Spannkräfte verbrauchen, um seinen Fasern einen gewissen Ueberschuss der Spannung zu ertheilen, welcher von dem Reizanstosse und Anfangslänge resp. Anfangsspannung bestimmt wird. In dieser Beziehung sind überhaupt die isotonischen Zuckungen von grösserem Vortheile für die Muskelökonomie als die isometrische (A. Fick). — Aus oben angeführten Zahlen berechnen wir die maximale Wärmeentwicklung bei gehemmter Verkürzung und für einmaligen Reizschlag (24,8 Skalath.) — $0,00293^{\circ}$ C. entsprechend 2,59 microcalori für 1 grm Muskel, was auf eine sehr beträchtliche chemische Arbeit hindeutet, welche dieselbe bei isotonischer Zuckung weit zu übertreffen scheint.

7. Ueber das Verhältniss zwischen der Wärmeentwicklung und mechanischen Arbeit des Muskels bei variabler Reizgrösse.

Die Zahlenergebnisse dieser Versuchsreihe ermöglichen das Verhältniss zwischen mechanischer Arbeit und Erwärmung, d. i. den Quotient (U) der Kraftausnutzung oder der Kraftutilisation des Muskels zu berechnen, welcher hiermit also anzeigen soll: welcher Theil der gesammten ausgelösten lebendigen Kräfte eigentlich für die spezielle Aufgabe der kontraktilen Substanz — mechanische Arbeit — verwerthet wird. Hebt der zuckende Muskel das Gewicht (P) auf die Höhe (H) und kehrt das ganze System nachdem zum Anfangsgleichgewicht, so wird die freigewordene Wärme (W) die gesammte Summe der ausgelösten lebendigen Kräfte im thermischen Werthe repräsentiren; die Differenz $\left[W - \frac{P \cdot H}{430} \right] = W'$ drückt die eigentliche physiologische Wärmeentwicklung aus, welche als solche die mechanische Arbeit begleitet. Wird die letztere als „äussere nützliche“ ausgeführt, so wird $W = W'$ gleich sein, weil unter diesen Umständen die Fallarbeit des Gewichtes für den Muskel ($= 0$) verloren ist. Also $U = \left(\frac{P \cdot H}{430} \right) : W$.

Nun soll man aber doch berücksichtigen, dass ausser diesen physiologischen Elementen auch die rein physikalischen sich hineinflexten können, welche die Wärmetönung beeinflussen und welche von

dem Zustande der Anfangs- und Endspannung des Muskels bedingt werden (s. oben). In unseren Versuchen war die Länge des Muskels vor und nach der Zuckung eine und dieselbe unverändert; deshalb war die algebraische Summe der physikalischen Faktoren — nämlich der negativen Wärmetönung des Verkürzungszustandes mit der positiven der Wiederausdehnung — gleich Null.

A. Belastung — konstant, Reiz — variabel.

Bekanntlich hat Navalichin zuerst in seinen „myothermischen Untersuchungen“ angegeben, dass bei der Steigerung des Reizes die Wärmeentwicklung rascher wächst als die mechanische Arbeit (nämlich Hubhöhe); mit anderen Worten — je stärker der Reiz, desto grössere Wärmeentwicklung der Einheit der Hubhöhe zukommt. Meine Versuche haben dieses Resultat vollständig bestätigt, wie folgt: Versuch 84: R = Reizgrösse in Graden des graduirten Induktoriums, W — Erwärmung in Skalatheilen, H = Hubhöhe des Myographionhebels in mm; $Q = \frac{W}{H}$; direkte Reizung des Muskels mit Oeffnungsschlag; Belastung 37,5 gm.

R	W	H	Q
30°	3,8	9,8	0,39
50°	5,2	12,1	0,43
80°	5,8	13,0	0,45
200°	8,3	16,0	0,52
400°	11,5	18,6	0,62
600°	13,9	19,5	0,70
1000°	16,3	19,7	0,83

Thermometrische Werthe der Erwärmung: bei R 30° ist W = 0,00060° C.; bei R 200° — 0,00131° C.; bei 1000° — 0,00258° C

Versuch 116; Belastung 60 gm.

R	W	H	Q
20°	0,7	9,8	0,071
30°	4,0	27,7	0,144
50°	7,7	33,0	0,233
100°	11,1	39,1	0,308
300°	14,5	40,0	0,363

Diese Zahlen stimmen mit den Ergebnissen der 6. Versuchs-Reihe (s. oben) vollkommen überein, so dass wir den allgemeinen Schluss ziehen dürfen, nämlich dass bei freier Kontraktion die Wärmeentwicklung mit der Steigerung des Reizanstosses viel schneller als die Hubhöhe anwächst. Also je geringer der Reiz, desto sparsamer werden die Spannkkräfte des Muskels

verbraucht, weil die freigewordene Zuckungswärme für die mechanischen Leistungen des Muskels unbenutzt und unbrauchbar bleibt.

B. Reiz — konstant, Belastung — variabel.

Bekanntlich hat A. Fick den allgemeinen Satz aufgestellt: „dass bei einer Reizung des Muskels um so mehr Stoffumsatz stattfindet, je mehr Widerstände sich der Verkürzung entgegenstellen.“ Folgende Zahlen bringen neue Bestätigung dieses Lehrsatzes, für den Heidenhain's Untersuchungen als Grundlage dienen; ausserdem aber lassen meine Ergebnisse den Quotient Q berechnen, welcher bei der Aenderung der Belastung — und hiermit der Anfangsspannung — eine gesetzmässige Aenderung selbst anzeigt: Q ändert sich proportional dem Gewichte oder der verrichteten mechanischen Arbeit (für die unten angegebene Belastungsgrenze). Diese Folgerung behält volle Gültigkeit sowohl für untermaximale Zuckungen resp. Reize als auch für maximale. Man sieht daraus, dass die Belastung desto sparsameren Verbrauch der chemischen Spannkraft des Muskels bezüglich der Hubhöhe veranlasst, je geringere Werthe sie selbst besitzt.

Versuch 116: Gewicht der Muskeln 3,730 gm; einmalige Reizung; 1 Skalatheil entspricht $0,000137^{\circ}$ C.; $B =$ Gewicht in gramm.

B	W	H	Q	
30	9,8	45,0	0,22	} Reiz 300°
40	10,5	35,1	0,30	
60	11,5	29,0	0,40	
80	11,0	21,7	0,51	
90	11,3	21,5	0,53	
20	3,8	21,9	0,17	} Reiz 100°
40	5,9	16,9	0,36	
90	6,8	11,2	0,61	
100	7,5	11,0	0,68	
30	2,8	16,1	0,18	} Reiz 40°
40	3,2	14,0	0,23	
60	4,9	10,2	0,48	
90	5,0	9,5	0,53	

Aus beiden Versuchsreihen A. und B. hat es sich sicher herausgestellt, dass der Quotient (U) der Kraftutilisation des Muskels umgekehrt proportional der Reizgrösse¹⁾ sich änderte. Um aber numerische Werthe des U zu ermitteln, dienen folgende Versuche.

¹⁾ Im Gegensatz zur Belastung (A. Fick) — s. oben S. 130.

C. Versuch 107: $W =$ Erwärmung in microcalori, $A =$ geleistete Arbeit in grammillimetern; $U = \left[\frac{A}{430} : W \right]$; $U' = \frac{A}{430} : \left(W - \frac{A}{430} \right)$. Der zweite Quotient (U') zeigt das Verhältniss zwischen der Hubarbeit und der „eigentlichen physiologischen Wärmeentwicklung“ (W'). Also U ist $= \frac{A}{W}$ und $U' = \frac{A}{W'}$, wo A in thermischen Werthen ausgedrückt werden soll. Die Summe $A + W'$ soll $= 1$ sein d. i. sie bilden zusammen die ganze Summe der ausgelösten Spannkkräfte des Muskels, mit anderen Worten — die Grösse der chemischen Arbeit.

	R	W	A	U	U'
Belastung 37,5 grm	20°	2,92	418	0,33	0,51
	200°	6,35	706	0,26	0,35
Belastung 73 grm	20°	3,31	460	0,32	0,43
	60°	5,67	676	0,28	0,38
	300°	7,19	704	0,23	0,30
Belastung 96 grm	20°	2,49	418	0,39	0,64
	50°	4,21	626	0,34	0,53
	300°	6,19	686	0,25	0,35

Um in diesem Versuche die Erwärmung in Celsiusgraden zu berechnen, braucht man nur W durch 2766 zu dividiren.

Es ergibt sich im Allgemeinen aus diesen numerischen Data, dass bei einmaliger Zuckung und geringerem Reize ein Drittheil der gesammten ausgelösten Spannkkräfte für die Hubarbeit verwendet wird; bei stärkeren Reizen aber — ein Viertheil; mit anderen Worten — in ersterem Falle die Erwärmung des arbeitenden Muskels verbraucht rund zweimal so viel chemische Arbeit als die mechanische Leistung; im zweiten Falle — dreimal!

Der maximale Werth von U beträgt im Versuche 107, die Grösse 0,39; ich habe aber noch höhere Werthe von demselben beobachtet, z. B. im Versuche 112 wie folgt:

	R	W	A	U	U'
B = 80 grm	30°	2,02	378	0,44	0,79
	100°	5,14	781	0,36	0,56
	600°	7,78	958	0,29	0,41

Wir sehen daraus, dass unter gewissen Umständen fast die Hälfte der ausgelösten lebendigen Kräfte des Muskels zur mechanischen Arbeit verwendet wird, dass also die Utilisation der Spannkkräfte

im arbeitenden Muskel für seine spezifische funktionelle Leistungen viel vollkommener vor sich gehen kann, als es bis jetzt angenommen war. Nur aber muss man noch berücksichtigen, dass in meinen oben erwähnten Versuchen das Gewicht auf einem ziemlich schweren Hebel eines grossen Pflüger'schen Miographions aufgehängt wurde, so dass der Muskel auch den Widerstand der Schwungmassen ausser dem der Belastung überwinden musste. Dieser Umstand aber vergrössert die Anstrengung des Muskels und veranlasst einen grösseren Kraftverbrauch (A. Fick). Mit Rücksicht darauf, meiner Meinung nach, darf man mit vollem Rechte vermuthen, dass die Hubarbeit ohne Schwungmassen unter gewissen Umständen einen noch höheren Werth von U , als 0,5 hervorzubringen vermag.

Dass U gleich 1 sein kann, das ist mehr als zweifelhaft. Nun aber haben wir oben eine negative Wärmetönung des zuckenden Muskels unter gewissen Bedingungen kennen gelernt, was so viel sagen will, dass die Auslösung der lebendigen Kräfte von einer Wärmebindung begleitet oder dass in $U = \frac{A}{W}$ der Nenner negativ ausfällt. Die einfache Auflösung dieses Paradoxes ist oben angegeben; und daraus ist ersichtlich, dass unsere Berechnungsart von U — wie im Anfange dieses Kapitels angedeutet wurde — für diese Bedingungen keine Gültigkeit hat, weil dazu die Gleichheit des Anfangs- und Endzustandes des ganzen Systems erforderlich ist.

Was nun die Werthe des Quotienten der Kraftutilisation der Muskeln in situ bei Warmblütern und unter natürlichen Nerven-erregungen, namentlich bei willkürlichen motorischen Impulsen betrifft, so haben wir in dieser Hinsicht leider keine feste experimentelle Anhaltspunkte. Von dem phylogenetischen Standpunkte ausgehend, dürfen wir auch von physiologischer Seite die Warmblütermuskel als höhere Stufe der morphologischen und funktionellen Entwicklung betrachten. In dieser Beziehung könnte man vielleicht erwarten, dass der Quotient U sich höher als für Froschmuskeln erweisen würde. Bedenkt man aber, dass „das Muskelgewebe der Hauptherd der Verbrennung¹⁾ im thierischen Körper ist“ (A. Fick) oder nach anderem Satze desselben Gelehrten, dass „das Muskelgewebe fast ausschliesslich der Schauplatz für die rein positive Arbeit der chemischen Verwandt-

1) In der That auf Grund der bekannten Blutgasanalysen von Sczelkow habe ich approximativ berechnet, dass die Muskulatur (32 Kilo) des erwachsenen Menschen in 24 St. in der Ruhe 678 gr Sauerstoff verbraucht (s. Pflüger's Arch. Bd. XXXVI S. 250).

schaftskräfte im Thierkörper ist“¹⁾ und dass die Unterhaltung der relativ hohen Temperatur der Warmblüter die chemische Arbeit der Muskelgewebe sehr stark in Anspruch nimmt, so müssen wir jede aprioristische Entscheidung der Frage über den numerischen Werth des Quotienten U einstweilen als noch verfrüht halten; dazu braucht man vorerst exakte experimentelle Angaben, die zur Zeit fehlen.

Berücksichtigen wir nun die jetzt herrschende Lehre über willkürliche motorische Innervation, so dürfte man wohl eben von dieser Seite solche Einflüsse erwarten, welche dem Quotienten höchst wahrscheinlich ziemlich hohe Werthe 0,5 und noch höher zu ertheilen vermögen. Eine Summation der schwachen Erregungen und Superposition der untermaximalen Kontraktionen, weiter die mechanischen Beziehungen zu dehnenden Antagonistenmuskeln und eine überaus grosse Energie der stetigen oxydativen chemischen Arbeit im Muskel — dies sind die Bedingungen, welche meiner Meinung nach eine vollkommenere Ausnutzung oder Utilisation der Spannkkräfte des Muskels während seiner Thätigkeit bei Warmblütern ermöglichen. Es versteht sich von selbst dabei, dass in dieser Beziehung man eine — so zu sagen — nutritive stetige Wärmeentwicklung von der funktionellen während dem Thätigkeitszustande streng unterscheiden muss; für die Berechnung des Quotienten U braucht man nur die letztere in Betracht zu ziehen.

I. A n h a n g.

Notiz, die Bestimmung der Verbrennungswärme betreffend.

Ich kann nicht umhin, diese Gelegenheit zu benutzen, um einen unverdienten Angriff von Seite eines Referenten (M. Gruber. s. Maly's Jahresberichte für Thierchemie Bd. XV S. 387 und 382) gegen meine Bestimmungen der Verbrennungswärme von verschiedenen organischen Substanzen (s. Pflüger's Arch. 1885. Bd. XXXVI S. 230) hier kurz zurückzuweisen. Er findet darin „bedeutende Fehler“ und hält deshalb meine Zahlen „zu ungenau für eine wissenschaftliche Verwerthung“. Diesen so harten Urtheilsspruch mit irgend einem Beweise zu begründen und darzuthun — hält Herr Referent dem Anschein nach für unnöthig. Da er aber dabei auf die folgenden Referate der

¹⁾ S. A. Fick, Mechanische Arbeit und Wärmeentwicklung bei der Muskelthätigkeit. 1882. S. 233 und 234.

Abhandlungen von Stohmann und Rubner verweist, so soll man offenbar darin diese Begründung aufsuchen. In der That findet Rubner „gewaltige Differenzen“ zwischen meinen Einzelbeobachtungen (Maximum-Minimum): für Casein 5⁰/₀, Pepton 8⁰/₀ (6,5⁰/₀); Fett 6⁰/₀ und für Harnstoff 17⁰/₀ (ein einziger Fall!). Nun aber finden wir in den Zahlen von Rubner selbst eine Differenz von 3,7⁰/₀ (Zeitschrift für Biologie XXI, S. 312: Muskelfleisch) und noch höher bis 10⁰/₀ (l. c. S. 315 für Harn). Die einfache Ursache der grossen Differenzen für Casein, Blutfibrin und Harnstoff in meinen Tabellen besteht darin, dass 1. ich die Präparate jeder von diesen Substanzen aus verschiedenen Quellen bezogen hatte und dies nur für Pepton angedeutet habe, weil das Präparat von Prof. Drechsel von ausserordentlicher Güte war; die sämtlichen Zahlen aber für Casein resp. Fibrin habe ich zusammengestellt ohne sie je nach der Bezugsquelle zu ordnen; 2. die von mir veröffentlichten Zahlen der Verbrennungswärme sind nicht die besten ausgewählten, sondern alle von mir erhaltenen (l. c. 237); darunter sind auch die Zahlen aus misslungenen Verbrennungen angeführt, worauf ich selbst auf S. 236, 237 und 239 hingedeutet habe und was Rubner selbst (l. c. 284) für Harnstoff ganz richtig anerkennt. Mit dieser vielleicht wenig umsichtigen und allzu sehr aufrichtigen Zusammenstellung sämtlicher Zahlen — welche That mich doch auch jetzt nicht reuet — beabsichtigte ich zu zeigen, dass selbst offenbar ungenaue Zahlen¹⁾ doch viel höher ausfallen als die bekannten von Frankland angegebenen thermischen Werthe. Die Abweichungen meiner Zahlen von Frankland'schen sind so gross, dass im Vergleiche damit die Differenzen der ersteren untereinander mich bei weitem nicht so misstrauisch gestimmt haben wie den Herrn Referent; die letzteren sind meistens zum Vernachlässigen gering im Vergleiche mit ersteren. Wer die Sachlage der Calorimetrie von 1866 bis 1880, also bis zu meinen Untersuchungen kennt, der wird hoffentlich meine Ergebnisse nicht so übel und geringschätzend behandeln, wie es der Herr Referent gemacht hat. Ein unbefangener und aufmerksamer Leser wird unzweifelhaft eine vollkommen genügende Uebereinstimmung (für die gegenwärtigen Anforderungen der Physiologie des Kraftwechsels im thierischen Organismus!) zwischen meinen Zahlen und denselben von den Herren Stohmann und Rubner finden (s. unten) und das ist für mich um so erfreulicher, dass meine Zahlen mit Berücksichtigung der oben erwähnten Korrekturen höchstens 3 bis 6⁰/₀ untereinander abweichen. Die methodischen Verbesserungen, welche von Prof. Stohmann später an-

1) Welche sicher niedriger ausgefallen waren.

gegeben wurden, haben die kalorimetrischen Schwankungsgrenzen noch viel kleiner gemacht (l. c. 568—580), die Zahlen fallen viel gleichmässiger aus, als sonst und das ist eine selbstverständliche Folge eines Progresses der Methodologie. Meine fast sämtlichen Zahlen sind um einige Procente höher als dieselben von Stohmann und Rubner ausgefallen; diese Gleichmässigkeit der allgemeinen Differenz spricht doch zu Gunsten des Verfahrens. Ich habe aber doch Gründe zu vermuthen, dass die gleichmässigeren untereinander so genau übereinstimmenden Zahlenergebnisse von Stohmann so wie auch die von Rubner mehr von der wirklichen Verbrennungswärme der Eiweisstoffe abweichen, als meine Resultate (l. c. S. 240 und ff.). Dafür in gewissem Sinne sprechen auch die neuesten kalorimetrischen Bestimmungen von Berthelot (darüber wird später an anderen Orte berichtet).

Dass meine Zahlenergebnisse mit keinen „gewaltigen Abweichungen“ und „bedeutenden Fehlern“ (!?) behaftet sind, und dass sie auch einer wissenschaftlichen Verwerthung werth sind, dies mögen folgende Zusammenstellungen bezeugen (Verbrennungswärme in Calori für 1 grm getrockneter Substanz) z. B.:

					Mittel- werth.	Max.-Min. Differenz
Meine Bestimmungen l. c. S. 237—238	{	Pepton (von Prof. Drechsel)	4954	4952	4836	4914 2,4 %
		Glutin	5422	5440	5618	5493 3,5 %
		Rohrzucker	4178	4172	4178	4176 0,15 %
		Rindfleisch (entfettet)	5518	5365	5410	5431 2,8 %
		Rindfleisch (mager)	5790—5659—5661—5785			5724 2,3 %
		Frauenmilch	4848	4817	4847	4837 0,7 %
		Kleberstoffe	6205	6108	6111	6141 0,6 %

Diese als Beispiel angeführten Zahlen bezeugen genügend, dass man mir vielleicht eine wenig umsichtige Zusammenstellung der Zahlen für Casein, Blutfibrin und Pepton ohne nach Bezugsquellen sie zu ordnen — vorwerfen kann, aber sie beweisen auch, dass die Methode in meinen Händen keine „gewaltigen“ Differenzen gab, und dass meine Zahlen auch wissenschaftlich verwerthet werden können. Das bezeugen auch weitere Zahlen:

	Fett	Fibrin	Muskel- eiweiss	Fleisch ent- fettet	Casein	Roggen- brod	Weizen- brod	Harnstoff
nach Stohmann 1)	9372	5508	—	5321	5715	4411	4295	2465
„ Rubner	9423	—	5754	5345	—	—	—	2523
„ Danilewsky	9686	5772	—	5431	5855	4471	4351	(2537—2664)

1) Die Zahlen von Stohmann beziehen sich auf aschenfreie Substanzen, die meinigen nicht.

Um Anhaltspunkte zur Beurtheilung zu gewinnen, soll man sich vergegenwärtigen, dass die Vergleichung der Zahlen von Berthelot und seinen Schülern, von Stohmann und Anderen relativ auch so „grosse“ Differenzen zeigt.

Also schon diese kurze Auseinandersetzung genügt, um die Ungerechtigkeit des Urtheils vom Herrn Referenten klar darzulegen. Der Mangel an Unbefangenheit hat die Folge gehabt, dass er zwei solch interessante und sichergestellte neue Thatsachen übersehen hat, wie die höhere Verbrennungswärme des Pflanzeneiweisses (bis 6141—6231 cal!) und eine so viel geringere der Peptone (4876—4914!). Wie weit der Skepticismus des Referenten gehen mag, so darf er doch diese wichtigen Resultate bezüglich des relativen Verhältnisses nicht ableugnen.

Vielleicht gerade die überaus harten Aeusserungen der Herren Rezensenten über meine kalorimetrischen Bestimmungen — so unbegründet sie sich erwiesen haben — haben die Veranlassung dazu gegeben, dass bis jetzt die Thatsachen, betreffend Pflanzeneiweiss und Pepton, sowie auch meine anderen Ergebnisse fast unberücksichtigt geblieben sind.

II. A n h a n g.

Ueber die Wärmeentwicklung in gereizten glatten Muskeln des Frosches.

Die Wärmemessung wurde nach derselben Methode ausgeführt. Als Objekt diente der ausgeschnittene und für die Aufnahme der Thermosäule aufgeschlitzte Froschmagen; die Belastung betrug bis 20 gm; die Reizung wurde mittelst einmaligem ziemlich schwachem Induktionsschlag angebracht. Die Erwärmung war sehr gering und zwar 2—3 Skalatheile, aber doch ganz deutlich und regelmässig; im thermometrischen Werthe betrug die Wärmeentwicklung gewöhnlich 0,00023—0,00035° C.

Das Auffallendste in diesen Versuchen war eine sehr langsame Erwärmung; namentlich nach dem Reizschlage verstrichen viele Sekunden, bevor der Magnet von seiner Gleichgewichtslage sich zu rühren anfang. Währendem in Versuchen mit quergestreiften Muskeln die

Wärmeentwicklung sofort nach der Reizung begann, ohne dass man dabei eine solche „latente Periode“ bemerken konnte.

Reizt man den Fröschmagen mit tetanisirenden Strömen, so steigt die Erwärmung um das Zehnfache und noch mehr proportional der Dauer und der Stärke des Reizes. Die Wärmeentwicklung dauert noch lange nach dem Aufhören des Reizes — parallel dem Kontraktionszustande — fort.

Die Wärmeentwicklung nach dem Aufhören des Reizes ist ein Beweis für die Fortdauer der Kontraktion. Die Wärmeentwicklung ist ein Maß für die Kontraktionsdauer. Die Wärmeentwicklung ist ein Maß für die Kontraktionsstärke. Die Wärmeentwicklung ist ein Maß für die Kontraktionsdauer und die Kontraktionsstärke.

Die Wärmeentwicklung ist ein Maß für die Kontraktionsdauer und die Kontraktionsstärke. Die Wärmeentwicklung ist ein Maß für die Kontraktionsdauer und die Kontraktionsstärke. Die Wärmeentwicklung ist ein Maß für die Kontraktionsdauer und die Kontraktionsstärke.

II. Anhang

Ueber die Wärmeentwicklung in gereizten glatten Muskeln des Frosches.

Die Wärmemessung wurde nach derselben Methode angeführt. Als Objekt diente der ausgeschnittene und für die Aufnahme der Thermosäule angeordnete Froschmagen; die Heizung betrug die 80 Grad die Heizung wurde mittels stromlosen elektrischen Induktionsstroms angebracht. Die Erwärmung war sehr gering und zwar 0,2 Grad Celsius, aber doch ganz deutlich und regelmäßig im thermodynamischen Werke betrug die Wärmeentwicklung gewöhnlich 0,00025 Grad Celsius.

Die Wärmeentwicklung in diesen Versuchen war eine sehr langsame. Es verlangt manchmal nach dem Hebelzuge Versuchen viele Sekunden bevor der Magnet von seiner Gleichgewichtslage sich zu rühren anfing. Währendem in Versuchen mit peripheren Nerven die

IX.

Zur Beleuchtung der Frage, ob Wärme bei der Muskelkontraktion sich in mechanische Arbeit umsetze.

Von
Dr. Magnus Blix*.)

(Hierzu Tafel II, Fig. 14—18.)

I.

Was ereignet sich im Muskel bei dessen Kontraktion? Ohne Pessimist zu sein, kann man doch voraussagen, dass eine endgültige Antwort auf diese Frage noch lange auf sich warten lassen werde. Mehr oder weniger gelungene Errathungen füllen bis heute die vielen Lücken aus, welche die experimentelle Forschung gelassen hat. Dass dem so ist, das beruht doch allerdings nicht auf mangelndem Interesse von Seiten der Forscher. Im Gegentheil, diese Frage ist eine der allerwichtigsten der Biologie und ist auch von allen Seiten und mit dem grössten Eifer studirt worden, sowohl von den hervorragendsten Forschern, als von den Jüngern der physiologischen Wissenschaft. Die Ursache ist in den vielen und grossen Schwierigkeiten auf dem Gebiete der Experimentaltechnik zu suchen.

Um eine klare Einsicht von dem zu erhalten, was in einem Motor von denen, die wir täglich im Dienste der Industrie arbeiten sehen, vorgeht, ist es nicht genug, alle Theile desselben zu untersuchen, und

*) Aus Zeitschrift für Biologie Bd. 21. N. F. III; schon früher in schwedischer Sprache erschienen in den Verhandlungen des ärztlichen Vereins zu Upsala

nachzusehen, wie die Bewegung des einen auf den andern übergeführt wird, wie ein Zahn in den andern eingreift; wir müssen noch die Ursache der Bewegung kennen, sowie die Treibkraft, die sie hervorruft und erhält. Einmal ist es die lebende Kraft des Windes oder des Wassers; ein anderes Mal die Schwerkraft oder die Elasticität eines Gases, eines Dampfes oder einer gespannten Feder; wieder ein anderes Mal sind es entbundene chemische Spannkräfte, welche unsichtbare Bewegungen hervorgerufen, die wir Wärme und Elektrizität nennen, und die in ihrer Ordnung in die sichtbare Bewegung der verschiedenen Theile der Maschine übergehen u. s. w. Mit einem Worte, wir können uns jetzt im Allgemeinen klar legen, wie unsere Maschinen arbeiten.

Aber das Verhältniss ist ein anderes, wenn es sich um die Maschinen handelt, die unsere Glieder in Bewegung setzen, um die Muskeln. Freilich können wir sehen, wie der Muskel seine Form ändert, und mittelst des Mikroskops können wir sogar eine wenn auch oberflächliche Vorstellung davon gewinnen, wie die verschiedenen Theile des Muskels ihre Lage bei der Kontraktion verändern. Und doch begegnen uns schon hierbei Schwierigkeiten, die man kaum noch als besiegt ansehen kann. Handelt es sich dagegen um die übrigen physikalischen und chemischen Prozesse, die die Kontraktion des Muskels begleiten, und um ihre Ursache, so muss eingestanden werden, dass die Kenntnisse, welche wir heutzutage besitzen, nicht einmal dazu hinreichen, eine gewisse Hypothese vor den andern hinlänglich zu stützen, geschweige denn einen klaren und richtigen Einblick in das Wesen der Kontraktion zu verleihen.

In einem Punkte stimmen jedoch die Physiologen unserer Zeit ziemlich gut überein, darin nämlich, dass es keine für den Muskel oder für den Organismus überhaupt spezifische Kraft giebt, keine sog. Lebenskraft, der man die Bewegungen des Muskels zuschreiben dürfte. Noch mehr, man hat wahrscheinlich gemacht, dass es, wie in der Dampf- oder Gasmaschine, entbundene chemische Spannkräfte sind, die die Zusammenziehung des Muskels in irgend einer Weise verursachen. Wie diese chemischen Kräfte Formwechselungen in dem Muskel hervorrufen können, bedarf noch der Untersuchung.

Von den Hypothesen, die man aufgestellt, um dieses Räthsel zu erklären, wollen wir die Weber'sche und die Mayer'sche als die wichtigsten nennen, da diese den Ausgangspunkt für eine Menge interessanter und beleuchtender Experimente bilden.

Eduard Weber ¹⁾ nahm an, dass die Spannkräfte, die bei der

1) R. Wagner's Handwörterbuch der Physiologie Bd. III, 2, S. 1 ff.

Reizung des Muskels entbunden werden (er glaubte, als er diese Hypothese darstellte, an eine spezifische Lebenskraft), nur die Aufgabe hätten, die Muskeln aus dem ruhenden in den arbeitenden Zustand überzuführen. Dieser wird dadurch charakterisirt, dass die Form des Muskels verändert wird, indem er kürzer und dicker wird, dass aber der Muskel im Uebrigen ziemlich die Eigenschaften des ruhenden Muskels hat, besonders die der Elasticität, wenn auch ein wenig geschwächt. Die Elastizität des arbeitenden Muskels war es, welche die Kürzung unter dem Einflusse der Reizung bewirkte, sogar wenn er belastet war, oder mit anderen Worten, welche die Arbeit des Muskels erzeugte. Wenn dies sich beweisen liesse, wäre nichts weiter zu erklären als die Art, auf welche der Muskel aus dem ruhenden in den arbeitenden Zustand versetzt wird; somit wäre das Problem der animalen Bewegung gelöst.

Julius Robert Mayer¹⁾ stellte die Hypothese auf, dass der Verlauf bei der Zusammenziehung des Muskels dem Prozesse analog wäre, der sich in der Dampfmaschine ereignet, und der darin besteht, dass die chemischen Prozesse, welche durch die Reizung eingeleitet worden, in erster Hand Wärme hervorriefen, wovon je nach verschiedenen äusseren Verhältnissen ein grösserer oder geringerer Theil latent würde oder in einer übrigens nicht genauer angegebenen Weise in mechanische Arbeit, d. h. Muskelkontraktion, umgesetzt würde.

Für diese Hypothese sprach kräftig das zuerst von Becquerel und Brechet²⁾, später von Helmholtz³⁾ u. A. konstatirte Faktum, dass der Muskel bei der Kontraktion Wärme erzeugt.

Damals stellten sich während längerer Zeit die Physiologen vor, dass jede Reizung des Muskels einen der Intensität der Reizung an Intensität entsprechenden Stoffumsatz erzeugte — Verbrennung oder, gemäss neueren Ansichten, Spaltung — und dass die dabei erzeugte Wärmemenge in statu nascendi oder aber früher oder später in grösserem oder geringerem Theile in mechanische Arbeit umgesetzt wurde, je nach den äusseren Verhältnissen, in welchen der Muskel sich befand. Mehrere Versuche wurden auch gemacht, dieser Vorstellung eine experimentelle Grundlage zu geben, wie z. B. diejenigen von Béclard, Hirn, Meyerstein, Thiry, Heidenhain. Die später von A. Fick, Steiner, Nawalichin und Danilewsky gemachten Experimente

1) J. R. Mayer, Die organische Bewegung in ihrem Zusammenhange mit dem Stoffwechsel. Heilbronn 1845.

2) Becquerel et Brechet, Sur la chaleur animale. Annales des sciences naturelles. Zoologie, 2. série t. 3, 1835, p. 257 sq.

3) Müller's Archiv 1848, S. 144 ff.

mögen auch in diesem Zusammenhange genannt werden, da sie wichtige Erklärungen von den Wärmeverhältnissen bei der Muskelkontraktion liefern.

Béclard¹⁾ machte seine Versuche mit dem *Musculus biceps* seines rechten Armes. Er befestigte an die Haut des Armes über diesem Muskel ein Quecksilberthermometer, das die Temperaturvariationen des darunter liegenden Muskels angeben sollte. Wenn er nun den *biceps* mechanische Arbeit ausführen liess dadurch, dass er wiederholte Male ein Gewicht erhob, dass er wieder jedesmal mit dem linken Arm senkte, so fand er, dass das Thermometer weniger erwärmt wurde als wenn er seinen *biceps* ebenso lange und gleich viel mit derselben Spannung kontrahirte, ohne eine mechanische Arbeit auszuführen, sei es, dass er ihn mit gehobener Belastung zu einer gewissen Mittelhöhe aufgehoben und fest kontrahirt hielt, sei es, dass er die Last mitunter erhob, mitunter ein Bischen über oder unter diese Mittelhöhe senkte. Damit meinte er erwiesen zu haben, dass der Muskel seine Arbeit auf Kosten der Wärmeerzeugung ausgeführt habe. Diese Methode war jedoch, wie man leicht einsieht, wenig zuverlässig. Die Fehlerquellen waren zu viel und zu gross, als dass die Ergebnisse als beweisend angesehen werden dürften.

Einen andern Weg betrat der berühmte Physiker und Experimentator Hirn²⁾. Wie er gewöhnt war, seine Experimente nach grossem Masstabe auszuführen, so begnügte er sich nicht damit, den einen oder den anderen Muskel für seine Versuche anzuwenden, sondern er stellte sie mit einem ganzen Menschen an. Sein Raisonement war das folgende: All die Wärme, welche der Organismus erzeugt, muss durch Verbrennung oder Sauerstoffverbrauch entstehen. Je mehr Sauerstoff von dem Organismus in Anspruch genommen wird, desto mehr Kohlen- und Wasserstoff³⁾ werden verbrannt, desto mehr lebendige Kraft wird erzeugt. Wahrscheinlich giebt es ein konstantes Verhältniss zwischen der von dem Organismus absorbirten Sauerstoffmenge und der dadurch erzeugten Wärme, wenn der Körper in Ruhe ist, und der ganze Sauerstoffverbrauch zu Wärmebildung angewandt wird.

Zuerst musste er auf experimentellem Wege dieses Verhältniss bestimmen. Dabei setzte er die Person, mit welcher er den Versuch

1) Archives générales de médecine 1861 Janv., Fevr. et Mars.

2) Théorie mécanique de la chaleur, 1. partie 3. éd. 1878, p. 27 sq.

3) Hirn wusste sehr gut, dass der Sauerstoff in dem Organismus Verbindungen eingeht, wobei er weniger Verbrennungswärme liefert, als wenn Kohle- und Wasserstoff zu Kohlensäure und Wasser verbrannt werden. Darum nahm er auch seine Zuflucht zu Experimenten.

ausführte, in eine Art Kalorimeter, das aus einem kleinen, dicht geschlossenen, in die Mitte eines grösseren Zimmers gestellten Zimmer bestand, so dass man seine Temperatur für konstant während der Versuchszeit ansehen konnte. Die Temperatur im Kalorimeter erhöhte sich dabei im Anfang zufolge der Wärmeerzeugung der eingeschlossenen Person, wurde aber nach einiger Zeit konstant, was geschah, wenn das Kalorimeter ebensoviel Wärme an das umgebende Zimmer verlor, wie demselben Wärme von der eingeschlossenen Person zugeführt wurde. Aus der Differenz zwischen den Temperaturen innerhalb und ausserhalb des Kalorimeters konnte er, auf gemachte Vorversuche gestützt, die von der eingeschlossenen Person in der Zeiteinheit erzeugte Wärmemenge berechnen. Dann galt es nur, die Menge des gleichzeitig aufgenommenen Sauerstoffes zu messen, was er durch quantitative Analyse der in- und expirirten Luft that.

Die mühsamen Experimente zeigten, dass das Verhältniss zwischen der Wärmeerzeugung und dem Sauerstoffverbrauche nicht konstant war, jedoch zwischen so engen Grenzen variirte, dass er sich berechtigt hielt, seinen weiteren Berechnungen einen Mittelwerth zu Grunde zu legen, der dieses Verhältniss ausdrückte. Demgemäss sollten für jedes Gramm assimilirten Sauerstoffes 5,22 Kalorien Wärme erzeugt werden, wenn nämlich die fragliche Person sich in Ruhe befand. Wenn er sie aber mittelst eines im Kalorimeter befindlichen Tretrades, das auch von einem ausserhalb des Kalorimeters angebrachten Motor in Bewegung gesetzt werden konnte, positive oder negative mechanische Arbeit ausführen, das heisst in diesem Falle in dem Rad aufwärts oder abwärts marschiren liess, so änderte sich das Verhältniss zwischen dem verbrauchten Sauerstoffe und der erzeugten Wärme. Beide wuchsen, der Sauerstoffverbrauch aber relativ mehr, wenn die Person positive mechanische Arbeit ausführe, dagegen die Wärmeerzeugung mehr, wenn sie negative mechanische Arbeit ausführte. In einigen Versuchen zeigte es sich, dass das Verhältniss fast unverändert blieb, wenn er zu der erzeugten Wärme das Wärmeäquivalent der verrichteten Arbeit hinzufügte, bezw. davon abzog, wenn die Arbeit negativ war. Aber diese höchst beachtenswerthen Experimente besitzen indes nur wenig Beweiskraft; die Verhältnisse sind, wie wir wissen, weit verwickelter als sich Hirn vorgestellt hatte. Wir können uns jedoch hier um so mehr eine Kritik ersparen, als die Litteratur eine solche schon besitzt und zwar von C. Voit's Hand¹⁾.

¹⁾ Untersuchungen über den Einfluss des Kochsalzes u. s. w. auf den Stoffwechsel, S. 106 ff. München 1860.

Wenig Interesse bieten die schlechter geplanten Versuche von Meyerstein und Thiry¹⁾, die wir hier übergehen, um bei Heidenhain's²⁾ epochemachender Arbeit etwas länger zu verweilen.

Als das Ziel seiner Untersuchungen hatte er die Lösung der Frage aufgestellt, welche von den genannten Hypothesen die richtige sei, die von Weber oder die von Mayer, oder ob überhaupt eine derselben zutreffend sei. Er ging dabei von der damals allgemein verbreiteten Vorstellung aus, dass, wenn ein Muskel immer gleich stark gereizt wird und seine Funktionsfähigkeit unverändert bleibt, jede Reizung einen ebenso grossen Stoffumsatz hervorrufen muss, die äusseren Verhältnisse mögen im Uebrigen sich gestalten wie sie wollen. Schon E. Weber hatte die Aufmerksamkeit darauf gelenkt, dass der Muskel für gleiche Reizungen mehr mechanische Arbeit produziert, je stärker er belastet wird, aber nur bis zu einer gewissen Grenze. Wenn die Spannung über diese Grenze gesteigert wird, nimmt die mechanische Arbeit ab. Also, meinte Heidenhain, könne ein gewisser auf der Intensität der Reizung beruhender Stoffumsatz bei dem Muskel eine grössere oder geringere Menge Arbeit erzeugen, je nachdem seine Spannung geschwächt oder vermehrt wird. Ist der Satz Mayer's richtig, so muss der Muskel unter diesen Verhältnissen weniger Wärme erzeugen, wenn er mehr Arbeit verrichtet, und umgekehrt. Ist hingegen die Annahme Weber's richtig, so musste die erzeugte Wärmemenge immer für dieselbe Reizungsstärke und Funktionsfähigkeit im Muskel gleich gross sein, wie gross oder gering die Belastung des Muskels auch sei. Die chemische Arbeit im Muskel hätte ja immer dieselbe unveränderliche Aufgabe, den Muskel in seine arbeitende Form zu bringen. Die Kontraktion selbst wäre ein Akt der Elasticität des Muskels und könnte als solcher keine Wärme erzeugen, weil der Muskel bei der Dehnung seine Temperatur nicht verändert.

Dass dieses Raisonnement von Heidenhain unhaltbar ist, hat Westermann erwiesen³⁾. Erstens ist man nicht berechtigt anzunehmen, dass die Arbeit, die nöthig ist, um den Muskel aus der ruhenden in die arbeitende Form zu bringen, dieselbe ist, auch wenn der Muskel ungleiche Spannung besitzt. Die analogen Prozesse, die man möglicher Weise erzeugen könnte, deuten auf ein entgegengesetztes Verhältniss. Man vergleiche z. B. die Aggregatsveränderungen

1) Zeitschr. f. rat. Medizin von Henle-Pfeuffer Bd. 20. S. 45.

2) Mechanische Leistung, Wärmeentwicklung und Stoffumsatz bei der Muskelthätigkeit. Leipzig 1864.

3) Ein Beitrag zur Physik des Muskels. Dorpat 1868.

unter verschiedenem Drucke. Weiter giebt es viele Gründe, die dafür sprechen, dass bei der Dehnung des Muskels Wärme wirklich entbunden und bei seiner elastischen Zusammenziehung gebunden wird. Hiervon Weiteres unten.

Wenn nun Heidenhain's Experimente nicht vermochten, wie er selbst früher meinte, die Hypothese Weber's umzustossen, so konnten sie andererseits auch nichts, sei es für, sei es gegen die Hypothese Mayer's entscheiden. Es ging nämlich aus Heidenhain's Versuchen, nebst viel anderem von der grössten Bedeutung für die Physik des Muskels, das uns aber nicht augenblicklich interessirt, hervor, dass der Stoffumsatz im Muskel gar nicht von dessen Spannung unberührt bleibt, sondern vielmehr in wesentlichem Grade davon abhängig ist. Dieses erwies er theils dadurch, dass er mit einer im höchsten Grade vervollkommeneten Methode die relative Temperaturerhöhung des Muskels bei gleich starken Reizungen aber unter verschiedenen äusseren Verhältnissen, nämlich wenn er sich mit kleinen oder grossen Belastungen kontrahirte, mass, theils auch dadurch, dass er die unter diesen verschiedenen Umständen erzeugten Veränderungen in der chemischen Zusammensetzung des Muskels schätzte, sofern dieselben durch die Reaktion des Muskels und die Menge des Alkohol-extraktes beurtheilt werden konnten.

Diese für die Mechanik des Muskels so äusserst wichtige Entdeckung war insofern unwillkommen für Heidenhain, dass sie das aufgestellte Problem noch mehr verwickelte. Er musste daher darauf verzichten, die Hypothese Mayer's zu stützen oder umzustossen und sich damit begnügen, die Weber'sche, wie er glaubte, umgestürzt zu haben, da diese sich ja nicht mit einer ungleichen Wärmeerzeugung bei ungleicher Spannung, sondern nur bei ungleicher Reizungsstärke oder Funktionsfähigkeit des Muskels in Einklang bringen liess. Die Frage ob Wärme in mechanische Arbeit bei der Kontraktion des Muskels umgesetzt werde, musste er unbeantwortet lassen. Auch hat Niemand, der nach Heidenhain auf diesem Gebiete gearbeitet, uns viel näher der richtigen Antwort auf diese Frage zu bringen vermocht. Ein Theil von diesen Arbeiten wird später bei Gelegenheit genannt werden.

Im Folgenden wollen wir einige von uns gemachte Versuche darstellen, welche möglicherweise zur Beleuchtung der uns beschäftigenden Frage beitragen können. Doch wollen wir zuerst die Aufmerksamkeit auf einen Umstand hinlenken, der, wenn auch nicht die aufgestellte Frage direkt berührend, doch für die richtige Auffassung dieser Versuche von Bedeutung ist; ohnedies hat er an und für sich ein hohes Interesse.

II.

Wir haben schon angedeutet, dass es Gründe für die Annahme giebt, dass Wärme bei der Dehnung des Muskels entbunden und bei dessen elastischer Zusammenziehung gebunden werde. Wir wollen hier einige von diesen Gründen anführen.

Dass mehrere Forscher (ebenso wie wir) eine Wärmehöherung bei der Dehnung und Wärmerniedrigung bei der Zusammenziehung des Muskels wahrzunehmen geglaubt, obwohl man ziemlich verschiedene Observationsmethoden angewandt, das kann nicht als ein genügender Beweis für die wirkliche Existenz dieser Phänomene angesehen werden, weil solche Observationen von einer so delikaten Natur sind, dass man kaum je versichert sein kann, dass kein Trug mit im Spiele sei. Die Beweiskraft dieser Beobachtungen muss daher sehr niedrig angeschlagen werden gegenüber der entgegengesetzten Behauptung einer Autorität wie Heidenhain. Er sagt ausdrücklich ¹⁾, dass dergleichen Beobachtungen auf irgend einem Fehler beruhen, welchem er selbst einige Zeit ausgesetzt war, und welchen zu beseitigen ihm endlich gelang. Mit ihm stimmt auch Steiner ²⁾ auf das entschiedenste überein. Es scheint kaum möglich, die verschiedenen Resultate so zu erklären, dass Heidenhain und Steiner weniger empfindliche temperaturmessende Apparate angewandt hätten.

Da wir also nicht auf experimentellem Wege die Frage entschieden beantworten können, dürfen wir anfangs die Thatsachen anführen, die es uns gelungen ist zusammenzubringen, um die Frage auf indirektem Wege zu beleuchten.

Es giebt andere Stoffe, die in ihrem Baue nicht allzu wesentlich von der Muskelsubstanz abweichen, dass man Grund zu vermuthen hat, sie besitzen in vielen Hinsichten ähnliche physikalische Eigenschaften. Ein solcher Stoff ist sehr feuchtes Holz. J. P. Joule ³⁾, dessen Ansehen als Experimentator auf dem physiko-mechanischen Gebiete unbestritten ist, hat beobachtet, dass solches Holz bei Ausdehnung erwärmt, bei elastischer Zusammenziehung abgekühlt wird. Joule hat auch ungefähr dieselben Eigenschaften im Kautschuk bemerkt, einer Substanz, die durch ihre übrigen physikalischen Eigen-

1) a. O. Anm. S. 54.

2) Pflüger's Archiv 1875, Bd. 11, S. 146.

3) Proceedings for the Royal Society of London 1857, Vol. 8, p. 355. On the thermoelectricity of ferruginous Metals and on the thermal effects of stretching solid Bodies. Daselbst 1858, Vol. 4: On some thermodynamic proprieties of Solids.

schaften viele Aehnlichkeiten mit dem Muskel aufweist. Wir könnten auch auf Grund der Verhältnisse zwischen Dehnung und Erwärmung, so wie sie bei diesen und vielen anderen soliden oder halbsoliden Körpern beobachtet worden sind, vermuthen, dass der Temperaturwechsel demselben Gesetze in dem einen wie in dem anderen Körper folge. Man nimmt auch allgemein ein für alle soliden Körper gemeinsames Gesetz an, das in der mechanischen Wärmetheorie seine Stütze findet, und dem zuerst Thomson einen mathematischen Ausdruck von folgender Gestalt gegeben:

$$dH = - \frac{te}{Jsw} dP,$$

wo dH den Temperaturzuwachs, t die Temperatur in Celsiusgraden von dem absoluten Nullpunkte gerechnet, J das mechanische Wärmeäquivalent, e die lineäre Erweiterung für $1^{\circ} C.$, s die spezifische Wärme, w das Gewicht der Längeneinheit der in einen Cylinder geformten Substanz, und dP die Veränderung der Last bezeichnen. Die Experimente Joule's¹⁾ und Edlund's²⁾ haben die Richtigkeit dieses Gesetzes für eine grosse Menge von Stoffen erhärtet. Man kann jedoch nicht mit Fug fordern, dass es sich ohne weiteres auch auf Muskeln und Holz anwenden lasse. Man muss nämlich den verwickelten Bau und die eigenthümliche Zusammensetzung dieser Stoffe in Betracht ziehen und dazu sich erinnern, dass ihre Ausdehnungskoeffizienten unbekannt und vermuthlich variable Grössen sind. Auf dieselbe Weise mag es sich vielleicht auch mit ihrer Wärmekapazität verhalten. Dass aber die Phänomene in der von dem Gesetze angegebenen Richtung gehen werden, muss von theoretischem Gesichtspunkte aus mehr als plausibel erscheinen.

Dass eine Entbindung von Wärme bei der Dehnung des Muskels und eine Bindung von Wärme bei seiner elastischen Zusammenziehung stattfinden, das scheint noch daraus hervorzugehen, dass mehrere Forscher (Schmulewitsch, Samkowy, Boudet de Paris)³⁾ übereinstimmend bezeugen, dass der Muskel, wenigstens der quergestreifte, sich bei Erwärmung zusammenzieht und bei Abkühlung ver-

1) a. a. O.

2) Poggendorff's Annalen 1861, Bd. 114, S. 1 ff.

3) Schmulewitsch, Ueber das Verhalten des Kautschuks zur Wärme und Belastung. Wiener Jahrb. 1868, Bd. 15, S. 3. Samkowy, Ueber den Einfluss der Temperatur auf den Dehnungszustand quergestreifter und glatter Muskulatur verschiedener Thierklassen. Pflüger's Archiv 1874. Bd. 4, S. 399. Boudet de Paris, Modifications de l'élasticité musculaire sous l'influence du froid et de la chaleur. Travaux du Laboratoire de M. Marey 1878—79, Bd. IV, p. 160 sq.

längert, was auch nach Joule¹⁾ mit sehr feuchtem Holze und Kautschuk der Fall ist; das letztere ist auch von Schmulewitsch²⁾ konstatirt worden.

Ist dem nun aber so, dass sich der Muskel zusammenzieht, wenn Wärme ihm zugeführt wird, was muss dann eintreffen, wenn der Muskel gedehnt wird? In der That erfordert das soeben genannte Thomson'sche Gesetz, dass er sich dabei erwärme. Ist nämlich der Ausdehnungskoeffizient e eine negative Grösse, so muss der Temperaturzuwachs dH positiv werden, wenn die Last in positiver Richtung verändert wird, d. h. wenn dP eine positive Grösse wird.

Nachdem es sich also gezeigt hat, dass man gegenüber den, wie es scheint, auf bindenden Experimenten fussenden Behauptungen von Heidenhain und Steiner, dass der Muskel bei Dehnung nicht erwärmt und bei elastischer Zusammenziehung nicht abgekühlt wird, theils eine entgegengesetzte durch Beobachtungen gewonnene Auffassung von anderen Gelehrten, theils auch theoretische Gründe anführen kann, wollen wir zu der Beschreibung einiger Versuche übergehen, die wir gemacht haben, um eine sichere Ueberzeugung in dieser Frage zu gewinnen; zugleich werden wir von den von uns vorgenommenen Vorsichtsmassregeln und den ausgeführten Kontrollversuchen berichten, die um Irrthümern zu entgehen, nothwendig waren. Die Versuche sind in dem physiologischen Laboratorium zu Würzburg ausgeführt worden, und wir haben dabei den von dem Vorstande dieses Instituts, Herrn Professor A. Fick, konstruirten thermoelektrischen Wärmemessungsapparat angewandt. Es wird daher zuerst nöthig sein, dem Leser eine Vorstellung von der Konstruktion und Anwendung dieses Apparates zu geben. Um uns nicht zu sehr in die Einzelheiten der Konstruktion zu vertiefen, verweisen wir diejenigen, die sie genauer kennen lernen wollen, auf die Beschreibung von Fick selbst in Pflüger's Archiv XVI, 64 ff. und auf diejenigen von Danilewsky, ebendasselbst XXI, 115 ff.³⁾

Die ganze Methode erzielt eigentlich eine quantitative Bestimmung der von dem Muskel unter verschiedenen Umständen erzeugten Wärmemenge. Diese wird aus der Wärmekapazität und dem Temperaturzuwachse des Muskels berechnet, wobei natürlicherweise die erzeugte Wärme in erster Linie eine Steigerung der eigenen Temperatur des Muskels hervorruft. Das Gewicht des Muskels ist leicht zu finden. Die Wärmekapazität hat sich ungefähr $= 0,9$ gezeigt und wird als

1) a. a. O. und daselbst 1857, Vol. 9, p. 3: On the expansion of wood by Heat.

2) a. a. O.

3) Die Abhandlungen Nr. VII und Nr. VIII dieser Sammlung.

eine Konstante betrachtet. Es bleibt nur übrig, den Temperaturzuwachs zu finden. Zu diesem Zwecke wird eine Thermosäule von eigener Konstruktion und ein sehr empfindliches strommessendes Instrument angewandt, wodurch man immer denselben Ausschlag für eine gegebene Stromstärke erhält.

Die Thermosäule erinnert zunächst an diejenige, welche einmal von Helmholtz¹⁾ angewandt wurde, um die Erwärmung des Muskels, wenn er arbeitete, zu beweisen. Gleichwie die Helmholtz'sche, so ist auch diese von Eisen und Neusilber aus geraden Lamellen zusammengesetzt, welche zickzackförmig zusammengelöthet sind, so dass die unpaaren Löthstellen auf der einen Seite, die geraden auf der anderen liegen. Die Löthstellen der Helmholtz'schen Säule waren zugespitzt, um in die Muskelmasse eingesteckt werden zu können. In Fick's Säule sind dagegen die Löthstellen der einen Seite ganz stumpf, diejenigen der anderen nur stark abgeplattet. Uebrigens bestehen die Fick'schen Säulen aus weit mehr Elementen (6—12) und haben viel kleinere Dimensionen. Die abgeplatteten, fast papierdünnen Löthstellen sind darauf berechnet, nicht in die Muskeln selbst, sondern zwischen die Bäuche von zwei neben einander liegenden Muskeln eingeführt zu werden. Die Muskeln werden somit nicht bei der Einführung der Löthstellen beschädigt, diese aber können leicht die Temperatur der umgebenden Muskeln annehmen, theils weil die Berührungsfläche zwischen den Muskeln und den Metallamellen so gross ist, theils weil die Metallmasse, die erwärmt werden soll, so äusserst gering ist. Das letztere ist übrigens für die Methode dadurch wichtig, dass, wenn die Metallmasse gross wäre, ein bedeutender Theil der Wärme der Muskeln um dieselbe zu erwärmen absorbirt werden würde, wobei die die Löthstellen zunächst umgebenden Muskellagen abgekühlt werden würden, und die Temperatur der Löthstellen weniger steigen würde als der Erwärmung des Muskels entspricht. Durch die Fortleitung der Wärme von den übrigen Theilen des Muskels würde sich wohl die Temperatur nach und nach ausgleichen, so dass am Ende die Löthstellen dieselbe Temperatur wie die Hauptmasse des Muskels erhielten. Während dieser Zeit aber hat der Muskel bei den meisten Experimenten einen grossen Theil der erzeugten Wärme durch Ausstrahlung und Ableitung sowohl zu den zunächst umgebenden Luftlagen als zur Thermosäule verloren. Also je dünner die zwischen die Muskeln eingeschobenen Löthstellen sind, desto sicherer wird der Temperaturwechsel der Muskeln angegeben und desto geringer werden die Fehler. Natürlich

¹⁾ Müller's Archiv 1848, S. 144 ff.

müssen die ausserhalb der Muskeln liegenden Löthstellen in konstanter Temperatur gehalten werden, die dazu nicht sehr abweichen darf von derjenigen der Muskeln. Dies bringt man gewöhnlich so zu Wege, dass man sie mit anderen Muskeln desselben Thieres umgiebt, von denen man Präparate genommen, oder auch mit feuchtem Filtrirpapier. Wir werden später sehen, dass das eine wie das andere überflüssig ist, wenn Präparat und Säule sich in einer wohlgeschlossenen feuchten Kammer befinden. Die Lamellen, die die Säule ausmachen, werden in der Mitte von einem leichten Gipsüberzuge zusammengehalten, der die Löthstellen und ungefähr 1 cm von den Enden frei lässt. Sie sind bis zu den fast linearen Löthstellen durch dazwischen gelegtes Postpapier von einander isolirt worden, und mit isolirendem Firniss überzogen.

Als strommessendes Instrument wird ein Galvanometer mit Spiegelablesung angewandt. Es besteht aus einem Multiplikator mit dickem Draht und einem Paar magnetischer Nadeln mit ziemlich starker Astasie. Ueber dem Nadelsystem ist der Spiegel angebracht und das Ganze hängt vor Zugwinden wohl geschützt, wie gewöhnlich an einem Coconfaden. Da es keinen besonderen Dämpfer gab, oscillirte das Nadelsystem ziemlich lange, wenn es einmal in Bewegung gesetzt worden war, ehe es in seiner Gleichgewichtslage stehen blieb. Weil es aber bei unseren Experimenten nothwendig war, dass diese Gleichgewichtslage so schnell wie möglich bestimmt wurde, ehe eine Temperaturengleichung in merkbarem Grade hätte sich entwickeln können, mussten wir sie zu berechnen suchen, wobei die Observation von den Wendepunkten der Oscillationen die erforderlichen Anhaltspunkte lieferte. Diese Berechnung kann auf verschiedene Weise ausgeführt werden, je nachdem ein grösserer oder kleinerer Grad von Genauigkeit gewünscht wird. Man kann wie es Fick und Danilewsky bei ihren Versuchen gethan haben, die Dämpfung ganz beiseite lassen und die Oscillation als einfache Pendelschwingungen betrachten, und als Gleichgewichtslage den Mittelpunkt zwischen zwei aufeinander folgenden Wendepunkten annehmen. Nehmen wir die Wendepunkte p_n und p_{n+1} , so wird die Gleichgewichtslage γ als ihr arithmetisches Mittel berechnet:

$$\gamma = \frac{p_n + p_{n+1}}{2}$$

Richtiger wäre es, die Gleichgewichtslage dreier aufeinander folgender Wendepunkte zu berechnen, in der Weise, dass man zuerst das arithmetische Mittel des ersten p_n und dritten p_{n+2} berechnet und dann das arithmetische Mittel dieser Grösse und des zweiten Wendepunktes p_{n+1} also

$$\gamma = \left(\frac{p_n + p_{n+2}}{2} + p_{n+1} \right) \frac{1}{2}.$$

Wir haben es jedoch vorgezogen, die Gleichgewichtslage zu berechnen unter Beobachtung des Phänomenes, dass die Magnetnadel keine einfachen Schwingungen ausführt, sondern unter der Einwirkung der Dämpfung oscillirt. Die Berechnungen werden dadurch nicht wesentlich erschwert, sondern vielmehr einfacher, wenigstens für kleine Ausschläge, und dazu gewinnen wir noch eine richtigere Uebersicht von den Wanderungen, die die Gleichgewichtslage gewöhnlich vornimmt schon während der Zeit der ersten Schwingungen — eine Folge theils von der stets sich vollziehenden Temperaturlausgleichung, theils von anderen Ursachen. Hierin haben wir ein treffliches Mittel zur Verfügung, um die Versuche zu kontrolliren und uns ziemlich davor zu sichern, dass die Bewegungen der Magnetnadel nicht eine Folge zufälliger Einflüsse sind, sondern im innigsten Zusammenhange mit den augenblicklich vorgenommenen Eingriffen stehen, deren Wirkung den Gegenstand der Untersuchung ausmachen. Die Berechnung wird nach folgender Formel ausgeführt:

$$\gamma = p_{n+1} + \frac{p_n - p_{n+1}}{1 + k},$$

wo p_n und p_{n+1} zwei aufeinander folgende Wendepunkte sind und k das Dämpfungsverhältniss, d. h. das Verhältniss zwischen den Amplituden von zwei aufeinander folgenden Schwingungen. Anstatt der Bögen der Schwingungen werden die Tangenten eingeführt, was für die kleinen Ausschläge, die hier in Frage kommen, keinen störenden Fehler hervorruft. Das Dämpfungsverhältniss wurde, wenn die Galvanometerleitung durch die von uns angewandte Säule von 10 Elementen geschlossen war = 1,405 gefunden. Dabei belief sich der Leitungswiderstand, der mit der Wheatstone'schen Brücke und einer empfindlichen Bussole gemessen wurde, zu 1,38 Siemens-Einheiten. Zur Berechnung der Gleichgewichtslage ist nur eine Decimalstelle angewandt worden, was jedoch mehr als hinlängliche Genauigkeit ergab. Die Berechnung bestand also darin, dass man die Differenz zwischen zwei aufeinander folgenden beobachteten Wendepunkten nahm, diese mit 2,4 theilte und den Quotienten mit dem ihm zukommenden Zeichen zu der Ziffer zulegte, die den letzteren Wendepunkt angab, eine Rechnungsoperation, die so einfach ist, dass sie in den allermeisten Fällen im Kopfe und ohne grossen Zeitverlust ausgeführt werden kann.

Von besonderer Wichtigkeit für die hier beschriebene calorimetrische Methode ist, dass die Empfindlichkeit des Galvanometers un-

veränderlich ist. Nur so wird es praktisch möglich, die Resultate der verschiedenen Versuche miteinander zu vergleichen und mit bestimmten Ziffern die erzeugten Wärmemengen anzugeben. Würde sich nämlich die Empfindlichkeit des Galvanometers verändern, so würde man, so oft man dasselbe zu einem der hier besprochenen Versuche anwenden wollte, genöthigt sein, eine ziemlich beschwerliche und zeitraubende Graduirung des Apparates zu machen, und dennoch würde man nicht sicher sein können, dass sich das Galvanometer während des Laufes der Versuche nicht verändere, wodurch immer eine gewisse Unsicherheit entstehen müsste. Infolge der hoch getriebenen Astasie des in dem Galvanometer angewandten Nadelpaares, ist dasselbe sofern von den Variationen des Erdmagnetismus unbeeinflusst, dass die Empfindlichkeit als hinlänglich konstant für das betreffende Bedürfniss angesehen werden kann. Das geht deutlich aus den nach Monaten oder Jahren wiederholten Graduirungen hervor. Bei der von uns mit Hilfe eines Probeelementes von demselben Material, aus welchem die Thermosäule gemacht war, vorgenommenen Graduirung zeigte es sich, dass ein Ausschlag von 1 mm auf der Skala einer Temperaturdifferenz von $0,000147^{\circ}$ C. entspreche. Auch dieses stimmt mit den früher von Fick¹⁾ und Danilewsky²⁾ gemachten Graduirungen, was um so mehr beachtenswerth ist, als wir vor der Graduirung die Magnetisirung und Astasirung des Nadelpaares noch einmal gemacht hatten, ohne dass wir dabei etwas anderes zu gewinnen strebten als eine ziemlich unveränderte Schwingungszeit mit Beibehaltung des grössten möglichen Sättigungsgrades des Magnetismus des Nadelpaares. Die Schwingungszeit war ungefähr 9 Sekunden.

Das Versuchsmaterial sind verschiedene Muskeln gewesen, theils von *Rana esculenta* und *Temporaria*, theils von der grossen ungarischen Varietät.

Es sind dabei angewandt worden entweder die beiden *Gastrocnemii* oder *Semimembranosi* oder *Graciles* oder auch die beiden letztgenannten Paare zusammen. Uebrigens sind die Muskeln sowohl in frischem Zustande als Stunden oder Tage nach ihrer Präparirung angewandt worden. Die *Semimembranosi* und *Graciles* sind nach der Fick'schen Methode³⁾ präparirt worden, so nämlich, dass ihre oberen Enden mit dem Becken, die unteren mit einem Stücke des Unterschenkels in Verbindung blieben. Das Becken ist in einer Klemme

1) Pflüger's Archiv Bd. 16, S. 76. Abhandlung Nr. VII dieser Sammlung.

2) Ebendasselbst Bd. 21, S. 119. Abhandlung Nr. VIII dieser Sammlung.

3) a. a. O. S. 108 dieser Sammlung.

fixirt worden, und um die unteren Beinbefestigungen ist eine gemeinsame Schlinge von haltbarer Seide oder feinem Metalldraht, an welche dann die Last befestigt wurde, geschlungen worden. Dabei haben sich die Muskelbäuche in der ganzen Länge ihrer inneren Seiten berührt. Die beiden Gastrocnemii sind in der Weise präparirt worden, dass sie in Zusammenhang mit dem untern Theile des Schenkels blieben, und dann Schlingen sowohl um die oberen als die unteren Sehnen gelegt wurden, so dass die Muskeln mit ihren vorderen planen Oberflächen gegeneinander lagen. Sie bilden zusammen eine symmetrische spindelförmige Muskelmasse, ein kräftiges und festes Muskelpräparat. Das Abgleiten der Schlingen wird oben durch die Schenkelenden, unten durch die Schambeine verhindert.

Zur Dehnung der Muskeln werden verschiedene Mittel angewandt, die wir bei der Beschreibung der verschiedenen Versuche angeben. Nur so viel wollen wir hier bemerken, dass sowohl die Belastung als das Entlasten immer allmählich mit genauer Beobachtung davon vorgenommen wurde, dass der Muskel nicht plötzlichen Stößen und Schüttelungen ausgesetzt wurde. Die noch nöthige Beleuchtung wird aus den Versuchsprotokollen, die wir hier anführen, hervorgehen. Wir wählen einige von denen, die wir als die lehrreichsten ansehen.

Versuch vom 8. Dezember 1880.

Das Präparat bestand aus den beiden Musculi graciles eines ungarischen Frosches. Sie waren seit 3 Uhr 30 Min. des vorhergehenden Abends in dem feuchten Zimmer aufbewahrt worden, da sie an anderen Experimenten als Material gedient hatten. Eine Thermosäule mit 6 Elementen war auf gewöhnliche Weise in die beiden Muskeln eingeführt worden, und ihre Poldrähte waren in ein paar Gefässe mit Quecksilber eingesenkt; von diesen Gefässen gingen Leitungsdrähte zu einem Pohl'schen Gyrotrop, mittelst welchem man den Kreis durch das Galvanometer schliessen und nach Belieben dessen Richtung durch diesen Theil der Leitung verändern konnte. Von dem untern Ende des vertikal hängenden Präparates ging eine Fadenschlinge durch ein kleines Loch in den Boden der feuchten Kammer und vereinigte das Präparat mit dem Hebel von Fick's Arbeitssammler¹⁾. Der Hebel

¹⁾ Dieses Instrument besteht, wie bekannt, aus einem leicht beweglichen Schwingungsrade, auf dessen Achse ein Faden aufgewunden wird, der die Last trägt. Durch eine Sperreinrichtung hindert man das Rad, sich in der Richtung

war fast ganz equilibriert, so dass während der Nacht der Muskel nur einer geringen Spannung ausgesetzt war. Mittelst eines Fadens konnte der Hebel gehoben werden, so dass die Last = 0 wurde, ohne dass man die Hand an das Präparat zu nähern nöthig hatte.

Nach einer Viertelstunde waren die durch unsere Stellung in der Nähe der Galvanometerleitungen und des Präparates hervorgebrachten Variationen in den die Leitung durchlaufenden unvermeidlichen Thermoströmen gering genug geworden, um uns zu erlauben, die Versuche anzufangen. Die Galvanometernadel wanderte mit einer Schnelligkeit von 3 Skalentheilen in der Minute nach der Seite der kleinen Zahlen. Als der Versuch angefangen wurde, stand sie an dem 620. Skalentheile. Um 11 Uhr 9 Min. wurde das Präparat entlastet, und dabei wurden die in die zweite Kolumne des unten stehenden Protokolles aufgenommenen Wendepunkte aufgezeichnet. Dadurch werden die in die dritte Kolumne aufgenommenen Gleichgewichtslagen berechnet, während die vierte die Grösse der Ausschläge, von der Gleichgewichtslage am Anfange des Versuches berechnet, angiebt. Diese Kolumne giebt also den Temperaturwechsel während des Entlastens und nach demselben an, wobei zu bemerken ist, dass der Gyrotrop so gestellt worden war, dass ein Ausschlag nach den grösseren Zahlen eine Abkühlung bedeutet.

Versuch Nr. 1.

11 Uhr 9 Min.	620	620	Entlastung von schwacher
	633	628—8	Spannung bis 0.
	637	635—15	
	636	636—16	
	638	637—17	
	—	—	
11 Min.	639	639—19	

zu drehen, in welcher die Last es zu bewegen strebt. Um dieselbe Achse wie das Schwingungsrad dreht sich ein Hebel, auf welchen der Muskel wirkt. Dieser Hebel ist auch durch eine Sperreinrichtung mit dem Schwungrad verbunden, so dass das Rad, wenn der Muskel den Hebel hebt, an der Bewegung des Hebels theilnehmen muss und somit die Last aufwindet. Wenn aber der Hebel wieder hinabfällt, wird das Rad zufolge der Wirkung der Sperreinrichtung unbeweglich. Auf diese Weise kann der Muskel für jede Kontraktion die Last ein wenig aufwinden, und durch wiederholte Kontraktion kann auch ein kleiner Froschmuskel eine beachtenswerthe Summe von mechanischer Arbeit ausführen. (Siehe auch S. 39 und 40 dieser Sammlung und Fig. 1, Tafel 1.)

Versuch Nr. 2.

11 Uhr 21 Min.	628	628	Belastung schwach.
	618	622 + 6	
	615	616 + 12	
	613	614 + 14	
	—	—	
23 Min.	612	612 + 16	

Versuch Nr. 3.

11 Uhr 29 Min.	619	619	Entlastung bis 0.
	631	626 — 7	
	634	633 — 14	
	636	636 — 16	
	—	—	
31 Min.	637	637 — 18	

Versuch Nr. 4.

11 Uhr 33 Min.	636	636	Belastung schwach.
	625	630 + 6	
	626	626 + 10	
	620	623 + 13	
	621	621 + 15	
	620	620 + 16	
	618	619 + 17	
	640 ¹⁾		

Versuch Nr. 5.

11 Uhr 41 Min.	632	632	Entlastung bis 0.
	646	640 — 8	
	652	649 — 17	
	654	653 — 21	
	653	653 — 21	
	—	—	
43 Min.	652	652 — 20	

Versuch Nr. 6.

Die untere Sperreinrichtung des Arbeitsammlers wurde abgeschraubt, so dass bei der Senkung des Hebels eine Beladung von etwa 150 g das Präparat dehnte.

11 Uhr 49 Min.	640	640	Belastung 150 g.
	620	628 + 12	
	621	621 + 19	
	612	616 + 24	
	614	613 + 27	
	610	612 + 28	
	611	611 + 29	
	608	609 + 31	
	606	607 + 33	
	—	—	
	603	604 + 36	

¹⁾ Der Heizer ging durch das Zimmer, wodurch die Magnetnadel beunruhigt wurde.

11 Uhr 51 Min.	600	601 + 39
	—	—
	600	600 + 40

Versuch Nr. 7.

11 Uhr 54 Min.	600	600	Entlastung bis 0.
	623	613 — 13	
	622	622 — 22	
	629	626 — 26	
	627	628 — 28	
	632	630 — 30	
	631	631 — 31	
	633	632 — 32	
	—	—	
56 Min.	634	634 — 34	

Versuch Nr. 8.

11 Uhr 58 Min.	638	638	Belastung 150 g.
	617	626 + 12	
	618	618 + 20	
	602	609 + 29	
	603	603 + 35	
	—	—	
59 Min.	604	604 + 34	
	603	603 + 35	

Versuch Nr. 9.

Die Belastung auf dem Arbeitsammler wurde durch die untere Sperrung gehindert auf den Hebel zu wirken, so dass bei der Senkung des Hebels das Präparat von einer schwachen Belastung gedehnt wurde.

12 Uhr 26 Min.	608	608	1 Entlastung mit sogleich folgender Belastung (kleines Gewicht).
	611	610 — 2	
	607	608 — 0	
	608	608 — 0	
	606	607 + 1	
	601	603 + 5	
	—	—	
28 Min.	606	604 + 4	

Versuch Nr. 10.

12 Uhr 29 Min.	605	605	3 Entlastungen mit 3 Belastungen (kleines Gewicht).
	610	608 — 3	
	606	608 — 3	
	608	607 — 2	
	604	606 — 1	
	606	605 — 0	
	—	—	
30 Min.	605	605 — 0	
	—	—	
31 „	604	604 + 1	

Versuch Nr. 11.

12 Uhr 32 Min.	604	604	4 Entlastungen mit 3 Belastungen
	611	608 - 4	(kleines Gewicht).
	610	610 - 6	
	611	611 - 7	
	- ¹⁾	- -	
	606	- -	
	605	605 - 1	
	603	604 - 0	
	-	- -	
34 Min.	603	604 + 1	

Versuch Nr. 12.

12 Uhr 48 Min.	593	593	3 Entlastungen mit 3 Belastungen
	605	600 - 7	(kleines Gewicht).
	593	598 - 5	
	598	596 - 3	
	592	595 - 2	
	593	593 - 0	
	-	- -	
49 Min.	591	592 + 1	
	592	592 + 1	

Versuch Nr. 13.

Die Sperreinrichtung des Arbeitsammlers wurde abgekoppelt, so dass die Belastung bei der Senkung des Hebels sich auf 150 g belief.

12 Uhr 51 Min.	591	591	3 Entlastungen mit 3 Belastungen
	600	596 - 5	(150 g).
	588	593 - 2	
	593	591 - 0	
	588	590 + 1	
	591	590 + 1	
	588	589 + 2	
	590	589 + 2	
	-	- -	
53 Min.	589	589 + 2	

Versuch Nr. 14.

12 Uhr 53 Min.	589	589	Entlastung (150 g).
	610	601 - 12	
	609	609 - 20	
	615	612 - 23	
	619	617 - 28	
	618	618 - 29	
	620	619 - 30	
	-	- -	
55 Min.	620	620 - 31	

1) Nicht notirt.

Versuch Nr. 15.

12 Uhr 57 Min.	621	621	3 Entlastungen mit 3 Belastungen
	611	615 + 6	(150 g).
	617	614 + 7	
	616	616 + 5	
	614	615 + 6	
	—	—	—
59 Min.	613	613 + 8	

Versuch Nr. 16.

1 Uhr 0 Min.	612	612	3 Entlastungen mit 3 Belastungen
	610	611 + 1	(150 g).
	597	602 + 10	
	604	601 + 11	
	603	603 + 9	
	—	—	—
2 Min.	605	605 + 7	

Ehe wir weiter gehen, ist es angemessen, diese Versuche mit einigen Bemerkungen zu begleiten. Zuerst muss bemerkt werden, dass wir die Berechnungen der Gleichgewichtslage mit Anwendung desselben Dämpfungsverhältnisses 1,41 vorgenommen, das wir gefunden haben, wenn der Kreis durch die Säule von 10 Elementen geschlossen worden war, obschon wir hier eine andere Säule mit 6 Elementen angewandt haben. Dies ist indessen völlig berechtigt, weil der Unterschied zwischen dem Leitungswiderstand der zwei Säulen nicht so gross war, dass er auf die erste Decimalstelle des Dämpfungsverhältnisses einwirkte. Zweitens muss auch bemerkt werden, dass wir die Wendepunkte selbst in den Fällen notirt haben, wo die Magnetnadel nicht ordentliche Oscillationen ausgeführt hat, sondern in Folge langsam fortschreitender Stromveränderungen unaufhörlich in dieselbe Richtung gewandert ist. Dabei haben wir als Regel aufgestellt, die Stellung der Magnetnadel zu notiren, selbst wenn dieselbe nur einen Augenblick stehen geblieben ist, ohne eine zurückgehende Schwingung zu thun, ja sogar selbst wenn sie in ihrer Bewegung bedeutend retardirt worden ist, ohne völlig stehen zu bleiben, und dann mit zunehmender Schnelligkeit dieselbe Richtung fortgesetzt hat. Um die in diesem Falle unvermeidlich etwas willkürliche Aufzeichnung zu sichern, haben wir unser Augenmerk auf die Oscillationszeit gerichtet, so dass die in der zweiten Kolumne aufgeführten Ziffern im Allgemeinen die Stellung der Magnetnadel für jede 9. Sekunde ausdrücken. Welchen Werth unsere Berechnung der Gleichgewichtslage nach der aufgestellten Schablone hat, wollen wir dahingestellt sein lassen; irrelevant kann sie jedenfalls nicht sein. Man mag derselben nur nicht zu grosse Bedeutung beimessen; sie giebt

uns nämlich für eine ungleichmässig fortlaufende Variation der Stromstärke, wie die hier besprochene, nicht die Gleichgewichtslage in einem gewissen Momente an, sondern sie sagt uns nur, dass die berechnete Gleichgewichtslage der Stärke des einmal während des Zeitintervalls zwischen den zwei notirten Lagen durch die Bussole cirkulirenden Stromes entspricht.

Fassen wir die Resultate der hier aufgenommenen Versuche zusammen, so zeigen die fünf ersten, dass, wenn die Belastung von einigen Grammen bis 0 vermindert wurde, die Magnetnadel eine Abkühlung der Muskeln angab, welche während des Laufes der zwei ersten Minuten bis zu 18—21 Skalentheilen allmählich wuchs, und wenn dieselbe Belastung wieder auf die Muskeln angewandt wurde, eine Erwärmung, die, während derselben Zeit, allmählich 16—17 Skalentheile betrug. Wurde die dehnende Belastung von 0 bis zu 150 g gesteigert, so betrug der Galvanometerausschlag am Ende der zweiten Minute, wo er kaum sein Maximum erreicht, 35—40 Skalentheile und bei der Entlastung von 150 g bis 0 31—35 Skalentheile, im ersten Falle eine Erwärmung, im zweiten eine Abkühlung angehend. Man vergleiche die Versuche 6, 7, 8, 14. Wenn wir die Muskeln einen Augenblick von der dehnenden Last befreien und dann wieder diese applizirten, so zeigte die Magnetnadel gleich im Anfang eine kleine Bewegung nach den grossen Zahlen der Skala, um bald zu der ursprünglichen Gleichgewichtslage zurückzukehren. Dasselbe Experiment 3—4 Mal gleich nach einander ausgeführt, damit ein möglicherweise hervorgerufener Temperaturwechsel durch Multiplikation erweisbar werden möchte, gab denselben negativen Ausschlag. Ein Ausschlag von weniger als 5 Skalentheilen kann bei diesen Versuchen kaum in Betracht kommen. Wenn wir aber dieselben Versuche in umgekehrter Ordnung ausführten, so dass die Muskeln am Anfang des Versuches unbelastet waren und dann schnell einige Male belastet und wieder entlastet wurden, so gab die Bussole eine, wenn auch geringe Erwärmung des Präparates an, die schon während der ersten Schwingungen ihr Maximum erreichte.

Eines muss bei diesen Versuchen unerwartet erscheinen und bei Manchem vielleicht Zweifel erregen, der Umstand nämlich, dass der Temperaturwechsel nicht Hand in Hand mit den Belastungen und den Entlastungen ging, sondern sich allmählich während eines verhältnissmässig langen Zeitraumes entwickelte. Man hätte erwarten sollen, dass, wenn die Spannung vermehrt oder vermindert wird, dies eine, wenn auch minimale Veränderung im Volumen des Muskels hervorbringen

würde, was sich dann sogleich kund geben müsste durch eine entsprechende Entbindung respektive Bindung von Wärme, so dass also die Temperatur des Muskels ebenso schnell vermehrt oder vermindert würde, als die Spannung verändert wurde. Wir glauben, dass die richtige Erklärung des Abnehmens der Geschwindigkeit des Temperaturwechsels zum grössten Theile wenigstens in den elastischen Eigenschaften des Muskels zu finden ist. Es ist nicht zu bestreiten, dass die Theorie erfordert, dass der Temperaturwechsel mit den Volumveränderungen, der Zeit nach, zusammenfallen soll. Dagegen ist es gar nicht erwiesen, dass die Volumveränderungen des Muskels, wofern solche durch Veränderung der Spannung hervorgerufen werden können, sich ebenso schnell entwickeln, wie sich die Spannung verändert. Das Einzige, das uns hierbei einen Leitfaden für unser Urtheil geben kann, das sind, ausser den hier besprochenen Temperaturschwankungen, die Veränderungen der Länge des Muskels. Wenn die Volumveränderung, wie zu vermuthen ist, mit den Längevariationen zusammenhängt, so ergibt sich aus unseren vorhergehenden Erörterungen, dass die Temperaturschwankungen sich langsam entwickeln müssen, auch wenn die Spannung sich plötzlich verändert. Es ist nämlich seit Wertheim und Weber eine bekannte Thatsache, dass der Muskel, wenn er durch ein Gewicht plötzlich gespannt wird, keine bestimmte, der Grösse des Gewichtes entsprechende Länge annimmt, sondern, dass dieselbe Länge eine Funktion nicht nur des Gewichtes, sondern auch der Zeit ist. Diese Eigenschaft, die übrigens nicht dem Muskel allein, sondern auch anderen Körpern, wie z. B. dem Kautschuk eigen ist, ist in höherem oder geringerem Grade bei verschiedenen Muskeln und bei demselben Muskel unter verschiedenen Umständen entwickelt. Das von uns hier angewandte Präparat, das unter leichter Spannung ungefähr 20 Stunden in der feuchten Kammer gehängt, besass ohne Zweifel diese Eigenschaft in hohem Grade entwickelt. Alle Bedingungen waren dafür gegeben. Leider hatten wir diesmal den Versuch nicht so angeordnet, dass wir mit Ziffern diese Behauptung erhärten können, da wir nicht die Längevariationen des Muskels maassen. Wir haben jedoch auch Versuche ausgeführt, in welchen wir mit Hilfe der graphischen Methode uns Gelegenheit verschafft haben, die Temperaturschwankungen mit den elastischen Eigenschaften des Muskels und besonders mit dessen sog. sekundären Längevariationen zusammenzustellen.

Eine andere Sache, die Verdacht erregen kann, ist die kleine Temperaturzunahme, die sich in den zwei letzten Versuchen, Nr. 15 und 16, zeigt. Es scheint auf den ersten Blick selbstverständlich,

dass, wenn ein ungespannter Muskel während kurzer Zeit mit einem nicht allzu grossen Gewichte einmal oder mehrere Male gespannt wird, zuletzt aber in seinen ursprünglichen ungespannten Zustand und somit, nach unserer oben gemachten Annahme, zu seinem ursprünglichen Volumen zurückkehrt, er dadurch keiner Veränderung habe unterliegen können, also auch nicht habe erwärmt werden können. Das entgegengesetzte Experiment (s. die Versuche 9, 10, 11, 12, 13), wo die Bedingungen im Uebrigen ein ganz analoges Resultat zu geben scheinen, stützt diese Vorstellung. Wenn also unser Raisonement auch falsch wäre, wie wir aus der Wärmemechanik erfahren, so würde doch immer dieser Widerspruch bleiben. Unser Raisonement war falsch. Die mechanische Wärmetheorie hat uns gelehrt, dass die Temperatur eines Körpers, wenn dieser durch äussere Kraft von einem Volumen zu einem anderen übergeführt wird, nicht nur von dem Anfangs- und Schlussvolumen abhängt, sondern auch von dem Wege, auf welchem diese Veränderung sich vollzogen hat. Wenn nach beendigter Dehnung der Muskel zu seinem ursprünglichen Volumen und Wärmegrade zurückkommt, kann dies darauf beruhen, dass er beim Zurückgehen denselben Weg gegangen ist, den er bei der Dehnung eingeschlagen. In der Art wäre das Verhältniss gewesen, wenn diese Experimente mit Körpern ausgeführt worden, die gewöhnliche elastische Eigenschaften besitzen¹⁾. Für Muskeln dagegen, deren Volumen von der Zeit abhängig ist, muss es bei Versuchen dieser Art schwer sein, in der letzten Hälfte des Experimentes zu ihrem ursprünglichen Volumen und Spannung auf demselben Wege zurückzugehen, der in der ersten Hälfte des Experimentes befolgt wurde. Nehmen wir an, dass das Volumen des Muskels bei der Vermehrung der Spannung von 0 bis zu einem gegebenen Gewichte der Kurve a b (Tafel II, Fig. 14) folgt, wo die Ordinate dem Volumen des Muskels und die Abscisse seiner Spannung proportional sind, so lehrt uns die Erfahrung, vorausgesetzt nämlich, dass das Volumen und die Länge proportional sind, dass der Muskel bei dem Rückgange zu der ursprünglichen Belastung in Folge der sekundären Dehnung einer anderen und zwar niedrigeren Kurve (b 2 a) folgt, die sich von der ersten Kurve um so mehr entfernt, je grösser die Maximalbelastung gewesen und je längere Zeit der Muskel im Allgemeinen gespannt gewesen ist. Die zwischen den beiden Kurven eingeschlossene Oberfläche repräsentirt eine Arbeit, die während der Ausführung des Experiments als solche verloren gegangen ist, und die wir als Wärme im Muskel

1) Vgl. Edlund's Versuch mit Metalldrähten, a. a. O.

wiederfinden müssen. Aehnlich wird natürlich das Resultat, wenn wir unser Experiment bei der Spannung b beginnen, und davon das Volumen des Muskels die Kurve zurück zu a , in derselben Richtung folgen lassen. In den beiden Fällen sollten wir also eine der zwischen den Kurven eingeschlossenen Oberfläche entsprechende Erwärmung des Muskels finden.

Dass unsere Experimente mit diesen theoretischen Betrachtungen nicht völlig übereinzustimmen scheinen, soweit sie freilich eine schwache Erwärmung angeben, wenn wir das Experiment von der Spannung a ($= 0$) ausgehend, ausführen, nicht aber wenn wir von der Spannung b ausgehen, das hängt davon ab, dass die beiden Kurven in der That bei den Experimenten der letzteren Art weniger von einander abweichen als bei Experimenten der ersten Klasse. Dabei setzen wir natürlich voraus, dass alle Umstände mit Ausnahme der Ausgangspunkte gleich sind, besonders dass die Versuchszeit dieselbe ist, und dass die Volumveränderung, wie schon gesagt, den Veränderungen der Länge parallel ist.

Von der beigefügten Figur wird dieses Verhältniss auf eine überzeugende Weise illustriert. Die dort befindlichen Kurven sind mittelst eines von uns vor mehreren Jahren konstruirten Myographions gewonnen worden, das so eingerichtet ist, dass es das Verhältniss zwischen der Länge und der Spannung des Muskels registriert. Die Ordinate ist den Längevariationen des Muskels, die Abscisse den Belastungen proportional. Der Schreibhebel des Myographions vergrössert die Längevariationen in dem Verhältniss von $9 : 2$. Die Minimalbelastung bei a und a' beträgt nicht 5 g, und die Steigerung wird $=$ der beweglichen Belastung (1200 g) mal deren Hebelarm (11 cm $=$ die Länge der Abscisse zwischen a und b), mit dem Hebel des Muskelpräparates (20 cm) dividirt $= 660$ g. Das Präparat bestand aus den Musculi graciles eines grossen eben getödteten Frosches. Während seine Spannung von 5 g bis 665 g durch alle die dazwischenliegenden Spannungen wächst, folgen die Längenzuschläge der Kurve $a1b$, und während unmittelbar darnach die Spannung auf dieselbe Weise zu 5 g zurückgeht, der Kurve $b2a$. Die zwei anderen Kurven sind um grössere Deutlichkeit zu erzielen auf eine niedrigere Abscisse aufgezogen. Die Muskeln sind ungefähr eine Minute mit der Maximalbelastung gespannt worden. Das Experiment hat also bei b' mit der Maximalbelastung begonnen, die zu einer minimalen allmählich vermindert worden ist, wobei das Präparat die Kurve $b'4a'$ beschrieben hat, und unmittelbar darnach ist die Belastung auf dieselbe Weise bis

zum Maximum wieder vermehrt worden, so dass die Kurve a' 3 b' beschrieben wurde. Es liegt auf der Hand, dass der zwischen den Kurven 1 und 2 eingeschlossene Raum grösser ist als derjenige zwischen 3 und 4. Die Ursache der Nichtübereinstimmung muss darin liegen, dass die sekundäre Dehnung des Muskels sich langsamer entwickelt, wenn sie in negativer Richtung (= Verkürzung) geht, als wenn sie in positiver Richtung (= Verlängerung) geht. Dass dies das Verhältniss wirklich ist, davon haben wir oft Gelegenheit gehabt uns zu überzeugen.

Da der Leser sowohl als der Verfasser die angeführten Versuche nicht genügend ansehen kann, um als Beweise zu dienen, weder für noch gegen die Frage, die wir uns vorgelegt, so gehen wir dazu über, auf experimentellem Wege einige von den Einwänden, die man dagegen machen kann, zu prüfen.

In erster Linie drängt sich uns der von Heidenhain ange deutete und von Steiner¹⁾ ziemlich deutlich ausgesprochene Einwurf auf, dass der Ausschlag des Galvanometers darauf beruhen könne, dass der Muskel bei der Dehnung an den Löthstellen der Thermosäule sich verschiebe, wodurch diese in Berührung mit anderen Theilen des Muskels kämen, welche eine andere Temperatur haben. Der Umstand kann ja nicht geleugnet werden, dass eine Verschiebung zwischen dem Muskel und der Thermosäule stattfindet, sobald der Muskel seine Form verändert. Dass der Muskel eine verschiedene Temperatur an den verschiedenen Stellen, die mit der Säule in Berührung kommen, hätte, mag wohl für den Fall wahrscheinlich erscheinen, dass man die Heidenhain'sche Thermosäule anwendet, deren Löthstellen mit der freien Oberfläche des Muskels in Berührung sind, und dass das Präparat in einer nicht genügenden feuchten Kammer eingeschlossen ist, so dass diejenigen Theile der Oberfläche des Muskels, die augenblicklich von der Säule nicht geschützt werden, der Abkühlung durch Wasserabdunstung ausgesetzt werden. Wendet man aber Fick's Thermosäule an, in welcher die Löthstellen mitten in der Muskelmasse des Präparates liegen, trägt man dafür Sorge, dass die Kammer wohl angefeuchtet ist, so dass der Muskel nicht durch Abdunstung abgekühlt wird, und hat man endlich so lange mit der Ausführung der Experimente gewartet, bis eine vollständige Temperaturlausgleichung in der Luft der Kammer und der Säule sich hat entwickeln können, so sollte,

1) a. a. O.

scheint uns, wenig Grund bleiben, die Einwirkung einer kleinen Verschiebung der Löthstellen zu fürchten.

Indes mahnt uns dies, der Anordnung der feuchten Kammer bei unseren Versuchen besondere Sorgfalt zu widmen, weil die Möglichkeit für falsche Beobachtungen gegeben ist, wenn das Präparat verschiedene Temperatur in seinen verschiedenen Theilen hat, ein Verhältniss, das doch eintritt, wenn die Oberfläche des Präparats stets durch Abdunstung in einer mit Feuchtigkeit nicht völlig gesättigten Kammer abgekühlt wird. Aus einem anderen Grunde aber ist es auch wichtig, dass die Kammer mit aller Sorgfalt präparirt wird. Westermann¹⁾ hatte schon beobachtet, dass der grössere oder kleinere Grad der Feuchtigkeit der Kammer die Grösse der Ausschläge bei der Dehnung des Muskels wesentlich veränderte. Es gelang ihm nicht, von diesem Verhältnisse eine Erklärung zu geben, und auch uns ist dies nicht gelungen. Wir haben indes durch wiederholte Versuche die Richtigkeit der Westermann'schen Beobachtung konstatirt. Um uns zu überzeugen, dass es nicht auf die Verschiedenheit der Temperatur in den verschiedenen Theilen des Präparates ankam, welche um so mehr ausgeprägt werden musste, je trockener die Kammer war, machten wir mehrere Kontrollversuche, von denen wir eine Serie anführen wollen.

Bei den Versuchen dieser Serie belasteten wir das Präparat nicht, sondern liessen die Muskeln Zuckungen ausführen, einmal in feuchter, das andere Mal in trockener Kammer, und beobachteten die dabei gewonnenen Galvanometerausschläge. Die hierbei hervortretenden Differenzen in der Grösse der Ausschläge scheinen uns nicht auf einer Verschiebung der Löthstellen zu beruhen, sondern auf anderem Wege zu erklären zu sein.

Versuche vom 7. Dezember. Serie III.

Die beiden Semimembranosi und Graciles eines ungarischen Frosches wurden um 3 Uhr 30 Minuten in die Kammer eingesetzt in der Absicht, auszuforschen, ob die Feuchtigkeit der Kammer auf die Grösse der Ausschläge auch bei den Zuckungen der Muskel einwirke. Der Arbeitsammler war mit 300 g belastet, der Hebel nicht equilibriert. Die Reizungen, vier an der Zahl bei jedem Versuche, bestanden in Oeffnungsinduktionsschlägen, die durch das Präparat geleitet wurden und somit direkt reizend wirkten. Die Reizungsintervalle von ungefähr

1) a. a. O.

$\frac{1}{2}$ Sekunde wurden mit Hilfe des Tiegel'schen Apparats regulirt. Die Thermosäule mit 6 Elementen wurde benutzt, und das Ende, das zwischen die Muskeln des Präparats nicht eingeführt war, wurde mit ein paar anderen Muskelstücken desselben Frosches umgeben, welchem das Präparat entnommen worden war. Nach $1\frac{1}{4}$ Stunde war die Temperatur so weit ausgeglichen, dass die Versuche angefangen werden konnten.

Versuch Nr. 1.

4 Uhr 45 Min.	140	140	4 Zuckungen in feuchter Kammer
	77	103 + 37	(schwache Reizung).
	120	102 + 38	
	98	107 + 33	
	119	110 + 30	
	108	113 + 27	
	120	115 + 25	
	114	117 + 23	
	121	118 + 22	
	118	120 + 20	
	—	—	—
47 Min.	125	125 + 15	

Versuch Nr. 2.

4 Uhr 53 Min.	123	123	4 Zuckungen in feuchter Kammer
	47	79 + 44	(stärkere Reizung).
	91	73 + 50	
	65	76 + 47	
	88	78 + 45	
	76	81 + 42	
	88	83 + 40	
	82	85 + 38	
	88	85 + 38	
	—	—	—
55 Min.	96	90 + 33	

Versuch Nr. 3.

5 Uhr 0 Min.	102	102	4 Zuckungen in feuchter Kammer.
	27	58 + 44	
	73	54 + 48	
	48	58 + 44	
	71	61 + 41	
	59	64 + 38	
	71	66 + 36	
	66	68 + 34	
	72	69 + 33	
	70	71 + 31	
	—	—	—
2 Min.	80	80 + 22	

Versuch Nr. 4.

6 Uhr 21 Min.	166	166	4 Zuckungen in trockener Kammer.
	63	106 + 60	
	130	102 + 64	
	94	109 + 57	
	127	113 + 53	
	—	—	

Versuch Nr. 5.

6 Uhr 30 Min.	148	148	4 Zuckungen in trockener Kammer.
	51	91 + 57	
	113	87 + 61	
	80	94 + 54	
	111	98 + 50	
	94	101 + 47	
	110	103 + 45	
	103	106 + 42	
	112	108 + 40	
	109	110 + 38	
	—	—	
35 Min.	115	115 + 33	

Versuch Nr. 6.

6 Uhr 39 Min.	141	141	4 Zuckungen in trockener Kammer.
	48	87 + 54	
	107	82 + 59	
	75	88 + 53	
	105	92 + 49	
	89	96 + 45	
	104	98 + 43	
	97	100 + 41	
	105	102 + 39	
	103	104 + 37	
	—	—	
41 Min.	109	109 + 32	

Versuch Nr. 7.

7 Uhr 20 Min.	116	116	4 Zuckungen in feuchter Kammer.
	57	82 + 34	
	91	77 + 39	
	72	80 + 36	
	90	82 + 34	
	82	85 + 31	
	91	87 + 29	
	88	89 + 27	
	93	91 + 25	
	—	—	

Wenn wir die einzelnen Versuche durchmustern, werden wir finden, dass wir es hier mit einer Temperaturvariation zu thun haben,

die in mehrfacher Hinsicht sich von derjenigen, die sich in den vorhergehenden Dehnungsversuchen offenbarte, unterscheidet. Statt dass es bei den vorhergehenden Versuchen mehrerer Minuten bedurfte, ehe der Ausschlag sein Maximum erreichte, hat er in den letzten Versuchen schon während des Laufes der zweiten Oscillation das Maximum erreicht, also innerhalb der ersten 18 Sekunden. Hätten wir die Muskeln anstatt der vier Zuckungen nur eine einzige Zuckung für jeden Versuch ausführen lassen, so hätte der Ausschlag, wie dies Theorie und Erfahrung zeigen, schon während der ersten Schwingung das Maximum erreicht. Nachdem der Ausschlag sein Maximum erreicht, nimmt er anfangs schnell ab, später langsamer, um sich der ursprünglichen Gleichgewichtslage asymptotisch zu nähern. Dies ist eine natürliche Folge der Abkühlung des Präparates, die sich anfangs schneller vollzieht, weil die Temperaturdifferenz zwischen dem Präparate auf der einen Seite und der Thermosäule und den das Präparat zunächst umgebenden Luftlagen auf der anderen dabei grösser ist. Es versteht sich von selbst, dass die Temperaturveränderung desto schneller vorgeht, je geschwinder die primäre Temperaturveränderung im Muskel eintritt. Daher tritt auch die Ausgleichung bei den Dehnungsversuchen ungemein langsamer hervor, als bei den Zuckungsversuchen, und verhältnissmässig langsamer, wenn der Muskel mehrere Zuckungen ausgeführt, als wenn er nur deren wenige gemacht. Natürlich wird auch der endgültige Ausschlag kleiner für dieselbe Wärmesteigerung, wenn die Erwärmung langsam eintritt, als wenn sie sich schnell vollzieht, und zwar aus dem Grunde, weil im vorigen Falle ein Theil der Wärme schon während der Erwärmung abgeleitet werden kann oder muss und somit die ganze erzeugte Wärmemenge nicht zur Erhöhung der Temperatur des Muskels angewandt werden kann. Die bei den vorhergehenden Dehnungsversuchen gefundenen Ausschläge sind daher geringer geworden, als sie sonst hätten werden dürfen, und können schon aus diesem Grunde nicht ohne eine bedeutende Korrektur zu quantitativer Bestimmung der entbundenen beziehungsweise gebundenen Wärmemengen angewandt werden.

Eine Zusammenstellung der letzten Versuche zeigt auf das deutlichste, dass die Feuchtigkeit der Kammer einen wesentlichen Einfluss auf die Grösse der Ausschläge der Bussole bei der Arbeit des Muskels ausübt. Es fragt sich nun, ob dies einer Veränderung der Wärmezeugung des Muskels zuzuschreiben sei, so dass derselbe Muskel unter im Uebrigen ähnlichen Umständen mehr Wärme produziren würde, wenn er sich in trockener Luft befand, als wenn er von feuchter Luft umgeben war, oder ob dies auf irgend einem anderen Umstande beruhe,

der also wohl im Zusammenhange mit der Methode stehen muss, die man für die Messung der Temperaturverhältnisse angewandt hat. Das letztere scheint a priori wahrscheinlicher, zumal wenn wir unsere Versuchsergebnisse mit dem schon besprochenen Umstande zusammenhalten, dass nämlich die Ausschläge bei der Dehnung des Muskels in der trocknen Kammer grösser werden als in der feuchten. Westermann hat sich viel Mühe gegeben, die Ursachen ausfindig zu machen, die die Grösse des Galvanometerauschlages verminderte, wenn Präparat und Säule mit von Feuchtigkeit gesättigter Luft umgeben wurden, und er hat sich versichert, dass dies jedenfalls nicht auf einer von der Feuchtigkeit abhängigen grösseren oder kleineren Ableitung der thermoelektrischen Ströme in Folge unzulänglicher Isolirung innerhalb der Säule und zwischen den Leitungsdrähten beruht. Mit der Kenntniss, die wir bis heute von der Natur der elektrischen und hier speziell der thermoelektrischen Ströme besitzen, ist es schwer, sich dies und noch etwas anderes innerhalb des hier angewandten temperaturmessenden Apparats als Ursache des fraglichen Phänomens vorzustellen. Wir sind daher genöthigt, uns an das Muskelpräparat zu wenden, um die Ursache zu finden.

Bei einem Ueberblick über die Veränderungen, die man von der grösseren oder geringeren Feuchtigkeit der den Muskel umgebenden Luft ableiten kann, muss man die Aufmerksamkeit zuerst auf die durch die Abdunstung hervorgerufene Abnahme der Wasserquantität des Muskels richten, welche eintreten muss, wenn dieser eine längere Zeit in trockener Luft hängen bleibt. Da die Temperatur für eine gewisse, dem Muskel zugeführte Wärmemenge nothwendigerweise desto mehr wachsen muss je geringer die Gewichts- und Wärmekapazität dieses Muskels ist, z. B. je mehr Wasser er durch Abdunstung verloren hat, so könnte man sich vielleicht denken, in der Abdunstung die einfache Lösung des Räthsels zu finden. Obwohl wir aber dieser eine gewisse Bedeutung nicht absprechen können, ist dieselbe doch nicht im Stande, die erwünschte Erklärung zu liefern, wovon wir übrigens mit Hilfe des Experiments uns leicht überzeugen können. So z. B. zeigte dies einmal, dass ein Muskel, der 2,16 g wog, in $1\frac{1}{2}$ Stunden, während welcher Zeit er im Arbeitszimmer hing, also in verhältnissmässig trockener Luft, 0,06 g verlor, d. h. nicht völlig 3% seines Gewichtes. Auch wenn wir in die Berechnung mit aufnehmen, dass die Wärmekapazität des Wassers 10, höchstens 12% grösser ist als diejenige der Muskelsubstanz, ist doch die geringe Verminderung der Wasserquantität, die sich während der Zeit entwickeln kann, welche

für diese Experimente gewöhnlich nöthig ist, lange nicht genügend, um die 30, sogar bei einigen von *Westermann's* Versuchen 100—400%₀ betragende Differenz zwischen den von dem Galvanometer gegebenen Ausschlägen zu erklären.

Man könnte vielleicht auch denken, dass die grössere oder kleinere Wasserquantität des Muskels auf die Art oder den Umfang der chemischen Prozesse einwirken könne, die die Muskelkontraktion begleiten, und darin alsdann die Ursache der ungleichen Wärmeezeugung suchen wollen. Erstens aber fehlt es einer solchen Hypothese an jeglicher Stütze. Zweitens bringt sie keine Erklärung der Thatsache, dass die Dehnungsausschläge in der feuchten Kammer kleiner werden, wovon wir uns durch besondere Experimente überzeugten.

Endlich könnte man daran denken, die Abnahme der Grösse des Ausschlags einer mit der Wasserquantität der Luft wachsenden Leitungsfähigkeit für Wärme zuzuschreiben, wodurch die Abkühlung des Muskels in der feuchten Kammer beschleunigt würde. Doch auch diese Erklärung ist aus leicht zu ersehenden Gründen hier unannehmbar.

Statt neue, mehr oder weniger haltbare Hypothesen aufzustellen, um das besprochene Phänomen zu erklären, müssen wir uns damit begnügen, anzuerkennen und zu beklagen, dass die thermoelektrischen Temperaturmessungsmethoden in den übrigens vollendeten Formen, in welchen sie von *Heidenhain* und *Fick* in die physiologische Technik eingeführt worden, mit dem gemeinsamen Fehler behaftet sind, dass das Resultat von Faktoren beeinflusst wird, deren wahre Natur bisher nicht erkannt worden ist, und die, wenn sie auch wahrscheinlich nicht die Richtung bestimmen können, jedenfalls einen wesentlichen und so gut wie unberechenbaren Einfluss auf die Grösse der gefundenen Quantitäten ausüben können. Dieser mahnt uns mit der grössten Vorsicht alle durch dieselben Methoden gemachten Bestimmungen, vor allem die rein quantitativen, aufzunehmen. Daraus folgt übrigens, dass nur diejenigen Versuche unter einander verglichen werden dürfen, in welchen man ausser anderen Umständen auch der Feuchtigkeit der das Präparat umgebenden Luft gebührende Aufmerksamkeit gewidmet hat.

Mit Rücksicht auf diese Verhältnisse haben wir alle die unten angeführten Versuche mit Muskeln in der Weise ausgeführt, dass das Präparat sich in einer mit Feuchtigkeit völlig gesättigten Luft von 16 bis 18° C. befand. Obgleich die Ausschläge hierdurch kleiner werden, als wenn das Präparat in eine trockene Kammer eingesetzt worden

wäre, haben wir doch diese Methode gewählt, theils weil wir vermuthen, dass der Muskel auf diese Weise seine physiologischen und physikalischen Eigenschaften am längsten unverändert beibehält, theils weil man auf diese Weise einen bestimmten Feuchtigkeitsgrad für die Luft der Kammer am leichtesten gewinnt und dadurch den Vortheil, dass man die verschiedenen Versuche vergleichen und kontrolliren kann, theils schliesslich, weil wir ein bequemes und sicheres Mittel besitzen, zu erkennen, wann die Luft der Kammer gesättigt ist. Dieses Mittel besteht einfach darin, dass man die andere Seite der Thermosäule, d. h. diejenige, die mit dem Präparate nicht in Berührung steht, nicht mit Muskelstücken oder anderen feuchten oder schützenden Gegenständen umgiebt. Ist die Kammer nicht mit Feuchtigkeit gesättigt, dann kommt nie eine Temperatúrausgleichung zu Stande, weil das Präparat immer zufolge der davon stets stattfindenden Wasserabdunstung abgekühlt bleibt, und ihrerseits die Temperatur der mit ihr in Berührung stehenden Löthstellen herabsetzt. Die Versuche werden dadurch unmöglich auszuführen, weil das Spiegelbild der Skala nie in das Gesichtsfeld des Ablesungstabus kommt, es sei denn, dass man die Empfindlichkeit des Apparats herabsetzen wollte, z. B. durch die Einführung eines neuen Leitungswiderstandes im Galvanometerkreise, was bei unseren Versuchen nie in Frage kam. Sind dagegen Präparat und Säule von bis zur Sättigung feuchter Luft umgeben, so tritt die Temperatúrausgleichung im Allgemeinen ebenso geschwind ein, als wenn man das andere Ende der Säule mit einer feuchten Bedeckung umgeben hätte, wie man dies gewöhnlich that.

Wenn wir uns auch nicht schmeicheln, durch dieses Verfahren die der Methode anhaftende und oben besprochene Unsicherheit weggeräumt zu haben, glauben wir uns doch berechtigt, die damit gewonnenen Resultate als Stützen, wenn auch nicht als Beweise für die Beantwortung der aufgestellten Fragen zu bezeichnen. Wir glauben daher, dass es von Nutzen sein kann, einige andere von uns gemachte Versuche anzuführen, welche theils die bei den vorhergehenden Versuchen gemachten Beobachtungen bekräftigen, theils auch dazu geeignet zu sein scheinen, auf eine entschiedene Weise einen wichtigen Einwand gegen die Deutung dieses Experimentes zu Gunsten einer wirklichen Temperaturveränderung bei der Belastung und Entlastung des Muskels umzustossen.

Man kann, wie wir schon bemerkt haben, sich die Ausschläge der Busssole bei den Dehnungsversuchen als eine Folge davon denken, dass die Thermosäule bei den Formveränderungen des Muskels mit

andere temperirten Theilen des Muskels in Berührung kommt. Dagegen streitet freilich die Erfahrung, dass die Ausschläge immer eine Erwärmung bei der Belastung und eine Abkühlung bei der Entlastung angeben. Eine reine Zufälligkeit kann ja dieses nicht sein; es könnte aber darin seine Erklärung finden, dass man die Serie der Experimente gewöhnlich mit der Belastung des Präparates anfängt, nachdem es während längerer oder kürzerer Zeit, während welcher man auf die Temperaturveränderung gewartet, in Kontakt mit der Säule unberührt geblieben ist. Nähme man da an, dass das Präparat während dieser Zeit aus irgend einem von uns freilich nicht gekannten Grunde in den der Säule zunächst liegenden Theilen immer kälter würde, als in den übrigen Theilen, so wäre es leicht zu verstehen, dass die erste Dehnung einen Theil der Löthstellen in Berührung mit den wärmeren Theilen des Präparates bringen würde, und dass eine unmittelbar darauf folgende Entlastung sie in die Nähe der supponirten kalten Zone zurückbringen würde. Fingen wir nun unsere Versuchsserie mit der Entlastung des Muskels an, indem wir in der Erwartung der Temperaturengleichung denselben in gespanntem Zustande gehalten, so sollten meines Erachtens, wenn die hier angegebene Vorstellungsweise richtig wäre, die erste Entlastung auch einen Ausschlag veranlassen, der eine Erwärmung des Präparates angäbe, ebenso wie eine folgende Belastung einen einer Abkühlung entsprechenden Ausschlag geben sollte. Unsere Experimente zeigen indes, dass die Richtungen der Ausschläge nicht von der Ordnung abhängen, in welcher man die Versuchsserie beginnt, sondern unbekümmert um diese, immer bei der Steigerung der Spannung eine Erwärmung und bei deren Abnahme eine Abkühlung angeben. Die schon angeführte Serie ist zufällig eine solche, die mit der Entlastung beginnt. In den zwei folgenden, die mit ein und demselben Präparat ausgeführt worden, das wir in der Zwischenzeit völlig unberührt in der Kammer gelassen hatten, haben wir dergestalt alternirt, dass die erstere mit Belastung, die zweite mit Entlastung anfängt.

Versuch vom 18. Dezember 1880. Serie III.

Das Präparat bestand aus *Musculi semimembranosi* und *graciles* eines relativ kleinen Frosches von der ungarischen Rasse. Die Säule mit 10 Elementen wurde angewandt. Der Arbeitsammler war mit 300 g belastet, der Hebel nicht völlig equilibriert. Im Uebrigen waren die Anordnungen dieselben wie in den oben angeführten Dehnungsversuchen. Das Präparat war früher für zwei Versuchsserien in einer

anderen Absicht angewandt worden, so dass wahrscheinlich 2 oder 3 Stunden von der Präparirung zum Anfange des Versuches verfloßen waren. Die Zeit ist nämlich in diesem Theile des Versuchsprotokolles für diesen Tag nicht notirt worden.

Versuch Nr. 1.

	275	Belastung.
275	275	
206	235 + 40	
222	215 + 60	
198	208 + 67	
208	204 + 71	
196	201 + 74	
203	200 + 75	
197	200 + 75	
200	199 + 76	
199	199 + 76	
198	198 + 77	

Versuch Nr. 2.

	196	Entlastung
196	196	
251	228 - 32	
239	244 - 48	
260	251 - 55	
253	256 - 60	
261	258 - 62	
255	258 - 62	
258	257 - 61	
253	255 - 59	
250	252 - 56	

Versuch Nr. 3.

	140	Belastung.
140	140	
72	100 + 40	
89	82 + 58	
63	74 + 66	
75	70 + 70	
64	69 + 71	
72	69 + 71	
68	70 + 70	
73	71 + 69	
72	72 + 68	
76	74 + 66	

Versuch Nr. 4.

	89	Entlastung.
89	89	
147	123 - 34	
135	140 - 51	
156	147 - 58	
148	151 - 62	
157	153 - 64	

152	154	65
156	154	- 65
151	153	- 64
150	150	- 61
146	148	- 59

Versuch Nr. 5.

	105	Belastung.
105	105	
40	67 + 38	
55	49 + 56	
29	41 + 64	
41	36 + 69	
30	35 + 70	
36	33 + 72	
32	34 + 71	
37	35 + 70	
33	35 + 70	
38	36 + 69	
40	39 + 66	

Versuch Nr. 6.

	32	Entlastung + Be-
32	32	lastung.
56	46 - 14	
22	36 - 4	
43	34 - 2	
25	33 - 1	
38	33 - 1	
28	32	0
35	32	0
31	33 - 1	
35	33 - 1	
33	34 - 2	
35	34 - 2	
37	36 - 4	

Versuch Nr. 7.

	45	Entlastung + Be-
45	45	lastung
65	57 - 12	
37	48 - 3	
55	47 - 2	
42	47 - 2	
51	47 - 2	
45	48 - 3	
49	47 - 2	
47	48 - 3	

Versuch vom 19. Dezember 1880. Serie I.

Dehnungsversuche mit den seit vorigem Abend in der Kammer gebliebenen und während der Nacht gespannten Muskeln. Die Anordnungen unverändert.

Versuch Nr. 1.

		Entlastung.
113	113	
154	137	— 24
150	152	— 39
163	158	— 45
161	162	— 51
168	165	— 52
167	168	— 55
171	169	— 56
170	170	— 57
173	171	— 58
172	172	— 59
174	173	— 60
175	175	— 62
176	176	— 63
⋮	⋮	⋮
185	185	— 82
⋮	⋮	⋮

Versuch Nr. 2.

		Belastung.
220	220	
181	197	+ 23
190	186	+ 34
180	184	+ 36
186	184	+ 36
184	185	+ 35
190	187	+ 33
191	191	+ 29
200	196	+ 24
⋮	⋮	⋮

Versuch Nr. 3.

		Entlastung + Be-
222	222	lastung.
228	225	— 3
216	221	+ 1
228	222	0
218	222	0
225	222	0
220	222	0
232	221	+ 1
219	220	+ 2
⋮	⋮	⋮

Versuch Nr. 4.

		Entlastung + Be-
59	59	lastung.
74	68	— 9
55	63	— 4
66	61	— 2
58	61	— 2
62	61	— 2
60	61	— 2
62	61	— 2
57	59	0
61	59	0
59	60	— 1
59	59	0
60	59	0
58	59	0
59	59	0
⋮	⋮	⋮

Versuch Nr. 5.

		Entlastung.
39	39	
85	66	— 27
79	82	— 43
95	88	— 49
90	92	— 53
96	93	— 54
92	94	— 55
96	94	— 55
93	94	— 55
94	94	— 55
90	92	— 53
88	89	— 50
86	87	— 48
84	85	— 46
⋮	⋮	⋮

Versuch Nr. 6.

		Belastung + Ent-
42	42	lastung.
23	31	+ 11
44	35	+ 7
31	36	+ 6
42	37	+ 5
⋮	⋮	⋮

35	38 + 4	43	40 + 2
42	39 + 3	41	42 0
38	40 + 2	43	42 0
42	40 + 2	42	42 0
38	40 + 2		

Die ersten Versuche in jeder Serie unterscheiden sich von den folgenden durch eine bedeutendere und anhaltendere sekundäre Erwärmung, bezw. Abkühlung. Dies stimmt mit den Veränderungen, denen die elastischen Eigenschaften der Muskeln unterliegen, wenn mehrere Dehnungsversuche dicht aufeinander folgen, nicht übel zusammen. In dieser Hinsicht stimmen auch diese Anfangsversuche mit den zuerst angeführten Dehnungsversuchen überein, welche mit einem Präparate von ungewöhnlich grossen und langsamen Längevariationen ausgeführt wurden. Das einzige, was wir in Betreff der letztgenannten Versuche noch hinzufügen wollen, ist die unzweideutige Abnahme der Grösse der Dehnungsausschläge in der letzteren Serie im Vergleich mit denen der ersteren, was wohl einer leicht zu erklärenden Veränderung in der Elasticität der Muskeln zuzuschreiben ist. In der ersten Serie ist der Muskel nämlich noch verhältnissmässig frisch und völlig reizbar, in der zweiten schon lange abgestorben.

Von anderen Versuchen, die wir in der Absicht gemacht, uns darüber zu versichern, ob die mit der angewandten Methode gemachten Beobachtungen auf den Umständen beruhen, mit welchen wir sie in Verbindung setzen (Belastung, Entlastung) und nicht etwa auf anderen Ursachen, wollen wir einige Dehnungsversuche anführen, die wir mit Kautschuk ausgeführt haben. Da das Gesetz für die Temperaturveränderung des Kautschuks bei der Dehnung, in seinen allgemeinen Zügen wenigstens, durch die Untersuchungen von Joule, über deren Zuverlässigkeit man kaum einigen Zweifel hegen kann, bekannt ist, scheint es uns höchst zweckmässig, mit Hilfe dieses Gesetzes die Methode zu prüfen. Wenn unsere Resultate damit nicht stimmen, haben wir guten Grund, die Richtigkeit der Methode anzuzweifeln, sei es dass die Methode dem Kautschuk oder den Muskeln gilt. Stimmen sie dagegen damit überein, so spricht dies zu Gunsten der Methode.

Nach den Untersuchungen von Joule verhalten sich verschiedene Kautschuksorten auf verschiedene Weise. So soll z. B. vulkanisirter Kautschuk bei leichter Dehnung abgekühlt, bei stärkerer Dehnung dagegen erwärmt werden. Eine graphische Darstellung seiner Versuchsergebnisse, in welchen die Abscisse die Belastung und die Ordinate die Temperatur des Kautschuks bezeichnen, zeigt zwei Haupttheile, einen ersten bogenförmigen Theil, zum Theil unterhalb, zum Theil oberhalb

der Abscisse, und einen zweiten geradlinigen Theil. Joule spricht übrigens weder von sekundärer Dehnung, noch sekundärer Temperaturveränderung. Die primäre Temperaturveränderung ist ihm wahrscheinlich aus dem Grunde entgangen, weil sein Galvanometer eine so lange Oscillationszeit hatte (30 Sekunden), während die sekundäre Dehnung des Kautschuks verhältnissmässig schnell abläuft. Sehen wir indes zu, was unsere Experimente an die Hand geben.

Das Versuchsmaterial war ein doppeltes Band von rothem vulkanisirtem Kautschuk, ungefähr 3 cm lang. Das eine Ende davon wurde in einer Klemme fixirt, das andere wurde mit dem kürzeren Arme eines zweiarmigen Hebels verbunden. Vermittelst dieses Hebels, einer Skala und einer einfachen Einrichtung für die Fixirung des Hebels in der gewünschten Position konnte man den Kautschukbändern eine beliebige Länge zwischen bestimmten Grenzen geben. Die Säule mit 10 Elementen wurde zwischen die beiden Bänder eingeführt, welche um die Säule durch kleine Bügel aus feinem Metalldraht dicht zusammengehalten wurden. Die Poldrähte der Säule waren in Quecksilberschalen eingesteckt, so dass die Säule an den Bewegungen des Kautschuks unbehindert Theil nehmen konnte, ohne dass die Leitung aufgehoben oder merkbar erschwert wurde.

Der folgende Versuch fängt an, als der Kautschuk mit einer Belastung von ungefähr 80 g gespannt worden war. Zwischen den verschiedenen Versuchen mit Verlängerung und Verkürzung haben wir Kontrollversuche eingeschoben, in welchen wir diese beiden unmittelbar nach einander ausgeführt haben. Warum das Resultat dabei im Allgemeinen nicht $= 0$ wird, das haben wir schon oben angezeigt. (S. für Fig. 14, Taf. II). Die Rolle, die die Nachdehnung hierbei spielt, fällt um so mehr in die Augen, weil sie sich so rasch entwickelt. Vielleicht ist noch eine andere Ursache hierzu zu suchen. Es zeigt sich nämlich, dass der Kautschuk, wenn er zu einer gewissen Länge ausgezogen und dann zu der ursprünglichen zurückgebracht wird, nicht immer bei den beiden entgegengesetzten Prozessen Wärmeausschläge giebt, die in entgegengesetzter Richtung gehen. Für unseren Theil sind wir freilich davon überzeugt, dass dies nur von der durch die elastische Nachwirkung veranlassten Veränderung des Kautschuks herrührt, eine solche Behauptung aber streng zu beweisen, stösst auf Hindernisse, auf deren Beseitigung wir kaum zu hoffen wagen. Wir haben indes zu den genannten Kontrollversuchen noch einen Spalt gefügt, den wir durch algebraische Summirung der entsprechenden Ausschläge bei den einfachen Versuchen erhalten haben.

Versuch vom 5. Januar 1881. Serie I.

Versuch Nr. 13.

318	318	Dehnung 4 mm +	
323	321 + 3	0	Abspannung. Die
316	319 + 1 + 1	Spalte ist aus den	
320	318	0	0 Versuchen 14 u. 15
317	318	0 + 1	durch algebr. Ad-
318	318	0	0 dition ihrer drit-
317	317 - 1 - 1	ten Spalte berech-	
⋮	⋮	⋮	net worden.

Versuch Nr. 14.

313	313	Dehnung 4 mm.	
302	307 - 6		
313	308 - 5		
307	309 - 4		
312	310 - 3		
308	310 - 3		
311	310 - 3		
310	310 - 3		
311	311 - 2		
⋮	⋮		

Versuch Nr. 15.

312	312	Abspannung.	
323	318 + 6		
314	318 + 6		
318	316 + 4		
314	316 + 4		
316	315 + 3		
313	314 + 2		
314	313 + 2		
313	313 + 1		
⋮	⋮		

Versuch Nr. 16.

309	309	Dehnung 8 mm.	
327	317 + 8		
306	313 + 4		
317	312 + 4		
309	312 + 3		
314	313 + 3		
310	312 + 3		
312	311 + 2		
310	311 + 2		
311	311 + 2		
310	310 + 1		
⋮	⋮		

Versuch Nr. 17.

310	310	Abspannung.	
320	316 + 6		
310	314 + 4		
315	313 + 3		
311	313 + 3		
313	312 + 2		
311	312 + 2		
312	312 + 2		
310	311 + 1		
309	309 - 1		
⋮	⋮		

Versuch Nr. 18.

300	300	Dehnung 8 mm.	
315	309 + 9		
297	304 + 4		
308	303 + 3		
299	303 + 3		
305	303 + 3		
300	302 + 2		
303	302 + 2		
301	302 + 2		
302	302 + 2		
301	301 + 1		
⋮	⋮		

Versuch Nr. 19.

299	299	Abspannung.	
306	303 + 4		
300	302 + 3		
303	302 + 3		
300	301 + 2		
301	301 + 2		
300	300 + 1		
⋮	⋮		

Versuch Nr. 20.

296	296	Dehnung 8 mm	
322	310 + 14 + 13	+ Abspannung.	
290	303 + 7 + 7	Vierte Spalte von	
310	302 + 6 + 6	Versuch 18 +	
293	300 + 4 + 4	19.	
304	299 + 3 + 4		
295	299 + 3 + 2		
300	298 + 2		
294	297 + 1		
298	297 + 1		
⋮	⋮		

Versuch Nr. 21.

296	296	Dehnung 11 mm.
343	323 + 27	
301	318 + 22	
322	314 + 18	
302	311 + 15	
313	308 + 12	
302	306 + 11	
307	305 + 9	
302	304 + 8	
305	304 + 8	
302	303 + 7	
⋮	⋮	⋮

Versuch Nr. 22.

298	298	Abspannung.
285	290 — 8	
295	291 — 7	
290	292 — 6	
295	293 — 5	
293	294 — 4	
295	294 — 4	
296	296 — 2	
⋮	⋮	⋮

Versuch Nr. 23.

298	298	Dehnung 11 mm
350	328 + 30 + 19	+ Abspannung.
284	311 + 13 + 15	Vierte Spalte von
326	309 + 11 + 12	Versuch 21 +
294	307 + 9 + 10	22.
314	306 + 8 + 8	
298	305 + 6 + 7	
308	304 + 6 + 7	
300	303 + 5	⋮
305	303 + 5	⋮
301	303 + 5	⋮
303	302 + 4	⋮
⋮	⋮	⋮

Versuch Nr. 24.

300	300	Dehnung 15 mm.
402	360 + 60	

313	350 + 50
360	340 + 40
315	334 + 34
337	328 + 28
315	324 + 24
325	321 + 21
313	318 + 18
317	315 + 15
312	314 + 14
314	313 + 13
311	312 + 12
⋮	⋮

Versuch Nr. 25.

305	305	Abspannung.
265	282 — 23	
295	283 — 22	
279	286 — 19	
294	288 — 17	
287	290 — 15	
295	292 — 13	
292	293 — 12	
297	295 — 10	
295	296 — 9	
299	297 — 8	
⋮	⋮	⋮

Versuch Nr. 26.

304	304	Dehnung 15 mm
385	351 + 47 + 37	+ Abspannung.
284	326 + 22 + 28	Vierte Spalte von
347	321 + 17 + 21	Versuch 24 +
299	316 + 12 + 17	25.
330	315 + 11 + 13	
306	316 + 12 + 11	
321	315 + 11 + 9	
309	314 + 10 + 8	
316	313 + 9 + 6	
310	312 + 8 + 6	
312	311 + 7	⋮
⋮	⋮	⋮

Versuch vom 7. Januar 1881. Serie I.

Die Versuchsanordnung war dieselbe wie im vorigen Versuche mit dem Unterschiede, dass die Verlängerung oder Verkürzung des Kautschuks beim Versuche nicht im Voraus bestimmt wurde, sondern

dass der Kautschuk einfach mit verschiedenen Gewichten belastet wurde, deren Grösse notirt wurde. Die Anfangsspannung wie in der vorigen Serie, 80 g.

Versuch Nr. 1.

462	462	Die Spannung wurde
451	456 - 6	von 80 bis 426 g ver-
460	456 - 6	mehrt.
455	457 - 5	
460	458 - 4	
458	459 - 3	
461	460 - 2	
460	460 - 2	
462	462 - 0	
⋮	⋮	⋮

Versuch Nr. 2.

463	463	Die Spannung wurde
477	471 + 8	von 426 bis 80 g ver-
466	471 + 8	mindert.
472	470 + 7	
465	468 + 5	
468	467 + 4	
465	466 + 3	
466	466 + 3	
464	565 + 2	
463	463 0	
462	462 - 1	
461	461 - 2	
⋮	⋮	⋮

Versuch Nr. 3.

460	460	Die Spannung
464	462 + 2 + 2	wurde von 80
462	463 + 3 + 2	durch 426 bis 80 g
462	462 + 2 + 2	variirt.
461	461 + 1 + 1	
460	460 0 + 1	
⋮	⋮	⋮

Versuch Nr. 4.

456	456	Die Spannung wurde
460	462 + 6	von 80 bis 599 g ver-
459	462 + 6	mehrt.
463	461 + 5	
460	461 + 5	
462	461 + 5	
461	461 + 5	
462	462 + 6	
⋮	⋮	⋮

Versuch Nr. 5.

462	462	Die Spannung wurde
472	468 + 6	von 599 bis 80 g ver-
463	467 + 5	mindert.
467	465 + 3	
463	465 + 3	
464	464 + 2	
461	462 0	
462	462 0	
460	461 - 1	
460	460 - 2	
459	459 - 3	
458	458 - 4	
⋮	⋮	⋮

Versuch Nr. 6.

456	456	Die Spannung
473	466 + 10 + 12	wurde von 80
455	462 + 6 + 11	durch 599 bis
465	461 + 5 + 8	80 g variirt.
456	460 + 4 + 8	
462	460 + 4 + 7	
456	458 + 2 + 5	
459	458 + 2 + 6	
456	457 + 1 + 5	
457	457 + 1 + 4	
456	456 0 + 3	
⋮	⋮	⋮

Versuch Nr. 7.

454	454	Die Spannung wurde
513	488 + 34	von 80 bis 772 g ver-
467	468 + 32	mehrt.
492	482 + 28	
468	478 + 24	
481	476 + 22	
468	473 + 19	
474	472 + 18	
468	470 + 16	
471	470 + 16	
467	469 + 15	
468	468 + 14	
⋮	⋮	⋮

Versuch Nr. 8.

466	466	Die Spannung wurde
450	457 — 9	von 772 bis 80 g ver-
461	456 — 10	mindert.
454	457 — 9	
459	457 — 9	
455	457 — 9	
458	457 — 9	
457	457 — 9	

Versuch Nr. 9.

456	456	Die Spannung
508	486 + 30 + 25	wurde von 80
440	468 + 12 + 22	durch 772 bis
483	465 + 9 + 19	80 g variirt.
450	464 + 8 + 15	
471	462 + 6 + 13	
454	461 + 5 + 10	
464	460 + 4 + 9	
456	459 + 3 + 8	
461	459 + 3	
456	458 + 2	
458	457 + 1	
456	457 + 1	

Versuch Nr. 10.

452	452	Die Spannung wurde
575	524 + 72	von 80 bis 945 g ver-
480	520 + 68	mehrt.
530	509 + 57	
480	501 + 49	
504	494 + 42	
478	489 + 37	
490	485 + 33	

476	482 + 30
482	480 + 28
474	477 + 25
476	475 + 23
472	474 + 22
⋮	⋮
⋮	⋮

Versuch Nr. 11.

471	471	Die Spannung wurde
410	435 — 36	von 945 bis 80 g ver-
453	435 — 36	mindert.
427	438 — 33	
450	440 — 31	
437	442 — 29	
449	444 — 27	
443	445 — 26	
449	447 — 24	
446	447 — 24	
449	488 — 23	
451	450 — 21	

Versuch Nr. 12.

451	451	Die Spannung
559	514 + 63 + 36	wurde von 80
406	470 + 19 + 32	durch 945 bis
507	465 + 14 + 24	80 g variirt.
432	463 + 12 + 18	
482	461 + 10 + 13	
444	460 + 9 + 10	
469	459 + 8 + 7	
450	458 + 7 + 6	
462	457 + 6 + 2	
453	457 + 6 + 2	
458	456 + 5 + 2	

Um den Raum nicht zu stark in Anspruch zu nehmen, wollen wir uns mit den angeführten Versuchen begnügen. Im Allgemeinen zeichnen sich die Versuche mit Kautschuk vor denjenigen mit Muskeln durch ihre Regelmässigkeit aus, weshalb auch die angeführten als für uns hinreichend angesehen werden können. Sie stehen mit den Joule'schen Versuchen in der vollkommensten Uebereinstimmung und müssen daher unser Vertrauen in die angewandte Methode vermehren. Dass die vierte Spalte in den Kontrollversuchen nicht mit der dritten übereinstimmt, wenn die Spannung höhere Werthe erreicht, glauben wir davon ableiten zu müssen, dass verschiedene Grade sekundärer Dehnung

von der längeren oder kürzeren Zeit, während welcher das Kautschuk gespannt gehalten wird, nothwendig erzeugt werden.

Der Umstand, dass diese Versuche, von uns hier Kontrollversuche genannt, wobei das Kautschuk am Ende des Versuches dieselbe Spannung wie am Anfang hat, immer, wenn die Spannung eine gewisse Grösse erreicht, einen positiven Ausschlag geben, welcher eine Erwärmung des Kautschuks zu erkennen giebt, hat uns veranlasst, noch einen Kontrollversuch zu machen, der darin besteht, dass wir denselben mehrere Male nacheinander wiederholt haben. Die Folge ist die erwartete gewesen, ein Ausschlag nämlich, der eine fortgehende Erwärmung angiebt, die die Skala bald aus dem Gesichtsfelde des Tubus brachte. Woher stammt die dazu nöthige Wärmemenge? Sie ist ein Theil der Arbeit, die zur Spannung des Kautschukbandes verwandt worden, welche Arbeit das Kautschuk bei seiner elastischen Zusammenziehung zufolge der sekundären Dehnung nicht vollständig wiedergeben kann. Der Unterschied tritt da in der Form von Wärme auf, die in erster Linie die Temperatur des Kautschuks erhöht. Diese Temperatursteigerung bei wiederholten Dehnungen kann wie bekannt einen so hohen Grad erreichen, dass sie sogar von unserem Temperatursinn aufgefasst werden kann, z. B. dadurch, dass man vor und nach den Dehnungen das Kautschukstück mit den Lippen berührt.

Unsern Plan, die in oben stehenden und ähnlichen Versuchen gefundenen Ziffern anzuwenden, um die Methode mit dem Thomson'schen Gesetze zu prüfen, mussten wir aus mehreren Gründen aufgeben. Dazu gehörte nämlich die Bestimmung der Wärmekapazität des angewandten Kautschuks nebst dessen Volumveränderung bei verschiedenem Grade von Dehnung. Wenn auch schon der genauen Ausführung der vorigen Bestimmung einige Schwierigkeiten begegnen, so zeigte sich dagegen die zweite unsere Kräfte völlig übersteigend, wenigstens bei den uns zur Verfügung stehenden Hilfsmitteln. Einen Trost nach unsern ziemlich energischen Versuchen in dieser Richtung fanden wir in den Aeusserungen Joule's über dergleichen Bestimmungen, von welchen er ausdrücklich sagt, dass sie zu den allerschwierigsten und delikatesten gehören, die man je vornehmen kann. Er begnügt sich daher damit, das Resultat von zwei Versuchserien anzuführen, die er ausgeführt und von welchen er sich berechtigt glaubt, den Schluss zu ziehen, dass das Volumen des Kautschuks abnimmt, wenn es bis zu einem gewissen Grade ausgedehnt wird. Unsere Erfahrung über dergleichen Untersuchungen, sowie die Aeusserungen von Joule, haben uns auch davon

ganz abgeschreckt, selbst einige Versuche zu machen, um eine Veränderung des Muskelvolumens bei der Kontraktion zu konstatiren¹⁾.

Besonders lehrreich ist der Vergleich zwischen den Resultaten unserer Versuche und denjenigen E d l u n d 's mit Dehnung von Metalldrähten. Er hat Folgendes gezeigt:

„Wenn ein Metall innerhalb der sog. Elasticitätsgrenzen gedehnt wird, so erkaltet es. Die Abkühlung ist in diesem Falle proportional mit der mechanischen Kraft, wodurch die Ausdehnung verursacht wird.

Wenn sich hierauf das Metall zu seinem ursprünglichen Volumen wieder zusammenzieht und dabei eine ebenso grosse mechanische äussere Arbeit verrichtet, als die, welche bei dessen Ausdehnung verloren ging, so erwärmt sich das Metall ebenso viel, als es sich im ersteren Falle abgekühlt hat. Diese Erwärmung ist also ebenfalls proportional mit der Kraft, womit das Metall vor der Zusammenziehung gestreckt gehalten wurde.

Wenn dagegen das gestreckte Metall sich zu seinem ursprünglichen Volumen zusammenzieht, ohne bei der Zusammenziehung eine äussere mechanische Arbeit zu verrichten, so erwärmt sich dasselbe mehr, als im ersteren Falle. Der Unterschied zwischen beiden Erwärmungen ist proportional mit der äusseren mechanischen Arbeit, welche das Metall während der Zusammenziehung in dem einen Falle verrichtet.

Aus diesen Sätzen folgt, dass, wenn ein Metall innerhalb der sog. Elasticitätsgrenzen von einem Volumen V_0 in ein anderes, V_1 übergeht, die dabei entstehende Veränderung in dem Wärmegrade des Metalles nicht ausschliesslich von dem ursprünglichen (V_0) und dem schliesslichen (V_1) Volumen oder deren Verhältniss zu einander abhängig ist, sondern im wesentlichen Grade von der Art, auf welche dieser Uebergang bewerkstelligt worden ist²⁾.

Dies gilt, wie gesagt, nur so lange als die Längendehnung sich zwischen der Elasticitätsgrenze hält. Ist dagegen die Streckung stark genug, um eine dauernde Verlängerung nachzulassen, so wird auch der Metalldraht bei der Spannung erwärmt. Weiter mögen wir uns er-

1) Dies dürfte vielleicht als eine Ausflucht erscheinen, da die Versuche, die man gemacht, um auszuforschen, ob die Muskeln bei ihrer Kontraktion ihr Volumen verändern, von den respektiven Experimentatoren nicht als sehr schwer auszuführen bezeichnet worden sind. Ohne den einen oder andern der Experimentatoren zu kritisiren, wollen wir nur daran erinnern, dass, ungeachtet aller Versuche, diese Frage noch nicht definitiv abgethan ist.

2) Poggendorf's Annalen 1861 S. 37 ff.

innern, dass die Verlängerungen der Metalldrähte proportional den dazu angewandten Kräften sind, so dass wir mit gleichem Rechte sagen können: Die Wärmebindung bei der Streckung ist der Verlängerung proportional und vice versa. Es scheint uns auch nicht unmöglich, dass sowohl Muskeln als Kautschuk demselben Gesetze unterliegen wie die Metalldrähte, dass sie also bei der Dehnung abgekühlt und bei elastischer Verkürzung erwärmt werden, proportional mit der primären Verlängerung und Verkürzung, bei sekundärer Verlängerung aber erwärmt und bei sekundärer Verkürzung abgekühlt werden. Die Abkühlung, welche vulkanisirter Kautschuk bei schwacher Dehnung zeigt, spricht u. a. für dieses Verhalten. Ohne speziell darauf gerichtete Experimente kann jedoch diese Frage kaum abgemacht werden. Vielleicht ist es uns einmal gegönnt, unsere Untersuchungen auf dieses Gebiet auszudehnen.

III.

Wir wenden uns nun zu den Versuchen, die unsere Aufmerksamkeit auf die in der ersten Abtheilung berührten Verhältnisse gelenkt haben.

Versuche vom 13. Januar 1881.

Das Präparat bestand aus einem doppelten Gastrocnemius einer *Rana esculenta*. Mit einem durch ein Loch im Boden der feuchten Kammer gehenden Drahte wurde das Präparat mit dem Hebel eines Fick'schen Arbeitsammlers in Verbindung gesetzt. Die beiden Enden des Präparats waren mittelst Leitungsdrähten mit der sekundären Rolle eines Induktionsapparates vereinigt worden, so dass man durch Schliessungsinduktionsschläge das Präparat reizen konnte. Die Oeffnungsinduktionsschläge wurden abgeblendet. Diese Schliessungsinduktionsschläge riefen eine ungefähr 5 Skalentheile umfassende augenblickliche Deviation der Magnetnadel gegen die kleinen Zahlen hervor, was keinen anderen Nachtheil erzeugte, als dass die erste Oscillation davon ein wenig beeinflusst wurde, so dass die daraus berechnete, zuerst notirte Gleichgewichtslage bei diesen Versuchen hier nicht massgebend ist. Auf die aus den folgenden Oscillationen berechneten Gleichgewichtslagen kann dies doch nicht den geringsten Einfluss gehabt haben. Der Hebel des Arbeitsammlers war zum Theil equilibriert worden, und der Draht um seine Achse trug 200 g. Dadurch wird eine Spannung von 90 g den Muskeln zuertheilt, wenn die untere Sperreinrichtung des Arbeit-

sammlers abgeschraubt worden war. Auch bei den Versuchen, in welchen diese angekoppelt wurde, hielt man sie einen Augenblick vor dem Anfange des Versuches abgekoppelt, damit alle Versuche mit derselben Anfangsspannung beginnen.

Versuch Nr. 1.

545	545	1 Zuckung ohne
514	527(+ 18)	Arbeit.
536	527 + 18	
523	526 + 17	
535	530 + 15	
530	532 + 13	
535	553 + 12	
540	538 + 7	
537	538 + 7	
⋮	⋮	⋮

Versuch Nr. 2.

581	581	1 Zuckung mit Ar-
603	594(- 13)	beit = 482 gmm.
587	594 - 13	
595	592 - 11	
588	591 - 10	
592	590 - 9	
588	590 - 9	
589	589 - 8	
587	588 - 7	
⋮	⋮	⋮

Versuch Nr. 3.

562	562	1 Zuckung mit Ar-
587	577(- 15)	beit = 446 gmm.
565	574 - 12	
578	573 - 11	
568	572 - 10	
573	571 - 9	
568	570 - 8	
570	569 - 7	

567	568 - 6
568	568 - 6
566	567 - 5
⋮	⋮

Versuch Nr. 4.

553	553	1 Zuckung ohne Ar-
530	540(+ 13)	beit (fallende Ten-
547	540 + 13	denz ¹).
536	541 + 12	
542	540 + 13	
538	540 + 13	
539	539 + 14	
536	537 + 16	
⋮	⋮	⋮

Versuch Nr. 5.

340	340	1 Zuckung ohne Ar-
322	330(+ 10)	beit (fallende Ten-
336	330 + 10	denz ¹).
325	330 + 10	
330	328 + 12	
324	328 + 12	
326	325 + 12	
⋮	⋮	⋮

Versuch Nr. 6.

300	300	1 Zuckung mit Ar-
320	312(- 12)	beit = 366 gmm
299	317 + 7	(fallende Ten-
310	305 - 5	denz ¹).
300	304 - 4	
303	302 - 2	
299	301 - 1	
⋮	⋮	⋮

Versuche vom 15. Januar 1881.

Das Präparat bestand aus einem Doppelgastrocnemius einer Rana temporaria und wog 3,58 g. Die Belastung des Arbeitsammlers wurde

1) Bezieht sich auf die Wanderungen der Magnetnadel während der Versuche.

in den verschiedenen Serien variiert. Die Anordnungen im Uebrigen wie im vorhergehenden Versuche.

Serie I. Die Belastung der Achse des Arbeitsammlers 300 g, wodurch die Spannung des Präparats 90 g wurde.

Versuch Nr. 1.			Versuch Nr. 3 ^b .		
200	200	1 Zuckung ohne Arbeit (fallende Tendenz).	153	153	Spannung ¹).
139	164 (+ 36)		89	116 + 37	
180	163 + 37		137	117 + 36	
153	164 + 36		106	119 + 34	
172	164 + 36		125	117 + 36	
160	165 + 35		113	118 + 35	
167	164 + 36		121	118 + 35	
163	165 + 35		116	118 + 35	
165	164 + 30		119	118 + 35	
⋮	⋮		⋮	⋮	
169	169 + 31		129	129 + 24	
Versuch Nr. 2.			Versuch Nr. 4 ^a .		
169	169	1 Zuckung ohne Arbeit.	130	130	1 Zuckung mit Arbeit = 409 gmm.
123	142 (+ 27)		187	163 (- 33)	
158	144 + 25		129	153 - 23	
137	146 + 23		161	148 - 18	
151	145 + 24		139	148 - 18	
143	146 + 32		153	147 - 17	
149	147 + 22		143	147 - 17	
147	148 + 21		151	148 - 18	
149	148 + 21		145	147 - 17	
⋮	⋮		148	147 - 17	
			145	146 - 16	
			⋮	⋮	
Versuch Nr. 3 ^a .			Versuch Nr. 4 ^b .		
158	158	1 Zuckung mit Arbeit = 406 gmm.	132	132	Spannung ¹).
213	190 (- 32)		70	96 + 36	
155	179 - 21		115	96 + 36	
187	174 - 16		87	99 + 33	
165	174 - 16		105	97 + 35	
178	173 - 15		94	99 + 33	
169	173 - 15		102	99 + 33	
174	172 - 14		97	99 + 33	
169	171 - 13		102	100 + 32	
⋮	⋮		100	101 + 31	
			⋮	⋮	

1) Die untere Sperreinrichtung wurde losgeschraubt, so dass die Belastung plötzlich herabfiel und die Muskeln mit einer Schüttelung ausdehnte, wie nach einer gewöhnlichen Zuckung.

Serie II. Die Belastung des Arbeitsammlers 500 g, wodurch die Spannung des Präparats 150 g betrug.

Versuch Nr. 1^a.

113	113	1 Zuckung mit Ar-
137	127 (-14)	beit = 336 gmm.
103	117	- 4
120	113	0
109	114	- 1
117	113	0
113	115	- 2
116	115	- 2
113	114	- 1
⋮	⋮	⋮

Versuch Nr. 1^b.

111	111	Spannung ¹⁾ .
77	91	+ 20
104	93	+ 18
86	94	+ 17
96	92	+ 19
89	92	+ 19
93	91	+ 20
90	91	+ 20
⋮	⋮	⋮

Versuch Nr. 2.

100	100	1 Zuckung ohne
67	81 (+19)	Arbeit.
91	81	+ 19
77	83	+ 17

88	83	+ 17
83	85	+ 15
87	85	+ 15
⋮	⋮	⋮

Versuch Nr. 3.

97	97	1 Zuckung ohne Ar-
66	79 (+18)	beit.
89	79	+ 18
75	81	+ 16
86	81	+ 16
81	83	+ 14
87	85	+ 12
84	85	+ 12
⋮	⋮	⋮

Versuch Nr. 4.

93	93	1 Zuckung mit Ar-
120	109 (-16)	beit = 305 gmm.
87	101	- 8
104	97	- 4
93	98	- 5
101	98	- 5
97	99	- 6
101	99	- 6
99	100	- 7
⋮	⋮	⋮

Serie III. Die Belastung des Arbeitsammlers 200 g, die Spannung des Präparats 80 g.

Versuch Nr. 1^a.

98	98	1 Zuckung mit Ar-
140	123 (-25)	beit = 230 gmm.
98	115	- 17
120	111	- 13
105	111	- 13
115	111	- 13
109	111	- 13
113	111	- 13
109	111	- 13
111	120	- 12
⋮	⋮	⋮

Versuch Nr. 1^b.

101	101	Spannung.
58	76	+ 25
89	76	+ 25
68	77	+ 24
80	75	+ 26
72	75	+ 26
77	75	+ 26
74	75	+ 26
⋮	⋮	⋮

1) Siehe Anmerkung S. 240.

Versuch Nr. 2.			Versuch Nr. 4 ^a .		
82	82	1 Zuckung ohne Arbeit.	82	82	1 Zuckung mit Arbeit = ? 1).
52	64(+ 18)		120	104(- 22)	
73	65 + 17		84	99 - 17	
60	65 + 17		105	97 - 15	
70	66 + 16		91	97 - 15	
64	66 + 16		100	96 - 14	
69	67 + 15		94	97 - 15	
66	67 + 15		98	96 - 14	
69	68 + 14		95	96 - 14	
⋮	⋮		⋮	⋮	
Versuch Nr. 3.			Versuch Nr. 4 ^b .		
80	80	1 Zuckung ohne Arbeit.	96	96	Spannung.
53	64(+ 16)		57	73 + 23	
76	66 + 14		86	74 + 22	
62	68 + 12		68	73 + 23	
73	68 + 12		80	75 + 21	
68	60 + 10		72	75 + 21	
73	71 + 9		78	76 + 20	
71	72 + 8		74	76 + 20	
⋮	⋮		⋮	⋮	

Um die Uebersicht zu erleichtern, wollen wir diese Versuche in einer Tabelle zusammenstellen, wo wir die aus der zweiten Oscillation berechnete Gleichgewichtslage als Maass der Temperaturwechselungen anwenden.

Versuche vom 13. Januar 1881	}	Arbeit	Spannung	Ausschlag
		0	90	+ 18
		472	90	- 13
		446	90	- 12
		0	90	+ 13
		0	90	+ 10
Versuche vom 15. Januar 1881	}	356	90	- 7
		Arbeit	Spannung	Ausschlag
		0	90	+ 37
		0	90	+ 25
		409	90	- 21
		409	90	- 23
		366	150	- 4
		0	150	+ 19
		0	150	+ 18
		305	150	- 8
		230	80	- 17
0	80	+ 17		
0	80	+ 14		
?	80	- 17		

1) Die Grösse der Arbeit nicht notirt.

Durchmustern wir zuerst die erste Versuchsserie. Bei den Versuchen 1, 4 und 5 war die untere Sperreinrichtung des Arbeitsammlers abgeschraubt worden, so dass die Muskeln nach beendigter Zuckung dieselbe Spannung hatten wie am Anfang der Zuckung und das Gewicht zu derselben Grösse wie am Anfang des Versuches herabgesunken war. Keine äussere mechanische Arbeit war also ausgeführt worden. Die ganze Arbeit, die die Muskeln bei ihrer Kontraktion verrichtet hatten, indem sie den Hebel und das Rad des Arbeitsammlers in Bewegung setzten und das Gewicht auf Kosten der chemischen Spannkraft, die in den Muskeln angesammelt waren, erhoben, diese ganze Arbeit wurde wieder, als das Gewicht zurücksank, rückgängig und musste bei der von uns vorgenommenen Anordnung im Präparate in der Form von Wärme wiedergefunden werden. Auch giebt die Bussole an, dass die Temperatur des Präparats gewachsen ist.

In den Versuchen 2, 3 und 6 dagegen liess ich die untere Sperreinrichtung des Arbeitsammlers funktioniren. Am Ende der Zuckung fiel das Gewicht also nicht zu der Höhe zurück, die es am Anfang der Zuckung innehatte, sondern es blieb ein wenig erhoben. Hier war also eine positive mechanische Arbeit verrichtet worden. Sehen wir nun nach, wie es sich mit der Wärmeerzeugung verhält, die man gewohnt ist als eine natürliche und stetige Begleiterin jeder Muskelzuckung zu betrachten, so begegnet uns die überraschende Entdeckung, dass sie hier ausgeblieben zu sein scheint, ja dass die Muskeln nach der Zuckung sogar kälter geworden als vorher. Wie soll man dies erklären? Vielleicht beruht alles auf einem verhängnissvollen Versehen, einem Fehler in der Anordnung der Versuche. Dies war in der That unsere eigene Ueberzeugung, als das Phänomen uns zum ersten Male gerade in der oben angeführten ersten Versuchsserie begegnete, die übrigens als keine Musterserie gelten kann in Anbetracht der schnellen Wanderung, die die Nullage der Magnetnadel während der Zeit der drei letzten Versuche vornimmt, eine Wanderung, über deren Ursache in unserem Protokolle nichts notirt worden ist. Die folgenden Versuche, die wir um das fragliche Phänomen zu kontrolliren und näher zu studiren angestellt haben, haben uns gezeigt, dass die Abkühlung der Muskeln in der That keine Folge einer fehlerhaften Versuchsanordnung sein kann, sondern dass die Ausschläge der Bussole wahrscheinlich eine wenigstens ebenso treue Abspiegelung der Temperaturveränderungen des Muskels während der hier gegebenen Verhältnisse wie während anderer Versuche der hierher gehörigen Art sind. Hie und da finden wir auch in der Litteratur Andeutungen davon, dass auch Andere bei ihren Experimenten solche „paradoxe“ Aus-

schläge beobachtet haben. So z. B. scheint es uns wahrscheinlich, dass die „negativen Wärmeschwankungen“ von *Solger*¹⁾ mit diesem Phänomen zu schaffen haben, und *Danilewsky*²⁾ sagt ausdrücklich, dass er dieses Phänomen beobachtet und sogar zum Gegenstand besonderer Versuche gemacht habe, aus denen hervorgeht, dass die Abkühlung sich besonders dann zeigte, wenn der Muskel schwach belastet war. Gleichfalls fanden auch *Meyerstein* und *Thiry*³⁾, dass die negative Wärmefluktuatation sich am grössten zeigte, wenn die Belastung klein war.

Nichts liegt näher, als die Vermuthung, dass diese Abkühlung des Muskels einen Umsatz der Wärme des Muskels in Arbeit nach der Mayer'schen Hypothese zuzuschreiben ist. Da es von teleologischem Gesichtspunkte aus wünschenswerth erscheint, dass der Muskel so sparsam wie möglich arbeitet so kann nichts zweckmässiger sein, als ihn alle die bei der Reizung freigemachten chemischen Spannkraften und dazu einen Theil seiner eigenen Wärme in Arbeit umsetzen zu lassen. Kann man länger bezweifeln, dass Wärme zu Arbeit im Muskel umgesetzt wird? Keine andere Erklärung scheint uns denkbar, vorausgesetzt nämlich, dass wir annehmen, dass der Muskel bei der Dehnung nicht erwärmt und bei elastischer Zusammenziehung nicht abgekühlt wird. Da nun eine derartige Annahme sich als unhaltbar erwiesen hat, müssen wir noch an eine andere Erklärung denken und zusehen, ob dieses Phänomen vielleicht mit der Weber'schen Hypothese übereinstimmen möchte. Wir dürfen nicht vergessen, dass bei den hier besprochenen Versuchen der Muskel am Ende jedes Versuches eine geringere Spannung hat als am Anfang. Schon aus diesem Grunde möchte man vermuthen, dass der Muskel bei seiner elastischen Zusammenziehung eine genügende Wärmemenge gebunden habe, um an Temperatur zu verlieren, ungeachtet eines kleineren Wärmezuschusses aus dem die Kontraktion hervorrufenden Stoffumsätze. Derart ist die Erklärung, die *Danilewsky* seinen oben besprochenen Versuchen beifügt. Und in der That, wir haben nichts dagegen einzuwenden; wir erinnern nur, dass dies von der Voraussetzung ausgeht, dass der arbeitende Muskel bei der Dehnung erwärmt und bei Zusammenziehung abgekühlt wird, ebenso wie der ruhende. Natürlich darf man nicht übersehen, dass der Weg, auf welchem der Muskel von dem einen zu dem anderen Spannungszustande gekommen ist, hier ein ganz anderer ist, als derjenige, dem er bei den Dehnungs-

1) Studien des physiologischen Instituts zu Breslau Bd. 2, S. 125.

2) a. a. O.

3) a. a. O.

versuchen folgt; und wie wir schon erwiesen haben, ist es von wesentlicher Bedeutung für die Temperatur eines Körpers, auf welchem Wege er aus dem einen in den anderen Zustand übergeführt wird. Man kann ja einen Muskel von einer höheren zu einer niedrigeren Spannung überführen, z. B. entweder so, dass man die Spannung durch alle dazwischen liegenden Stadien allmählich vermindert, oder so, dass man sie unmittelbar von dem einen Spannungsgrade zu dem anderen übergehen lässt. Wenn dabei die Schlussspannung = 0 ist, so hat der Muskel im vorigen Falle eine äussere sowohl als eine innere Arbeit auf Kosten seiner innewohnenden Energie auszuführen, im letzteren Falle dagegen nur eine innere Arbeit. Diese innere Arbeit darf jedenfalls nur auf der Anfangs- und Schlussspannung beruhen und also in beiden Fällen dieselbe sein. Die Temperaturherabsetzung muss aber im vorigen Falle grösser sein. Keinem von diesen Wegen ist die Entlastung bei unseren Versuchen gefolgt.

Eine nähere Analyse des Weges, auf welchem der Muskel hier von seiner Anfangsspannung zu seiner Schlussspannung gekommen ist, ist daher für unser Problem von der grössten Bedeutung. Leider wurden die Experimente nicht unter solchen Verhältnissen ausgeführt, dass wir eine solche Analyse jetzt geben können. Auf dem Wege der Induktion diese Frage zu lösen, hat sich auch als unmöglich erwiesen. Einige Versuche, die wir noch in den letzten Tagen gemacht, zeigten nämlich, dass der Weg, auf welchem der Muskel bei einer Zuckung von der einen zur anderen Spannung übergeht, in so hohem Grade auf äusseren Umständen und auf der Individualität des Muskels beruht, dass jedes apriorisch konstruirte Schema verworfen werden muss. Belege erhärten diese Behauptung. Die Weise, auf welche wir dieselben gewonnen, ist die folgende.

Das vertikal hängende Muskelpräparat wird mit dem oberen Ende an einen Seidenfaden befestigt, der um die Achse eines Schreibhebels geschlagen und an eine steife Spiralfeder gebunden worden. Die Achse des Schreibhebels ist horizontal und der ausserordentlich leichte Hebelarm bewegt sich um die Vertikallage. An das untere Ende des Muskels ist ein berusstes Kartonblatt befestigt, das der Bewegungsebene des oben genannten Schreibhebels parallel hängt. Um diese Stellung zu schützen, ist der untere Rand des Kartonblattes mit dem unteren Ende eines leichten und steifen Hebels (des Steuerhebels) durch ein zweckmässiges Zwischenstück senkrecht gegen die Ebene des Blattes befestigt worden. Jeder Theil der Schreibplatte muss also bei der Kontraktion des Muskels sich in vertikaler Richtung bewegen, ebenso viel als das untere Ende des Muskels, während das obere fast unbeweglich bleibt.

Die von dem Schreibehebel des Spannungsmessers auf die Weise geschriebenen Kurven beziehen sich daher auf ein Koordinatensystem, wo die vertikale Ordinate die Längenvariationen des Muskels angiebt und die bogenförmige Abscisse der Spannung proportional ist. Wir haben die Versuche damit eingeleitet, dass wir diese Abscisse aufgezeichnet, wobei wir in der Weise verfahren, dass wir das untere Ende der Spiralfeder der Achse des Spannungsmessers näherten, während der Muskel nur mit der Schreibplatte und dem dazu gehörigen Steuerhebel, zusammen nicht völlig 5 g, belastet war. Wir haben also die Ordinaten ohne bedeutende Korrektur von der also aufgezeichneten Bogenlinie in vertikaler Richtung und die Abscissen parallel mit dieser Linie zu rechnen. Die Figuren 15—18, Taf. II zeigen nun einige von den Experimenten, die wir mit dieser Einrichtung gemacht¹⁾.

Fig. 15 ist von einem doppelten *Musculus gracilis* eines ungarischen Frosches aufgezeichnet worden. Der Punkt 0 entspricht der Länge und Spannung des Muskels bei der Belastung von 5 g. Die davon nach oben gehende Kurve ist die Belastungskurve, die durch das Anhängen eines Gewichtes von 100 g an das äusserste Ende des Steuerhebels, also vertikal unter dem Muskel, gezeichnet wurde. Als nun das Präparat durch einen Induktionsschlag direkt gereizt wurde, wurde die komplizierte Kurve erzeugt, die Fig. 15 zeigt. Wie viel Arbeit der Muskel bei der Verkürzung verrichtet und wie viel er bei der Verlängerung absorbiert, dürfte schwer aus dieser Figur exakt zu berechnen sein, zumal die eigenen Schwingungen der Spiralfeder ihre Wirkungen eingemengt und somit die Figur kompliziert haben. Allein approximativ den Unterschied zwischen der positiven und negativen Arbeit zu berechnen, das ist keine Schwierigkeit. Sie wird von der zwischen den beiden Kurven eingeschlossenen Oberfläche repräsentirt. Bei dem Versuche, dessen Resultat in Fig. 16 dargestellt wird, ist dasselbe Präparat angewandt worden. Der einzige Unterschied ist der, dass das Gewicht von 100 g nicht unmittelbar an den Hebel befestigt wurde, sondern ein Stück Kautschuk den Zusammenhang vermittelte. Fig. 17¹ ist von einem mit 100 g und dazwischen eingeschobenem Kautschukstreifen belasteten *Doppelgastrocnemius* geschrieben worden. Fig. 17² von demselben Präparat mit unmittelbarer Belastung und Fig. 17³ von denselben Muskeln mit derselben Belastung, aber mit dazwischen eingeschobenem

¹⁾ Diese Experimente sind im physiologischen Laboratorium zu Upsala im Januar 1885 gemacht worden.

bedeutend steiferem Kautschukband. In der Figur 17³ sind die Zuckungen drei an Zahl, eine mit etwas schwächerer Reizung. Fig. 18¹ ist ebenfalls von einem Doppelgastrocnemius mit unmittelbarer Belastung von 100 g gezeichnet worden. Fig. 18² ist in der Weise aufgenommen, dass das Gewicht von 100 g durch einen Faden unmittelbar über dem unbelasteten Hebel schwebend gehalten wurde, wonach der Faden plötzlich abgeschnitten wurde, und das Gewicht somit auf den Hebel zu ruhen kam und den Muskel dehnte.

Diese Experimente lehren uns, wie unberechenbar die Arbeit ist, die der Muskel bei seiner Kontraktion verrichtet; sie lehren uns weiter, dass nur unter ganz exceptionellen Verhältnissen der Muskel bei der Ausdehnung demselben Wege folgt wie bei der Zusammenziehung. Wir haben in Betreff des ruhenden Muskels (und des Kautschuks) schon gezeigt, welche Bedeutung dies für die Temperatur des Muskels (bezw. des Kautschuks) hat, und wir sehen keinen Grund, nicht anzunehmen, dass dieselben oder ähnliche Gesetze für die Dehnung des arbeitenden Muskels gelten wie für den ruhenden. Hat also der Muskel bei seiner Kontraktion mehr Arbeit verrichtet als bei seiner Wiederausdehnung, so sollen wir den Unterschied entweder in der Form mechanischer Arbeit oder in der Form einer äquivalenten Wärmemenge, oder theils in jener, theils in dieser Form wiederfinden. Ist die äussere Arbeit = 0, wie bei einer gewöhnlichen Muskelzuckung, wobei der Muskel nachher dieselbe Länge und Spannung wie vorher hat, so sollte sich der ganze Unterschied als Wärme, bezw. Abkühlung zeigen, sei es innerhalb des Muskels, sei es in anderen Theilen des beweglichen Versuchsapparates. Besonders sind die Temperaturverhältnisse der Kautschukbänder bei denjenigen Experimenten verdächtig, in welchen diese mit zum Apparat gehören.

Wir überlassen einer folgenden Arbeit die näheren Untersuchungen, zu welchen der Anfang hier gegeben worden ist. Das Angeführte ist doch schon genug, um uns zu erlauben, den allgemeinen Grundsatz auszusprechen, dass myothermische Versuche mit genauer Kontrolle der Länge und Spannung des Muskels während des ganzen Verlaufes des Versuches ausgeführt werden müssen.

Was unser Hauptproblem betrifft, so kann es ja nicht verneint werden, dass Wärme bei der Kontraktion des Muskels gebunden wird, oder, wenn man das lieber will, in mechanische Arbeit umgesetzt wird, wenn auch dies nicht in der Weise geschieht, wie sich Mayer gedacht hatte. Auf der anderen Seite ist damit die Weber'sche Anschauungs-

weise nicht umgestossen worden, sondern die thermischen Verhältnisse bei der Muskelkontraktion können sehr gut mit dieser Theorie übereinstimmen. Was erfordert wird, ist nur eine Hilfsannahme, dass nämlich der arbeitende Muskel bei der Dehnung abgekühlt wird, ebensowohl als dies bei dem ruhenden wahrscheinlich der Fall ist. Vielleicht müsste man auch annehmen, dass die Ueberführung des Muskels in den arbeitenden Zustand unter verschiedenen äusseren und inneren Verhältnissen mit grösserer und kleinerer Wärmeerzeugung geschieht.

X.

Myothermische Fragen und Versuche.

Von

A. Fick *).

(Mit Tafel II, Fig. 19 und 20.)

Die Ueberschrift der nachfolgenden Mittheilungen soll andeuten, dass ich mindestens ebensoviel Gewicht lege auf die Fragestellung und deren Erörterung, als auf die thatsächlichen Ergebnisse der mitgetheilten Versuche. Trotz der vielen Zeit und Mühe, die ich auf die Versuche verwendet habe, ist es mir nämlich nicht gelungen, die gestellten Fragen mit ganz apodiktischer Gewissheit zu entscheiden, aber die Fragen selbst scheinen mir so fundamentaler Natur, dass ich sie schon jetzt mit dem gewonnenen Versuchsmaterial beleuchten will, in der Hoffnung, dass sich dadurch vielleicht auch andere Forscher angeregt finden, zu ihrer Lösung beizutragen.

Die eigentlich ursprüngliche Thatsache der Muskelphysiologie ist diese: Wenn man einem Muskelbündel einen Reizanstoss mittheilt, so wächst seine Spannung, die Verkürzung ist erst eine sekundäre Erscheinung, die überhaupt nur unter gewissen äusseren Bedingungen eintreten kann, während die Vermehrung der Spannung unter allen Umständen, insbesondere auch bei absoluter Verhinderung der Verkürzung eintritt. Wie man den zeitlichen Verlauf dieser Spannungsänderung bei gleichbleibender Länge untersuchen und graphisch darstellen könne, habe ich in meiner vor 2 Jahren veröffentlichten

*) Aus Verhandlungen der physikalisch-medizinischen Gesellschaft zu Würzburg. N. F. Bd. 18. 1884.

Abhandlung über „Arbeitsleistung und Wärmeentwicklung bei der Muskelthätigkeit“ (Leipzig Brockhaus 1882, Internationale Bibliothek Bd. LI.) ausführlich beschrieben und für die so erhaltene Kurve den Namen „isometrische“ Zuckungskurve vorgeschlagen, und im Gegensatz dazu für die schon oft untersuchte Kurve, welche ein masseloser Hebel zeichnet, an welchem dem Muskel eine konstante Kraft entgegenwirkt, den Namen der „isotonischen“ Zuckungskurve. Selbstverständlich kann man ebenso auch den tetanischen Zustand des Muskels „isometrisch“ verlaufen lassen.

Es entsteht nun die Frage, ob während eines solchen Vorganges ein Vorrath von mechanischer potentieller Energie vorhanden ist, der zu mechanischer Leistung verwendbar ist, ohne dass diese mechanische Leistung durch einen neuen besonderen Aufwand an potentieller chemischer Energie (durch eine neue Verbrennung) kompensirt zu werden brauchte. Auf den ersten Blick scheint es sich ganz von selbst zu verstehen, dass diese Frage unbedenklich zu bejahen sei. Man hat ja die potentielle Energie in der Kraft, mit welcher der Muskel an dem damit verknüpften Hebel zieht, sichtbar vor Augen und es scheint, dass sie bereit ist, ohne Weiteres mechanische Arbeit zu leisten, sowie man nur den Hebel ihrer Wirkung frei überlässt.

Wenn man diese Annahme zulässt, so folgt aus dem Prinzip der Erhaltung der Energie weiter: Im ersten Stadium einer isometrischen Zuckung wird nicht das volle Aequivalent der von den chemischen Kräften geleisteten Arbeit an Wärme im Muskel vorhanden sein, sondern ein Theil dieser Arbeit chemischer Kräfte ist zur Erzeugung der vorhandenen potentiellen mechanischen Energie verwendet. Es ist nun allerdings gar keine Aussicht vorhanden, diese Folgerung direkt experimentell zu prüfen.

Im zweiten Stadium einer isometrischen Zuckung muss natürlich die verschwindende potentielle mechanische Energie in Wärme verwandelt werden. Ob während dieses Vorganges auch noch von neuem chemische Kräfte Arbeit leisten und ein ferneres Wärmequantum erzeugen, ist nicht wohl auszumachen. Jedesfalls ist durch vollständigen Ablauf einer isometrischen Zuckung eine Wärmemenge im Muskel entstanden genau äquivalent der während derselben von chemischen Kräften geleisteten Arbeit.

Zur Erläuterung der entwickelten Anschauung will ich ein Modell beschreiben, das, wenn man es herstellte, ganz ähnlich wie ein Muskel bei der Zuckung funktionieren würde. Man stelle sich eine Anzahl flacher Dosen von Wellblech vor, wie sie in den Aneroidbarometern

zur Verwendung kommen. Sie seien parallel über einander mit geeigneten Zwischenräumen im inneren eines sehr dünnwandigen Kautschukschlauches rings am Rande herum befestigt. In jeder der hermetisch geschlossenen luftleeren Dosen befinde sich ein gewisses Quantum Schiesspulver und ein Körper, welcher die bei Verbrennung des Schiesspulvers entwickelten Gase rasch absorbiert. Jede Dose sei in der Mitte ihrer oberen und unteren Endfläche noch mit einem Häckchen versehen, und seien diese Häckchen so gestellt, dass sie in einander einspringen, wenn die obere Fläche der einen Dose sich der unteren der anderen bis zu einer gewissen Grenze nähert. Endlich sei noch eine Einrichtung angebracht, durch welche die Häckchen sehr kurze Zeit nach dem Einspringen wieder ausgelöst werden. Dies könnte durch eine neue Explosion bewerkstelligt werden oder auch ohne merklichen Aufwand von Arbeit.

Wir denken uns jetzt ein solches Modell oben und unten angeknüpft an unbewegliche starre Körper und zwar im leeren Raume, damit wir die beim Aufblähen der Dosen gegen den Luftdruck geleistete Arbeit vernachlässigen können. In einem gewissen Augenblicke werden nun die eingeschlossenen Pulvermassen gleichzeitig entzündet. Die Verbrennungsgase werden sofort die Dosen aufblähen und die Häckchen in einander einspringen. Da aber die Spannung der Gase durch die Absorption sofort aufhört, wird jede der Dosen vermöge der elastischen Spannung der Wellblechflächen ihrer ursprünglichen Gestalt zustreben, d. i. das ganze System wird sich wie ein gedehnter elastischer Strang verhalten. Die bei der Pulververbrennung von den chemischen Verwandtschaftskräften geleistete Arbeit hat erzeugt 1^0 Wärme, 2^0 potentielle mechanische Energie in Form elastischer Spannung. Der augenblickliche Wärmeinhalt des Systems ist also nicht der ganze Betrag der Verbrennungswärme des Pulvers einschliesslich der Absorptionswärme der Verbrennungsgase. Die potentielle mechanische Energie, welche einem Theile dieser Verbrennungswärme äquivalent ist, kann zu mechanischer Arbeit verwandt werden, ohne dass von Neuem chemische Prozesse im Systeme stattzufinden brauchten. Natürlich ist dies nur möglich in der kurzen Zeit, während welcher die Häckchen ineinander gehängt bleiben. Wird nicht während dieser kurzen Zeit das untere Ende des Systems beweglich gemacht, so springen nach der vorausgesetzten Einrichtung die Häckchen wieder auseinander, die einzelnen Dosen schnellen wieder in ihre ursprüngliche Form zusammen, die zeitweise vorhanden gewesene Spannung (mechanische potentielle Energie) verschwindet und unter

Vermittelung der inneren Reibungswiderstände der Wellbleche wird eine äquivalente Wärmemenge der Systeme frei, so dass schliesslich die ganze Verbrennungswärme des Pulvers als solche im Systeme vorhanden ist. Man hätte also, wenn das untere Ende des Systemes befestigt bleibt, einen Vorgang ganz analog einer isometrischen Muskelzuckung vor Augen: durch Arbeit chemischer Kräfte entsteht Wärme und potentielle mechanische Energie und die letztere verschwindet nach kurzer Zeit wieder, indem an ihrer Stelle eine äquivalente Wärmemenge entsteht.

Würde dem Systeme, solange die Häckchen zusammenhalten, gestattet, sich mit allmählicher Entlastung¹⁾ zusammenzuziehen, so hätte man wie bei einer Muskelzuckung unter gewissen Umständen einen Theil der Arbeit der chemischen Verwandtschaftskräfte zu mechanischer Leistung definitiv verwendet und es wäre schliesslich weniger Wärme im System, als den stattgehabten Verbrennungen entspricht. Liesse man aber in einem Falle der letzteren Art die gehobene Last schliesslich wieder herunterfallen, so würde die zeitweise zu mechanischer Leistung verwendete Arbeit der chemischen Kräfte zuletzt wieder durch innere Reibung bei der Erschütterung in Wärme verwandelt sein und wir hätten die ganze Verbrennungswärme als solche im System und zwar wäre es genau dieselbe Wärmemenge, welche bei isometrischem Verlaufe des Vorganges entsteht, denn die zeitweise vollführte mechanische Leistung war ohne neue Verbrennung erfolgt lediglich auf Kosten der durch die ursprüngliche Verbrennung entstandenen potentiellen Energie. Das eigentlich Charakteristische des Vorganges an dem gedachten Modelle ist dies: Chemische Kräfte haben nur zu arbeiten in dem ersten Akte desselben, in welchem mechanische potentielle Energie neben Wärme erzeugt wird. Die erstere könnte dann beliebig lange bestehen und schliesslich beliebig verwendet werden, ohne dass dazu von Neuem Verbrennungen erforderlich sein würden.

Es scheint, wie oben schon angedeutet, als müssten bei der Muskelzuckung analoge Beziehungen zwischen der Arbeit chemischer Kräfte und der mechanischen Energie stattfinden, da man ja eben die potentielle Energie als Spannung sichtbar machen kann, die zu mechanischer Verwendung ohne Weiteres bereit zu liegen scheint, man braucht ja — so sieht es aus — zu diesem Zwecke nur den ans untere Ende des Muskels angeknüpften Körper der Spannung frei zu überlassen.

¹⁾ Siehe Fick, mech. Arbeit etc. S. 43.

Ich will jetzt durch Erörterung eines anderen Modelles zeigen, dass jener Schein doch trügerisch ist und dass es möglich ist, eine sichtbare mechanische Spannung durch Aufwand chemischer Arbeit hervorzubringen, welche nicht zu mechanischen Wirkungen verwendbar ist, ohne dass von neuem chemische Anziehungskräfte eine Arbeit leisten.

Man denke sich eine eng gewundene Drahtschraube senkrecht herabhängend, oben und unten an unbewegliche Körper angeknüpft, ohne jede Spannung. Man lasse nun plötzlich den Strom einer galvanischen Kette in die Schraube eintreten, sofort wird sie durch die wechselseitige elektrodynamische Anziehung ihrer Windungen eine Spannung ausüben, die an einem „Spannungszeiger“ (wenigstens prinzipiell) sichtbar gemacht werden könnte. Dieser Entstehung von Spannung oder anscheinend verfügbarer potentiellen mechanischen Energie entspricht auch offenbar ein Ausfall an entwickelter Wärme. In der That nach den bekannten Gesetzen der Induktion und der Wärmeentwicklung durch elektrische Ströme bleibt während des Schliessungsextrastromes die im ganzen System entwickelte Wärme zurück hinter dem Aequivalent der von den chemischen Kräften in der Kette während dieser Zeit geleisteten Arbeit. In Wirklichkeit ist aber diese potentielle mechanische Energie nicht ohne Weiteres verfügbar, denn um die Spannung überhaupt aufrecht zu erhalten, bedarf es eines fortwährenden Aufwandes von chemischer Arbeit in der galvanischen Kette, da die Spannung nur so lange besteht, als der Strom fließt und mithin in der Kette chemische Prozesse stattfinden. Bei Oeffnung der Kette verschwindet die Spannung und dementsprechend wird durch den Oeffnungsextrastrom mehr Wärme frei als dem chemischen Prozesse entspricht und so dem Prinzip der Erhaltung der Energie Genüge geleistet.

Wie sich dieses Modell bei mechanischer Wirkung nach Aussen bezüglich des gesammten chemischen Umsatzes verhalten wird, ist nicht leicht zu übersehen. So viel ist klar, wenn man während der Dauer des Stromes die am unteren Ende der Schraube angeknüpfte Masse der elektrodynamischen Wirkung überlässt, so wird bei der Annäherung der Windungen an einander ein Gegenstrom induziert, mit anderen Worten, der Strom geschwächt, und mithin der Verbrauch an Brennmaterial in der Kette vermindert. Dem Prinzip der Erhaltung der Energie wird dabei genügt, indem nach Joule's Gesetz die Wärmeentwicklung in quadratischem Verhältnisse der Stromstärke d. h. noch mehr als die Verbrennung eingeschränkt wird. Oeffnet man am Ende

der Zusammenziehung der Schraube den Strom, so vermehrt, wie schon bemerkt, für einen Augenblick der gleichgerichtete Oeffnungsinduktionsstrom die Intensität des Kettenstromes und damit den Verbrauch an Brennmaterial und die Wärmeentwicklung, und zwar in höherem Maasse als diese beiden Posten bei der Schliessung des Stromes durch die Induktion des entgegengesetzten Stromes vermindert werden, denn jetzt sind die Windungen der Schraube einander näher als zu Anfang und üben also stärkere induzirende Wirkung aufeinander aus. Ob dieser Ueberschuss den Ausfall an chemischem Prozesse während der Arbeitsleistung gerade genau deckt, ihn übertrifft, oder von ihm übertroffen wird, vermag ich nicht zu übersehen. Im ersten mir sehr unwahrscheinlichen Falle würde sich unser zweites Modell dem ersten genau gleichverhalten bezüglich der aufgeworfenen Frage d. h. es hätte bei isometrischem Verlaufe des Aktes genau derselbe Verbrauch an Brennmaterial statt, wie wenn mechanische Arbeit geleistet wird.

In den beiden andern Fällen, die mir, wie gesagt, weit wahrscheinlicher vorkommen, würde beim zweiten Modelle der Verbrauch an Brennmaterial ein anderer sein, wenn mechanische Wirkung ausgeübt wird, als wenn der Akt isometrisch verläuft und zwar kostete die Unterhaltung der gleichen Spannung entweder mehr oder weniger Brennmaterial als die Zusammenziehung mit mechanischer Wirkung nach aussen. Einige freilich nur wenig genaue Versuche an einem Helmholtzischen elektrischen Motor, der sich ja ähnlich verhalten dürfte, wie die einfache elektrodynamische Drahtschraube, machen es mir wahrscheinlich, dass der Brennmaterialverbrauch der arbeitenden Maschine geringer ist als der Verbrauch bei dauernder Erhaltung der Spannung durch eine Zeit, die der Summe der Stromzeiten bei arbeitender Maschine gleich ist.

Die gewiss sehr interessante Frage, wie sich in dieser Beziehung der Muskel verhält, scheint nun mit Hilfe der in meiner oben citirten Schrift beschriebenen Methoden einer experimentellen Beantwortung zugänglich. Es würde ein Missverständniss sein, zu glauben, dass in schon veröffentlichten Versuchen Material zur Beantwortung der uns beschäftigenden Frage enthalten wäre. Allerdings hat Heidenhain schon vor geraumer Zeit die Wärmemenge, welche der gereizte und an der Verkürzung gehinderte Muskel entwickelt, verglichen mit der, welche er bei freier mechanische Arbeit leistender Zuckung liefert und bekanntlich fand er die letztere bedeutend kleiner. Dies sind aber nicht die beiden Fälle, welche es jetzt zu vergleichen gilt, denn bei der freien Zuckung ist in keinem Augenblicke die potentielle mecha-

nische Energie, welche die Arbeit zu leisten scheint, als solche sichtbar vorhanden. Um unsere Frage zu beantworten, muss der Muskelakt so geleitet werden, dass nach der Reizung zuerst ohne Verkürzung die volle Spannung (die potentielle Energie) sichtbar zu Stande kommt und dann muss ihr gestattet werden, Arbeit bei der Verkürzung des Muskels zu leisten. Da kann es sich dann zeigen, ob diese Arbeit auf Kosten der vorher zur Erzeugung der Spannung geleisteten chemischen Arbeit geschieht, oder ob neue Verbrennungen nöthig sind, oder ob vielleicht drittens die mechanische Arbeit sogar weniger Verbrennung erfordert, als die blosser weitere Erhaltung der allmählich schwindenden Spannung bei weiterem rein isometrischem Verlaufe der Zuckung bis ans Ende. Hierzu bedarf es aber der oben erwähnten neuen Methoden, welche in der citirten Schrift beschrieben sind.

Dem Versuchsplane ist nur noch eine Erinnerung vorauszuschicken.

Der gesammte Betrag des Verbrauches an Brennmaterial beim Muskelakte ist leicht zu messen, als im Muskel entstandene Wärmemenge resp. Temperaturerhöhung des Muskels, wenn man den Akt allemal so verlaufen lässt, dass schliesslich keine äussere Wirkung ausgeübt ist, dass also ein etwa zeitweilig gehobenes Gewicht schliesslich wieder herabfällt. Die beiden Arten des Zuckungsverlaufes kann man auf folgende Weise zu Stande bringen.

Bei der nachfolgenden Beschreibung der Versuche beziehe ich mich der Kürze wegen ohne Weiteres auf Seitenzahlen und Figuren meiner Schrift über „Arbeitsleistung und Wärmeentwicklung bei der Muskelthätigkeit“. Es sei das S. 11 und 166 beschriebene Präparat in der in der Fig. 1 S. 9 dargestellten Weise im Myographion befestigt, und die vordere Schneide der Thermosäule (s. S. 166) zwischen die Muskelmassen eingeschoben. Auf die Wagschale des Myographion wird ein Gewicht (meist waren es 200 g) aufgelegt und nun das den Stahlhebel mit dem Spannungszeiger verbindende Häckchen c Fig. 1 eingehängt und mittelst einer im Verbindungsstücke zwischen Muskel und Stahlhebel ausserhalb der feuchten Kammer angebrachten kleinen Schraubenvorrichtung der Hebel noch soweit gehoben, dass bei gerade gestrecktem Verbindungsfaden der Spannungszeiger auf Null einsteht. Die wirkliche Anfangsspannung des Muskels selbst ist alsdann nicht Null, sondern $\frac{1}{10}$ von der auf der Schale liegenden Last. Man kann nun durch einen auf den Nerven wirkenden Induktionsschlag eine Zuckung auslösen, welche, wenn keine weitere Vorrichtung ins Spiel tritt, isometrisch verläuft. Die Spannungskurve zeichnet sich an

die S. 95 beschriebene und Fig. 23 abgebildete Trommel an und die Ablenkung des Thermomultiplikators, aus der ersten Schwingung bestimmt, giebt das Maass für die entwickelte Wärme resp. für den Verbrauch an Brennmaterial.

Man kann nun aber den isometrischen Verlauf der Zuckung in einem beliebigen Stadium abbrechen und dem Muskel gestatten, sich zusammenzuziehen mit Hebung der auf der Wagschale liegenden Last. Hierzu dient eine Vorrichtung, deren Funktion auch ohne besondere Abbildung leicht verständlich sein wird. In der zitierten Schrift ist S. 57 schon erwähnt, dass an das den Hebel mit dem Spannungszeiger verknüpfende Häckchen ein Faden zum Abziehen desselben befestigt ist. Dieser Faden wird so an einen federnden Stahlstreif angebunden, dass er schlaff ist, wenn man den Stahlstreif niederbiegt, dass aber dieser letztere beim Emporschnellen in die Gleichgewichtslage den Faden spannt und das Häckchen abzieht. An dem freien Ende des Stahlstreifes ist nun noch ein zweiter Faden angeknüpft, der an seinem Ende ein kleines Eisenstück trägt, das so lange der Stahlstreif sich in der Gleichgewichtslage befindet, in einiger Entfernung über einem Elektromagnet schwebt. Durch Herabziehen des Eisenstückes bis zu den Polen des Elektromagnetes biegt man den Stahlstreif herunter soweit, dass das Häckchen am Spannungszeiger eingehängt werden kann, und dass dieser mithin, so lange der Elektromagnet das Eisenstückchen festhält, die Verbindung mit dem Spannungszeiger herstellt. Sowie dann aber der den Elektromagneten umkreisende Strom unterbrochen wird, schnellt der Stahlstreif auf, reisst das Häckchen ab und der Muskel kann sich zusammenziehend den Hebel aufwerfen. Nach dem Wurfe fällt er unter der Last auf der Schale wieder herab und zuletzt ist der zur Ruhe zurückgekehrte Muskel wieder wie zu Anfang mit dieser Last im Gleichgewichte, so dass keinerlei äussere Arbeit geleistet ist und man also in der entwickelten Wärme das Maass der während des ganzen Aktes geschehenen chemischen Prozesse vor sich hat.

Um nun, wie es der entwickelte Versuchsplan verlangt, in einem bestimmten Augenblicke den reizenden Induktionsschlag dem Nerven beizubringen und dann in einem bestimmten Stadium der bis dahin isometrisch verlaufenden Zuckung das Häckchen abreißen zu lassen, sind an der unteren Fläche der Trommel des Myographion zwei Zapfen angebracht, welche in je nach der Stellung kürzerem oder längerem Zeitintervalle zwei Kontakte unterbrechen. Der erste Kontakt ist eingeschaltet in den primären Strom des Induktors, dessen sekundärer

Kreis den Nerven enthält. Der zweite Kontakt schliesst den Strom des vorhin erwähnten Elektromagneten.

Ein Versuch dieser zweiten Art verläuft also folgendergestalt. Nachdem Alles wie oben beschrieben vorgerichtet ist, werden die beiden in geeignete Entfernung gestellten Kontakte geschlossen, das Häckchen des Spannungszeigers kann also eingehängt werden. Nachdem dies geschehen ist, wird die Trommel auf die loc. cit. S. 96 beschriebene Weise in Bewegung gesetzt. Sowie nun der eine Zapfen den ersten Kontakt öffnet, erfolgt der Induktionsschlag und die Zuckung verläuft anfangs isometrisch, der Zeichenstift des Spannungszeigers verzeichnet seine abwärts von der Abscissenlinie gehende Kurve, während der Zeichenstift des Hebels sich nur um eine Spur über seine Abscissenlinie erhebt und eine nahezu gerade Linie weiter zeichnet.

In dem Augenblicke, wo die Spannung den höchsten Grad erreicht hat — wir wollen annehmen, für diesen Zweck sei die Entfernung der beiden Kontakte bemessen gewesen — öffnet sich der zweite Kontakt, das Häckchen wird losgerissen, damit bricht die Kurve des Spannungszeigers plötzlich ab, sein Zeichenstift registriert einige rapide, selbständige Schwingungen und in demselben Augenblicke hebt sich der Zeichenstift des Hebels aus seiner geraden Linie, um eine Wurfkurve zu verzeichnen.

Fig. 19 giebt ein Bild von den graphischen Ergebnissen einer Versuchsreihe, welche sich aus abwechselnden rein isometrischen und mit Wurf endigenden Zuckungen zusammensetzt.

Vom ruhenden Zeichenstift des Hebels werden wagrechte Linien in der Höhe a b, vom ruhenden Zeichenstifte des Spannungszeigers wagrechte Linien c d gezeichnet. Die Schar von fast sich deckenden Kurven c e d, welche unter c d herabsteigen, ist das graphische Ergebniss derjenigen Versuche der Reihe, bei welchen die Zuckung ohne Loslassen des Hebels rein isometrisch verlief. Aus dieser Schar erheben sich zwei steil aufsteigende Striche mit 6 und mit 8 bezeichnet nach kurzem Knicke. Sie entsprechen zwei Versuchen der zweiten Art. Die steil aufsteigenden Striche stellen die Anfänge der raschen Schwingungen dar, in welche natürlich der Spannungszeiger geräth, sowie seine Verknüpfung mit dem Hebel gelöst ist. Der weitere Verlauf dieser Schwingungen ist, um die Figur nicht zu verwirren, weggelassen. In diesen mit No. 6 und No. 8 bezeichneten Versuchen unserer Reihe muss nun der Zeichenstift des grossen Hebels an den betreffenden Stellen die gerade (oder ganz leicht nach oben ausgebogene) Linie a b verlassen, um eine nach oben steigende Wurfkurve zu verzeichnen.

Die beiden Wurfkurven sind ebenfalls mit den Zahlen 6 und 8 bezeichnet. In dem Versuche No. 6 geschah, wie die Anschauung unmittelbar zeigt, die Befreiung des Muskels erst zu einer Zeit, wo die Spannung schon sehr gesunken war, daher denn auch die Wurfkurve nur eine geringe Höhe erreichte. In dem Versuche No. 8 erfolgte die Befreiung in dem Augenblicke, wo der Muskel eben das Maximum der Spannung erreicht hatte, welchem Umstande eine sehr steil ansteigende, hoch hinaufgehende Wurfkurve entspricht.

Dies eine graphische Beispiel wird den Gang der Versuche anschaulich zu machen genügen. Von den übrigen Versuchsreihen gebe ich nur die beobachteten Wärmeeffekte numerisch in tabellarischer Zusammenstellung, zu deren Verständniss nur noch wenige Worte nöthig sind.

Man weiss aus den Versuchen Heidenhains und anderer Forscher, dass die Wärmeentwicklung bei der Zuckung, auch wenn alle übrigen Bedingungen möglichst gleich gehalten werden, mit der Ermüdung abnimmt. Man kann also, wenn zwei Versuche verschiedener Art aufeinander folgen und der spätere Versuch weniger Wärme liefert nicht ohne Weiteres schliessen, dass unter den Bedingungen des späteren Versuches überall weniger Wärme frei wird als unter den Bedingungen des früheren, denn es könnte ja die Ermüdung durch den ersten Versuch allein schon die Verringerung der Wärmeentwicklung herbeigeführt haben. Diesen Ermüdungseinfluss gilt es also zu eliminiren und dies kann einigermaßen geschehen durch den von Ed. Weber in die Methodik der Muskelphysiologie eingeführten Kunstgriff. Man lässt Versuche der beiden Arten regelmässig wechseln und vergleicht das numerische Ergebniss eines Versuches der einen Art mit dem arithmetischen Mittel aus den Ergebnissen des vorhergehenden und des nachfolgenden Versuches der anderen Art.

Auf diese Art sind die Zahlen der dritten Spalte in der nachstehenden Tabelle berechnet, und es ist allemal auf gleiche Linie neben einem einzelnen Versuche in der zweiten Spalte das Mittel aus dem vorhergehenden und nachfolgenden Versuche der anderen Art in der dritten Spalte verzeichnet. Vergleichbar sind also immer nur 2 auf gleicher Linie nebeneinanderstehende Zahlen. Um leicht sichtbar zu machen, ob die grössere Ablenkungszahl einer isometrischen oder einer Wurfzuckung entspricht, sind alle Zahlen, welche sich auf Wurfzuckungen beziehen, fett gedruckt, mögen sie nun in der zweiten Spalte stehend einzelnen Versuchen entsprechen, oder als Mittel aus je zwei Wurfversuchen in der dritten Spalte stehen.

Bezeichnung der Versuchsweise.	Ablenkung des Thermo-multiplikators.	Mittel aus dem vorhergehenden u. nachfolgenden Versuche.	Bemerkungen.
Versuchsreihe vom 20. IV. 1882 Vormittags.			
Isometrisch	33		
Mit Wurf	27	29	
Isometrisch	25	29,5	
Mit Wurf	32	28	
Isometrisch	31		
Versuchsreihe vom 20. IV. Nachmittags.			
Isometrisch	18		
Mit Wurf	21	17	
Isometrisch	16	20	
Mit Wurf	19	16,5	
Isometrisch	17		
Versuchsreihe vom 26. IV. 1882.			
Isometrisch	18		
Mit Wurf	17	16,5	Wurf erst am Ende der Zuckung.
Isometrisch	15	17,5	
Mit Wurf	18	14,5	
Isometrisch	14		
Versuchsreihe vom 29. IX. 1882.			
Isometrisch	22		
Mit Wurf	22	20	
Isometrisch	18	21,5	
Mit Wurf	21	18,5	
Isometrisch	19	23,5	
Mit Wurf	26		
Versuchsreihe vom 30. IX. 1882.			
Isometrisch	30		
Mit Wurf	36	26,5	
Isometrisch	23	36,5	
Mit Wurf	37	24	
Isometrisch	25		
Isometrisch	29		Auch die graphische Darstellung dieser Versuchsreihe zeigt grosse Regelmässigkeit. Die Wurfhöhen sind meist bedeutend.
Mit Wurf	29	25,5	
Isometrisch	22	29	
Mit Wurf	29	22,5	
Isometrisch	23	28	
Mit Wurf	27	22	
Isometrisch	21	29	
Mit Wurf	31	21,5	
Isometrisch	22	28,5	
Mit Wurf	26	22,5	
Isometrisch	23	26,5	
Mit Wurf	27	22	

Bezeichnung der Versuchsweise.	Ablenkung des Thermomultiplikators.	Mittel aus dem vorhergehenden u. nachfolgenden Versuche.	Bemerkungen.
Isometrisch	21	27,5	
Mit Wurf	28	23	
Isometrisch	25		
Freie Zuckung	21		
Versuchsreihe vom 5. X. 1882.			
Isometrisch	17		In diesen Versuchsreihen waren die Wurfhöhen sämtlich sehr gering.
Mit Wurf	16	18,5	
Isometrisch	20	18,5	
Mit Wurf	21	21	
Isometrisch	22	19,5	
Mit Wurf	18	19	
Isometrisch	16	15,5	
Mit Wurf	13		
Versuchsreihe vom 16. X. 1882.			
Isometrisch	23		Sehr bedeutender Wurf.
Mit Wurf	22	22,5	
Isometrisch	23	23	
Mit Wurf	24	20	
Isometrisch	17	20,5	
Mit Wurf	17		

Ueberblickt man die vorstehende Tabelle und vergleicht die nebeneinanderstehenden Zahlen, so springt sofort in die Augen, dass mit einigen Ausnahmen die Wurfzuckungen grössere Ablenkungen des Multiplikators, also grössere Wärmemengen geliefert haben, als die isometrischen, oder dass bei den Wurfzuckungen ein grösserer Verbrauch an Brennmaterial stattgefunden hat, da ja auch bei ihnen das volle Aequivalent der Verbrennungen als Wärme erscheinen musste. Die einzige Versuchsreihe, welche durchweg ein entgegengesetztes Verhalten aufweist, ist die vorletzte, doch sind hier die Differenzen sehr gering und überdies gehört sie schon fast zu den gänzlich misslungenen, da, wie am Rande bemerkt ist, die Wurfhöhen in ihr sämtlich äusserst geringe waren. In den übrigen Reihen kommen nur einige wenige Ausnahmen vor, die man wohl besonderen Zufälligkeiten auf Rechnung zu setzen berechtigt ist. In der gelungensten und längsten von allen Versuchsreihen (30. IX. 82) kommt nicht eine Ausnahme vor und die Differenzen sind so gross, dass jeder Gedanke an Zufälligkeiten und Versuchsfehler ausgeschlossen ist. Ich glaube hiernach wenigstens mit grosser Wahrscheinlichkeit die eingangs gestellte Frage dahin beantworten

zu dürfen: Bei einer einfachen Zuckung, welche anfangs isometrisch verläuft, wird nicht in diesem ersten Stadium ein Vorrath mechanischer potentieller Energie erzeugt, welcher im zweiten Stadium ohne weitere chemische Prozesse zu mechanischer Leistung verwendbar wäre, vielmehr löst die Zusammenziehung auf der Höhe der Spannung neue chemische Prozesse aus, deren Betrag noch grösser ist als der Betrag der chemischen Prozesse, welche höchst wahrscheinlich auch dann im zweiten Stadium der Zuckung stattfinden, wenn die ganze Zuckung isometrisch verläuft.

Das Ergebniss meiner Versuche war nicht wohl vorauszusehen, man hätte eher das entgegengesetzte erwarten dürfen. In der That schien nach den Untersuchungen Heidenhain's vorzüglich die Spannung massgebend für den Stoffverbrauch. Man hätte hiernach vermuthen können, dass eine ganz isometrisch verlaufende Zuckung mehr Brennmaterial beanspruche, als eine anfangs isometrisch dann mit Verkürzung verlaufende, da bei ersterer durch längere Zeit hohe Spannungswerthe zu erhalten sind. Bei näherer Ueberlegung sieht man indessen sogleich, dass aus den bisher bekannten Erscheinungen überhaupt keine begründete Vermuthung über das zu erwartende Ergebniss der hier mitgetheilten Versuche geschöpft werden konnte, da die letzteren unter ganz abweichenden Bedingungen angestellt sind, die sich nur mit Hilfe der neuen Methoden verwirklichen liessen. Die einzigen älteren Versuche, welche mit den vorliegenden in einigen Punkten Aehnlichkeit haben, sind die Heidenhain'schen Versuche mit Ueberlastung, und ich vermute in der That, dass bei solchen Versuchen vielleicht unter Umständen eine Zuckung mit überwindbarer Ueberlastung eine grössere Wärmemenge liefert als eine mit unüberwindlicher (isometrische), obgleich bei Ueberlastungsversuchen anders wie bei der gegenwärtigen die Zusammenziehung immer nur in das Stadium der wachsenden Spannung fallen kann.

Nehmen wir als bewiesen an, dass bei einer einfachen Zuckung niemals ein Vorrath von mechanischer potentieller Energie verfügbar wird, oder ohne neue Verbrennung wie die Energie einer gespannten Feder zu mechanischen Leistungen verwendet werden kann, so könnte man doch immer noch vermuthen, dass sich die Sache beim Tetanus anders verhielte. Auf jeden Tetanus folgt eine oft sehr lange dauernde Verkürzung des Muskels, die nur

sehr allmählich schwindet und die wohl jeder geneigt ist anzusehen als einen neuen Gleichgewichtszustand — gewissermassen als eine Schrumpfung — während dessen im Innern der Muskelsubstanz keine lebhaften chemischen Prozesse stattfinden. Dieser neue Zustand ist um so stärker entwickelt und dauert um so länger, je länger der Tetanus gedauert hat. Lässt man einen Tetanus mit Hilfe eines Spannungszeigers isometrisch verlaufen, so zeigt diese Vorrichtung nach beendetem Reize den veränderten Zustand der Muskeln in einem Rückstande von Spannung an, wie das gewöhnliche Myographion den Rückstand der Verkürzung. Hier wo es sich um einen ganze Sekunden dauernden Zustand handelt, drängt sich doch von Neuem die Frage auf: Sollte da nicht bei verhinderter Verkürzung potentielle Energie in rein mechanischer Form vorhanden sein, die ohne neue Steigerung des chemischen Prozesses verwendbar ist. Ich sage mit Absicht „Steigerung des chemischen Prozesses“, denn irgend ein chemischer Prozess muss ja in dem nach beendetem Tetanus allmählich sich wieder ausdehnenden resp. erschlaffenden Muskel stattfinden, da ja ohne innere Veränderung die Beziehung zwischen Spannung und Länge der Fasern auch keine Aenderung erfahren könnte. Wir werden uns aber diesen Prozess doch von ganz anderer Art vorstellen, als den, welcher die Spannung resp. die Verkürzung ursprünglich erzeugt und dass dieser wieder angefacht werden sollte lange nach Aufhören des Reizes durch die blosse Freigebung des Muskelendes hat wenig Wahrscheinlichkeit.

Ich habe versucht, auch diese Frage experimentell zu entscheiden. Die Aufgabe ist jetzt offenbar folgende: Der Muskel ist während einer genau bestimmten Zeit (vom Nerven aus) zu tetanisiren. Während der Dauer des Reizes ist er allemal an der Verkürzung zu verhindern. Nach Beendigung des Reizes, während die Spannung sinkt, ist dann in Versuchen einer Art dem Muskel eine gewisse Masse zum freien Emporschnellen zu überlassen, während er bei den Versuchen der anderen Art bis zu vollständiger Wiedererschaffung an der Verkürzung gehindert bleibt. In allen Fällen aber wird die Erwärmung durch Thermosäule und Multiplikator gemessen. Es braucht wohl kaum ausdrücklich erwähnt zu werden, dass auch hier in den Versuchen mit mechanischer Arbeit, diese letzteren durch schliessliches Herabfallen der zeitweise gehobenen Last wieder rückgängig gemacht wird.

Zur Lösung dieser Aufgabe dienten im wesentlichen dieselben Vorrichtungen wie zu den Zuckungsversuchen. Nur mussten zur Reizung der Nerven und zum Abreissen des Myographionhebel mit dem Spannungszeiger verknüpfenden Häckchens etwas andere Veranstaltungen

getroffen werden. Zum Tetanisiren diente der in Ludwigs Laboratorium konstruirte von Bohr¹⁾ beschriebene Schlagwähler, so justirt, dass er nur Oeffnungsschläge liefert. Ich muss indessen hier beiläufig sagen, dass ich bei dieser sowohl wie bei vielen unten zu beschreibenden Versuchen den sehr sinnreich konstruirten Apparat keineswegs einem gewöhnlichen Wagner'schen Hammerwerke sehr überlegen fand, bezüglich der Gleichmässigkeit des erzeugten Tetanus. Um die vom Schlagwähler gelieferte unbegrenzte Reihe von Induktionsschlägen während einer begrenzten immer gleichen Zeit auf den Nerven des Präparates wirken zu lassen, diente folgende Vorrichtung. Ein grosses Pendel mit Laufgewicht an der oberen Verlängerung der Stange (ähnlich einem Metronom), wurde immer aus derselben Elongation von einem Elektromagnet losgelassen und nach Vollendung seines Hin- und Herschwingens von demselben wieder aufgefangen, indem der Strom des Elektromagnets nur für ganz kurze Zeit unterbrochen und dann wieder hergestellt wurde. An dem Pendel ist ein Platindrahtbügel befestigt, dessen beide Enden beim Hinschwung in zwei Quecksilbergefässe eintauchen und sich also beim Rückschwunge wieder herausheben. Die Zeit, während welcher der Bügel eine Brücke zwischen den beiden Quecksilbergefässen bildet, kann somit verändert werden durch höher und tiefer Stellen der Gefässe oder durch Aenderung der Schwingungsdauer des Pendels, die bis auf 4" gebracht werden kann. Die beiden Quecksilbergefässe mit dem Bügel bilden einen Theil des Kreises, in welchem die sekundäre Rolle des Induktionsapparates des Schlagwählers und des Nerven enthalten sind, so dass der Nerv so lange Schläge erhält, als der Bügel mit beiden Enden in Quecksilber eintaucht.

Durch einen etwas verwickelten Kunstgriff, dessen Beschreibung füglich unterbleiben kann, unterbricht das Pendel kurz nach Auftauchen des Bügels aus dem Quecksilber den Strom desjenigen Elektromagnets, der die Feder am Myographion hindert, das Häckchen vom Hebel abzureissen. Die Zwischenzeit kann ebenfalls durch Verstellung zweier Quecksilbergefässe verlängert und verkürzt werden. Wird diese zweite Vorrichtung gar nicht in Spiel gesetzt, so bleibt das Häckchen des Spannungszeigers am Hebel hängen und das Stadium der Erschlaffung nach dem Tetanus verläuft ebenso isometrisch wie dieser selbst.

Der Ausführung recht entscheidender Versuche stellen sich, wie man leicht sieht, eigenthümliche, in der Natur der Sache liegende

¹⁾ Arch. f. Anat. u. Physiolog., physiolog. Abth. 1882. S. 223 u. ff.

Schwierigkeiten in den Weg. Man sollte nämlich eigentlich den auf den Tetanus folgenden Kontrakturzustand in recht hohem Maasse entwickeln. Dazu gehört aber ein lange dauernder Tetanus und ein solcher ist für unsere Versuche aus verschiedenen Gründen nicht verwendbar. Einmal ermüdet ein lange dauernder Tetanus den Muskel so, dass nicht viele vergleichbare Versuche nach einander mit demselben Objekt angestellt werden können. Zweitens wird bei einem lange dauernden Tetanus schon ohnehin so viel Wärme entwickelt, dass die kleinen Unterschiede, welche bei den zwei Versuchsweisen zu erwarten sind, leicht durch andere zufällige Unterschiede verwischt werden können. Endlich muss die Dauer des ganzen Versuches kleiner sein als die Schwingungsdauer der Magnetnadel. Man kann somit die Dauer des Tetanus nicht über 1 oder höchstens 2" Sekunden ausdehnen, und auf einen so kurz dauernden Tetanus folgt auch nur ein kurz dauernder Kontrakturzustand. Da muss denn bei den Wurfversuchen die Auslösung des Hebels sehr kurze Zeit nach Beendigung des Reizes bewerkstelligt werden, was eine sehr subtile Einstellung der diese Auslösung bewirkenden Stromunterbrechung erfordert. Da aber die dazu dienende Vorrichtung in den Tetanusversuchen nicht so einfach sein konnte wie in den Zuckungsversuchen, so traten sehr leicht Störungen durch zu frühe oder zu späte Auslösung des Myographionhebels ein. Dazu kommt noch, dass Tetanusversuche, selbst wenn die Dauer des Tetanus auf 1 bis 2" beschränkt bleibt, den Muskel viel mehr verändern als Zuckungsversuche. Es hat daher viel grössere Schwierigkeiten, eine regelmässige Versuchsreihe mit Tetanus als mit Zuckung zu Stande zu bringen und man begreift, dass unter den vielen Versuchsreihen, die ich angestellt habe, nur wenige als wirklich gelungen betrachtet werden konnten.

Der Gang eines Tetanusversuches mit Wurf, im Stadium des Wiedererschlaffens wird anschaulich durch Fig. 20 Tafel II, welche die graphische Darstellung eines solchen Versuches in genauer Kopie giebt. Die Kurven erscheinen weniger gestreckt, weil die Myographion-Trommel nicht so schnell gedreht wurde, wie in den Zuckungskurven. Man sieht, wie die Kurve des Spannungszeigers, die unter die wagrechte Linie a b herabgeht, beim Punkte c schon wieder anfängt sich aufwärts zu biegen, den Beginn der Erschlaffung beim Aufhören des Reizes anzeigend. Im Punkte d knickt sie sodann plötzlich in einen Zickzack ab, der die freien Schwingungen des losgelassenen Spannungszeigers zur Darstellung bringt. Der Zeichenstift des Hebels erhebt sich aus der horizontalen f g nur eine Spur, solange der Hebel mit

dem Spannungszeiger verknüpft ist, beim Punkte h aber, zeitlich entsprechend dem Punkte d in der Spannungskurve, steigt der frei gewordene Hebel schnell auf und sein Zeiger zeichnet die in einige Schwingungen auslaufende Wurfkurve h l m. Die Dauer der Reizung betrug in allen Versuchen etwa 1,33“.

Die numerischen Ergebnisse von 4 einigermaßen regelmässig verlaufenen Versuchsreihen sind in nachstehender Tabelle verzeichnet, die nach den Erklärungen über die Tabelle S. 259 ohne Weiteres verständlich ist. Auch sind, um die Vergleichung zu erleichtern, alle Zahlen, welche auf Wurfversuche Bezug haben, fett gedruckt.

Bezeichnung der Versuchsweise.	Ablenkung des Thermo-multiplikators.	Mittel aus dem vorhergehenden u. nachfolgenden Versuche.	Bemerkungen.
--------------------------------	--------------------------------------	--	--------------

Versuchsreihe vom 20. IV. 1883.

Isometrisch	99	
Mit Wurf	101	89,5
Isometrisch	80	89,5
Mit Wurf	78	72,5
Isometrisch	63	68
Mit Wurf	58	56,5
Isometrisch	50	53
Mit Wurf	48	47
Isometrisch	44	44,5
Mit Wurf	41	40
Isometrisch	36	36,5
Mit Wurf	32	

Versuchsreihe vom 23. IV. 1883.

Isometrisch	90		Die Kurven dieser Reihe zeigen bei den Wurfversuchen eine sehr frühe Auslösung des Hebels, vielleicht noch vor vollständigem Ablauf des Reizes.
Mit Wurf	109	76,5	
Isometrisch	63	107	
Mit Wurf	105	61	
Isometrisch	59	104,5	
Mit Wurf	104	59,1	
Isometrisch	60	89,5	
Mit Wurf	75	66,5	
Isometrisch	73	84,5	
Mit Wurf	94	60,5	
Isometrisch	48	80,5	
Mit Wurf	67	53,5	
Isometrisch	59		
Freier Tetanus	21		

Bezeichnung der Versuchsweise.	Ablenkung des Thermo- multiplikators.	Mittel aus dem vorhergehenden u. nachfolgenden Versuche.	Bemerkungen.
-----------------------------------	---	---	--------------

Versuchsreihe vom 24. IV. 1883.

Isometrisch	179		
Mit Wurf	163	172	Sehr kleiner Wurf.
Isometrisch	166	162	
Mit Wurf	161	158	
Isometrisch	151	144	
Mit Wurf	128	126	
Isometrisch	101		

Versuchsreihe vom 27. IV. 1883.

Isometrisch	198	
Mit Wurf	181	185
Isometrisch	172	160
Mit Wurf	139	145
Isometrisch	118	129
Mit Wurf	120	

Im Ganzen scheinen die Zahlen der vorliegenden Tabelle dafür zu sprechen, dass auch der einem Tetanus folgende Kontrakturzustand nicht als ein solcher betrachtet werden kann, in welchem durch vorausgegangene chemische Arbeit erzeugte potentielle Energie in mechanischer Form vorhanden wäre, die nun ohne Weiteres für mechanische Leistungen verwandt werden könnte; denn fast durchgängig sind auch hier wie bei den Zuckungsversuchen die Wärmemengen in den Wurfversuchen grösser als in den isometrischen. Wo Abweichungen vorkommen, sind sie klein und unregelmässig.

Eine besondere Betrachtung verdient noch die zweite Reihe der Tabelle (überschrieben 23. April 1883). Hier übertreffen die bei den Wurfversuchen entwickelten Wärmemengen die der isometrischen in einem ganz unerwarteten Maasse. Die daneben stehende Bemerkung weist nun in der That auf einen besonderen Umstand hin, dass nämlich die Befreiung des Hebels vielleicht etwas vor Beendigung des Reizes geschah. Hierauf deutet nämlich die Form der Kurven in der graphischen Darstellung. Wenn sich dieses wirklich so verhielt, dann lehrt uns die fragliche Reihe noch etwas Neues. Sie zeigt nämlich dann, dass ein Reizanstoß im schon gespannten Muskel eine intensivere Verbrennung auslöst, wenn dem Muskel gestattet ist, sich zu kontrahiren, als wenn der neue Reizanstoß bloss dazu führt, die bestehende Spannung bei gleicher Länge zu erhalten.

Durch die vorstehend erörterten Versuche dürfte wenigstens mit grösster Wahrscheinlichkeit bewiesen sein, dass im Muskel nicht zum Voraus potentielle mechanische Energie durch chemische Arbeit erzeugt und zu mechanischen Leistungen verfügbar gehalten werden kann, dass vielmehr der die mechanischen Leistungen kompensirende chemische Prozess nothwendig zur Zeit dieser Leistungen selbst stattfinden muss. Der innere Mechanismus der Muskelsubstanz wäre hiernach in dieser Beziehung eher dem einer elektro-dynamischen Maschine vergleichbar, als dem eines Apparates, in welchem durch Explosionen elastische Körper gespannt werden, die dann durch ihre rein mechanischen Kräfte die Arbeit leisten.

Im Anschlusse an die hier mitgetheilten Versuchsreihen habe ich eine ältere Untersuchung mit den vervollkommeneten Hilfsmitteln wiederholt, die eine Frage behandelte, welche mit der eingangs aufgeworfenen in Zusammenhang steht. In einer vor 10 Jahren erschienenen Abhandlung¹⁾ habe ich nachgewiesen: Wenn man einem Muskel, der bei merklich gleicher Spannung erhalten wird, während einer bestimmten Zeit vom Nerven aus periodisch Reizanstösse ertheilt und die Frequenz derselben von Versuch zu Versuch wachsen lässt, so wächst der durch die Wärmeentwicklung gemessene Stoffumsatz im Muskel nicht von Versuch zu Versuch. Es ist vielmehr bei einer gewissen Frequenz, bei welcher der Muskel in der bestimmten Zeit möglichst viele vollständig getrennte Zuckungen ausführt, die entwickelte Wärmemenge grösser als bei höheren Frequenzen, die einen stetigen Tetanus hervorbringen. Erst bei sehr viel höheren Werthen der Reizfrequenz kann die Wärmemenge erreicht werden, welche bei den getrennten Zuckungen entwickelt wird. Diese mich selbst damals sehr überraschende Erscheinung beweist offenbar, dass fortwährend konstante Spannung vorausgesetzt, ein neuer Reiz im Muskel einen viel ausgiebigeren Stoffumsatz anregt, wenn er ihn nach vorhergegangener Wiederausdehnung zu einer neuen Zusammenziehung veranlasst, als wenn er bloss eine vorhandene Verkürzung (Fall des Tetanus) erhält, mag auch diese aufrecht erhaltene Verkürzung bedeutender sein als jene neue Verkürzung des anderen Falles. Oder jene Thatsache beweist,

1) Ueber die Wärmeentwicklung bei Zusammenziehung der Muskeln. Beiträge zur Anatomie und Physiologie, als Festgabe Carl Ludwig gewidmet. Leipzig 1874, S. 153. (Abhandlung IV dieser Sammlung.)

dass bei jeder Wiederausdehnung des Muskels ein namhafter Stoffumsatz im Muskel stattfindet; in der That könnte man ja annehmen, „jeder neue Reizanstoss löst denselben Betrag von Stoffumsatz aus, mag er so rasch auf den vorhergehenden folgen, dass nur die bestehende Verkürzung erhalten wird, oder so langsam, dass vorher eine Wiederausdehnung stattfinden kann, aber im letzteren Falle bedingt eben diese Ausdehnung einen Stoffumsatz, welcher im ersteren nicht eintritt“. In der That würde auch diese Annahme erklären, dass bei getrennten isotonischen Zuckungen mehr Wärme frei wird als bei isotonischem Tetanus von gleicher Dauer. Angesichts der im ersten Theile dieser Abhandlung mitgetheilten Versuche ist indessen die erste Annahme viel wahrscheinlicher, wenn sie auch die zweite keineswegs ausschliessen.

Es entsteht nun die Frage, ob ein entsprechendes Maximum der Wärmeentwicklung zu beobachten ist, wenn man bei isometrischem Verlaufe des Muskelaktes periodische Reizanstösse während einer bestimmten Zeit wirken lässt mit von Versuch zu Versuch steigender Frequenz. Diese Frage, so einfach thatsächlich gestellt, ist in der früheren Abhandlung von mir auch schon beantwortet worden. Es heisst nämlich daselbst S. 99: „Es bedarf kaum der Erwähnung, dass die Bevorzugung derjenigen Häufigkeit der Reize, bei welcher möglichst viele getrennte Zuckungen in der Zeiteinheit entstehen, fortfällt, wenn man den Muskel an der Zusammenziehung ganz hindert. (Isometrischer Verlauf des Muskelaktes.) In diesem Falle entsteht einfach um so mehr Wärme, je häufiger die Reizanstösse sich folgen. Ich habe nicht versäumt, mich hiervon durch besondere Versuche zu überzeugen.“

So selbstverständlich wie damals erscheint mir die Sache nun jetzt allerdings nicht mehr. Es wäre ja denkbar, dass sich jenem Satze über den isotonischen Verlauf des Muskelaktes folgender über den isometrischen Verlauf ganz analog an die Seite stellte: „Wenn in einer periodischen Reihe von Reizanstössen bei gleichgehaltener Länge der folgende Anstoss den Muskel schon wieder erschläfft trifft und ihn somit von neuem in Spannung versetzt (isometrische Zuckungen), so löst er einen grösseren Betrag von Stoffumsatz aus, als wenn er schneller auf den vorgehenden folgend bloss bewirkt, dass die schon bestehende Spannung erhalten bleibt (isometrischer Tetanus).“

Der so ausgedrückte Satz ist nun durch die in der früheren Abhandlung erwähnten Versuche keineswegs bewiesen. Da nämlich in jenen Versuchen kein Spannungszeiger angewendet war, so konnte ich mich nicht überzeugen, dass in den Versuchen mit geringeren Reizfrequenzen der Zustand des Muskels wirklich zwischen Spannung und

Erschlaffung gewechselt hat. Es könnte ja sein, dass bei isometrischem Verlaufe des Aktes schon bei sehr geringer Reizfrequenz eine annähernd konstante Spannung, ein isometrischer Tetanus erzeugt würde. Es war daher wohl der Mühe werth, die Versuche mit dem Spannungszeiger zu wiederholen, nicht sowohl um nachzuweisen, dass bei behinderter Verkürzung kein Maximum der Wärme bei einer gewissen mässigen Reizfrequenz stattfindet — dies war ja schon bewiesen — als vielmehr um festzustellen, dass wirklich bei den geringeren angewandten Reizfrequenzen ein Wechsel zwischen Spannung und Erschlaffung (getrennte isometrische Zuckungen) stattfinden. Ich habe daher, wie gesagt, die früheren Versuche unter Anwendung des Spannungszeigers wiederholt und wie damals in den isometrischen Versuchsreihen keine Spur eines Maximums der Wärmeentwicklung bemerkt, obwohl nunmehr der Spannungszeiger bei der geringeren Reizfrequenz aufs Deutlichste die getrennten Zuckungen sehen liess. Es mag genügen, zwei der neuen Versuchsreihen mitzutheilen. Die nachstehende Tabelle, welche die neuerlichen Ergebnisse enthält, ist ohne Weiteres verständlich.

Frequenz der Reize.	Entwickelte Wärmemenge (Ablenkung).	Bemerkungen.
---------------------	-------------------------------------	--------------

Versuchsreihe vom 15. Mai 1883.

I. Isotonisch.

Langsam	48	9 völlig getrennte Zuckungen.
Schneller	70	13 fast ganz getrennte Zuckungen.
Noch schneller	40	Tetanus mit Zacken.
Noch schneller	45	Tetanus anfangs zackig.
Noch schneller	56	Tetanus.

II. Isometrisch.

Sehr schnell	214	Tetanus.
Weniger schnell	141	Tetanus.
Noch langsamer	83	Etwas zackiger Tetanus.
Ganz langsam	48	10 getrennte Zuckungen.

Versuchsreihe vom 26. Mai 1883.

I. Isometrisch.

Langsam	134	10 fast ganz getrennte Zuckungen.
Schneller	141	13 Zuckungen, die ersten 5 getrennt.
Noch schneller	141	Tetanus.

II. Isotonisch.

Schnell	25	Stark zackiger Tetanus.
Langsamer	40	13 getrennte Zuckungen.
Ganz langsam	34	10 getrennte Zuckungen.

Die Maxima der isotonischen Reihen sind fett gedruckt

Die einzige Andeutung eines Maximums in einer isometrischen Versuchsreihe könnte man etwa darin finden, dass in der Versuchsreihe vom 26. Mai 83 beim Tetanus 3. Versuch sub I. die Ablenkung nur 141 Skalentheile beträgt wie im vorhergehenden Versuche mit getrennten Zuckungen. Man muss aber bedenken, dass der Tetanusversuch auf den andern folgte und mithin durch die blosse Ermüdung schon die Wärmeentwicklung beschränkt wurde. Wäre der Tetanusversuch dem anderen vorhergegangen, so hätte er gewiss eine sehr merklich grössere Ablenkung als 141 ergeben.

Es ist also nunmehr als erwiesen zu betrachten, dass der Stoffumsatz, der bei gleichbleibender Länge durch einen Reiz ausgelöst wird, wenn er die Spannung erhöht, nicht sehr viel grösser ist, als wenn der Reiz bloss Erhaltung einer schon bestehenden Spannung bewirkt, während dagegen ein verkürzender (und folglich Arbeit veranlassender) Reiz einen sehr viel grösseren Stoffumsatz auslöst, als ein eine bestehende Verkürzung bloss erhaltender Reiz. Wir sehen also auch hier wieder die mechanische Arbeit bedingt durch Stoffumsatz, welcher gleichzeitig mit ihr Statt hat.

12. Oktober 1884.

XI:

Mechanische Untersuchung der Wärmestarre des Muskels.

Von

A. Fick*).

(Mit Tafel II, Fig. 21–24.)

In einer kürzlich in diesen Verhandlungen erschienenen „myothermische Fragen und Versuche“ überschriebenen Abhandlung habe ich die Frage erörtert ob es möglich ist, im Muskel durch Arbeit chemischer Kräfte potentielle mechanische Energie zu erzeugen, welche zu Arbeitsleistung nachträglich verfügbar ist, ohne dass von neuem chemische Anziehungskräfte Arbeit zu leisten brauchen. Ich habe durch Messung der unter gewissen Umständen im Muskel erzeugten Wärmemenge zu zeigen versucht, dass dies bei Zuckung und Tetanus wenigstens in erheblichem Maasse nicht möglich ist. Man kann nun wie mir scheint, der Frage auch noch auf eine andere Art nahe treten und zwar durch folgende Ueberlegung. Der Muskel zieht sich bekanntlich auch zusammen und kann Arbeit leisten beim Absterben besonders beim Uebergang in die sogenannte „Wärmestarre“. Ohne Zweifel geschehen hierbei in den Molekulan des Muskels chemische Umsetzungen und zwar ganz ähnlicher Art wie bei der Zusammenziehung auf normale Reize. Es ist nun aber doch höchst wahrscheinlich, dass durch das Absterben der Muskel in einen Zustand kommt, in welchem die zur Arbeitsleistung führenden chemischen Prozesse nicht mehr in seinen Molekulan ausgelöst werden können. Machen wir diese Voraussetzung

*) Aus Verhandlungen der physik.-mediz. Gesellschaft zu Würzburg N. F. Bd. 19. 1884.

und zeigte es sich, dass der todte Muskel ohne vorherige Einwirkung einer fremden Kraft mechanische Arbeit leisten kann, so wäre erwiesen, dass durch die beim Absterben statt gehabten Verbrennungsprozesse mechanische potentielle Energie in ihm entstanden ist, die noch nach Ablauf derselben verfügbar bleibt, ohne dass von Neuem chemische Kräfte zu wirken brauchten.

Es ist nun sehr leicht experimentell zu entscheiden, ob der durch Wärme getödtete Muskel Arbeit leisten kann, ohne dass fremde Kräfte auf ihn einwirken. Der Gang des Versuches kann einfach der folgende sein: Man hängt an den Muskel einen Myographionhebel, mit welchem der „Spannungszeiger“¹⁾ so verknüpft ist, dass der Hebel nicht steigen kann, der Muskel also an der Verkürzung gehindert ist. Nun wird der Muskel auf irgend eine Art bis zur Erstarrungstemperatur erwärmt. Ist der Erstarrungsprozess vollständig beendet, so dass voraussichtlich die Moleküle des Muskels ihre chemische Labilität verloren haben, so wird das den Myographionhebel mit dem Spannungszeiger verknüpfende Häckchen losgerissen und so dem Muskel die Verkürzung gestattet, welche nun mit Emporwerfung der am Myographionhebel hängenden Last d. h. also mit Arbeitsleistung verbunden sein wird.

Unter Anwendung des von mir am angeführten Orte beschriebenen Apparates gestaltete sich der Versuch im Einzelnen folgendermassen. Der Muskel wird nicht wie gewöhnlich oberhalb des Punktes d (Siehe Fig. 1 S. 9 der citirten Schrift: mechanische Arbeit und Wärmeentwicklung bei der Muskelthätigkeit) sondern unterhalb des Punktes d_1 also unter dem Hebelende rechter Hand H_1 und zwar am Boden eines cylindrischen Glasgefässes von etwa 3 cm Durchmesser befestigt. Das frei bewegliche Ende des Muskels befindet sich also jetzt oben und ist durch ein geeignetes Drahtstück mit dem schon genannten Zäpfchen d , des hinteren Hebelarmes verbunden. Der Muskel wird in dieser Lage gestreckt erhalten durch das Uebergewicht des vorderen Hebelarmes, welches durch die Last L , auf der Wagschale bedingt ist. Er befindet sich in seiner ganzen Länge im Binnenraume des erwähnten, oben natürlich offenen Glascylinders, dessen Länge diesem Zwecke entsprechend gewählt sein muss.

Nun wird das Häckchen des Spannungszeigers bei d so eingehängt, dass dadurch die Spannung nicht vermehrt wird, also der Zeiger

¹⁾ Fick, mechanische Arbeit und Wärmeentwicklung bei der Muskelthätigkeit. Leipzig 1882. S. 8.

auf Null bleibt. Ist ferner noch Alles zum Zeichnen der Spannung und der Hebelhöhe an der rotirenden Trommel vorgerichtet, so beginnt der Versuch mit Eingiessen von halbprozentiger Kochsalzlösung in das den Muskel enthaltende Glasgefäss, deren Temperatur höher als die Erstarrungstemperatur des Muskels ist. Je nach dem besonderen Zwecke des einzelnen Versuches wird dann kürzere oder längere Zeit nach dem Beginne der Erwärmung das Häckchen des Spannungszeigers von dem Zapfen *d* abgerissen. Bei allen Versuchen waren am Hebel aequilibrirte Schwungmassen angebracht, um die elastischen Kräfte zum Wurf möglichst auszunutzen.

Da bekanntlich bei der Wärmeerstarrung, wenn man den Prozess „isotonisch“ verlaufen lässt, eine sehr bedeutende Verkürzung stattfindet, welche der Verkürzung im maximalen Tetanus nicht nachsteht, so wird man geneigt sein, zu erwarten, dass in dem beschriebenen Versuche, wo der Muskel an der Verkürzung gehindert ist, oder der Prozess „isometrisch“ verläuft, eine sehr bedeutende Spannung zu Stande kommt, wie dies bei isometrischem Verlaufe eines maximalen Tetanus wirklich der Fall ist. Dieser Erwartung, das mag gleich vorausgeschickt werden, entsprechen nun die Versuche keineswegs. Es kommt allerdings jedesmal bei isometrischer Erstarrung eine gewisse Spannung zu Stande, sie ist aber stets geringfügig im Verhältniss zu der bei maximalem Tetanus in isometrischem Verlaufe entwickelten.

Um den Vergleich anstellen zu können, wurden jedem Erstarrungsversuche einige Tetanusversuche vorausgeschickt. Zu diesem Zwecke wird vorläufig der Glaszylinder mit halbprozentiger Kochsalzlösung von Zimmertemperatur gefüllt und 2 Drähte hineingetaucht, die mit der sekundären Rolle eines Induktors in Verbindung stehen, so dass man in der gewöhnlichen Weise während einer beliebigen Zeit tetanisiren kann. Der Spannungszeiger wird mit dem Hebel verknüpft, so dass der Tetanus anfangs isometrisch verläuft, dann wird das Häckchen abgezogen und man erhält nun die Verkürzung unter der Anfangsspannung durch die Last auf der Schale.

Um den weiteren Betrachtungen grössere Anschaulichkeit zu geben, will ich sie an ein bestimmtes Versuchsbeispiel anknüpfen, welches in Fig. 21 Taf. II dargestellt ist. Die beiden inneren Muskelmassen der Oberschenkel eines grossen (ungarischen) Frosches wirkten an einem Hebelarme von 160 mm (am Zäpfchen *d*₁) und zwar hinter einander, so dass sie ein Faserbündel von etwa 100 mm Länge bildeten, in welchem die Symphysis ossium pubis gleichsam als *Inscriptio tendinea* in der Mitte der Länge eingewebt war. Die Zeichenspitze des grossen Hebels, wel-

cher die oberen Kurven der Fig. 21 ihre Entstehung verdanken, war 220 mm von der Achse des Hebels entfernt, um die Verkürzungen des (Doppel-) Muskels zu erhalten, muss man also die Höhen der Ruhelagen des Stiftes über der Grundlinie mit $\frac{1}{2} \frac{60}{0}$ oder $\frac{6}{11}$ multiplizieren. In den unteren von dem Spannungszeiger gelieferten Kurven bedeutet 1 mm Senkung unter die (untere) Grundlinie je 20,8 g Spannung. Die Last wirkte an einem Hebelarme von 8 mm und betrug 300 g, so dass eine Anfangsspannung von $\frac{3}{2} \frac{0}{0} = 15$ g in der Muskelmasse vorhanden war, die wir füglich ganz vernachlässigen können.

Wir betrachten zuerst die Kurven bei A, welche einer Tetanisierung beim Rollenabstande von 60 mm entsprechen von etwa 2" Dauer. Bei a in der Spannungskurve und bei a₁ in der Längenkurve beginnt der Tetanus. Der Spannungszeiger sinkt bis 48 mm unter die Grundlinie, was einer Spannung von $20,8 \times 48$ oder rund 1000 g entspricht. Der Längenzeiger erhebt sich, so lange der Spannungszeiger damit verknüpft, nur um einen verschwindenden Betrag.

In dem Augenblicke, welcher dem Punkte b der Spannungskurve und dem Punkte b₁ der Längenkurve entspricht, wird der Spannungszeiger gelöst, der von b aus plötzlich emporschnellt. Gleichzeitig wirft der Muskel den Hebel so hoch empor, dass die Zeichenspitze über die Trommel hinausstieg, daher der Gipfel der Wurfkurve in unserer Figur nicht gezeichnet ist. Nach einigen Schwingungen setzt sich die Last von 300 g mit dem noch im Tetanus begriffenen Muskel ins Gleichgewicht. Die Höhe über der Grundlinie, in welcher dies geschieht, beträgt im letzten Augenblicke, welcher dem Punkte c₁ der Kurve entspricht, in runder Zahl 60 mm. Der Muskel verkürzte sich also bei diesem Tetanus unter der Spannung von 15 g um etwa 44 mm. Selbstverständlich kann sich der dem Punkte c₁ in der Längenkurve entsprechende Augenblick der Beendigung der Reizung in der Spannungskurve nicht markieren, da ja in diesem Augenblicke der Spannungszeiger nicht mehr mit dem Muskel verknüpft ist.

Nach den vorstehenden Angaben hätte bei der Tetanisierung eine sehr bedeutende Arbeit geleistet werden können, wenn man die Zusammenziehung mit allmählicher Entlastung von 1000 g bis Null hätte erfolgen lassen. Die theoretisch zu erwartende Arbeit wäre alsdann $\frac{1}{2} \times 44 \times 1000$ also 22,000 Grammillimeter gewesen und faktisch hätte man doch vielleicht annähernd 20,000 Grammillimeter erzielen können¹⁾.

1) Siehe Fick, über mechanische Arbeit und Wärmeentwicklung bei der Muskelthätigkeit. Leipzig 1882. 3. Kapitel S. 54 und fgd.

Durch Schleuderung äquilibrirter Massen hätte sich vielleicht eine Arbeit von nahezu 10,000 Grammillimeter erzielen lassen. Im vorliegenden Versuche wurden nun zwar in der That äquilibrirte Schwungmassen in Bewegung gesetzt aber es wurde doch nur eine viel kleinere Arbeit geleistet, weil die Schwungmassen so klein waren, dass sie eine bedeutende Beschleunigung zu Stande kommen liessen. Immerhin war die Arbeit auch unter diesen weniger günstigen Umständen gross im Verhältniss zu derjenigen, mit welcher sie zu vergleichen unser Zweck ist. In der That die Erhebung der 220 mm von der Achse entfernten Zeichenspitze beim Wurf betrug sicher mehr als 121 mm, also die Erhebung der an einem Hebelarme von 8 mm wirkenden Last mehr als $121 \times \frac{8}{2 \cdot 20}$ oder mehr als 4,4 mm und da die Last = 300 g war, so hat der Muskel mehr als 1320 Grammillimeter Arbeit wirklich geleistet.

Bei der Wärmearratur hätte sich nun unser Muskel ganz sicher bei konstanter Spannung von 15 g auch um mindestens 44 mm kontrahirt und es wäre daher unter der Voraussetzung dass die durch den chemischen Prozess entwickelte Energie nach seinem Ablaufe als potentielle verfügbar bleibt, zu erwarten, dass der isometrisch erstarrte Muskel hernach bei gestatteter Verkürzung eine Arbeit von mindestens 1300 Grammillimeter leisten würde. Wir werden sogleich sehen, wie wenig sich eine solche Erwartung bestätigt.

Zuvor werfen wir noch einen Blick auf die Tetanuskurven B, C, D, welche durch schwächere Reizungen erzielt wurden. Einer Erklärung bedürfen sie nicht, da die Bezeichnung durch Buchstaben und Zahlen genau der an den Kurven A entspricht. Genauer wollen wir insbesondere die Kurven C ins Auge fassen. Der Reiz war ausgeübt durch die sekundäre Rolle des Induktors in 130 mm Abstand von der primären. So lange der Tetanus isometrisch verläuft, beträgt, wie aus der Figur ersichtlich wird, die Spannung 146 g. Der losgelassene Muskel zieht sich dann bei Spannung = 15 g um 16 mm zusammen. Die bei der Zusammenziehung geleistete Wurfarbeit beträgt $36 \times \frac{8}{2 \cdot 20} \times 330 = 393$ Grammillimeter.

Wir gehen nun über zur Betrachtung der vom erstarrenden Muskel gezeichneten Spannungskurve und der vom erstarrten Muskel gezeichneten Längenkurve (siehe bei E Fig. 21). Die Erstarrung wurde hervorgerufen durch Aufgiessen halbprozentiger Kochsalzlösung von der Temperatur 73°. Die Kurve des Spannungszeigers wurde bei der Erstarrung nicht wie beim Tetanus an die laufende Trommel gezeichnet. Sie stand vielmehr im Allgemeinen während der Zeit des Er-

starrens still und wurde nur von Zeit zu Zeit ein ganz klein wenig laufen gelassen. Die Spannungskurve zeigt daher von a bis b eine treppenförmige Gestalt anfangs absteigend zuletzt wieder aufsteigend. Die ganze Zeit von dem Augenblicke, welcher dem Punkte a entspricht bis zu dem b entsprechenden betrug etwas über eine Minute. Man sieht, dass anfangs die Spannung bei immer merklich gleicher Länge wuchs bis zu einem Maximum von etwa 166 g. Der letzte aufsteigende Treppenabsatz lässt erkennen, dass in der letzten Zeit vor dem Augenblicke b die Spannung schon wieder abnahm. Man ist also wohl berechtigt anzunehmen, dass in diesem Augenblicke der den mechanischen Zustand des Muskels ändernde chemische Prozess vollständig abgelaufen war. Ohnehin hat es auch von vorn herein wenig Wahrscheinlichkeit, dass der durch Erwärmung ausgelöste der Erregung jedenfalls sehr analoge Prozess länger als eine Minute dauern sollte. Wenn der Muskel jetzt beim Loslassen mechanische Arbeit leisten kann, so scheint erwiesen, dass die Arbeit der chemischen Kräfte beim Akte der Erstarrung potentielle Energie in mechanischer Form erzeugt hat, welche nun nachträglich ihrerseits in kinetische oder in andere Formen potentieller Energie verwandelt werden kann.

Eine solche Arbeitsleistung findet nun in der That beim Freilassen des erstarrten Muskels statt, wie aus der oberen Kurve E vom Punkte b_1 an ersichtlich ist. Wir sehen vom Punkte b_1 aus die Zeichenspitze momentan um 12 mm aufgeworfen werden, die Last steigt also um $12 \frac{8}{20} = \frac{24}{5}$ mm, der Betrag der Arbeit ist somit $\frac{24}{5} \times 300 = 131$ Grammillimeter. Unmittelbar nach dem Wurf schwingt der Stift einige Male um die Gleichgewichtshöhe, welche 9 mm über der Abscissenlinie liegt und einer bleibenden Verkürzung des Muskels um 6,5 mm ($= 9 \times \frac{16}{20}$) entspricht.

Unter der allerdings nicht bewiesenen und fürs erste wohl schwerlich streng zu beweisenden Voraussetzung, dass nach etwa eine Minute dauernder Erhitzung keine chemischen Prozesse mehr im Muskel stattfinden, ist also durch die vorgelegte Versuchsreihe, die natürlich nur ein Beispiel von vielen durchaus ähnlich verlaufenen bildet, erwiesen: Bei der Wärmeerstarrung erzeugt die Arbeit chemischer Kräfte einen Vorrath von mechanischer potentieller Energie — elastischer Spannung — welcher noch eine Zeit lang nach Ablauf der chemischen Prozesse zu beliebiger Verwendung verfügbar bleibt.

Wir sehen aber aus der Versuchsreihe ferner, dass dieser bei der Wärmeerstarrung verfügbar werdende Vorrath von potentieller Energie

äusserst klein ist gegen den Betrag von Energie, welcher als mechanische Arbeitsleistung bei einer maximalen Tetanisierung desselben Muskels entwickelt wird. Diesen Betrag haben wir ja oben grösser als 1320 Grammillimeter d. h. grösser als das 10fache von der nach Wärmearstarrung geleisteten Arbeit gefunden. Der Betrag der chemischen Prozesse ist höchst wahrscheinlich umgekehrt bei der Wärmearstarrung viel bedeutender als bei einer kurz dauernden maximalen Tetanisierung. Darauf deuten die bedeutenden Wärmemengen, welche bei Wärmearstarrung der Muskelsubstanz entwickelt werden ¹⁾.

Wir wollen jetzt noch die elastischen Kräfte des wärmestarren Muskels vergleichen mit denen, welche derselbe in einem Tetanus entwickelt, der ihn bei der natürlichen Länge des ruhenden Zustandes auf die gleiche Anfangsspannung bringt. In unserer Versuchsreihe findet sich ein besonders hierzu geeigneter Versuch, welcher die Vergleichung ohne die mindeste immer mehr oder weniger problematische Interpolation gestattet. In dem durch die Kurve C dargestellten Tetanus wird nämlich wie im Wärmearstarrungsversuche gerade die Spannung von 146 g bei der ursprünglichen Länge erreicht. Schlagen wir diese Länge in runder Zahl = 100 mm an, dann kann uns die Fig. 22 eine Vorstellung von den elastischen Eigenschaften des bei Rollenabstand 130 mm tetanisirten und des wärmestarren Muskels geben. In dieser Figur sind in der Abscissenachse die Spannungen gemessen, so zwar dass 1 mm Abscissenlänge 4 g bedeutet, welchem Maassstabe die an der oberen wagrechten Geraden angeschriebenen Zahlen 0 bis 160 entsprechen. Die nach unten aufgetragenen Ordinaten messen in natürlicher Grösse die zu den betreffenden Spannungen gehörigen Längen des Muskels. 100 mm unter dem 146 g entsprechenden Punkte der Abscissenachse müssen sich also die Dehnungskurven des Muskels für die beiden betrachteten Zustände schneiden. Die Ordinatenrichtung für 15 g Spannung wird von der Dehnungskurve des wärmestarren Muskels 6,5 mm und von der Dehnungskurve des tetanisirten 16 mm höher oben geschnitten und wenn wir beide Dehnungskurven in erster Annäherung als Gerade ansehen, so haben wir sie in den diesen Angaben gemäss konstruirten Linien ac und bc Fig. 22 vor Augen. Die Dehnungskurve des tetanisirten Muskels schneidet die Nullordinate im Punkte a 17,5 mm höher als c und die natürliche Länge des tetanisirten Muskels wäre also 82,5 mm.

¹⁾ Dybkowsky und Fick über die Wärmeentwicklung beim Starrwerden des Muskels. Abhandlung IV dieser Sammlung.

Die Arbeit, welche die elastischen Kräfte in diesem Tetanus bei der Zusammenziehung von 100 bis 82,5 hätten leisten können, wenn sie mit allmählicher Entlastung statt gefunden hätte, beträgt somit $\frac{1}{2} \times 146 \times 17,5 = 1277$ Grammimillimeter. Die Dehnungskurve des wärme-starren Muskels schneidet 7 mm über d die Nullordinate, und die theoretische Arbeit der elastischen Kräfte bei der Zusammenziehung beträgt gerade so berechnet $\frac{1}{2} \times 7 \times 146 = 511$ Grammimillimeter. Wir sahen nun oben, dass bei der plötzlichen Kontraktion die Wurfarbeit des tetanisirten Muskels nur 393 Grammimillimeter also etwa 30% von der theoretisch berechneten betrug. Die Wurfarbeit des wärme-starren Muskels betrug 131 Grammimillimeter also 25% von der theoretisch berechneten. Wenn wir in dem Zurückbleiben der Wurfarbeit hinter der aus der Dehnungskurve berechneten einen Maasstab für die inneren Widerstände gegen die Zusammenziehung oder für die „Unvollkommenheit“ der Elasticität haben, so können wir also sagen, dass die Elasticität des starren Muskels eine weniger vollkommene ist als die des tetanisirten. Dahingegen ist das Maass der Elasticität der sogenannte Elasticitätsmodul für den erstarrten Muskel offenbar grösser als für den tetanischen. Der erstarrte Muskel wäre nämlich nach unserem Versuche durch 146 g von 93 mm auf 100 mm gedehnt, woraus sich der Elasticitätsmodul d. h. die Kraft, welche — Spannung und Dehnung proportional gedacht — den Muskel auf die doppelte Länge dehnen würde $= 93 \times \frac{146}{7} = 1940$ g berechnet. Ebenso findet sich der Elasticitätsmodul des tetanischen Muskels $= 82,5 \times \frac{146}{17,5} = 688$ g.

Es ergibt sich uns also hier der Satz, dass die Elasticität des getödteten Muskels grösser aber weniger vollkommen als die des lebenden tetanisirten ist, den Weber vor etwa 40 Jahren auf Grund ganz andersartiger Versuche ausgesprochen hat.

Kehren wir nach dieser kleinen Abschweifung wieder zurück zu der mechanischen Leistung, welche der wärme-starre Muskel verrichten kann. Diese ist mit dem in Fig. 21 E bei b_1 sichtbaren Aufwurf der Last noch keineswegs beendet. Es folgt vielmehr diesem Aufwurfe regelmässig noch eine höchst unerwartete, ich möchte fast sagen, paradoxe Erscheinung. Der losgelassene Muskel nämlich, der sich nach einigen Schwingungen mit der angehängten Last in Gleichgewicht gesetzt hatte, zieht sich nun noch weiter ganz langsam zusammen. Man sieht hiervon schon in Fig. 21 E eine Andeutung, denn die von der Zeichenspitze des Längenmessers gezogene Linie erhebt sich nach den Schwingungen sichtlich langsam ansteigend bis c_1 , so

lange lief die Trommel, an welche gezeichnet wird und bei c_1 steigt sie senkrecht noch ein Stück, während die Trommel stille stand.

Um diese höchst überraschende Erscheinung, man könnte sie als eine „elastische Nachwirkung in grossem Maasstabe“ bezeichnen, weiter zu verfolgen, wollen wir einen anderen Versuch zu Grunde legen, in welchem die Beobachtung durch längere Zeit fortgesetzt wurde.

Fig. 24 stellt einen Versuch dar, welcher am Gastrocnemius eines mässig grossen Frosches angestellt wurde. Unter A ist ein maximaler Tetanus und unter B die Wärmestarre ganz in der Weise von Fig. 21 dargestellt. Die Buchstaben und Zahlen haben ebenfalls genau dieselbe Bedeutung wie die in jener Figur an den entsprechenden Stellen angeschriebenen. Bei eingehender Vergleichung der beiden Figuren wird man bemerken, dass die Maasstäbe der Höhen sowohl als der Spannungen verschieden sind, was daher rührt, dass in dem durch Fig. 24 dargestellten Versuche der Muskel an einem kürzeren Hebelarm (von 80 mm Länge) wirkte, damit die kleinen Verkürzungen eines Gastrocnemius in gehöriger Vergrösserung erschienen. Auch war bei diesem Versuche eine andere Stahlfeder in den Spannungszeiger eingesetzt als bei dem durch Fig. 21 dargestellten Versuche. Die treppenartigen Absätze der Spannungs- und Längenkurve des Wärmestarreversuches sind auch hier wieder durch zeitweise Stillstände der Trommel, an welche gezeichnet wurde, verursacht.

Man sieht in diesem Versuche zunächst wie im Versuche Fig. 21 im vollständig wärmestarren Muskel einen Vorrath von disponibeler elastischer Spannung angehäuft, der eine kleine Wurfarbeit beim Loslassen (Siehe Punkt b_1 der oberen Kurve) leistet und man sieht ferner ebenfalls wie in Fig. 21 den freigewordenen Muskel noch nachträglich durch weitere Zusammenziehung das Gewicht heben, obwohl auch hier das Loslassen des Muskels erst erfolgte, nachdem die isometrische Spannung schon im Abnehmen begriffen war. Diese nachträgliche Zusammenziehung geht nun aber in dem neuen Versuche viel weiter, so dass der Betrag der durch Hub des Gewichtes geleisteten Arbeit den Betrag der in einem maximalen Tetanus (Vergl. A. Fig. 24) geleisteten Wurfarbeit noch übertrifft.

Ich gebe noch einen ähnlichen Versuch in Fig. 23. Er war angestellt an der inneren Oberschenkelmuskulatur eines mässig grossen Frosches, welche an einem Hebelarme von 160 mm wirkte. Der Längenmaasstab ist daher derselbe wie in Fig. 21. Der Spannungsmaasstab ist doppelt so gross wie in Fig. 24, da dieselbe Feder im Spannungszeiger der an doppelt so langem Hebelarme angreifenden

Muskelspannung entgegenwirkte. Mit anderen Worten 1 mm Ordinatenhöhe des Spannungszeigers entspricht in Fig. 24 88 g in Fig. 23 44 g Muskelspannung.

Das Interesse dieses Versuches besteht darin, dass dabei der Spannungsdurchmesser erst volle 10 Minuten nach Beginn der Wärmestarre vom Hebel gelöst wurde. Dass aber volle 10 Minuten nach der Erwärmung des Muskels auf die Erstarrungstemperatur noch chemische Prozesse in ihm statt haben, wird Niemand annehmen, und dennoch sehen wir nach 10 Minuten den losgelassenen Muskel noch mit nachträglicher Zusammenziehung Arbeit leisten.

Bezüglich dieser nachträglichen Zusammenziehung und Arbeitsleistung des wärmestarren Muskels entsteht nun die fundamentale Frage, woher die Energie derselben stammt. Als disponibele potentielle Energie in mechanischer Form d. h. in Form von elastischer Spannung ist sie beim Loslassen offenbar nicht vorhanden, denn der kleine Vorrath von elastischer Spannung, welcher in diesem Augenblicke vorhanden ist, wird ja verwendet auf den Wurf des Hebels (siehe die Punkte b_1 der Wärmestarreversuche). Es wird aber zweitens die Arbeit bei der nachträglichen Zusammenziehung auch nicht auf Kosten von potentieller Energie chemischer Anziehungskräfte geleistet, denn es kann nicht angenommen werden, dass 10 Minuten nach der Erstarrung noch chemische Prozesse — Verbrennungen — im Muskel statt finden. Es bleibt demnach nur noch übrig anzunehmen, dass die zu der fraglichen Arbeit nöthige Energie dem Wärmevorrath des Muskels entnommen wird und dass sich also bei der nachträglichen Zusammenziehung der wärmestarre Muskel abkühlen muss.

Es wäre natürlich sehr interessant, diese Folgerung auch experimentell zu bestätigen. Ich habe es aber noch nicht gewagt, diese schwierige Aufgabe in Angriff zu nehmen, obgleich es mir in letzter Zeit gelungen ist, die myothermische Technik wesentlich zu vervollkommen.

Das Hauptergebniss der vorliegenden Untersuchung besteht in dem Nachweise, dass durch die bei der Wärmearstarrung verlaufenden chemischen Prozesse im Muskel ein wenn auch kleiner, aber doch immerhin merklicher Vorrath von elastischer Spannung (potentieller Energie in mechanischer Form) angehäuft werden kann, der zu mechanischer Arbeit verfügbar bleibt, auch ohne dass weitere Verbrennungen statt zu finden brauchten und dass diese Prozesse den

Muskel in Stand setzen auf Kosten seines Wärmeinhaltes Arbeit zu leisten.

Da die chemischen Prozesse im Muskel bei der Reizung denen, welche beim Erstarren durch Wärme statt finden, wahrscheinlich sehr ähnlich sind, so lässt sich vermuthen, dass in der bei der Zuckung und beim Tetanus geleisteten Arbeit doch auch ein Summand enthalten ist, der von einem noch vor der wirklichen Zusammenziehung angehäuften Vorrath mechanischer potentieller Energie geleistet wird. Dieser Summand ist aber vermuthlich nur sehr klein. Er entspricht vielleicht der nach jeder Reizung längere Zeit hindurch zurückbleibenden Schrumpfung des Muskels, die man wohl einer unvollständigen „Starre“ desselben vergleichen könnte.

Für den weitaus grössten Theil der bei Reizung des Muskels geleisteten Arbeit dürfte der Satz in Geltung bleiben, den ich durch die im Eingange citirte Abhandlung wahrscheinlich zu machen gesucht habe, dass sie geschieht auf Kosten von chemischen Prozessen, die gleichzeitig mit ihr statt finden.

Dieser Satz scheint mir nun nicht verträglich mit der sinnreichen und sonst höchst ansprechenden Theorie Hermann's. Bekanntlich hat dieser die Hypothese aufgestellt, dass der durch Reizung ausgelöste chemische Prozess einen Eiweisskörper des Muskelinhaltes zum Gerinnen bringe und dass dem Gerinnsel eine Gleichgewichtsfigur von kleinerer Länge zukomme, welcher Gleichgewichtsfigur zustrebend dann die Faser Arbeit leiste. Diese Theorie passt offenbar vollkommen auf die Arbeit, welche der erstarrte Muskel leistet, nicht aber auf den grössten Theil der Zuckungsarbeit. In den Versuchen der oben citirten Abhandlung müsste doch offenbar das Gerinnsel am Ende des isometrisch verlaufenden Stadiums der Zuckung gesetzt sein, da die Spannung sichtbar vorhanden ist und der Uebergang des Gerinnsels in seine Gleichgewichtsfigur könnte keinen neuen chemischen Prozess erfordern, was doch thatsächlich der Fall ist.

Aelteren Fachgenossen dürfte beim Lesen dieser und der eingangs citirten Arbeit eine Diskussion einfallen, welche vor mehr als zwanzig Jahren zwischen Ed. Weber und Volkmann über die Theorie der Muskelzusammenziehung geführt wurde. In der That möchte ich vermuthen, dass Volkmann der von mir entwickelte Gedanke vorgeschwebt hat. So wie der Streit damals wirklich geführt wurde, war er aber nur ein Wortstreit, in welchem Weber ohne Zweifel im Rechte war, denn der Begriff Elasticität ist ein so weiter, dass jede Art von bewegenden Kräften darin Platz findet.

Wir sprechen von Elasticitätswirkungen allemal dann, wenn ein Körper auf einen anderen mit einem Theile seiner Oberfläche verknüpften Körper bewegend wirkt durch innere molekuläre Vorgänge, mögen diese letzteren sein, welcher Art sie wollen. So gut, wie man die Wirkung der kinetischen Energie von Gasmolekülen auf einen mit der Oberfläche des Gases in Berührung stehenden Körper als Elasticitätswirkung bezeichnet, ebenso gut kann man auch mit Weber die Zugkraft des Muskels als elastische Kraft bezeichnen, selbst dann noch, wenn nachgewiesen wäre, dass diese Zugkraft nur so lange ausgeübt wird, als ein chemischer Prozess im Muskel stattfindet. Ich bin überzeugt, Weber würde in den von mir behaupteten resp. wenigstens höchst wahrscheinlich gemachten Thatsachen keinen Widerspruch gegen seine Theorie oder besser gesagt gegen seine Darstellungsweise gefunden haben.

XII.

Versuche über Wärmeentwicklung im Muskel bei verschiedenen Temperaturen.

Von
A. Fick*).

Bekanntlich haben Temperaturveränderungen sehr bedeutenden Einfluss auf den Verlauf der Muskelzuckung¹⁾ und damit auf das Maass der unter sonst gleichen Umständen durch die Zuckung geleisteten Arbeit. Es ist daher zu vermuthen, dass die Temperatur auch auf den Betrag des durch einen Reiz ausgelösten chemischen Prozesses von Einfluss ist. Da man aber in der entwickelten Wärme ein Maass für den Betrag dieser Prozesse hat, so wäre es offenbar von grossem Interesse, wenn man die in der Zuckung entwickelte Wärmemenge bei verschiedenen willkürlich zu wählenden Temperaturen des Muskels bestimmen könnte.

Der technischen Lösung dieser Aufgabe stellen sich natürlich sehr grosse Schwierigkeiten in den Weg. Bei allen myothermischen Versuchen kommt es ja darauf an, den Raum der feuchten Kammer, in welcher der Muskel aufgehängt ist, auf konstanter überall gleicher Temperatur zu erhalten. Dies ist bekanntlich schon dann nicht leicht, wenn die Temperatur der feuchten Kammer der Temperatur der umgebenden Zimmerluft gleich sein darf. Es wird aber natürlich noch viel schwieriger, wenn verlangt wird, dass sich diese Temperaturen bedeutend unterscheiden sollen, so dass eine fremde Wärmequelle der feuchten Kammer beständig Wärme zuführen oder ein Abzugsweg ihr beständig Wärme entziehen muss.

Um die in Rede stehende Aufgabe zu lösen, liegt der Gedanke am nächsten, die feuchte Kammer des Muskels mit einer Wasserhülle

*) Aus Verhandlungen der physikal-mediz. Gesellschaft zu Würzburg N. F. Bd. 19. 1885.

¹⁾ Siehe A. Fick, mechanische Arbeit und Wärmeentwicklung bei der Muskelthätigkeit. Leipzig 1882. S. 109.

zu umgeben, die auf die verlangte Temperatur gebracht, bei ihrer grossen Wärmekapazität diese Temperatur für längere Zeit nahezu konstant erhalten wird, wenn sie durch eine schlecht leitende Umgebung möglichst vor Ableitung resp. Zuleitung von Wärme geschützt ist. Ich habe diesen Gedanken ausgeführt und es ist mir gelungen, Resultate zu erzielen, die entschieden zu weiterer Anwendung und Vervollkommnung dieser Methode auffordern, da durch myothermische Untersuchungen bei verschiedenen Temperaturen unzweifelhaft noch manche werthvolle Aufschlüsse über die Natur des Erregungsprozesses zu gewinnen sind.

Die Wasserhülle habe ich folgendermassen gestaltet: Man denke sich einen ringförmigen durch zwei konaxiale Messingcylinder begrenzten Raum unten durch eine ringförmige ebene Messingplatte geschlossen. Der innere Cylinder ist etwas niedriger als der äussere und oben wasserdicht geschlossen. Giesst man also Wasser in dies Gefäss bis zum Rande des äusseren Cylinders, so umgiebt dasselbe den vom inneren Cylinder eingeschlossenen Luftraum ringsum und von oben. Man denke sich nun dies Gefäss mittelst einer durch die gemeinsame Achse der beiden Cylinder gehende Ebene in zwei Hälften getheilt und jede Hälfte in dieser Ebene durch eine Messingplatte geschlossen, in welcher sich jedoch ein viereckiger Ausschnitt befindet, soweit der innere Cylinder reicht. Aus diesen beiden mit Wasser zu füllenden Halbgefässen kann man also die erst beschriebene Wasserhülle auf einer ebenen Grundplatte zusammenstellen. Auf einer solchen von ziemlich dickem Messingbleche ist nun ein Hacken eingeschraubt, an welchem das Beckenende des von mir früher beschriebenen Muskelpräparates angehängt wird, so dass die Muskelmassen mit den Knieenden nach oben senkrecht in den Raum des inneren Cylinders hinaufgezogen werden können. An die freien Knieenden wird mittelst eines eigenthümlich gestalteten Hackens ein Draht befestigt, der zwischen den beiden Halbgefässen nach oben aus der feuchten Kammer herausgeführt und an den stählernen Hebel des Myographion eingehängt wird. Damit der Draht zwischen den beiden Halbgefässen ohne Reibung hindurchgehen könne, sind in die einander zugekehrten Platten der Halbgefässe zwei Halbrinnen eingefeilt, die nach der Zusammenstellung einen engen Kanal bilden, durch den der Draht passiert.

Da in unserem Falle der fixe Punkt — nämlich das an der festgestellten Grundplatte angehängte Beckenende des Präparates — unten liegt, und mithin der Muskelzug nach unten wirkt, muss der das Knieende des Präparates mit dem Myographionhebel verknüpfende Draht an

dem hinteren Hebelarme befestigt werden, nicht an dem Hebelarme, welchen die Belastung des Myographion zu senken strebt. Die Grundplatte mit dem Präparate und der darüber gestellten Wasserhülle befindet sich unter dem hintern Hebelarme des Myographion und der Verknüpfungsdraht geht von einem Zäpfchen dieses Hebelarmes hinunter durch die Wasserhülle zu dem frei beweglichen Knieende des Muskelpräparates¹⁾. Der Myographionhebel stellt also in dieser Anordnung einen zweiarmigen Hebel dar, an welchem die beiden gegen einander arbeitenden Kräfte Belastung (resp. Feder des Spannungszeigers) und Muskelkraft beide nach unten wirken, aber selbstverständlich auf entgegengesetzten Seiten der Drehungsachse.

Die Grundplatte, an welcher das Präparat befestigt ist, hat vier Löcher zum Durchtritte von Glasröhrchen. Zwei derselben mit Quecksilber gefüllt nehmen die Enden der Thermosäule auf, deren vordere Löthstellen zwischen die Muskelmassen eingesenkt sind. Durch das untere zugekittete Ende dieser beiden Glasröhren gehen die Enden dicker Kupferdrähte, welche mit dem Quecksilber der Röhrchen in Berührung sind und die Leitung zum Thermomultiplikator herstellen. Die beiden andern Glasröhrchen führen die Reizelektroden. In den hier zu beschreibenden Versuchen waren in ihre unteren Enden amalgamirte Zinkdrähte eingekittet, die Röhren selbst mit Zinksulfat gefüllt. In ihre oberen offenen Enden waren mit $\frac{1}{2}$ procentiger Kochsalzlösung getränkte Baumwolldochte eingesteckt, deren andere Enden um den Muskel geknüpft waren, der eine am Beckenursprunge, der andere am Knieansatze des Muskelpräparates. Auf diese Weise waren unpolarisierbare Elektroden für direkte Muskelreizung gebildet. Als Reizanstöße dienten Oeffnungsschläge des Induktoriums, indem die erwähnten amalgamirten Zinkdrähte mit den Enden der sekundären Rolle verbunden waren, mit Einschaltung der bekannten Pflüger'schen Vorrichtung, die aber so modifizirt war, dass sie den Schliessungsschlägen den Durchgang verwehrte und nur die Oeffnungsschläge durchliess.

Ehe ich zur Beschreibung meiner Versuche über die Wärmeentwicklung bei den verschiedenen Temperaturen übergehe, will ich von einigen Versuchsreihen berichten, welche lediglich den Zweck hatten, zu prüfen, welcher Grad von Genauigkeit in der Bestimmung der Zuckungswärme mit den von mir angewandten Hilfsmitteln erreicht wird.

1) Siehe Fig. 1 S. 9 meines oben citirten Werkes mechan. Leistung etc. Der Muskel zieht nicht, wie in der Figur dargestellt ist, am Zäpfchen d nach oben, sondern am Zäpfchen d, nach unten.

Lässt man jeden einzelnen Versuch einer Reihe aus einer Gruppe rasch aufeinander folgender Zuckungen bestehen, so ist es keineswegs selbstverständlich, dass jede folgende Zuckung genau denselben Betrag von Wärme liefert wie die vorhergehende, und dass also die im Ganzen entwickelte Wärmemenge der Zahl der Zuckungen genau proportional sein müsse. Das aber dürfte ganz sicher sein, wenn die Natur der Muskelsubstanz eine *Abweichung* der entwickelten Wärmemengen von der Proportionalität mit der Zahl der Zuckungen bedingt, so kann eine solche Proportionalität unmöglich durch Fehler der Messungsmethode herbeigeführt werden. Wenn die Messungen in einer wirklich ausgeführten Versuchsreihe genaue Proportionalität der Wärmemengen mit der Zahl der Zuckungen ergeben, so ist folglich zweierlei bewiesen: erstens, dass die Wärmemengen in Wirklichkeit — wie es ja auch sehr wahrscheinlich ist — der Zahl der Zuckungen proportional sind, und zweitens, dass die Methode sehr genaue Messungen gestattet.

Die folgende Tabelle giebt die Resultate einer Versuchsreihe in der jeder Versuch aus einer Gruppe von Zuckungen bestand, und zwar zunächst in der Reihenfolge, in welcher die Versuche zeitlich aufeinander folgten. In der ersten Spalte ist die Anzahl der Zuckungen verzeichnet, in der zweiten die am Thermomultiplikator beobachtete Ablenkung, welche als Maass der entwickelten Wärme gelten soll. Die dritte Spalte giebt nun das Mittel aus je zwei Versuchen mit gleicher Zuckungszahl, resp. die für jede Zuckungszahl entwickelte Wärmemenge mit möglichster Eliminirung des Ermüdungseinflusses. Die Zahlen der vierten Spalte sind die Quotienten aus denen der dritten und ersten. Sie lassen also sehen, wieviel Wärme in jedem Versuche auf eine Zuckung entfällt, unter der Voraussetzung, dass die bei einer Zuckung entwickelte Wärmemenge konstant ist.

Versuchsreihe vom 15. XII. 1884.

Anzahl der Zuckungen.	Entwickelte Wärmemenge.	Wärmemenge auf gleicher Ermüdungsst.	Auf eine Zuckung entfallende Wärme.
2	19	18	9
3	28	26	8,3
4	39	36,5	9
5	44	43,5	8,4
6	52	52	8,7
5	43		
4	34		
3	24		
2	17		

Die Zahlen der letzten Spalte sollten alle gleich sein. In der That schwanken sie unregelmässig um den Mittelwerth 8,8 und die grösste Abweichung beträgt 0,5 d. h. 5,6% des mittleren Werthes.

Versuchsreihe vom 25. XI. 1884.

Zahl der Zuckungen.	Entwickelte Wärmemenge.	Wärme reduziert auf gleiche Ermüdungsstufe.	Auf eine Zuckung entfallende Wärmemenge.
1	8	7	7
2	15	14	7
3	24	22,5	7,2
4	33	31	7,4
5	36	36	7
4	29		
3	21		
2	13		
1	6		

Die wie bei der ersten Reihe auf eine Dezimalstelle abgerundeten Zahlen der letzten Spalte schwanken um den Mittelwerth 7,1 und die grösste Abweichung 0,3 ist 4,2% des Mittelwerthes.

Diese Versuchsreihen, denen ich noch mehrere gleich regelmässige an die Seite stellen könnte, lehren erstens, dass in einer Gruppe von 1 bis 6 Zuckungen jede gleich viel zur Gesamtwärme beiträgt, dass also eine Zuckung nicht etwa eine kurzdauernde Modifikation der Muskelsubstanz hinterlässt, vermöge deren der folgende Reiz eine merklich verschiedene — sei's kleinere, sei's grössere — Wärmeentwicklung hervorbrächte. Die Versuche zeigen aber zweitens, dass unsere Methoden gestatten, die bei einer Gruppe von Zuckungen entwickelte Wärmemenge bis auf etwa 5% ihres wahren Werthes genau zu bestimmen. Wenn man bedenkt, wie verwickelt die beobachtete Erscheinung an sich ist, und von wie vielen äusseren Umständen die Messung beeinflusst wird, so dürfte der erreichte Grad der Genauigkeit eher überraschend hoch als überraschend niedrig erscheinen.

Ich komme nun zu den Versuchen, für welche die neue feuchte Kammer mit Wasserhülle eigentlich konstruirt worden ist, wo es sich um Beobachtung der Wärmeentwicklung bei verschiedenen Temperaturen des Muskels handelt. Es wird bei diesen Versuchen der Hohlraum zwischen den beiden Cylindern mit Wasser von der Temperatur gefüllt, welche der Muskel bei seinen Zuckungen haben soll. Hierauf wird das ganze die feuchte Kammer enthaltende Gefäss noch mit einem mit Watte gefütterten Blechmantel umgeben und auch unter die Grundplatte Watte

gestopft, um soviel als möglich Zuleitung resp. Ableitung von Wärme zu verhindern. Ganz unverändert lässt sich natürlich auch so die Temperatur der Wasserhülle nicht erhalten, wenn sie weit von der Temperatur der Umgebung abweichen soll, den einzigen Fall ausgenommen, wo man bei einer dem Gefrierpunkte sehr nahen Temperatur beobachten will. Diese lässt sich natürlich durch einen in die Wasserhülle eingetragenen Eisvorrath sehr annähernd konstant erhalten. Giesst man dagegen bloss Wasser in die Hülle, so ändert sich dessen Temperatur im Laufe der Zeit, die abgewartet werden muss, bis die Multiplikatornadel hinlänglich ruhig geworden ist, um beobachten zu können, um eine namhafte Anzahl von Graden. So war z. B. in einem Versuche die Temperatur des Wassers von 2° auf 9° gestiegen. In einem andern Versuche war sie von 37° auf 28° gesunken. Ganz genau lässt sich also die Temperatur nicht angeben, bei welcher der Muskel gezuckt hat, doch hat dies auch einstweilen kein Interesse, da es nur darauf ankommt, zu vergleichen, wie es sich bei hohen und niederen Temperaturen verhält.

Es liegt nahe zu vermuthen, dass ein Muskel bei höherer Temperatur unter dem Einflusse desselben Reizes und unter den gleichen mechanischen Bedingungen mehr Wärme entwickelt, als bei niederer Temperatur, da ja durch Steigerung der Temperatur die chemischen Prozesse in den thierischen Geweben im Allgemeinen zu grösserer Intensität angefacht werden. Ich hatte daher die Entscheidung dieser Frage resp. die Bestätigung dieser Vermuthung zunächst ins Auge gefasst. Die Sache hat indessen grosse Schwierigkeiten. Natürlich erfordert jede Versuchsreihe mehr als eine Stunde, da hier, wo Wärmeströme von aussen resp. nach aussen gar nicht vermieden werden können, mindestens eine Stunde gewartet werden muss, bis die Multiplikatornadel die zu einer Beobachtung erforderliche Ruhe erlangt hat. Will man also zwei Versuchsreihen bei verschiedenen Temperaturen am selben Muskel anstellen, so muss mehr als eine Stunde zwischen beiden verstreichen und das Muskelpräparat wird also durch den natürlichen Absterbeprozess unvermeidlich während der zweiten Versuchsreihe in einen merklich veränderten Zustand versetzt sein, so dass eine Vergleichung der beiden Versuchsreihen untereinander überhaupt nur bei solchen Präparaten zulässig ist, welche sich durch ganz besondere Lebenszähigkeit auszeichnen. Im Sommer ist aus diesem Grunde ein Paar vergleichbarer Versuchsreihen an demselben Präparate anzustellen unmöglich. Aber selbst unter den günstigsten Umständen ist keine genaue Konstanz zu erwarten.

Es kommt dazu noch ein weiterer erschwerender Umstand. Bei den Versuchen, um die es sich hier handelt, ist oft die Nadel, nachdem sie sich hinlänglich beruhigt hat, doch so weit abgelenkt, dass das Skalenbild nicht im Gesichtsfelde des Fernrohres erscheint. Will man nun die Versuche sobald als irgend möglich anstellen, da eben längeres Warten auf vollständigere Ausgleichung der Temperaturen den Zustand des Präparates verschlechtert und die Zwischenzeit zwischen den beiden Versuchsreihen noch mehr vergrössert, so ist man genöthigt, durch Torsion des Aufhängefadens das Skalenbild in das Gesichtsfeld des Fernrohres zu bringen. Waren aber in den beiden zu vergleichenden Versuchsreihen verschiedene Torsionen zu diesem Zwecke erforderlich, so ist natürlich die Empfindlichkeit der Boussole in beiden Versuchsreihen nicht absolut gleich, d. h. ein Skalentheil Ablenkung ist nicht in beiden Fällen das Maass für genau dieselbe Wärmemenge.

Es wird sich gleichwohl zeigen, dass trotz dieser Schwierigkeiten eine Antwort auf die aufgeworfene Frage wohl zu geben ist, ich will indessen zunächst eine andere sehr merkwürdige Erscheinung besprechen, die sich bei den Versuchen gezeigt hat.

Jede Versuchsreihe bestand zunächst aus zwei Theilen. Im einen war der Muskel tief unter die Zimmertemperatur abgekühlt, im anderen meist 8° bis 10° über die Zimmertemperatur erwärmt. In jedem Theile werden Versuche von zweierlei Art angestellt, nämlich erstens Gruppen von „isotonischen“ und zweitens Gruppen von „isometrischen“ Zuckungen. Unter einer isometrischen Zuckung verstehe ich eine solche, bei der sich nicht das Längenmaass sondern nur die Spannung des Muskels verändert. Diese Spannungsänderung wurde stets mit meinem „Spannungszeiger“¹⁾ graphisch verzeichnet. Unter einer „isotonischen“ Zuckung verstehe ich eine solche, bei der die Spannung merklich konstant bleibt und nur die Länge sich ändert. Solche Zuckungen führt der Muskel immer aus, wenn er an einem Myographionhebel von wenig Masse gegen eine konstante Kraft wirkt. In den mitzutheilenden Versuchen waren allerdings die ungehemmten Zuckungen wohl nicht ganz streng isotonisch, weil die Masse des stählernen Hebels meines Myographion im Spiele war. Doch wird keine irgend erhebliche Schleuderung stattgefunden haben, da der Muskel an einem 160 mm langen Hebelarm wirkte und am Röllchen des Myographion die verhältnissmässig bedeutende Gegenkraft von 900 Gramm. Ich kann daher die ungehemmten

1) Siehe das oben citirte Werk: „Mechanische Arbeit“ etc. Fig. 1.

Zuckungen der in Rede stehenden Versuchsreihen doch wohl unbedenklich als „isotonische“ bezeichnen.

Der einzelne Versuch bestand aus einer Gruppe von 3 Zuckungen, die in Zwischenräumen von etwas über eine Sekunde aufeinander folgten, und es wurde die durch die 3 Zuckungen zusammen entwickelte Wärme am Multiplikator gemessen.

Ich will nun zunächst die Ergebnisse zweier Versuchsreihen hersetzen und zwar eine von den bestgelungenen und eine weniger regelmässige, damit der Leser sich auch von diesen eine Vorstellung machen kann.

Versuchsreihe vom 22. XII. 1884. Versuchsreihe vom 8. I. 1885.

Temperatur.	Natur des Versuches.	Ablenkung.	Temperatur.	Natur des Versuches.	Ablenkung.	
unter 10°	3 isoton. Zuckungen .	19	unter 10°	3 isometr. Zuckungen	115*	
	ebenso	20		ebenso	57	
	ebenso	18		ebenso	54	
	ebenso	20		3 isoton. Zuckungen .	35	
	3 isometr. Zuckungen	40		ebenso	26	
	ebenso	39		ebenso	22	
über 27°	ebenso	38	3 isoton. Zuckungen .	12*		
	3 isometr. Zuckungen	47	ebenso	79*		
	ebenso	44	ebenso	44		
	ebenso	41	ebenso	44		
	über 27°	3 isoton. Zuckungen .	35	über 28°	ebenso	43
		ebenso	31		3 isometr. Zuckungen	18*
		ebenso	31		ebenso	39
		ebenso	29		ebenso	34
			ebenso	34		

Die zweite hier ausführlich mitgetheilte Reihe giebt wie gesagt eine Vorstellung von den schlechtest gelungenen, aber auch sie würde sich in eine durchaus regelmässige verwandeln, wenn man sich erlauben wollte, die mit einem Stern bezeichneten Zahlen auszuschliessen. In der That ist nun hierzu wohl einige Berechtigung gegeben. Bei dem Versuche mit der Ablenkung 79 steht nämlich im Beobachtungstagebuch verzeichnet: „die Magnetnadel macht vorher einige unregelmässige Zuckungen“, und in dem Versuche mit der Ablenkung 18 sind bloss zwei Striche auf der Tafel mit der graphischen Darstellung der Versuchsreihe zu sehen. Die Zahlen 115 und 12 aber weichen so enorm von allen unter ähnlichen Umständen beobachteten ab, dass man schon aus diesem Grunde an eine zufällige Störung denken muss.

Sehen wir uns nun die wohlgelungene erste Reihe näher an, so springt sofort die höchst überraschende Thatsache in's Auge, dass bei niederer Temperatur die in einer isometrischen Zuckung entwickelte Wärmemenge die in einer isotonischen entwickelte weit mehr übertrifft, als bei höherer Temperatur. Am deutlichsten tritt dieser Satz hervor, wenn man die Mittelwerthe aus allen gleichartigen Versuchen vergleicht. Im kalten Muskel liefern nämlich 3 isotonische Zuckungen durchschnittlich 19,2 Wärmeinheiten (in Skalentheilen), 3 isometrische 39, d. h. also die isometrische Zuckung doppelt so viel Wärme als die isotonische. Im warmen Muskel liefern durchschnittlich 3 isotonische 31,5, drei isometrische 43 Wärmeeinheiten, die isometrische Zuckung also nur 1,4 mal soviel Wärme als die isotonische. Man beachte nun noch, dass die isotonischen Zuckungen den isometrischen beim kalten Muskel vorangingen, beim warmen Muskel folgten, dass also die in einer isometrischen Zuckung entwickelte Wärme durch den Ermüdungseinfluss beim kalten Muskel verhältnissmässig zu klein, beim warmen Muskel verhältnissmässig zu gross erscheinen musste. Könnte man diesen Ermüdungseinfluss eliminiren, so hätte sich offenbar das Verhältniss für den warmen Muskel der Gleichheit noch mehr genähert, für den kalten Muskel von der Gleichheit noch mehr entfernt.

Berechnet man dieselben Mittelzahlen aus der zweiten Reihe (S. 290), so ergibt sich unter Berücksichtigung aller Versuche die mittlere Wärmemenge beim kalten Muskel in 3 isometrischen Zuckungen 75, in 3 isotonischen 27,6, beim warmen Muskel in 3 isometrischen Zuckungen 31, in 3 isotonischen 44,4 oder, wenn man die 4 höchst wahrscheinlich mit groben Fehlern behafteten Versuche ausschliesst:

Kalter Muskel	{	isoton. 27,6	•
		isomet. 55,5	
Warmer Muskel	{	isoton. 44	
		isomet. 35,6.	

Es findet sich also auch hier ebenso der ausgesprochene Satz bestätigt, nur dass in dieser Reihe beim warmen Muskel die isotonischen Zuckungen sogar mehr Wärme zu liefern scheinen als die isometrischen, was aber offenbar nur durch den starken Ermüdungseinfluss bedingt ist, welcher in den zuletzt ausgeführten isometrischen Zuckungen die Wärmeentwicklung tief unter das normale Maass herabgedrückt hat.

Zur weiteren Bestätigung des Gesetzes stelle ich nachfolgend die in oben angegebener Weise berechneten Mittelzahlen aus allen Ver-

suchsreihen zusammen, und zwar zunächst die der Partialreihen am kalten Muskel, d. h. wo die Temperatur unter 10^0 lag. W_m bedeutet in Skalenteilen gemessen die Wärmemenge, die bei 3 isometrischen Zuckungen entwickelt wird, W_t die bei 3 isotonischen Zuckungen entwickelte Wärme. Die eingeklammerten Zahlen (1) und (2) deuten auf die Reihenfolge der Versuche.

W_m	W_t	$\frac{W_m}{W_t}$
(1) 49	(2) 27	1,8
(2) 47,6	(1) 13	3,5
(2) 39	(1) 19,2	2,0
(1) 55,5	(2) 27,6	2,0
(1) 68,3	(2) 32,6	2,1
(1) 33	(2) 19,6	1,6
(2) 53	(1) 41,6	1,3
(1) 49	(2) 18,3	2,7

Im Durchschnitt 2,1

Ergebnisse der Partialreihen am warmen Muskel, Temperatur über 19^0 , meist über 27^0 .

W_m	W_t	$\frac{W_m}{W_t}$
(2) 20	(1) 22,5 ¹⁾	0,9
49	—	—
(1) 44	(2) 31,5	1,4
(2) 35,6	(1) 44	0,8
(2) 47	(1) 33,3	1,4
(1) 43	(2) 31	1,4
(1) 47,7	(2) 43	1,1
(1) 38,6	(2) 53,5	0,7

Im Durchschnitt 1,1

Durch diese Zusammenstellung der sämtlichen Ergebnisse ist ausser Zweifel gesetzt, dass Temperaturerhöhung des Muskels einen ausgleichenden Einfluss übt auf die Wärmebildung bei isometrischem und isotonischem Zucken.

Es lässt sich aber aus meinen Versuchen noch ein weiterer Schluss ziehen. In demselben Sinne wie die Erwärmung wirkt der Ermüdungs-

1) Diese ausnahmsweise kleinen Zahlen sind bestimmt an einem Präparate, welches über Nacht in der feuchten Kammer gehängt hatte und am anderen Morgen noch sehr leistungsfähig gefunden wurde.

einfluss resp. der Einfluss des Absterbens ausgleichend auf die Wärmebildung bei isometrischem und isotonischem Zucken. Man beachte nämlich, dass in der 6. und 7. Versuchsreihe die Partialreihe bei höherer Temperatur der bei niedrigerer Temperatur voranging, die letztere also an dem mehr ermüdeten resp. im Absterben weiter vorgerückten Präparate angestellt war. In diesen Versuchsreihen übertrifft nun der Werth des Quotienten $\frac{W_m}{W_t}$ bei der Partialreihe am kalten Muskel nur wenig den Werth, den er in der Partialreihe am warmen Muskel hat, offenbar, weil der Einfluss der Abkühlung, welcher den Werth dieses Quotienten zu erhöhen strebt, bis zu einem gewissen Grade aufgewogen wird durch den entgegengesetzten Einfluss der Ermüdung. In den anderen Versuchsreihen, wo die Partialreihe am kalten Muskel voranging, übertrifft der in ihr bestimmte Werth des Quotienten $\frac{W_m}{W_t}$ den in der anderen Partialreihe gefundenen viel bedeutender, weil beide Einflüsse im selben Sinne wirksam sind.

Was die erste oben aufgeworfene und einstweilen zurückgeschobene Frage betrifft, so ergibt sich ihre Beantwortung aus der Vergleichung der Partialreihen am kalten Muskel mit den entsprechenden am warmen. Auszuschliessen ist natürlich die erste Reihe, in der die Versuche am kalten Muskel erst etwa 16 Stunden später als die am warmen Muskel angestellt waren. In den übrigen Reihen sind mit wenigen Ausnahmen, die wohl durch gröbere Unregelmässigkeiten bedingt sein dürften, die der Partialreihe bei hoher Temperatur angehörenden Zahlen grösser als die entsprechenden in der Partialreihe bei niedrigerer Temperatur. Erhöhung der Temperatur steigert also im Allgemeinen, wie zu erwarten war, unter sonst gleichen Umständen den chemischen Prozess im Muskel. Diese Steigerung ist aber — und das war nicht vorauszusehen — bei isotonischem Zuckungsverlaufe viel bedeutender als bei isometrischem. Der grösseren Wärmeentwicklung entspricht keineswegs etwa eine grössere Arbeitsleistung. Die Zuckungshöhen waren beim kalten Muskel ebenso gross wie beim warmen.

Theoretische Erörterungen über diese eigenthümliche Erscheinung will ich einstweilen unterdrücken, da sie doch nur höchst hypothetischer Natur sein könnten.

Medizinischer Verlag
von
J. F. Bergmann in Wiesbaden.

Jahresbericht
über die Fortschritte der
Physiologischen und pathologischen Chemie.

Unter Mitwirkung von
RUDOLF ANDREASCH in Währing bei Wien, Dr. OLAF HAMMARSTEN,
Univ.-Prof. in Upsala, Dr. ERWIN HERTER, Docent in Berlin, Dr. HOR-
BACZEWSKI, Univ.-Prof. in Prag, Dr. LEO LIEBERMANN, Univ.-Prof. in
Budapesth, Dr. E. MEISSL, Privatdocent in Wien, Dr. B. J. STOKVIS, Prof.
der Medizin in Amsterdam, Dr. ZALESKI, Univ.-Prof. in Tomsk in Sibirien,
herausgegeben von
Prof. Dr. **Richard Maly**
in Prag.

XVII. Band: Ueber das Jahr 1887.

Redigirt von
Rudolf Andreasch,
Professor der Chemie an der k. k. Staatsoberrealschule in Währing bei Wien.
Preis: M. 16.—.

Anleitung
zur
Darstellung physiologisch-chemischer Präparate.

Von
Professor Dr. Drechsel,
Vorstand des Chemischen Laboratoriums des Physiologischen Instituts zu Leipzig.
Gebunden. Preis: M. 1.60.

Anleitung
zur
Qualitativen u. quantitativen Analyse d. Milch

für
Chemiker, Pharmazeuten und Aerzte
von
Dr. med. Emil Pfeiffer
in Wiesbaden.

Mit Abbildungen. — Preis: M. 2.40.

Die
Fettleibigkeit und ihre Behandlung
nach
physiologischen Grundsätzen.

Von

Prof. Dr. **W. Ebstein,**

Geh. Medizinalrath und Direktor der Mediz. Klinik der Universität Göttingen.

Siebente sehr vermehrte Auflage. — Preis: M. 2.40.

Die Zuckerharnruhr.

Von

Prof. Dr. **W. Ebstein** (Göttingen).

Preis: M. 7.60.

Die Natur und Behandlung der Harnsteine.

Von

Dr. **Wilh. Ebstein,**

Professor an der Universität und Direktor der Medizinischen
Klinik in Göttingen.

Mit Farbentafeln. Preis: M. 16.—

Mikroorganismen

bei den

Wundinfektions-Krankheiten des Menschen.

Von

Dr. med. **Fr. Jul. Rosenbach,**

ausserord. Professor an der chirurg. Poliklinik in Göttingen.

Mit 29 Abbildungen in Farbendruck und Lithographie.

Preis: M. 6.—

Lehrbuch der Inneren Medizin.

Von

Dr. Rich. Fleischer,

Professor an der Universität Erlangen.

*Erster Band: Infektionskrankheiten. — Hautkrankheiten. —
Krankheiten der Nase. — Kehlkopfkrankheiten. 337 Seiten.*

Mit Abbildungen. Preis: M. 5.40.

Der II. Band (Schluss) wird im Sommer 1889 erscheinen.

Mittheilungen

aus

Dr. Brehmer's Heilanstalt für Lungenkranke in Görbersdorf.

Herausgegeben

von

Dr. Hermann Brehmer,

dirigirendem Arzt.

Preis: ca. 7 M. ord.

Inhalt u. A.: Die Heilbarkeit der Kehlkopfschwindsucht und deren Behandlung mit Milchsäure. — Die Fluorhydrogensäure-Inhalationen bei Lungenschwindsucht. — Zur Untersuchung tuberkulösen Sputums. — Ueber die Passirbarkeit der Lungen für die Bakterien. — Zuckerbestimmung im Harn. — Aerztlicher Bericht.

Jahresbericht

über die

Fortschritte der Geburtshilfe und Gynäkologie.

Bearbeitet von

Professor Ahlfeld (Marburg), Privatdocent Bumm (Würzburg), Dr. E. Cohn (Berlin), Privatdocent Döderlein (Leipzig), Privatdocent Felsenreich (Wien), Prof. Frommel (Erlangen), Prof. Hofmeier (Würzburg), Prof. Löhlein (Giessen), Dr. Karl Ruge (Berlin), Privatdocent Sänger (Leipzig), Professor Schwarz (Halle), Professor Stumpf (München), Privatdocent Veit (Berlin), Privatdocent Wiedow (Freiburg), Professor Wyder (Zürich)

und herausgegeben von

Professor Frommel (Erlangen).

I. Band: Ueber das Jahr 1887

555 Seiten. Preis: M. 10.60.

Die Redaktion dieses Jahresberichts (Prof. Frommel in Erlangen) richtet an die Herren Fachgenossen und Forscher, welche zu dessen Gebiete Gehöriges und Verwandtes publiciren, die ergebene Bitte, sie durch rasche Uebersendung von Separat-Abdrücken ihrer Veröffentlichungen sowie durch einschlagende Mittheilungen baldigst und ausgiebigst unterstützen zu wollen.

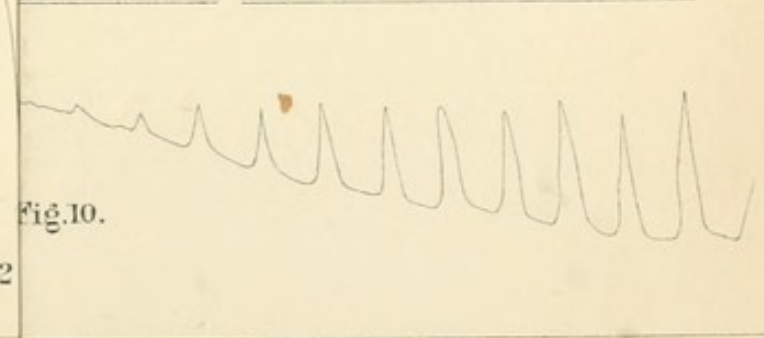
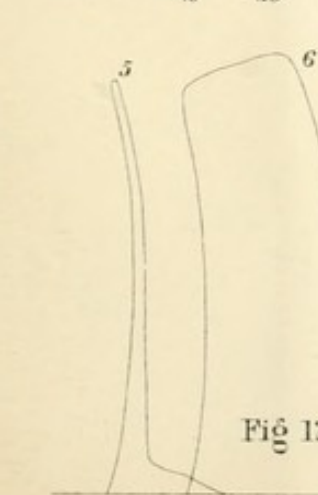
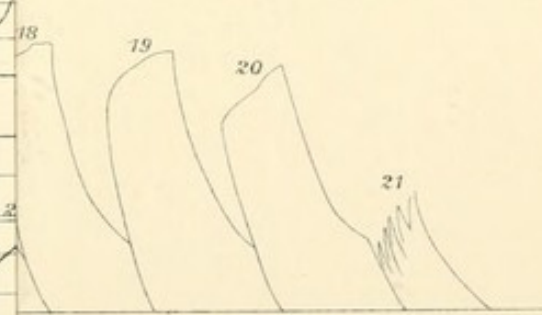
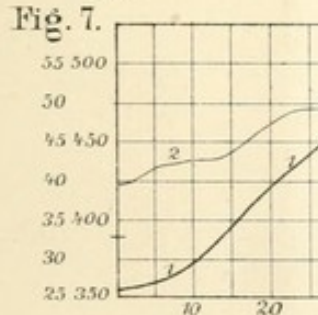
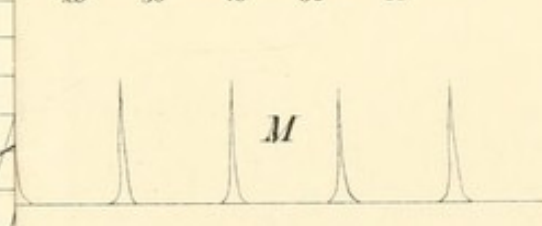
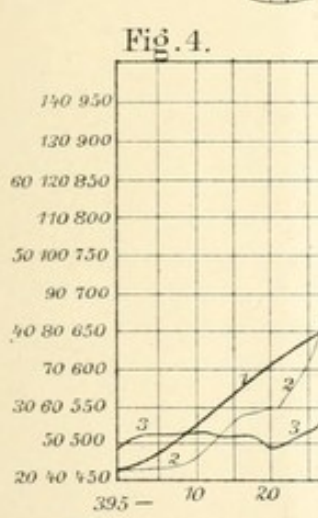
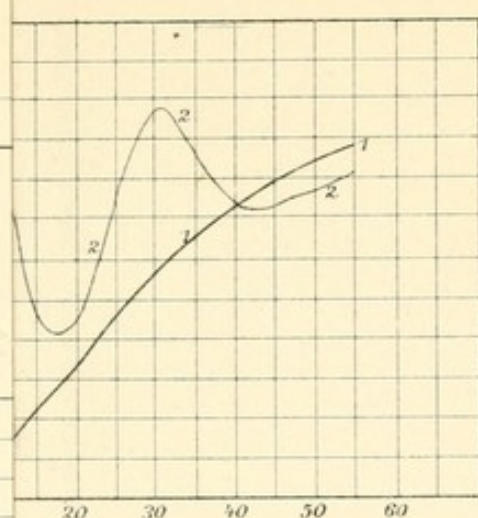
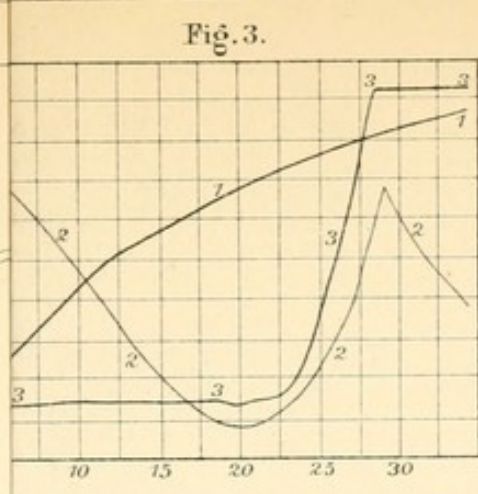
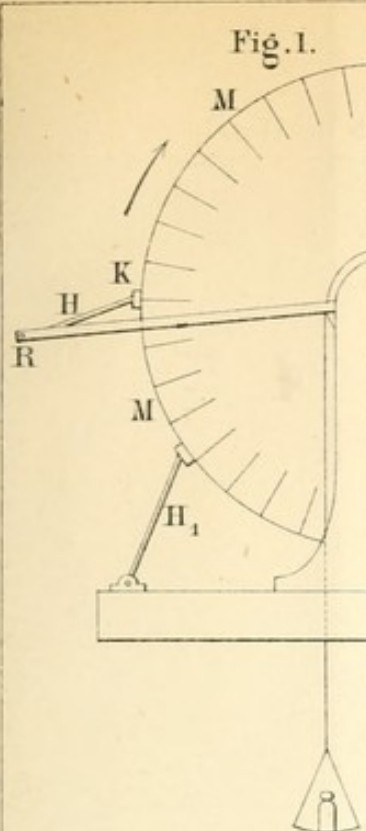
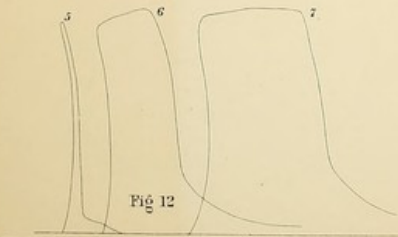
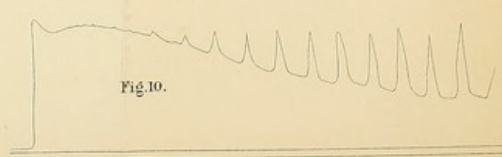
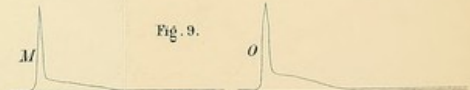
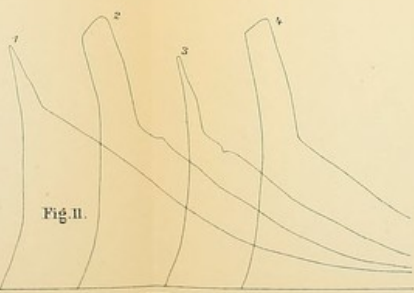
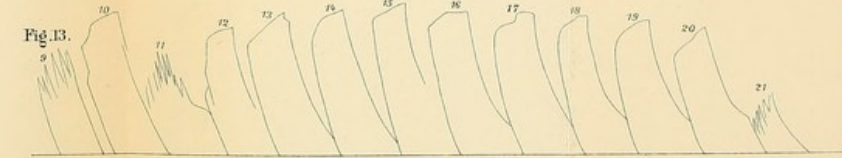
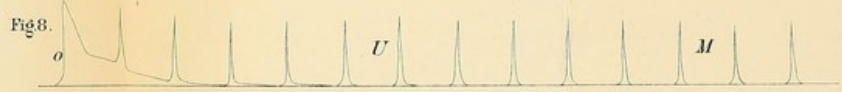
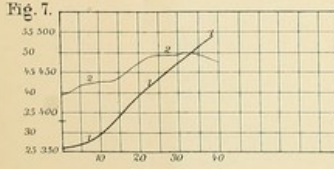
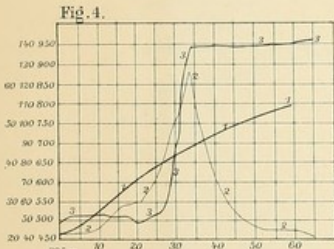
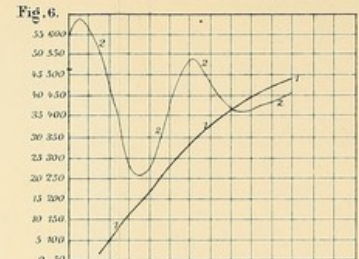
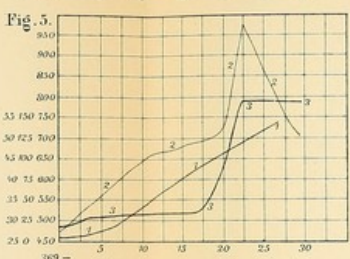
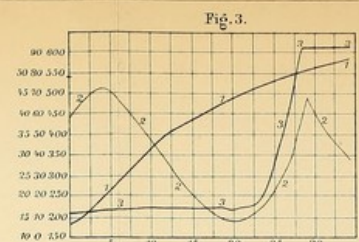
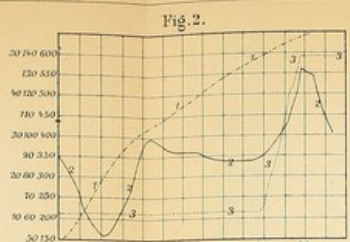
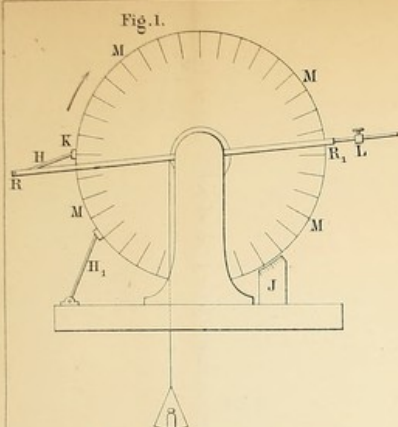


Fig. 12



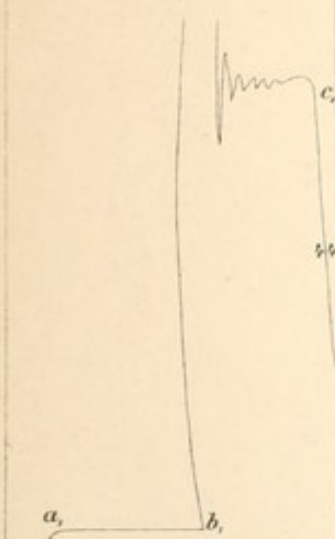
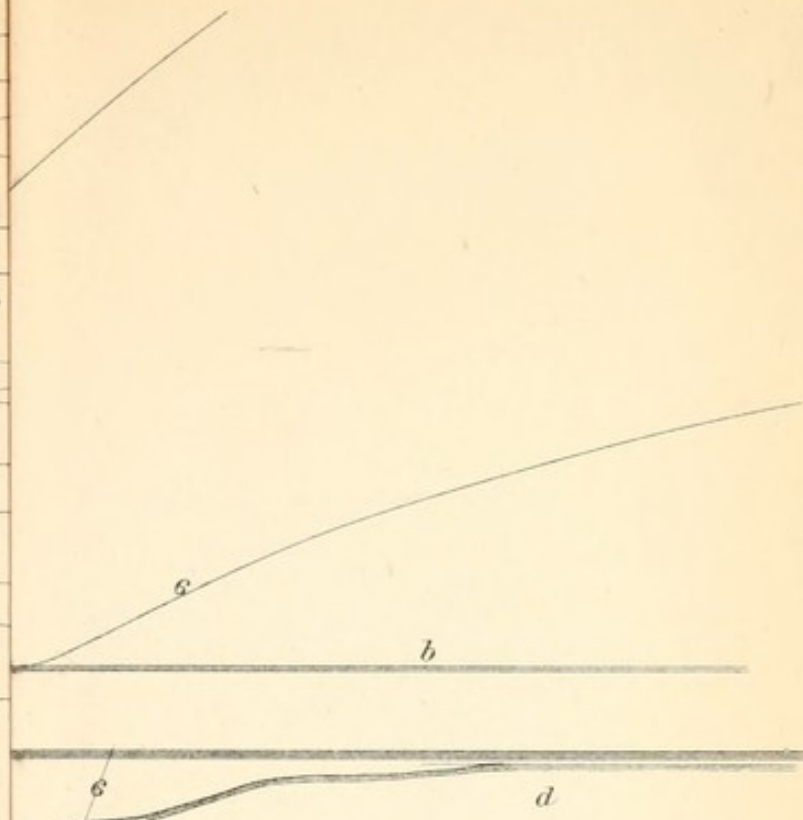
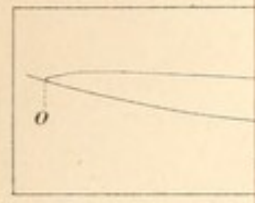
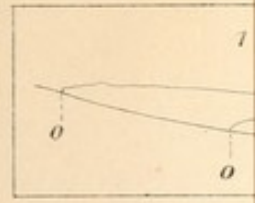
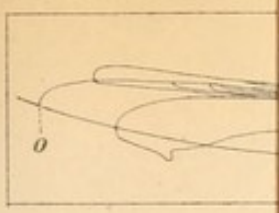


Fig. 11.

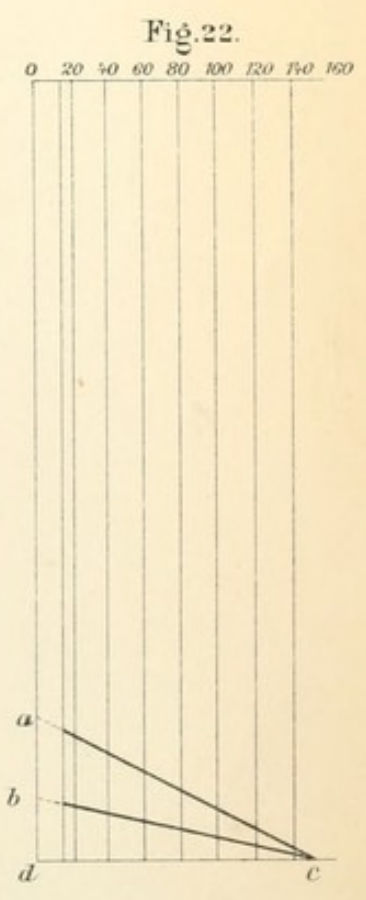
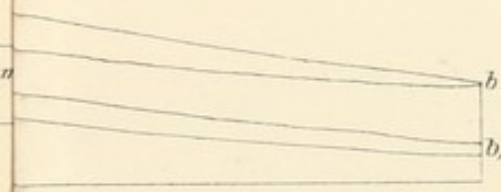
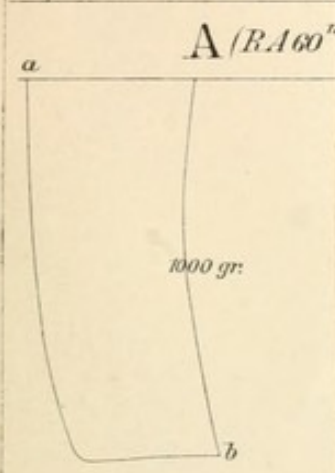
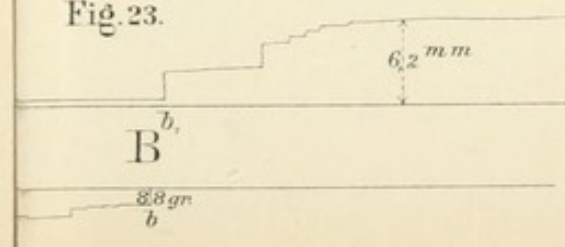
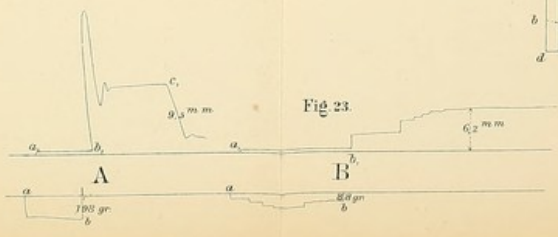
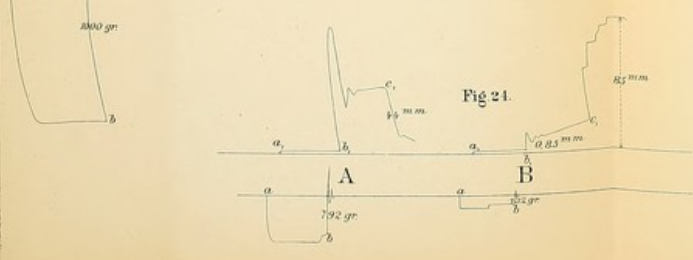
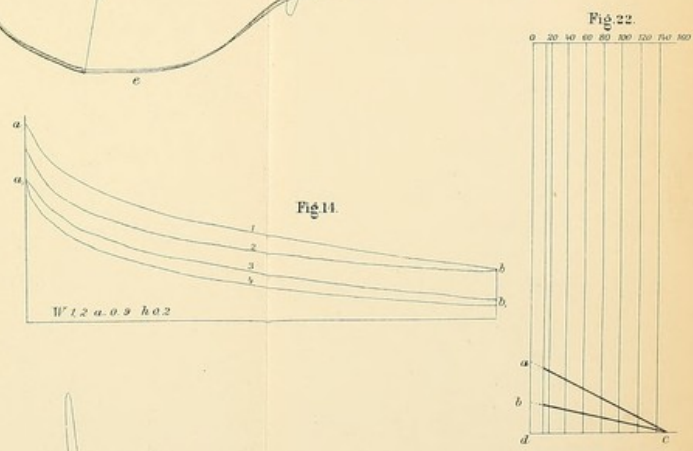
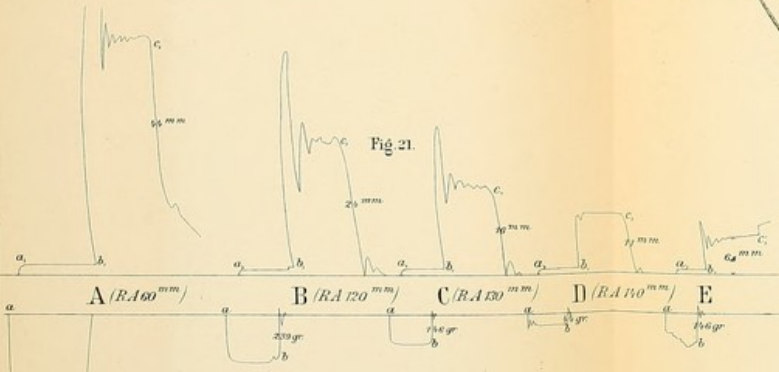
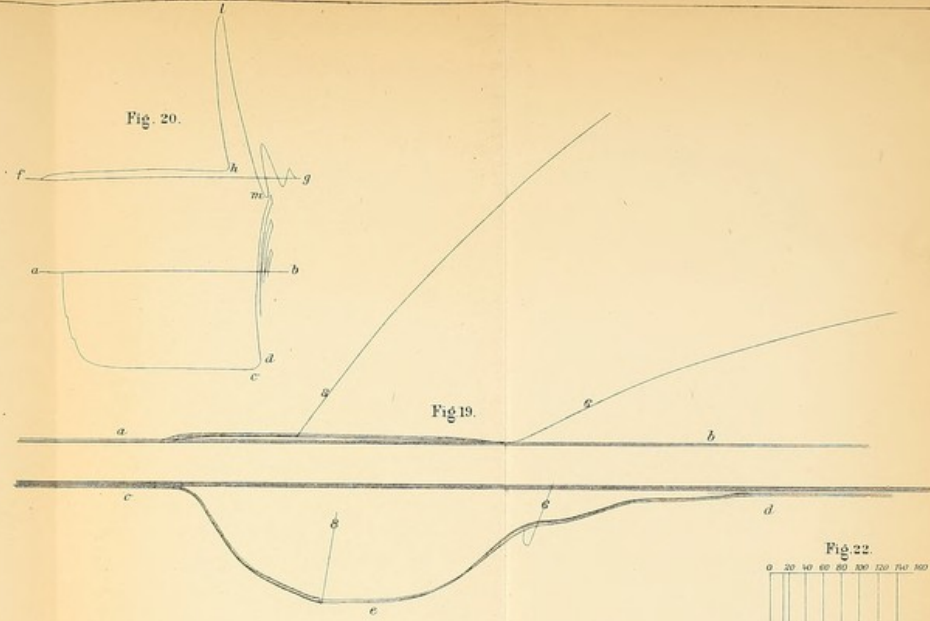
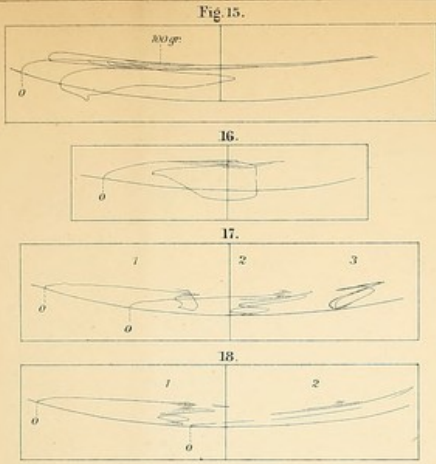
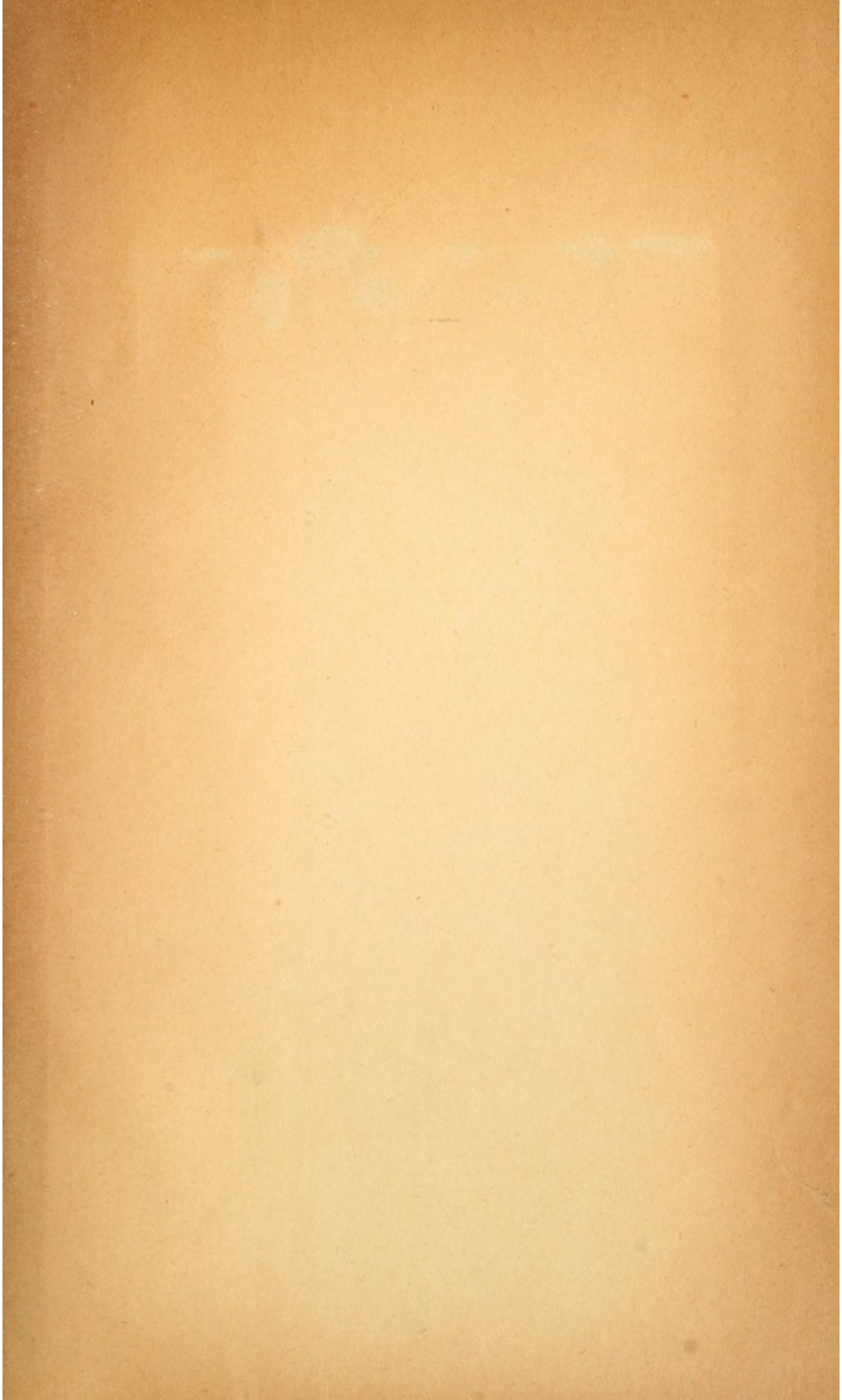


Fig. 22.

Fig. 23.







QP321

F443

Fick

