DAS

MYOPHYSISCHE GESETZ.

VON

W. PREYER.

JENA,

MAUKE'S VERLAG
(HERMANN DUFFT).

1874.

Nicht die Auffindung der Naturgesetze, sondern der logische Nachweis ihrer Nothwendigkeit vollendet die Arbeit des Forschers. Aber die Begrenztheit des Verstandes zwingt meistens bei der blossen Formulirung des functionellen Zusammenhanges der Erscheinungen stehen zu bleiben.

Vorwort.

Schon die Entdeckung der einfachsten neuen Thatsache gewährt eine intellectuelle Befriedigung. Ungleich grösser aber ist der Fortschritt, wenn es durch glückliche Einfälle und ausdauernde Meditation gelingt unvermittelte Beobachtungen in gesetzmässigen Zusammenhang zu bringen; und zwar steigt der Werth eines solchen Nachweises mit dem Umfang und der Häufigkeit der in einen Functionsnexus gebrachten Phänomene.

Die in dieser Schrift niedergelegten Untersuchungen beanspruchen nur den Werth eines Versuches, aber eines Versuches der letzteren Art.

Die Abhängigkeit der Muskelcontractionsgrösse einerseits von der Reizstärke, andererseits von der im Muskel durch den Reiz ausgelösten Bewegung, welche ich die myophysische Bewegung nenne, soll ermittelt werden.

Die Aufgabe ist alt, aber die experimentellen Bemühungen sie zu lösen gehören der neuesten Zeit an und sind sehr wenig zahlreich.

Ich selbst würde erst nach längerer Frist zu einem Abschluss gekommen sein, wenn ich nicht Arbeiten anderer zu meinen Zwecken hätte verwenden können.

Namentlich Herrn A. W. Volkmann in Halle spreche ich wiederholt meinen Dank dafür aus, dass er die Protokolle seiner nicht im Einzelnen veröffentlichten Versuche (Reihe I bis XII und Reihe XLIV) im Originalmanuscript auf meine Bitte mit grösster

Bereitwilligkeit mir zur Verfügung gestellt hat. Diese Experimente, vor vielen Jahren in einer ganz anderen als der mir vorschwebenden Absicht angestellt, bildeten anfangs die einzige empirische Grundlage meiner Untersuchung.

Ferner wurde die Arbeit wesentlich erleichtert durch die psychophysische Maasslehre Fechner's. Akademische Vorträge über Psychophysik, welche ich hier gehalten habe, führten mich zu einem Studium der bahnbrechenden Werke des genialen Denkers, welcher die Empfindung dem physikalischen Experimente unterwarf, und dadurch kam die Parallelisirung psychophysischer und myophysischer Erscheinungen zu Stande. Namentlich die entscheidenden Versuche (im dritten Abschnitt) sind unmittelbar auf diesem Boden erwachsen, wogegen die anfänglich rein hypothetische Basis der ganzen Untersuchung, der Satz, dass derjenige Antheil des Muskelreizes, welcher die Zusammenziehung hervorruft, durch ein dieselbe compensirendes Gewicht ausgedrückt werden kann, ein blosses Aperçu ist, welches in keiner Beziehung zu psychophysischen Fragen steht und dessen Begründung einige Schwierigkeiten bereitet hat.

Ich zweifle, ob das myophysische Gesetz und die neue Auffassung der Erregbarkeit sogleich Anklang finden werden. In keinem Falle handelt es sich um etwas Vollendetes, denn diese Schrift hat nur den einen Zweck das Gesetz zu begründen, nicht es auszubauen. Sie will nicht mehr als eine Aussaat sein, die erst in späterer Zukunft Früchte trägt.

Jena, Ende October 1873.

Der Verfasser.

Inhaltsangabe.

I. Einleitende Begründung.

Seite

V. Die Abhängigkeit der Dehnungsgrösse von dem dehnenden Gewicht.

VI. Die Reizschwelle und die Schwellenerregung.

VII. Verhältniss der Erregung und Verkürzung zu der Spannung und Dehnung.

VIII. Myophysische Formeln und Ausdrücke

I.

Einleitende Begründung.

§. 1. Von der Ansicht ausgehend, dass die gesetzmässige Beziehung der Empfindungstärke zur Reizstärke ein besonderer Fall eines allgemeinen Gesetzes sei, welches die Intensität aller von Nervenerregungen abhängiger Erscheinungen ebenso beherrsche, wie jenes von Ernst Heinrich Weber und Fechner entdeckte Specialgesetz die Empfindungstärke, beschloss ich zu untersuchen, ob die Zusammenziehung der quergestreiften Muskelfasern rücksichtlich ihrer Grösse in einer ähnlichen Weise vom motorischen Reize abhänge, wie die an die Thätigkeit der Ganglienkörperchen geknüpfte Empfindung rücksichtlich ihrer Intensität nachweislich vom Sinnesreize abhängt.

So verschieden auch Ganglienkugeln und Muskelfasern gebaut sind, sie bieten unverkennbare Analogien dar, wenn sie im thätigen Zustande miteinander verglichen werden. Gleichwie durch das Verschmelzen mehrerer zeitlich schnell aufeinander folgender Lichtblitze eine continuirliche Lichtempfindung, durch die Summirung schnell aufeinander folgender Luftschwingungen eine continuirliche Tonempfindung und durch das Ineinanderfliessen vieler schnell die Haut treffender Stösse eine continuirliche Tastempfindung entsteht, kommt durch die Fusion vieler schnell aufeinander folgender Zuckungen herbeiführender Reizstösse der Muskeltetanus zu Stande.

Es ist plausibel, dass die Empfindung ebenso an die negative Schwankung des allerdings erst nachzuweisenden Stromes der

Ganglienkugel gebunden sei, wie die Muskelcontraction an die negative Schwankung des Muskelstromes thatsächlich gebunden ist.

Dass ferner im normalen Leben der quergestreifte Muskel nur wenn seine Nervenfasern erregt werden, sich zusammenzieht, findet sein Analogon darin, dass höchst wahrscheinlich die Ganglienzelle nur wenn ihr durch ihre nervösen Fasern Bewegung mitgetheilt wird, Empfindung giebt.

Die Thatsache, dass der Reiz nicht unmittelbar, wenn er auf den Muskel einwirkt, die Verkürzung herbeiführt, vielmehr zunächst eine innere Bewegung erzeugt, von welcher die Zusammenziehung erst abhängt, schliesst sich ungezwungen der von Fechner begründeten Auffassung an, derzufolge Sinnesreize nicht unmittelbar Empfindungen mitführen, sondern zunächst die psychophysische Bewegung veranlassen, von welcher die Empfindung in anderer Weise abhängt, als jene Bewegung selbst vom Reize.

Vor allem stützt sich die Parallelisirung der Muskelcontraction und der Empfindung auf die Thatsache der Schwelle. Ebensowenig wie jeder beliebige noch so kleine Sinnesreiz eine Empfindung, hat jeder beliebige noch so kleine Muskelreiz eine Muskelcontraction zur Folge, was allgemein anerkannt ist. Der lebende Muskel kann direct und indirect mit numerisch bestimmbaren Reizen gereizt werden, ohne dass er zuckt. Erst wenn ein gewisser Werth überschritten wird, beginnt die Formveränderung. Geradeso können messbare Gewichte auf die Haut, quantitativ angebbare Salzmengen auf die Zunge, nachweisbare Schallwellen an das Trommelfell gelangen, ohne dass die betreffenden Empfindungen merklich werden, wobei es freilich unentschieden ist, ob eine Formänderung der Ganglienkörperchen eintreten muss, um sie merklich zu machen.

Diese von Fechner in die Wissenschaft eingeführte fundamentale Thatsache der Reizschwelle, einer grossen Verallgemeinerung fähig, wird namentlich im Gebiete der Myophysik sich als ungemein wichtig erweisen.

§. 2. Von dem Werth oder Unwerth solcher Betrachtungen, denen sich noch mehrere beifügen liessen, welche in demselben Sinne sprechen, ist die ganze folgende Untersuchung unabhängig. Ich wünschte nur ihrem Ausgangspunct einigermassen zu motiviren. Denn ihr Gang ist nicht der gewöhnliche gewesen.

Aus unbewiesenen Sätzen wurden anfangs in gänzlich fehlerhafter Weise die Endresultate abgeleitet. Als ich jedoch an die Stelle der falschen Beweisführung die richtige gesetzt hatte, blieb

nicht nur das Endergebniss vollkommen richtig, sondern auch die Grundannahmen erwiesen sich als triftig [1]).

Nunmehr, über zwei Jahre seit ihrem Beginn, ist die Untersuchung zu einem die Lösung des Problems in befriedigender Weise herbeiführenden Abschluss gelangt. Und die Richtigkeit der Lösung ist leicht zu prüfen, da die meisten Experimente leicht sich wiederholen lassen.

Die Darstellung soll denselben Gang wie die Untersuchung befolgen, indem zuerst die zu Grunde gelegten Hypothesen, dann die Beweise für deren thatsächliche Richtigkeit und schliesslich einige aus ihnen fliessende Consequenzen auseinandergesetzt werden sollen.

§. 3. Ich beginne mit Aufstellung der zu beweisenden Grundhypothese, welche am bündigsten durch die Differenzialgleichung

$$\delta h = k \frac{\delta q}{q}$$

definirt wird. Hier bedeutet h die Grösse der Muskelcontraction oder Hubhöhe, q die Reizgrösse, k eine von den Einheiten des h und des q abhängige Constante. Die Gleichung besagt, dass bei ein und demselben Muskel die absoluten Zuwüchse der Hubhöhe den relativen der Reizstärke proportional gehen. Die Gleichung ist keine andere als die psychophysische Fundamentalformel, in welcher nur statt „Empfindungsgrösse" gesetzt ist „Grösse der Muskelverkürzung."

Fechner hat nachgewiesen, dass keine andere Gleichung einerseits dem Weber'schen Gesetz, andererseits zugleich der Bedingung genügt, dass die Aenderungen der Empfindungsgrösse den Aenderungen der Reizgrösse merklich proportional sind, so lange beiderlei Aenderungen sehr klein bleiben.

Dasselbe beansprucht die obige Gleichung für die Muskelthätigkeit. Wird der sehr kleine absolute Reizzuwuchs δq vervielfäl-

---

1) Die unrichtigen Deductionen finden sich in den „Myophysischen Untersuchungen" (erste und zweite Abhandlung) in dem von E. F. W. Pflüger in Bonn redigirten Archiv für die gesammte Physiologie des Menschen und der Thiere (1872, V. Bd. S. 294—309 u. 483—497.) Die dritte und vierte vorläufige Mittheilung (ebenda 1872, VI. Bd. S. 237—249 u. 567—574) brachte zwar Berichtigungen und Ergänzungen, aber nicht in ausreichender Weise. Ich vertrete von dem Inhalt dieser beiden Artikel, wie von dem der zwei ersten nur so viel, als in dieser Schrift sich reproducirt findet.

tigt, so wird der sehr kleine Hubhöhenzuwuchs δh um ebensoviel vervielfältigt. Wird δq mit einer beliebigen Zahl multiplicirt, und q mit derselben Zahl, so bleibt δh unverändert, die Hubhöhenzunahme verändert sich nicht, wenn der relative Reizzuwuchs sich gleich bleibt, mag auch die absolute Reizgrösse sich erheblich ändern.

Diese Forderungen stehen mit keiner sicheren Thatsache im Widerspruch. Weder bedarf die Fundamentalformel selbst, lediglich als Definition, in Ansehung ihrer Richtigkeit eines Beweises, da es Niemandem zweifelhaft ist, dass sie keinen inneren Widerspruch enthält, noch giebt es einen Wahrscheinlichkeitsgrund gegen die allgemeine Gültigkeit der Fundamentalformel, als Ausdruck der Erscheinungen, während sich allerdings zu ihren Gunsten Mancherlei beibringen lässt.

Allein die Thatsache der Reizschwelle und des Maximalreizes verbieten die Hubhöhen den Reizgrössen einfach proportional anzunehmen, und schon gröbere Versuche zeigen auch innerhalb dieser Grenzen keine einfache Proportionalität bei directer Muskelreizung.

Wenn aber die Muskelcontractionsgrösse der absoluten Reizstärke nicht proportional ist, so wird bei Versuchen die fragliche Beziehung zu ermitteln, jedenfalls vor allen anderen die in der Fundamentalformel ausgedrückte Relation, welche die nächst einfache Annahme ausdrückt, zu bevorzugen sein, dass die Hubhöhen den relativen Reizzunahmen proportional wachsen möchten. Es wird wegen der Analogie mit den Sinnesreizen gerechtfertigt sein, wenn diese Annahme zuerst geprüft wird. Ihr zufolge wird die Contraction als Integral absoluter Contractionszuwüchse angesehen, welche relativen Zunahmen der Reizstärke zugehören.

§. 4. Man kann jedoch nicht wohl unmittelbar die Fundamentalformel der experimentellen Prüfung unterwerfen, weil es nicht gelingt einen Muskel genügende Zeit hindurch so vor Schädlichkeiten zu schützen, dass man sicher wäre die Veränderungen, die er zeigt, allein auf künstlich herbeigeführte Reizänderungen zu schieben. Der Muskel ist ein so unbeständiges Gebilde, dass man es nicht in der Gewalt hat, oftmals bei Anwendung derselben Reizgrösse dieselbe Contraction zu veranlassen.

Soll z. B. zehnmal in kurzen Pausen mit derjenigen Reizstärke gereizt werden, bei welcher eben noch keine Zusammenziehung eintritt, und welche die Reizschwelle oder die Schwelle

schlechtweg heisst und fortan mit s bezeichnet werden soll, so findet sich meistens, dass diese Reizschwelle für ein und denselben Muskel unter sonst gleichen äusseren Bedingungen sich verändert. Sie nimmt oft in längeren Reizungsreihen anfangs etwas ab, dann zu, um häufig wieder ab- und schliesslich wieder zuzunehmen.

Durch die Reizung selbst wird die Schwelle verändert, so dass zwei Reizungen, zwischen denen eine Pause liegt, nicht mit Sicherheit auf denselben Schwellenwerth bezogen werden dürfen. Da aber eine directe Prüfung der Fundamentalformel wenigstens zeitweise Constanz der Reizschwelle voraussetzt, so ist sie vorläufig unausführbar. Ich habe daher die Differenzialgleichung durch Vergleichung ihrer Consequenzen mit den Thatsachen geprüft, indem ich die veränderliche Reizschwelle mit in Rechnung brachte.

§. 5. Durch Integration erhält man aus der Fundamentalformel die endliche Gleichung

$$h = k \log nat\, q + C$$

wo C die Integrationsconstante. Diese wird durch die Bedingung bestimmt, dass, wie so eben erwähnt wurde, bei einem gewissen endlichen Werthe von q, dem Schwellenwerthe s des Reizes, h Null wird. Wenn während der Thätigkeit des Muskels der Reiz abnimmt, so erlischt die Contraction lange bevor der Reiz Null geworden und wenn der von Null an wachsende Reiz auf den unthätigen Muskel wirkt, so fängt derselbe erst dann an sich zu verkürzen, wenn ein gewisser endlicher Reizwerth s überschritten worden ist. Dieser Schwellenreiz als Specialwerth von q in die vorliegende Gleichung eingesetzt giebt

$$o = k \log nat\, s + C.$$

Somit allgemein

$$h = k \log nat \frac{q}{s}.$$

Die Gleichung ist keine andere als die psychophysische Maassformel auf den Muskel übertragen. Sie drückt die von der definirten Hypothese verlangte Relation zwischen den endlichen Grössen der drei Variabeln: Hubhöhe, Reizgrösse, Reizschwelle aus. Und zwar heisst der Quotient $\frac{q}{s} = \frac{\text{Reizgrösse}}{\text{Reizschwelle}}$ im Anschluss an die von Fechner aufgestellte psychophysische Terminologie der Fundamentalreiz. Die Contractionsgrösse soll also proportional sein dem Logarithmus des Fundamentalreizes. Die

Maassformel besagt, dass der absolute Werth des h nicht durch den Werth von q allein bedingt ist, sondern durch das Verhältniss von q zum jeweiligen Schwellenwerthe s, also zu demjenigen speciellen Werth von q, welcher im concreten Fall eben $h = o$ machen würde.

§. 6. Mit besonderem Nachdruck ist hervorzuheben, dass in der Maassformel sowohl q als s variabel sind. Allerdings wird bei ihrer Ableitung aus der Fundamentalformel zunächst nur q als Variable gedacht und der Specialwerth von $q = s$ als Constante, weil der Process der Integration darauf ausgeht eine Reihe zusammengehöriger, nämlich derselben Erregbarkeit entsprechender Aenderungen des h zu summiren, wobei das Maass der Erregbarkeit der reciproke Reizschwellenwerth ist. Da aber alle Veränderungen δh und δq, deren ein und derselbe Muskel überhaupt fähig ist, durch den Ausdruck

$$\delta h = k \frac{\delta q}{q}$$

umspannt sein sollen und zwar mit demselben Werthe von k, wie sehr auch die Erregbarkeit sich ändern möge, so muss die endliche Gleichung auch alle möglichen Abstufungen des Schwellenwerthes, welche mit der blossen Veränderung der absoluten Reizgrösse verbunden sein können, mit umfassen. Es ist also zwar s in ihr eine Constante, sofern je eine Folge zusammengehöriger Werthpaare von h und q betrachtet wird, aber eine Constante, welcher successive alle möglichen Werthe beigelegt werden müssen, wenn der Inhalt der Fundamentalformel erschöpft werden soll; das heisst: in der Maassformel erscheint die Grösse h nicht als Function einer, sondern — und hierauf lege ich das grösste Gewicht — als Function zweier Urvariabeln. Alle Werthe von h und q, welche in ein und demselben, seiner Natur nach durch einen bestimmten Werth von k definirten Muskel, mit einander verbunden überhaupt vorkommen können, ordnen sich als eine Schaar von Curven, deren einzelne Glieder durch stetige Variation der Constante s successive erzeugt werden. Charakteristisch ist dabei der Umstand, dass in der endlichen Gleichung die willkürliche Constante und die ursprüngliche Variable als vollkommen äquivalente Elemente sich miteinander verbinden, indem der Quotient $\frac{q}{s}$ als das schliessliche Bestimmungstück für h auftritt.

Demnach ist der vollständige Sinn der Maassformel in Worten dieser:

Wenn bei einem Muskel für alle vorkommenden Abstufungen der Reizstärke und der Erregbarkeit die absoluten Veränderungen der Hubhöhe den relativen der Reizstärke immer in derselben Weise, das heisst mit demselben die Natur des Muskels definirender constanten Factor (k) proportional bleiben, so ist der endliche Werth der Hubhöhe überhaupt nicht durch die Reizstärke allein und nicht durch die Reizschwelle allein bestimmbar, sondern nur durch das Verhältniss $\frac{\text{Reizstärke}}{\text{Reizschwelle}}$. Es mögen die Stärke und die Schwelle des Reizes einzeln genommen noch so sehr variiren, entscheidend bleibt nur der jedesmalige Werth ihres Verhältnisses durch Vermittelung der logarithmischen Function.

Dies ist die Hauptconsequenz aus der Hypothese, welche in der Fundamentalformel definirt wurde.

§. 7. Es handelt sich jetzt um die experimentelle Prüfung dieser Consequenz.

Zunächst liesse sich, wenn q constant gehalten wird, durch Bestimmung einer Hubhöhenreihe während der Ermüdung mit gleichzeitiger Bestimmung der mit der Ermüdung steigenden s-Werthe ermitteln, welche Function der Erregbarkeit oder des s die Hubhöhe bei constantem Reize ist.

Sodann würde bei constant gehaltenem s, durch Bestimmung einer Hubhöhenreihe mit gleichzeitiger Bestimmung des willkürlich veränderlichen q sich finden lassen, welche Function des q die Hubhöhe bei constanter Erregbarkeit ist.

Aber diese Versuchsweise ist unausführbar, weil man es nicht in der Gewalt hat s genügend lange constant zu halten, ein längeres Constantbleiben des s vielmehr nur zufällig zur Beobachtung kommt.

Man würde also nur die Abhängigkeit der Hubhöhe von der Erregbarkeit bei constantem Reize genau ermitteln können. Daher habe ich zunächst von dieser Methode absehen müssen.

Ferner könnte man zuerst die Reizschwelle bestimmen, hierauf ohne die Reizung zu unterbrechen, den Reiz steigern und die Hubhöhe bestimmen. Es würden dann, wenn auch der Reiz und die Schwelle stark variiren, die aus ihrem Verhältniss berechneten Hubhöhen mit den beobachteten sich vergleichen lassen. Auch diese Methode habe ich nicht angewendet, weil die directe Be-

stimmung der Reizschwelle etwas umständlich und mit kaum zu vermeidenden Fehlern behaftet ist. Wird diejenige Reizstärke genommen, bei der eine minimale Verkürzung eintritt, so giebt dies schon einen h-Werth grösser als Null, und man ist auf tatonnirende Versuche angewiesen, die Reizschwelle zwischen den höchsten keine Zusammenziehung auslösenden Reiz und den niedrigsten eine minimale Verkürzung auslösenden zu setzen.

Bei meinen Versuchen zur Ermittelung der elektrischen Reizschwelle hat sich ausserdem und zwar ebenso bei directer wie bei indirecter Reizung ein ungleich schwerer wiegender Fehler gezeigt. Man sieht nämlich schon mit unbewaffnetem Auge sehr häufig, ehe überhaupt eine mit blossem Auge erkennbare Contraction beginnt, bei Reizungen mit Reizen innerhalb der Schwellendistanz — der von Null bis zum Schwellenwerth sich ausdehnenden Strecke der Reizscala — nahe an der Schwelle einige Fasern sich bewegen, andere ruhen, was wahrscheinlich daher rührt, dass die Schwellen für die einzelnen Fasern ein und desselben Muskels nicht zusammenfallen, oder daher, dass die Spannung gleichschwelliger Fasern eine ungleiche ist.

Endlich habe ich mich durch mikroskopische Betrachtung des Muskels mit stärkerer Vergrösserung überzeugt, dass solche partielle Verkürzungen auch bei Reizwerthen eintreten, die weit unterhalb der Schwelle im gewöhnlichen Sinne liegen. Aus diesen Gründen musste von einer directen Bestimmung der Reizschwelle bei dem vorliegenden Problem abgesehen werden. Ich schlug daher einen anderen Weg ein.

§. 8. Jede Muskelcontraction kann dadurch annullirt werden, dass man an den lothrecht hängenden Muskel ein Gewicht p befestigt, welches gerade so schwer ist, dass es den thätigen Muskel auf diejenige Länge l ausdehnt, die er vor der Verkürzung zeigte und doch so leicht, dass es keine Dehnung über diese Länge hinaus zu Stande kommen lässt. Dieses Gewicht nannte Eduard Weber das Maass der Muskelkraft oder auf die Einheit des Muskelquerschnitts bezogen, das absolute Maass der Muskelkraft[1]). Da nun *ceteris paribus* die Muskelkraft allein von der Reizgrösse abhängt, so wird das Gewicht p zu dieser in einer gewissen functionellen Beziehung stehen müssen. Es lässt

1) Handwörterb. d. Physiol. herausgeg. v. R. Wagner 3. Bd. 2. Abth. Braunschweig, 1846. S. 87.

sich, da die Muskelkraft ein Merkmal der vom Reize im Muskel hervorgerufenen der Zusammenziehung zu Grunde liegenden Bewegung ist, die fortan die myophysische Bewegung heissen soll, als das genaue Maass dieser Bewegung ansehen, sofern die Grösse der myophysischen Bewegung durch die Muskelkraft gemessen wird. Die myophysische Bewegung ist im Uebrigen nichts anderes als die Erstwirkung des Reizes, welche der Contraction gegenüber ebenso wohl auf Seite der Ursachen steht, wie der Reiz selbst. Ich würde sie mit dem gebräuchlicheren Worte Muskelerregung bezeichnen, wenn dieser Ausdruck eindeutig wäre.

Werden nun Versuche angestellt, bei denen für verschiedene Reize die p-Werthe und zugleich die annullirten Hubhöhen bestimmt werden, so würde sich die Abhängigkeit der Hubhöhe von der Grösse der Muskelkraft ermitteln lassen, vorausgesetzt, dass überhaupt ein constanter Zusammenhang zwischen h und p besteht. Damit wäre schon viel gewonnen, nämlich die Hubhöhe als Function der Erstwirkung des Reizes erkannt, jedoch nichts über die Art der Abhängigkeit der Hubhöhe vom Reize selbst oder über die Art der Abhängigkeit der Muskelkraft vom Reize ermittelt.

§. 9. Hier habe ich nun anfangs die einfachste Annahme gemacht, welche später bewiesen werden wird.

Thatsache ist, dass bei constantem Reize und zunehmender Reizschwelle während der Ermüdung, die Hubhöhen abnehmen und das Gewicht p, welches die Hubhöhen eben annullirt, gleichfalls abnimmt. Ich setzte hier p umgekehrt proportional dem Schwellenwerth des Reizes

$$p = \frac{\gamma}{s}$$

wo γ eine Constante. Diese Annahme hat vor allen anderen Annahmen über die Function

$$p = f(s)$$

den Vorzug, dass sie die einfachst mögliche ist.

Bei dem mit p belasteten thätigen Muskel, welcher seine ursprüngliche Ruhelänge l wieder erreicht hat, bewirkt ein positiver oder negativer Reizzuwuchs eine Aenderung des l, Verkürzung oder Verlängerung, und eine Zu- oder Abnahme des Gewichtes p bewirkt in diesem Zustande gleichfalls eine Aenderung des l, Zu- oder Abnahme. Der Muskel befindet sich im gereizten Zustande und seine Hubhöhe ist Null. Er steht auf der Schwelle. Der Reiz q ist

durch das der Reizwirkung gerade entgegenwirkende Gewicht bis auf die Reizschwelle des belasteten Muskels gesunken, daher die Contraction desselben erloschen. Die Reizschwelle s des unbelasteten Muskels ist bis zum Reizwerth q gestiegen durch Anhängen des Gewichts.

Je niedriger also die Schwelle des unbelasteten Muskels an sich war, um so grösser muss bei gleichem Reize das Gewicht sein, um den Ueberschuss der q-Wirkung über die s-Wirkung zu compensiren.

Da nun bei gleichem Querschnitt und Reiz und sonst gleichen Bedingungen die Grösse des p einzig von der Grösse der Reizschwelle abhängt, indem mit zunehmender Reizschwelle das p abnimmt, ist es statthaft, die einfachste Annahme zu setzen, dass p dem s umgekehrt proportional sei. Die Annahme steht mit keiner Thatsache im Widerspruch, wodurch indessen natürlich der Beweis für ihre Richtigkeit (§. 50) nicht erspart wird.

§. 10. Ich habe ferner die Voraussetzung gemacht, dass bei constanter Reizschwelle s das p dem q einfach proportional sei. Es ist dies nur die Vervollständigung einer der Anfangshypothesen, die ich vor der ganzen Untersuchung hegte, dass der Fundamentalreiz der von ihm entwickelten Muskelkraft proportional sei. Weit über den Bereich der in dieser Schrift niedergelegten Untersuchungen hinaus, ist diese einfachste Annahme von heuristischem Werthe. Sie wird ausgedrückt durch die Formel

$$\alpha p = \frac{q}{s}$$

wo α eine Constante.

Stellt man nun Versuche an, bei denen p und das zugehörige h bei veränderlichem q bestimmt werden und behält dann α seine Constanz, geradeso wie bei constantem q, so ist bewiesen, dass es überhaupt nicht von der Reizstärke q abhängt, dann würde also unmittelbar die empirische Gültigkeit der Integralformel

$$h = k \log nat \frac{q}{s}$$

durch die experimentelle Verificirung der Gleichung

$$h = k \log nat \, \alpha p$$

mit bewiesen, wenn factisch der Fundamentalreiz proportional dem die Hubhöhe eben annullirenden Gewicht p ist, welches künftig das äquilibrirende Gewicht heissen soll.

Die Constante α ändert sich mit der gewählten Gewichtseinheit, nicht mit q und s und nicht mit dem Logarithmensystem, die Constante k mit dem Logarithmensystem und der Einheit des h.

§. 11. Die ganze Deduction setzt demnach in physiologischer Hinsicht dreierlei voraus:

Die erste Voraussetzung verlangt, dass die Relation zwischen δh und δq für ein und denselben Muskel allgemein gelte, so lange nicht durch Erschöpfung, durch Eingriffe, eine Structuränderung, eine wesentliche Modification seiner Natur herbeigeführt wird, dass also seine Beschaffenheit in Betreff der vorliegenden Erscheinungen durch eine Constante k vollkommen definirbar sei, oder anders ausgedrückt, dass die Beziehung zwischen δh und δq dieselbe bleibt auch wenn die Erregbarkeit verändert wird.

Diese Voraussetzung bildet ein wesentliches Element der Hypothese, welche durch die Untersuchung geprüft werden soll, geradewie die Annahme der Proportionalität zwischen δh und $\frac{\delta q}{q}$ selbst. Sie bedarf also wie diese, keines der Untersuchung vorhergehenden Beweises, sondern höchstens einer vorläufigen Motivirung. Eine solche wird durch den Parallelismus von Ganglienzellen- und Muskelthätigkeit gegeben, vor allem durch die Thatsache der Muskelreizschwelle, welche zur Heranziehung auch anderer psychophysischen Analogien, insonderheit des Parallelgesetzes [1]) berechtigt.

Die zweite Voraussetzung verlangt, dass jedem Werth des p nur ein h-Werth zugehört, also jede einzelne Grösse der Muskelkraft nur eine bestimmte Verkürzungsgrösse mit sich führt. Auch diese Annahme bedarf keines den Versuchen vorauszuschickenden Beweises, weil die Versuche selbst für ihre Richtigkeit entscheiden, wenn innerhalb einer Reihe — für denselben Muskel — dasselbe p mit gleichzeitiger s- und q-Aenderung wiederholt angewendet und jedesmal dasselbe h erhalten wird.

Die dritte Voraussetzung verlangt, dass das äquilibrirende Gewicht umgekehrt proportional sei, dem Reizschwellenwerth s, bei constantem Reize q und direct proportional dem Reize q bei constant gedachtem Schwellenwerth s, dass also das Gewicht p

1) Fechner, Elemente der Psychophysik. Lpzg. 1860 1. Thl. S. 302.

geradezu ein Maass für den fundamentalen Reizwerth $\frac{q}{s}$ abgiebt.

Diese Annahme bildet die Grundlage für die Prüfung der Ausgangshypothese an der Erfahrung, bedarf also eines physiologischen Beweises, wenn sie nicht selbst die Prüfung beziehlich Bestätigung der ersten bedingen soll. Es muss, wenn mittelst der p-Bestimmung begründet werden soll, dass die Fundamentalformel den Zusammenhang der in Frage stehenden Erscheinungen angiebt, empirisch bewiesen werden, dass p dem Quotienten $\frac{q}{s}$ proportional ist.

Die blosse Aufstellung der Theorie braucht aber nicht erst den endgültigen Beweis abzuwarten, sondern kann bis dieser geführt ist, einstweilen sich damit genügen lassen, dass überhaupt p dem $\frac{q}{s}$ proportional gesetzt werden kann.

Die folgende Ueberlegung erläutert diese Annahme, indem sie den später zu beweisenden vorläufig hypothetischen Satz von der Proportionalität des Fundamentalreizes und seiner Erstwirkung von einer anderen Seite beleuchtet.

§. 12. Bei näherer Prüfung des bisher nicht klar gefassten Begriffes der Muskelerregbarkeit, ergiebt sich, dass er durch nichts sich unterscheidet von der Muskelcontractilität. Je erregbarer ein Muskel ist, um so contractiler ist er. Es giebt kein anderes Zeichen der Erregbarkeit eines frei aufgehängten Muskels, als dass er, wenn er gereizt wird, sich contrahirt.

Ein Muskel der auf genügend starke Reize sich nicht contrahirt, ohne künstlich daran verhindert zu sein, wird unerregbar genannt. Kurz was von der Contractilität gilt, gilt auch von der Erregbarkeit des Muskels.

Nun ist aber die Contractilität nichts anderes als die Kraft, mit welcher der Muskel sich zusammenzieht, wenn Reize in ihm wirken. Diese Kraft lässt sich für verschiedene Muskeln bei gegebenem Reize q und constantem Querschnitt ausdrücken durch dasjenige Gewicht, welches an den lothrecht hängenden Muskel angehängt die durch q ausgelöste Verkürzung gerade annullirt, also das Gewicht p.

Es kann somit das p, welches die durch das constante q hervorgerufene (bei verschiedenen Muskeln gleichen Querschnitts und bei gleich gedachter Anbringungsweise des Reizes — auch bei

demselben Muskel während der Ermüdung — verschieden grosse) myophysische Bewegung misst, als Maass der Erregbarkeit angesehen werden. Je grösser das Gewicht, welches zur Compensation der Verkürzung durch den gegebenen Reiz q erforderlich ist, um so grösser die Erregbarkeit. Und wenn sonst nichts über das Maass der Erregbarkeit festgesetzt ist, kann sie diesem äquilibrirenden Gewicht, alles übrige gleich gedacht, einfach proportional gesetzt werden.

Andererseits lässt sich die Erregbarkeit oder Contractilität bei gegebenen p durch diejenige Reizstärke messen, welche erforderlich ist, um eben jene dem constanten p zugehörige myophysische Bewegung hervorzurufen. Je kleiner diese Reizstärke bei sonst gleichbleibenden Verhältnissen, um so grösser die Erregbarkeit. Und wenn sonst nichts über die Erregbarkeit festgesetzt ist, kann sie dieser Reizgrösse reciprok gesetzt werden.

Wenn nun die Erregbarkeit einerseits proportional gesetzt wird dem die myophysische Bewegung m messenden Gewicht p bei constantem q, andererseits bei constantem p reciprok dem diesem p zugehörigen Reize q, so wird, da keine entgegenstehenden Thatsachen bekannt sind, zunächst nur aus heuristischen Gründen die Erregbarkeit

$$E = \frac{p}{q}$$

gesetzt werden können statt

$$E = \frac{p}{f(q)}$$

oder

$$E = \frac{\varphi(p)}{q}$$

wo p das die Erstwirkung des Reizes q ausdrückende äquilibrirende Gewicht.

Es wird hiernach die Erregbarkeit allgemein ausgedrückt durch das Verhältniss der Erregungsgrösse zur Reizgrösse. Nimmt man den Specialwerth der Erregung, welcher die Schwellenerregung heisst, nämlich das Gewicht π, welches erreicht sein muss, um die durch p annullirte Verkürzung eben auf Null zu bringen und welches der Reizschwelle s entspricht, so resultirt

$$E = \frac{p}{q} = \frac{\pi}{s}$$

und da π für ein und denselben Muskel immer denselben Werth behält, wie sehr auch p, q, s variiren (§. 64) bei constantem q

$$ps = const.$$

Diese noch unbewiesene Erregbarkeitsformel involvirt die Proportionalität von Reiz und Erregung. Denn wenn die Erregung irgend eine andere Function des Reizes wäre, könnte das Verhältniss der Erregungen p_1 p_2 p_3 zu den Reizen q_1 q_2 q_3 bei constanter Erregbarkeit nicht constant sein. Umgekehrt folgt selbstredend aus dem Beweise (§. 50) von der Proportionalität des fundamentalen Reizes und der Erregung die Constanz des Productes ps bei constantem Reize q.

§. 13. Ein auf den ersten Blick gewichtiger Einwand, welcher gegen die Gleichsetzung von Contractilität und Erregbarkeit sich erheben liesse, beruht auf der Unterscheidung von „sich mehr contrahiren" und „sich leichter contrahiren", eine Unterscheidung, die A. Fick zu begründen sucht[1]), indem er zwar triftig sagt, man könne von der Nervenerregbarkeit verschiedene Definitionen geben, welche alle das gemein haben, dass sie die Erregbarkeit um so grösser schätzen lassen, je grösser die durch ein und denselben Reiz ausgelöste Zuckung des zugehörigen Muskels ist, aber hinzufügt, es scheine ihm wesentlich verschiedene nicht denselben Zustand der Nervenfaser charakterisirende Grössen zu geben, welche diese eine Eigenschaft gemeinsam hätten. Er definirt einerseits: Ich schreibe demjenigen von zwei Nerven die grössere Erregbarkeit zu, welcher von einem jedesfalls maximale Zuckungen auslösenden Reize angegriffen, die grössere Zuckung giebt; andererseits: ich schreibe demjenigen von zwei Nerven die grössere Erregbarkeit zu, welcher von einem gewissen Reize, der den anderen Nerven unerregt lässt, ergriffen, eine wirkliche Zuckung liefert. Der durch die erste Definition gegebene Begriff soll Erregbarkeit heissen, der durch die zweite gegebene wird mit dem Worte „Anspruchsfähigkeit" bezeichnet. Die Erregbarkeit bezieht sich auf ein sich „mehr" Contrahiren, die Anspruchsfähigkeit auf ein sich „leichter" Contrahiren.

Setzt man in beiden Definitionen „Muskel" statt „Nerv" und bezieht man die Erregbarkeit überhaupt nicht auf die Zuckung, sondern auf die ihr unterliegende myophysische Bewegung und

1) Untersuchungen über elektrische Nervenreizung. Braunschweig, 1864. S. 34.

directe Muskelreizung, so lassen sie sich so formuliren: Von zwei Muskeln hat derjenige die grössere Erregbarkeit, welcher beim Maximalreiz die grösste myophysische Bewegung erleidet; und: Von zwei Muskeln hat derjenige die grössere Erregbarkeit, welcher beim kleinsten Reizwerth auf die Schwelle tritt. Die begriffliche Verschiedenheit hier hat zur Voraussetzung selbstverständlich gleiche Application des Reizes. Nun lässt sich zeigen, dass erstens eine vollkommen gleiche Application des Reizes bei zwei verschiedenen Muskeln unmöglich ist, zweitens, wenn sie für ein und denselben Muskel erreicht wird, die beiden Definitionen sich decken. In Betreff der ersteren Behauptung, brauche ich nur an den complicirten Bau der Muskelfaser und die Rohheit der Instrumente zu erinnern. Die Elektroden mögen noch so fein sein, man hat keine Garantie für die identische Anbringungsweise derselben an beiden Muskeln. Wenn aber diese fehlt, kann leicht die Ungleichheit der Erregungsgrösse auch gleich erregbarer Muskeln, allein durch die ungleiche Application bedingt und hierauf allein ungleiche „Anspruchsfähigkeit" zurückzuführen sein. Die zweite Behauptung wird durch die nachfolgenden Untersuchungen für verschiedene Ermüdungsgrade desselben Muskels, bei dem die Application des Reizträgers dieselbe bleibt, gerechtfertigt. Denn es hat Kronecker (in der §. 46 citirten Schrift) nachgewiesen, dass Maximalreize auch für den ermüdeten Muskel maximal bleiben. Also nimmt die grösstmögliche myophysische Bewegung mit der Ermüdung ab. Zugleich aber nimmt mit der Ermüdung die Schwelle zu und zwar so, dass die der kleinsten Contraction vorhergehende myophysische Bewegung, nämlich die Schwellenerregung, constant bleibt (§. 64). Es fragt sich demnach nur, ob die maximale Erregung des ermüdenden Muskels in demselben Verhältnisse abnimmt, wie der Minimalreiz oder Schwellenwerth des Reizes zunimmt, mit anderen Worten, ob die Hubhöhe des ermüdenden Muskels bei maximalem Reize q, ebenso von der myophysischen Bewegung m, wie von der reciproken Reizschwelle abhängt oder nicht, ob also, wenn $h = f(m)$ und $h = \varphi\left(\frac{1}{s}\right)$ die Functionen verschieden sind oder nicht.

Im weiteren Verlaufe dieser Untersuchungen wird sich herausstellen, dass f und φ identisch sind.

Soll ein „sich leichter contrahiren" von einem „sich mehr contrahiren" unterschieden werden, so scheint, alles andere gleichge-

setzt, die Einführung der Zeitdauer der latenten Reizung hierzu geeignet. Man könnte hierfür den bisher meistens in demselben Sinne wie Erregbarkeit gebrauchten Ausdruck Reizbarkeit benutzen und definiren: Die grössere Reizbarkeit hat der Muskel, welcher die kleinere Dauer der verborgenen Reizung oder die grössere Contractionsgeschwindigkeit in dem Sinne besitzt, dass er bei Einwirkung des gleichmässig angebrachten gleichen Reizes am wenigsten Zeit gebraucht um seine Zusammenziehung zu beginnen und: die grössere Erregbarkeit hat der Muskel, welcher die kleinere Reizschwelle oder die grössere Contractionskraft besitzt, oder was damit zusammenfällt: welcher beim Maximalreiz die grösste Erregung erfährt.

In diesem Sinne gebraucht decken sich die Ausdrücke Erregbarkeit und Reizbarkeit nicht [1]).

§. 14. Ehe die ersten Versuche zur Entscheidung über die Anwendbarkeit der Maassformel auf die Muskelthätigkeit mitgetheilt werden, muss noch eine wichtige aus ihnen abzuleitende gesetzmässige Beziehung erörtert werden. Es schien mir auf Grund gewisser Speculationen über die Beziehung der Muskelcontraction zur Muskeldehnung die Vermuthung wahrscheinlich, dass dis Grösse der letzteren von der Expansionsbewegung ebenso logarithmisch abhängen möchte, wie die Grösse der Zusammenziehung von der Contractionsbewegung.

Bisher wurde bei Betrachtung des durch das Gewicht p äquilibrirten gereizten Muskels fast nur die annullirte Hubhöhe h berücksichtigt. Jetzt handelt es sich um die durch eben jenes Gewicht verursachte und durch denselben Reiz, welcher die Hubhöhe hervorruft, compensirte Dehnung d. Diese Dehnung des ruhenden Muskels tritt ein, so wie die Reizung unterbrochen wird, da es allein eine Wirkung des Reizes war, welche sie verhinderte. Man kann aber auch sagen: der Reiz verkürzt den durch p um d verlängerten Muskel bis zur ursprünglichen Ruhelänge l, also wenn die logarithmische Function auch für die Verkürzungen belasteter Muskeln gilt:

$$d = c \log q + C$$

1) Fechner nennt (Psychoph. I, 51 II, 23) die absolute Empfindlichkeit Reizbarkeit, die Unterschiedsempfindlichkeit Erregbarkeit. Diese Unterscheidung ist jedoch nicht allgemein anerkannt worden und fügt sich nicht ohne Zwang dem Sprachgebrauch.

wo c eine Constante, die vom Logarithmensystem und den Einheiten der Veränderlichen abhängt, C eine zweite Constante. Man hätte also bei constanter Erregbarkeit für je zwei Dehnungen

$$d_1 - d_2 = c \log \frac{q_1}{q_2}$$

Ist nun der die durch p bewirkte Dehnung verhindernde Reiz dem p ebenso proportional, wie vorhin das die Hubhöhe verhindernde p dem sie veranlassenden Reize proportional gesetzt wurde, dann resultirt

$$d_1 - d_2 = c \log \frac{p_1}{p_2}$$

und wenn man von der gegebenen Länge l mit der kleinen unveränderlich gedachten Spannung $p_2 = \frac{1}{\beta}$ ausgeht, von welcher an erst die Dehnungen als Verlängerungen des l genommen werden:

$$d = c \log \beta p$$

Diese Gleichung besagt, dass die Dehnung eines belasteten ruhenden Muskels von unveränderlich gedachter Erregbarkeit und Dehnbarkeit logarithmisch steigt und fällt mit dem Gewicht, welches erforderlich ist, um diejenige Hubhöhe (des unbelasteten Muskels) eben zu annulliren, welche durch einen Reizwerth hervorgerufen wird, der die Dehnung durch besagtes Gewicht gerade annullirt. Da aber zu jedem beliebigen angehängten Gewicht innerhalb gewisser Grenzen, eine solche Hubhöhe und Reizgrösse gehört, so wird das supponirte Dehnungsgesetz unabhängig von der Reizung.

Hiernach sollen die Dehnungen bei constantem Querschnitt und gleichbleibender Beschaffenheit des Muskels proportional sein den Logarithmen der durch die dehnenden Gewichte gemessenen Spannungen innerhalb gewisser Grenzen.

Die Ableitung dieses Satzes steht mit der Erfahrung nirgends im Widerspruch.

Erstens steht fest, dass jeder Dehnung eines ruhenden Muskels ein Reiz entspricht, der sie annullirt, die Hebung des Gewichts um den Betrag der Dehnung bewirkt, die Länge $l + d$ auf l bringt.

Zweitens ist kein Grund vorhanden, weshalb die logarithmische Function für Reiz und Hubhöhe, wenn sie für den unbelasteten Muskel gilt, nicht auch für den belasteten gelten sollte, also kein Grund gegen die Auffassung vorhanden, dass jede Dehnung

als eine Hubhöhe eines belasteten Muskels repräsentirbar sei, sofern es sich nur um ihre Grösse handelt.

Drittens ist bekannt, dass beim Muskel die Dehnungslängen den Gewichten nicht proportional gehen, sondern je mehr letztere zunehmen, um so langsamer wachsen. Es kann also die Dehnungscurve sehr wohl ebenso wie die Hubhöhencurve — beide auf das äquilibrirende Gewicht bezogen — eine logarithmische Linie sein.

Wenn aber die Maassformel für die Hubhöhen und für die Dehnungen Gültigkeit haben soll, so ist es einstweilen nur unter der Voraussetzung der Fall, dass ein Gewicht den Reiz und ein Reiz das Gewicht ausdrückt, indem einerseits angenommen wird, dass das die Hubhöhe eben annullirende Gewicht dem sie veranlassenden Fundamentalreiz proportional ist, andererseits, dass der die Dehnung eben annullirende Fundamentalreiz dem sie veranlassenden Gewicht proportional ist.

Ueber die Richtigkeit dieser Hypothese entscheidet allein das Experiment.

§. 15. Die ersten Versuche, welche zur Prüfung der Forderungen

$$h = k \log nat\ \alpha\ p$$
$$d = c \log nat\ \beta\ p$$

dienen, worauf es zunächst ankommt, habe ich nicht selbst angestellt. Sie wurden im Jahre 1855, sechzehn Jahre vor dem Beginne meiner Arbeit von A. W. Volkmann in Halle ausgeführt und drei davon von ihm in seiner Abhandlung „Zur Theorie der Muskelkräfte“ veröffentlicht in den Berichten der Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften (Sitzung vom 21. April 1870). Acht andere in jener Arbeit erwähnte Versuchsreihen stellte mir Herr Volkmann mit dankenswerthester Bereitwilligkeit zur Verfügung.

Die sämmtlichen Versuche verwende ich zunächst um zu finden, welche Function des äquilibrirenden Gewichts die dem ihm zugehörigen constanten oder stufenweise veränderten absoluten Reize entsprechende Verkürzung ist — bei veränderlicher Reizschwelle — und um zugleich zu ermitteln, welche Function des Gewichts die Dehnung des ungereizten Muskels ist, obgleich sie in anderer Absicht, nämlich um die Dehnbarkeit mit der Contractilität zu vergleichen, angestellt worden sind. In einem späteren

Abschnitt sollen die Experimente auch in dieser Beziehung verwerthet werden.

§. 16. Die durchweg unter Benutzung des Myographion angestellten Versuche waren so eingerichtet, dass der tetanisirte und gleichzeitig belastete Muskel genau die Länge hatte, welche er unbelastet und unthätig von vornherein zeigte. In diesem Muskel befanden sich also die beiden Kräfte — die die ursprüngliche Muskellänge verkürzende und die dieselbe verlängernde Kraft — im Gleichgewicht. Die Last p, welche der tetanisirte Muskel ohne Veränderung seiner ursprünglichen Länge trägt, wurde als das Maass beider Kräfte angesehen. Nachdem in einem ersten Reizversuche dieses Maass bestimmt war, wurde in einem zweiten Reizversuche die Verkürzung h gemessen, welche derselbe Muskel bei demselben Reize ohne Last erfuhr. Dabei wurde angenommen der Muskel habe diese Contraction h mit der Muskelkraft $= p$ zu Stande gebracht, somit von dem Kraftunterschiede bei Bestimmung des p und bei Bestimmung des h abgesehen. Nach der Bestimmung des h wurde der ungereizte Muskel mit demselben Gewichte p belastet, welches er im ersten Reizversuch ohne Verkürzung und ohne Verlängerung getragen hatte. Es wurde also jetzt der Muskel gedehnt und die Dehnung d gemessen. Sie hängt von einer Expansionskraft $= p$ ab.

Im Ganzen besteht also jeder Versuch einer mit demselben Muskel angestellten Versuchsreihe aus drei Einzelversuchen:

Erstens wird an einen senkrecht aufgehängten Muskel von der Länge l an seinem unteren Ende ein Gewicht angehängt, so jedoch, dass eine Stütze unter dem Gewicht jede Dehnung verhindert. Tetanisirt wird dann mit dem Schlitteninductorium. Der Muskel verkürzt sich und hebt das Gewicht um h' Millimeter, ermüdet aber während der Fortdauer des Tetanus, verlängert sich in Folge dessen und nimmt trotz der fortdauernden Einwirkung des Reizes wieder die Länge l an, welche er anfangs ungereizt hatte. Sowie diese Länge erreicht ist, wird der erregende Strom unterbrochen, der Versuch ist beendigt. Man kennt das einem gewissen Rollenabstande bei einer gewissen Erregbarkeit zugehörige p.

Zweitens. Nach einer kurzen Ruhe wird der Muskel entlastet, jedoch erst dann, wenn sein Streben zur Verkürzung, das den ersten Versuch oft lange überdauert, durch die ihm entgegenwirkende Schwere vernichtet ist. Nach der Entlastung wird mit

Beibehaltung des Rollenabstandes vom ersten Versuch wieder tetanisirt bis gerade eine maximale Verkürzung eingetreten. Sowie diese erreicht ist, wird der erregende Strom unterbrochen, der Versuch ist beendigt. Man kennt das dem Rollenabstande von eben bei einer gewissen Erregbarkeit entsprechende *h*.

Drittens. Nachdem der Muskel wieder die Länge *l* angenommen, wird er mit dem vorhin ermittelten Gewicht *p*, diesmal ohne Stützung und ohne Reizung, belastet und die nun eintretende Dehnung bestimmt. Sie wurde für beendigt erachtet, wenn innerhalb einer Minute keine bei 25facher Vergrösserung sichtbare Verlängerung eintrat. Sowie dieses erreicht ist, wird entlastet, der Versuch ist beendigt. Man kennt die dem Gewichte *p* bei einer gewissen Dehnbarkeit zukommende Dehnung *d*.

Nach dem dritten Versuche bleibt der Muskel in Folge der anhaltenden Belastung ein wenig verlängert; diese Nachwirkung des dehnenden Gewichtes geht nur langsam und meistens unvollständig vorüber. Es wurde daher der Muskel durch Inductionsschläge zu einigen Zuckungen veranlasst, um jene Dehnungsreste zu beseitigen. Man erreicht aber nicht leicht die völlige Beseitigung derselben.

Nach dem dritten Versuch kann ferner der ermüdete Muskel das im ersten gehobene Gewicht nicht mehr heben. Daher muss in der folgenden ebenso ablaufenden dreitheiligen Nummer die Belastung vermindert werden, wenn nicht die Abnahme der Muskelkraft durch eine Reizverstärkung ausgeglichen wird.

§. 17. Bei dieser Versuchseinrichtung ist es streng genommen nicht zulässig das *h* als durch die Muskelkraft *p* hervorgebracht zu betrachten, weil zwischen den beiden Bestimmungen eine Pause mit Reizunterbrechung eintrat, während welcher die Verkürzungskraft sich verändern konnte. Es darf daher nicht überraschen, dass für denselben Muskel und dasselbe *p* bei verschiedenem Rollenabstande *h* nicht jedesmal gleich gross ausfällt. Und zwar wird das *h* zu gross werden, wenn zwischen dem ersten und zweiten Versuch jeder Nummer der Muskel sich merklich erholt, also seine Reizschwelle sinkt; *h* wird hingegen zu klein ausfallen, wenn der Muskel zwischen den beiden Bestimmungen merklich ermüdet, also seine Reizschwelle steigt. Man wird also, wo zwei verschiedene *h*-Werthe für dasselbe *p* bei einem Muskel erhalten wurden, nicht schliessen dürfen, dass in Wirklichkeit einem *p*-Werth

mehr als ein h-Werth zukommt, auch dann nicht, wenn ein und derselbe h-Werth auf mehr als einen p-Werth fällt.

Noch aus einem anderen Grunde kann in den vorliegenden Versuchen ein Einwand erhoben werden gegen die Auffassung, dass das h der Contractionskraft p genau entspreche. Da nämlich die Grösse der Contractionskraft mit der Belastungsgrösse bis zu einer gewissen Grenze wächst, so kann die Hubhöhe h des unbelasteten Muskels der ideellen des äquilibrirten belasteten nicht ohne Weiteres gleichgesetzt werden. Dieser Fehler kann indessen, zumal im Vergleich zu dem eben erwähnten keinen erheblichen Einfluss gewinnen. Durch letzteren wird das h immer zu klein ausfallen müssen, durch den eben genannten Fehler, die Erholung zwischen der ersten Entlastung und zweiten Reizung zu gross, durch die Ermüdung wieder zu klein, also müssen die Fehler sich zum Theil compensiren, zum Theil aber auch in demselben Sinne auf das h influiren.

Eine dritte Fehlerquelle ist durch die intermediären Zuckungen zur Beseitigung der Nachdehnung gegeben, welche nothwendig in nicht controlirter Weise den Muskel verändern müssen. Gegenüber der Ermüdung durch den anhaltenden Tetanus wird jedoch dieser Eingriff von verschwindender Kleinheit sein und jedenfalls die durch die starke Reizung und Dehnung bewirkte dauernde Veränderung der Muskelstructur (schon kenntlich an der Grösse der dauernden Verlängerung) ungleich schwerer in's Gewicht fallen.

Diese Fehler der Methode können indessen nicht leicht so gross werden, dass sie die Versuchsdata unbrauchbar machen; soviel zeigt das Endergebniss, indem nur die dritte und neunte Reihe als theilweise verfehlt zu bezeichnen sind.

§. 18. Zunächst folgen die Beobachtungsdata Volkmanns. Seine Originalangaben in den Tabellen sind ohne jeden Zusatz und ohne jede Streichung oder Veränderung hier abgedruckt. Bei neun von den elf Reihen blieb der Rollenabstand jedesmal während der ganzen Reihe unverändert, bei zweien, der zweiten und dritten, wurde er verändert. Der Reiz war stets direct. In den Tabellen bedeutet, wie oben angegeben, p das äquilibrirende Gewicht in Grammen, welches die Hubhöhe eben annullirt beim tetanisirten Muskel. Beim ruhenden Muskel ist dasselbe p das Dehnungsgewicht; l die anfängliche Länge des unbelasteten ungereizten senkrecht aufgehängten Muskels in Millimetern; h die absolute Hubhöhe des tetanisirten unbelasteten Muskels, also die durch

Reizung eintretende Verkürzung der Ruhelänge l in Millimetern; d die absolute Dehnung des ungereizten mit p belasteten Muskels, also die Verlängerung des l in Millimetern; h' die grösste Hubhöhe des tetanisirten mit p belasteten Muskels (nur bei einigen Reihen gemessen) in Millimetern. Diese Grösse wird nicht weiter berücksichtigt. Sie steht nur zum Vergleiche da.

Die Nummern der ersten Verticalcolumne bezeichnen jede einen dreitheiligen Versuch, dessen p und h und d (und h') die Horizontalcolumne enthält.

Die einzelnen Horizontalcolumnen folgen zeitlich aufeinander, und in jeder schreitet die Zeit von links nach rechts fort.

§. 19. **Erste Versuchsreihe.**

In den Berichten der k. Sächs. Ges. der Wiss. Math. Phys. Cl. Sitzung vom 21. April 1870. S. 60

M. hyoglossus vom Frosch. Rollenabstand des Schlittenapparats constant.

Nr.	p grm	l mm	h mm	d mm
1	40	35	18,25	6,8
2	30	35	17,4	5,9
3	20	35,5	14,3	4,8
4	15	35,5	11,9	4,0
5	10	36	10,6	3,3

Zweite Versuchsreihe.

In den Ber. d. k. Sächs. Ges. d. Wiss. Sitzung vom 21. April 1870. S. 60 und 61.

M. hyoglossus vom Frosch. In den 4 ersten Nummern der Rollenabstand constant, in den 3 letzten ist (durch Annäherung der Rollen) der Reiz etwas verstärkt.

Nr.	p	l	h	d
1	50	47	32,3	12
2	45	48,8	31,7	10,7
3	40	49,0	30,5	10,5
4	35	49,6	28,7	9,9
5	30	49,2	28,6	9,9
6	20	49,4	26,6	9,1
7	10	49,5	20,2	7,0

Dritte Versuchsreihe.

In den Berichten d. k. Sächs. Ges. d. Wiss. Sitzung vom 21. April 1870. S. 61.

M. hyoglossus vom Frosch. In den letzten 5 Nummern ist der bis dahin constante Rollenabstand beträchtlich kleiner, als in den 7 ersten, der Reiz also stärker.

Nr.	*p*	*l*	*h*	*d*
1	50	47	31,3	11
2	40	48,4	30,8	9,5
3	30	48,4	28,4	8,9
4	25	48,5	24,9	8,1
5	20	48,4	21,8	8,0
6	15	48,5	19,6	7,1
7	10	48,4	16,9	6,1
8	30	48,2	25,4	9,6
9	25	48,4	23,6	8,6
10	20	48,0	21,7	8,5?
11	15	48,5	20,3	7,3
12	10	48,5	18,0	6,0

Vierte Versuchsreihe.

M. hyoglossus vom Frosch. 29. Juni 1855. Rollenabstand constant. Manuscript.

Nr.	*p*	*l*	*h*	*d*
1	30	43,5	21,5	6
2	20	44,6	16,9	5,4
3	15	45,3	15,8	4,3
4	12	46	13,5	3,6
5	10	46	11,4	3,4
6	5	46	8,2	2,3

Fünfte Versuchsreihe.

M. hyoglossus von *Rana esculenta.* 13. Juli 1855. Rollenabstand constant. Manuscript.

Nr.	*p*	*l*	*h*	*d*	*h'*
1	50	54	40	14,1	1,25
2	40	56,5	40,2	12,0	0,8
3	30	56	36,9	12,0	1,7
4	20	57,3	34,8	9,7	3,55
5	15	57,0	31,4	9,1	3,7
6	10	56,3	27,6	8,6	4,7

Sechste Versuchsreihe.

Ein Oberschenkelmuskel (*M. cruralis*) von demselben Thier an demselben Tage wie in der vorigen Reihe. Rollenabstand constant. Manuscript.

Nr.	*p*	*l*	*h*	*d*
1	80	32,5	5,7?	4
2	60	33,1	5,8	3,1
3	50	33,0	5,3	3,0
4	40	33,2	5,1	2,7
5	30	33,3	4,5	2,4
6	20	33,5	4,4	2,0

Zu dieser, vermuthlich mit dem *M. rectus internus maior* (Ecker) angestellten Versuchsreihe wird im Manuscript bemerkt, die Contraction sei eine so rasche gewesen, dass die Ablesung des Höhenstandes *h* eine nur ungefähre sein konnte und der mögliche Beobachtungsfehler sich auf $\pm$ 0,25 mm belaufen haben mag.

Siebente Versuchsreihe.

15. Juli 1855. *M. sternocleidomastoides* vom Kaninchen. Rollenabstand constant. Manuscript.

Nr.	*p*	*l*	*h*	*d*
1	40	57	19,5	9
2	10	58,1	13,6	5,3
3	5	58,1	12,1	4,4

Achte Versuchsreihe.

Der Oesophagus desselben Thieres wie in der vorigen Reihe. Rollenabstand constant. Manuscript.

Nr.	*p*	*l*	*h*	*d*
1	20	81,9	36,3	6,2
2	10	80,9	31,8	4,4
3	5	80,9	23,8	3,4

Der *M. sternomastoides* eines anderen Kaninchens (am 29. Juli 1855) ergab: $l = 60^{mm}$; $p = 60^{grm}$; $h = 23^{mm}$; $d = 9^{mm}$; $h' = 1{,}8^{mm}$. Der Muskel hielt einen zweiten Versuch nicht aus.

Neunte Versuchsreihe.

26. Juli 1855. *M. hyoglossus* vom Frosch. Rollenabstand constant. Manuscript.

Nr.	*p*	*l*	*h*	*d*	*h'*
1	50	43,2	31,7	10,9	5
2	40	44,4	32	10,1	2,15
3	30	45,1	31,6	9,0	3,1
4	25	45	30,6	8,9	3,1
5	20	45,1	29,2	8,1	2,3
6	15	44,8	26,8	8,0	2,3
7	12	45,45	24,7	6,85	1,25
8	10	45	19,5	6,9	0,8
9	8	45,45	12,65	5,75	1,25
10	5	44,7	10,2	5,0	1,7

Zehnte Versuchsreihe.

29. Juli 1855. *M. hyoglossus* vom Frosch. Das Thier äusserst kräftig, von ganz ungewöhnlicher Tenacität. Rollenabstand constant. Manuscript.

Nr.	*p*	*l*	*h*	*d*	*h'*
1	60	50	34,6	12,7	>21
2	50	50	32,0	12,5	17,2
3	45	50	30,8	12,4	12,1
4	40	50	29,5	12,2	9,5
5	35	50	28,2	12	5,8
6	30	50,4	27,4	11,4	5,2
7	25	50,2	25,7	11	4,4
8	20	50,8	24,3	10,2	5,1
9	15	50,75	22,65	9,25	7,25
10	12	50,9	19,7	8,3	5,9
11	10	50,6	17,9	8,0	3,7?
12	8	50,9	15,7	7,1	5,9
13	6	50,8	12,4	6,2	5,8
14	4	50,9	10,8	4,7	5,6

Elfte Versuchsreihe.

4. August 1855. *M. hyoglossus* eines schwachen Frosches. Rollenabstand constant. Manuscript.

Nr.	*p*	*l*	*h*	*d*	*h'*
1	50	40	28	11,1	4,2
2	45	41,8	28,6	11	1,0
3	40	42,8	28,3	10,2	0,05?

Ausser diesen elf Versuchsreihen liegt mir im Manuscript von Volkmann noch eine zwölfte nicht mit tetanisirendem sondern „mit flüchtigem Reize" an einem Froschzungenmuskel angestellte Versuchsreihe vor vom 31. Juli 1855:

Zwölfte Versuchsreihe.

Nr.	*p*	*l*	*h*	*d*
1	20	47	—	9,5
2	18	50	15,2	7,7
3	16	51,2	13,1	6,6
4	12	51,8	—	5,5
5	10	52	9,7	5
6	8	52,7	7,4	3,7
7	6	52,3	5,8	3,6
8	4	52,7	4,5	—

In den Nummern 1 und 4 ist *h*, in der Nummer 8 ist *d* im Manuscript als ganz unsicher angegeben. Ich habe daher diese z. Th. wegen Friction der am Myographion schreibenden Feder unbrauchbaren Nummern fortlassen müssen.

§. 20. Es folgt nun die Berechnung der zwölf Versuchsreihen. Aus den beobachteten Gewichten *p* sollen einerseits, gleichgültig wie die Schwelle und der Reiz sich veränderten, die beobachteten Hubhöhen, andererseits die beobachteten Dehnungen sich bestimmen lassen. Zuerst muss daher festgestellt werden, was als beobachtete Hubhöhe und was als beobachtete Dehnung zu gelten hat. Man kann entweder *h* schlechtweg und *d* schlechtweg, also die absolute Hubhöhe und die absolute Dehnung oder $\frac{h}{l} = H$

und $\frac{d}{l} = D$, also die relative Hubhöhe und die relative Dehnung der Rechnung zu Grunde legen.

In beiden Fällen macht man sich einer Willkür schuldig.

Denn bei alleiniger Berücksichtigung der absoluten Werthe, also gänzlicher Ignorirung der Aenderungen der Muskellänge l, wird das äquilibrirende Gewicht p immer auf das l der ersten Nummer jeder Reihe bezogen, während es in Wirklichkeit für das l seiner Nummer allein gilt. Lässt man den tetanisirten belasteten Muskel sich immer blos bis zur Länge l_1 (jeder ersten Nummer) verlängern, so entspricht dem p nothwendig ein anderes h, als wenn man ihn sich immer bis zur Länge l_2, l_3, l_4 u. s. w. während des Tetanus sich ausdehnen lässt, wie es thatsächlich geschehen ist. Das p bleibt zwar in beiden Fällen dasselbe, aber das zugehörige h ändert sich ein wenig. Es ist also ein Fehler das gefundene h ohne Weiteres mit Ignorirung der Aenderungen des l auf das angewandte p zu beziehen. Ferner wird hierbei willkürlich angenommen, dass die kleinen dauernden Aenderungen des l, theils Verkürzungen, theils Verlängerungen, gar keinen Einfluss auf das Verhalten des Muskels zum Reize haben, was unzulässig ist, da ein dauernd durch Dehnung etwas verlängerter Muskel und ein dauernd etwas verkürzter sich nicht genau um so viel wie ein in seiner Ruhelänge l_1 stets unverändert bleibender Muskel zusammenziehen wird.

In Betreff der Dehnungen könnte bei Nichtberücksichtigung der l-Aenderungen entweder willkürlich angenommen werden, die kleinen nach der Entlastung allmählich abnehmenden Nachdehnungen würden schliesslich ganz schwinden, und bei Anhängung eines neuen Gewichtes an den Muskel von der Länge l_1 würde die absolute Dehnung gleich sein dem beobachteten d plus dem Betrage der l-Aenderung, das heisst wenn n die Versuchsnummer ist, würde immer $d + (l_n - l_1)$ als die durch p am ruhenden Muskel bewirkte Dehnung angesehen werden, was ganz und gar unzulässig ist. Oder es wird vorausgesetzt, was offenbar weniger fehlerhaft, obschon willkürlich ist, dass die beobachteten Dehnungen d bei dem nicht in seiner Ruhelänge l bleibend veränderten Muskel ebenso gross ausfallen würden, wie bei dem thatsächlich bleibend etwas gedehnten oder verkürzten.

Diese Fehlerquellen genügen die Nichtberücksichtigung der bleibenden l-Aenderungen bedenklich erscheinen zu lassen.

Bei Zugrundelegung der relativen Hubhöhen und Dehnungen ist die Willkür weniger fehlerhaft. Man nimmt nämlich in Betreff der H nur an, dass die kleinen bleibenden l-Aenderungen die Muskelstructur nicht erheblich ändern, sein gesetzmässiges Verhalten dem Reize gegenüber dasselbe bleibt, wie wenn stets die Ruhelänge l_1 wäre; und in Betreff der Dehnungen wird angenommen, dass der ruhende etwas dauernd verlängerte oder verkürzte Muskel trotz der Längenänderungen l_1, l_2, l_3 ... l_n seine Dehnbarkeit nicht erheblich verändert. Beides trifft genau nicht zu und es lässt sich sogar nicht vorher sagen, ob bei Berechnung der Hubhöhen und Dehnungen ohne Zuziehung des l oder mit derselben die Differenzen zwischen Beobachtung und Rechnung kleiner ausfallen werden. Bei constantem l und bei sehr kleinen Aenderungen des l ist es natürlich gleichgültig, ob man d und h oder D und H berechnet. Ich habe beide Rechnungen für alle Versuche ausgeführt und zwar d mit der Annahme, dass der Muskel von der Ruhelänge l_2, l_3, l_n durch p_2, p_3, p_n um d_2, d_3, d_n gedehnt wird, ebenso wie er bei der Ruhelänge l_1 durch p_1 um d_1 gedehnt wird, wobei d_1 d_2 ... d_n die beobachteten d-Werthe der Tabellen sind.

Eine Vergleichung der nach beiden Rechnungsweisen erhaltenen Ergebnisse lehrt, dass die Fehler bald in dem einen, bald in dem anderen Falle kleiner werden. Dass durchaus kein entschiedener Vortheil zu Gunsten der durch Berechnung von D und H erhaltenen Werthe sich herausstellt wird jedenfalls zum Theil durch den grösseren Einfluss der Ablesungsfehler bedingt. Denn bei den D und H treten zwei Ablesungsfehler der von l und der von d, bezüglich h, in den Dehnungs- und Hubhöhenwerth ein, bei Zugrundelegung der h- und d-Werthe hingegen fällt der Ablesungsfehler der l fort. Da aber in keiner Reihe die l-Aenderungen unter 0,9 mm sinken, stelle ich nur die relativen Hubhöhen und Dehnungen zusammen, wobei zu bemerken, dass die dritte Decimale der beobachteten Werthe durchaus unzuverlässig ist. Nur bei der längsten, der zehnten Reihe mit der kleinsten l-Aenderung von 50,0 bis 50,9 mm, sind sowohl für h und d als für H und D die berechneten Zahlen nebeneinander gestellt.

§. 21. Abgesehen von dem störenden Einfluss der l-Aenderungen ergibt schon die blosse Betrachtung der Beobachtungsdata, ein wie ungleiches Gewicht in manchen Reihen die Einzelergebnisse der Versuche haben. Ich führe einige schlagende Fälle an.

In der zweiten Reihe beträgt die absolute Dehnung 9,9 Millim. für 35 Grm. und ebensoviel für 30 Grm., die relative sogar mehr für das geringere Gewicht, als für das grössere.

In der Reihe V ist die durch 40 Grm. bewirkte absolute Dehnung gleich der durch 30 Grm. bewirkten, die relative sogar grösser im letzteren Falle, als im ersteren.

Ebenso gibt in der neunten Reihe das Gewicht von 10 Grm. eine grössere relative Dehnung als das von 12 Grm.

In den Reihen V, VI, IX, XI ist die absolute Hubhöhe im zweiten Versuche bei dem schon tetanisirt gewesenen Muskel grösser, als im ersten bei dem ganz frischen Muskel. Ueberhaupt fällt fast durchweg die erste Nummer aus der Reihe.

Aus diesen Angaben ergibt sich wie gross der Spielraum der Fehler ist und dass keineswegs die Einzelbeobachtungen alle die gleiche Zuverlässigkeit haben.

Nichtsdestoweniger habe ich keine Nummer von der Berechnung ausgeschlossen, obwohl im Hinblick auf die mitunter sehr erheblichen dauernden l-Aenderungen — Zunahmen um 1,8, um 2,5, sogar einmal um 3,3 Millim. — eine noch bessere Uebereinstimmung von Beobachtung und Rechnung sich erzielen liesse, wenn solche extreme Fälle gestrichen würden. Die grösste einmalige Zunahme der Muskellänge l findet in 9 Reihen von 11 im ersten Versuch statt. Es könnte daher dieser und der letzte oder die beiden letzten Versuche jeder längeren Reihe, wo Erschöpfung eintrat, ausgelassen werden und vielleicht für die übrigen Nummern eine mittlere Länge l genommen werden. Ich habe dies jedoch nicht gethan, um nichts an den Ergebnissen der reinen Beobachtung zu corrigiren.

§. 22. Die Berechnung wurde in der folgenden Weise vorgenommen.

Es sind im Ganzen in jeder Versuchsreihe, um sowohl die Hubhöhe, als die Dehnung aus p zu finden, zwei Paare von Constanten zu ermitteln, nämlich für erstere k und α, für letztere c und β.

A. Da die Zahl der Einzelversuche jeder Reihe grösser, als die der zu bestimmenden Constanten ist, so wurden die wahrscheinlichsten Werthe dieser mittelst der Methode der kleinsten Quadrate berechnet. Man hat

$$H = k \log \alpha + k \log p$$
$$D = c \log \beta + c \log p$$

und wenn
$$a = k \log \alpha$$
$$b = c \log \beta$$
gesetzt, und die Anzahl der Beobachtungen einer Reihe mit r bezeichnet wird,
$$a = \frac{\Sigma(\log p)^2\, \Sigma(H) - \Sigma(\log p)\, \Sigma(H \log p)}{r\, \Sigma(\log p)^2 - [\Sigma(\log p)]^2}$$
$$k = \frac{r\, \Sigma(H \log p) - \Sigma(\log p)\, \Sigma(H)}{r\, \Sigma(\log p)^2 - [\Sigma(\log p)]^2}$$

Wird hier überall D statt H gesetzt, so ergeben sich die Formeln für b und c. Man erhält dann alles zur Berechnung der Hubhöhen und Dehnungen Erforderliche.

B. Auch auf anderem Wege habe ich die Uebereinstimmung der Beobachtung mit der Formel geprüft. Sind H_1 und H_2 zwei Hubhöhen einer Reihe, so ist
$$H_1 = k \log \alpha p_1$$
$$H_2 = k \log \alpha p_2$$
$$\frac{H_1}{H_2} = \frac{\log \alpha + \log p_1}{\log \alpha + \log p_2}$$
$$\frac{H_2 \log p_1 - H_1 \log p_2}{H_1 - H_2} = \log \alpha = const.$$
Desgleichen
$$\frac{D_2 \log p_1 - D_1 \log p_2}{D_1 - D_2} = \log \beta = const.$$
Ferner
$$H_1 - H_2 = k \log \alpha p_1 - k \log \alpha p_2$$
$$k = \frac{H_1 - H_2}{\log \frac{p_1}{p_2}}$$
und endlich
$$c = \frac{D_1 - D_2}{\log \frac{p_1}{p_2}}$$

Diese Formeln sind gleichsam Reagentien von so grosser Empfindlichkeit, dass ihre Anwendbarkeit eine beschränkte ist, weil sie den Beobachtungsfehlern bei kleinen Intervallen einen zu grossen Einfluss einräumen, Beobachtungsreihen mit grossen Intervallen (Gewichtsunterschieden) aber nicht viele vorliegen.

Ich habe daher nicht für alle Reihen alle Hubhöhen- und Dehnungs-Quotienten und alle Hubhöhen- und Dehnungs-Differenzen in der angegebenen Weise berechnet. Es war diese zeitraubende

Arbeit um so weniger nöthig, als die Methode der kleinsten Quadrate eine genügende Uebereinstimmung von Theorie und Versuch gibt. Dass aber auch dabei mancherlei grössere Unregelmässigkeiten vorkommen müssen, ergibt sich schon aus den beiden vorigen Paragraphen.

§. 23. Bei der nun folgenden Zusammenstellung der beobachteten und berechneten Werthe behalten die einzelnen Reihen dieselbe Ordnungsnummer und Folge wie im §. 19.

Die Logarithmen sind durchweg gewöhnliche, die Formeln

$$\frac{h}{l} = H = \frac{k}{M} \log com\, \alpha + \frac{k}{M} \log com\, p$$

$$\frac{d}{l} = D = \frac{c}{M} \log com\, \beta + \frac{c}{M} \log com\, p$$

wo k und c der Gleichungen des §. 15 beibehalten sind und $M = 0{,}434294$ der Modulus des gewöhnlichen Logarithmensystems.

„Diff." bedeutet in allen Fällen den Unterschied „berechnet minus beobachtet". Wo diese Differenz Null ist und $+0{,}000$ von $-0{,}000$ unterschieden worden, besagt das erstere, dass bei Berechnung der Werthe über die angegebene (erste, zweite, dritte und vierte) Decimalstelle hinaus der berechnete Werth grösser als der beobachtete ist, das letztere, dass er kleiner als dieser ausfällt.

Versuchsreihe I.

$$H = -0{,}1275 + 0{,}40896 \log p$$
$$D = -0{,}08628 + 0{,}17283 \log p$$

Nr.	Hubhöhe		Diff.	p beob.	Dehnung		Diff.
	beob.	ber.			beob.	ber.	
1	0,521	0,528	+ 0,007	40	0,194	0,191	— 0,003
2	0,497	0,476	— 0,021	30	0,168	0,169	+ 0,001
3	0,403	0,405	+ 0,002	20	0,135	0,138	+ 0,003
4	0,335	0,353	+ 0,018	15	0,110	0,117	+ 0,007
5	0,294	0,282	— 0,012	10	0,092	0,086	— 0,006

Die grösste Differenz beträgt bei den Hubhöhen 4,2 Proc. in Nr. 2.

Versuchsreihe II.

$$H = +0{,}0456 + 0{,}36458 \log p$$
$$D = +0{,}004 + 0{,}13468 \log p$$

Nr.	Hubhöhe beob.	Hubhöhe ber.	Diff.	p beob.	Dehnung beob.	Dehnung ber.	Diff.
1	0,687	0,665	— 0,022	50	0,255	0,233	— 0,022
2	0,649	0,648	— 0,001	45	0,219	0,227	+ 0,008
3	0,622	0,630	+ 0,008	40	0,214	0,220	+ 0,006
4	0,579*	0,608	+ 0,029	35	0,200*	0,212	+ 0,012
5	0,581	0,584	+ 0,003	30	0,201	0,203	+ 0,002
6	0,538	0,520	— 0,018	20	0,184	0,180	— 0,004
7	0,408	0,410	+ 0,002	10	0,141	0,139	— 0,002

Diese Reihe ist besonders deshalb werthvoll, weil in den drei letzten Versuchen ein etwas verstärkter Reiz in Anwendung kam, ohne dass die Constanten ihre Werthe ändern. Die beiden Sternchen bei Nr. 4 bezeichnen wahrscheinliche Fehler der Beobachtung, die Hubhöhe ist zu klein und ebenso die Dehnung, welch letztere bei 30 grm gleich gefunden wurde der bei 35 grm. Im Uebrigen beträgt der grösste Fehler für H nur 3,2 Proc., für D allerdings 8,6 Proc. in Nr. 1. Da aber hier wegen der längeren Tetanusdauer die zurückbleibende Verkürzungstendenz besonders stark ist, hat dieser Unterschied keine grosse Bedeutung, namentlich im Hinblick auf die sehr grosse Uebereinstimmung der 5 anderen Nummern.

Versuchsreihe III.

$$H = -0{,}11345 + 0{,}44955 \log p$$
$$D = -0{,}014103 + 0{,}13821 \log p$$

Nr.	Hubhöhe beob.	Hubhöhe beob.*	Hubhöhe ber.	Diff.	p beob.	Dehnung beob.	Dehnung beob.**	Dehnung ber.	Diff.
1	0,666	—	0,650	— 0,016	50	0,234	—	0,221	— 0,013
2	0,636	—	0,607	— 0,029	40	0,196	—	0,207	+ 0,011
3	0,587	0,557	0,550	— 0,007	30	0,180	0,189	0,190	+ 0,001
4	0,513	0,500	0,515	+ 0,015	25	0,167	0,172	0,179	+ 0,007
5	0,450	0,451	0,471	+ 0,020	20	0,165	0,171	0,166	— 0,005
6	0,404	0,411	0,415	+ 0,004	15	0,146	0,149	0,148	— 0,001
7	0,349	0,360	0,336	— 0,024	10	0,126	0,125	0,124	— 0,001
8	0,527	0,557	0,550	+ 0,023	30	0,199	0,189	0,190	— 0,009
9	0,488	0,500	0,515	+ 0,027	25	0,178	0,172	0,179	+ 0,001
10	0,452	0,451	0,471	+ 0,019	20	0,177	0,171	0,166	— 0,011
11	0,418	0,411	0,415	— 0,003	15	0,150	0,149	0,148	— 0,002
12	0,371	0,360	0,336	— 0,035	10	0,124	0,125	0,124	+ 0,000

Da ein und demselben p nothwendig, wie aus meinen Versuchen (§. 33) hervorgeht, immer dasselbe h oder H entspricht, hier aber, wegen des Wartens beim Bestimmen von H, die Werthe H_3 bis H_7 ausser H_5 und H_{10} nicht paarweise den Werthen H_8 bis H_{12} (mit verstärktem Reiz und stärkerer Ermüdung) gleich sind, vielmehr

$$H_3 > H_8 \text{ und } H_4 > H_9$$
$$H_6 < H_{11} \text{ und } H_7 < H_{12}$$

und nur $H_5 = H_{10}$ so sind in der Columne „beob.*“ die Mittelwerthe aus diesen Paaren angegeben und die Differenzen zuerst (3—7) aus diesen, zuletzt (8—12) aus den ursprünglichen Werthen entnommen. An der ganzen Berechnung wird natürlich hierdurch nichts verändert, da $\Sigma(H)$ und $\Sigma(H \log p)$ sich nicht verändern. Da man von der letzten Nummer absehen darf, so beträgt die grösste Hubhöhendifferenz etwa 6,3 Proc.

In Betreff der Dehnung des ruhenden Muskels D ist zu bemerken, dass

$$D_3 < D_8 \text{ und } D_4 < D_9$$
$$D_5 < D_{10} \text{ und } D_6 < D_{11}$$
$$D_7 > D_{12}$$

oder annähernd $D_7 = D_{12}$.

Hieraus wäre eine Zunahme der Dehnbarkeit mit zunehmender Ermüdung zu folgern, wenn nicht erstlich die Differenz $D_6 - D_{11}$ innerhalb der Fehlergrenzen fiele und die Differenzen $D_4 - D_9$ und $D_5 - D_{10}$ ihnen sehr nahe kämen; zweitens die Dehnung D_{10} nicht unsicher wäre, sie ist im Manuscript mit einem Fragezeichen versehen; drittens die freilich gleichfalls innerhalb der Fehlergrenzen liegende Differenz $D_7 - D_{12}$ das Vorzeichen umkehrt. Da jedoch die durch 30 grm am ermüdeten Muskel bewirkte Dehnung D_8 um 10 Proc. grösser, als die am weniger ermüdeten durch 30 grm bewirkte Dehnung D_3 ist, so wird allerdings jene Folgerung schon für die in dieser Reihe erreichte Ermüdungsstufe wahrscheinlich. Indessen liegt bei Abwägung des Für und Wider kein genügender Grund vor in diesem Falle allein die Dehnbarkeitszunahme mit der Ermüdung für so gross anzusehen, dass die Reihe in zwei Unterreihen gespalten werden müsste. Die bleibenden Aenderungen der Ruhelänge sind zu gross, als dass man den gefundenen Unterschieden bei gleichem p trauen oder sie auch auf den ohne Nachdehnung und ohne Nachkürzung ermüdenden

Muskel beziehen dürfte. Daher sind alle 12 D-Werthe mit allen ihnen anhaftenden Fehlern der Rechnung zu Grunde gelegt worden und zum Vergleich in Columne „beob.**“ die Mittel der demselben p entsprechenden Paare angegeben, wodurch die Effecte der Dehnbarkeitsveränderungen, beziehlich der Beobachtungsfehler, einigermaassen ausgeglichen werden.

Versuchsreihe IV.

$$H = -0{,}12904 + 0{,}40336 \log p$$
$$D = -0{,}040237 + 0{,}11843 \log p$$

Nr.	Hubhöhe		Diff.	p	Dehnung		Diff.
	beob.	ber.		beob.	beob.	ber.	
1	0,494	0,467	— 0,027	30	0,138	0,134	— 0,004
2	0,379	0,396	+ 0,017	20	0,121	0,114	— 0,007
3	0,349	0,345	— 0,004	15	0,095	0,099	+ 0,004
4	0,293	0,306	+ 0,013	12	0,078	0,087	+ 0,009
5	0,248	0,274	+ 0,026	10	0,074	0,078	+ 0,004
6	0,178	0,153	— 0,025	5	0,050	0,042	— 0,008

Bei der Kleinheit der Intervalle ist hier auf die Differenzen kein grosses Gewicht zu legen.

Versuchsreihe V.

$$H = +0{,}13098 + 0{,}35905 \log p$$
$$D = -0{,}0121 + 0{,}14975 \log p$$

Nr.	Hubhöhe		Diff.	p	Dehnung		Diff.
	beob.	ber.		beob.	beob.	ber.	
1	0,739	0,741	+ 0,002	50	0,261	0,242	— 0,019
2	0,711	0,706	— 0,005	40	0,214	0,228	+ 0,014
3	0,659	0,661	+ 0,002	30	0,212	0,209	— 0,003
4	0,607	0,598	— 0,009	20	0,169	0,183	+ 0,014
5	0,551	0,553	+ 0,002	15	0,156	0,164	+ 0,008
6	0,490	0,490	— 0,000	10	0,153	0,138	— 0,015

Die grösste Differenz beträgt für die Hubhöhen nur 1,4 Proc.

Die Dehnungen stimmen nicht in befriedigender Weise überein, weil in dieser Reihe die Aenderungen der Ruhelänge l von einer Nummer zur anderen allzu gross sind, bis 3,3 mm. Auch ist in der 2. und 3. Nummer für 40 und 30 grm die absolute Dehnung gleich gross, was nur auf einem Versuchsfehler beruhen kann.

Versuchsreihe VI.

$$H = +0{,}014413 + 0{,}8655 \quad \log p$$
$$D = -0{,}07006 + 0{,}086425 \log p$$

Nr.	Hubhöhe		Diff.	p beob.	Dehnung		Diff.
	beob.	ber.			beob.	ber.	
1	0,175?	0,179	+0,004	80	0,1231	0,1134	—0,0096
2	0,175	0,168	—0,007	60	0,0937	0,1014	+0,0077
3	0,161	0,161	+0,000	50	0,0909	0,0937	+0,0028
4	0,154	0,153	—0,001	40	0,0813	0,0844	+0,0031
5	0,135	0,142	+0,007	30	0,0721	0,0724	+0,0003
6	0,131	0,127	—0,004	20	0,0597	0,0554	—0,0043

Diese vorzügliche Reihe ist besonders wegen der Grösse des Intervalls (20 bis 80) werthvoll. Die Dehnungen stimmen nur bei den sehr grossen Gewichten weniger gut überein, aber auch hier wird in der Differenz die zweite Decimale nicht erreicht.

Versuchsreihe VII.

$$H = 0{,}10867 + 0{,}13867 \log p$$
$$D = 0{,}0137 + 0{,}0857 \log p$$

Berechnet nach den Formeln im §. 21. B.

Nr.	Hubhöhe		Diff.	p beob.	Dehnung		Diff.
	beob.	ber.			beob.	ber.	
1	0,342	0,331	—0,011	40	0,158	0,151	—0,007
2	0,234	0,247	+0,013	10	0,091	0,099	+0,008
3	0,208	0,206	—0,002	5	0,076	0,074	—0,002

Versuchsreihe VIII.

$$H = 0{,}1284 + 0{,}2484 \log p$$
$$D = 0{,}0012 + 0{,}05613 \log p$$

Berechnet wie die vorige Versuchsreihe.

Nr.	Hubhöhe		Diff.	p beob.	Dehnung		Diff.
	beob.	ber.			beob.	ber.	
1	0,443	0,451	+0,008	20	0,076	0,074	—0,002
2	0,393	0,376	—0,017	10	0,054	0,057	+0,003
3	0,294	0,302	+0,008	5	0,042	0,040	—0,002

Versuchsreihe IX.

$$H = -0{,}11862 + 0{,}5469 \log p$$
$$D = +0{,}0118 + 0{,}13453 \log p$$

Nr.	Hubhöhe beob.	Hubhöhe ber.	Diff.	p beob.	Dehnung beob.	Dehnung ber.	Diff.
1	0,784	0,810	+0,076	50	0,252	0,240	—0,012
2	0,721	0,757	+0,036	40	0,227	0,227	—0,000
3	0,701	0,689	—0,012	30	0,199	0,210	+0,011
4	0,680	0,646	—0,034	25	0,198	0,200	+0,002
5	0,647	0,593	—0,054	20	0,180	0,187	+0,007
6	0,598	0,524	—0,074	15	0,178	0,170	—0,008
7	0,543	0,471	—0,072	12	0,151	0,157	+0,006
8	0,433	0,428	—0,005	10	0,153	0,146	—0,007
9	0,278	0,237	—0,041	8	0,126	0,133	+0,007
10	0,223	0,264	+0,041	5	0,112	0,095	—0,017

Diese Reihe ist für die Hubhöhen von allen die schlechteste; die grösste Differenz beträgt etwas über 13 Proc. So gross also kann der Fehler bei der angewendeten Methode zur Bestimmung der Contractionsgrösse werden, wenn zwischen der Ermittelung des p und h pausirt wird, wie es bei diesen Versuchen geschah.

Versuchsreihe X.

$$H = -0{,}05142 + 0{,}4062 \log p$$
$$D = +0{,}01195 + 0{,}14299 \log p$$

Nr.	Hubhöhe beob.	Hubhöhe ber.	Diff.	p beob.	Dehnung beob.	Dehnung ber.	Diff.
1	0,692	0,671	—0,021	60	0,254	0,266	+0,012
2	0,640	0,639	—0,001	50	0,250	0,255	+0,005
3	0,616	0,620	+0,004	45	0,248	0,248	+0,000
4	0,590	0,599	+0,009	40	0,244	0,241	—0,003
5	0,564	0,576	+0,012	35	0,240	0,233	—0,007
6	0,544	0,548	+0,004	30	0,226	0,223	—0,003
7	0,512	0,516	+0,004	25	0,219	0,212	—0,007
8	0,478	0,477	—0,001	20	0,201	0,198	—0,003
9	0,447	0,426	—0,021	15	0,182	0,180	—0,002
10	0,387	0,387	—0,000	12	0,163	0,166	+0,003
11	0,354	0,355	+0,001	10	0,158	0,155	—0,003
12	0,308	0,315	+0,007	8	0,139	0,141	+0,002
13	0,244	0,265	+0,021	6	0,123	0,123	—0,000
14	0,212	0,193	—0,019	4	0,092	0,098	+0,006

Versuchsreihe X.

$$h = -2{,}0867 + 20{,}058 \log p$$
$$d = +0{,}74575 + 7{,}056 \log p$$

Nr.	Hubhöhe h		Diff.	p	Dehnung d		Diff.
	mm beob.	mm ber.	mm	beob.	mm beob.	mm ber.	mm
1	34,6	33,6	−1,0	60	12,7	13,3	+0,6
2	32,0	32,0	−0,0	50	12,5	12,7	+0,2
3	30,8	31,1	+0,3	45	12,4	12,4	+0,0
4	29,5	30,0	+0,5	40	12,2	12,0	−0,2
5	28,2	28,9	+0,7	35	12,0	11,6	−0,4
6	27,4	27,5	+0,1	30	11,4	11,2	−0,2
7	25,7	25,9	+0,2	25	11,0	10,6	−0,4
8	24,3	24,0	−0,3	20	10,2	9,9	−0,3
9	22,6	21,5	−1,1	15	9,25	9,0	−0,2
10	19,7	19,6	−0,1	12	8,3	8,4	+0,1
11	17,9	18,0	+0,1	10	8,0	7,8	−0,2
12	15,7	16,0	+0,3	8	7,1	7,1	+0,0
13	12,4	13,5	+1,1	6	6,2	6,2	+0,0
14	10,8	10,9	+0,1	4	4,7	5,0	+0,3

Die wahrscheinlichsten Werthe der Constanten α und β in dieser ausgezeichneten Reihe sind bei der H- und D-Berechnung:

$$\alpha = 0{,}74716$$
$$\mathfrak{p} = \frac{1}{\beta} = 0{,}82496$$
$$\beta = 1{,}2122$$
$$\pi = \frac{1}{\alpha} = 1{,}3384$$

und bei der h- und d-Berechnung:

$$\alpha = 0{,}78698$$
$$\mathfrak{p} = \frac{1}{\beta} = 0{,}78399$$
$$\beta = 1{,}2755$$
$$\pi = \frac{1}{\alpha} = 1{,}2707.$$

α ist demnach dem β auffallend genau reciprok. Diese Reciprocität, welche ich zur Zeit nicht erklären kann, zeigt sich in keiner anderen Reihe. Sie hängt jedenfalls von der Anfangsspannung des am Myographion befestigten Muskels mit ab.

Versuchsreihe XI.

$$H = +0{,}023 + 0{,}3979 \log p$$
$$D = -0{,}401 + 0{,}399 \log p$$

Nr.	Hubhöhe		Diff.	p beob.	Dehnung		Diff.
	beob.	ber.			beob.	ber.	
1	0,700	0,701	+0,001	50	0,277	0,279	+0,002
2	0,684	0,683	—0,001	45	0,263	0,260	—0,003
3	0,661	0,662	+0,001	40	0,238	0,240	+0,002

Berechnet wie die siebente Versuchsreihe.

Versuchsreihe XII.

$$H = -0{,}13805 + 0{,}33284 \log p$$
$$D = -0{,}12849 + 0{,}22944 \log p$$

Nr.	Hubhöhe		Diff.	p beob.	Dehnung		Diff.
	beob.	ber.			beob.	ber.	
1	—	—	—	20	0,202	0,170	—0,032
2	0,304	0,280	—0,024	18	0,154	0,159	+0,005
3	0,256	0,263	+0,007	16	0,129	0,148	+0,019
4	—	—	—	12	0,106	0,119	+0,013
5	0,186	0,195	+0,009	10	0,096	0,101	+0,005
6	0,140	0,162	+0,022	8	0,070	0,079	+0,009
7	0,111	0,121	+0,010	6	0,069	0,050	—0,019
8	0,085	0,062	—0,023	4	—	—	—

§. 24. Die zwölf Versuchsreihen geben, von einzelnen fehlerhaften Nummern abgesehen, eine befriedigende Uebereinstimmung der beobachteten und berechneten Werthe für die Hubhöhe und die Dehnung in ihrer Abhängigkeit von dem die Reizwirkung annullirenden, beziehlich dem dehnenden Gewichte.

Es ist jedenfalls mit genügender Annäherung bewiesen, dass innerhalb gewisser Grenzen

$$H = \frac{k}{M} \log \text{com}\, \alpha p$$

$$D = \frac{c}{M} \log \text{com}\, \beta p$$

folglich bei stets gleichbleibender Ruhelänge l des Muskels zwischen je zwei Reizungen und Dehnungen

$$h = k \log nat\ \alpha p$$

wie es die Ausgangshypothese zunächst verlangte, und

$$d = c \log nat\ \beta p$$

wie (im §. 14) vermuthet wurde. Hiermit ist bereits ein Theil des Problems gelöst. Es steht fest, dass die Grösse der Muskelverkürzung proportional ist dem Logarithmus der Verkürzungskraft, oder dem Logarithmus der primären Reizwirkung oder dem Logarithmus der myophysischen Bewegung und dass die Grösse der Muskeldehnung proportional ist dem Logarithmus des dehnenden Gewichts oder der Muskelspannung innerhalb gewisser Grenzen.

§. 25. Zwar folgen diese Sätze nicht mit gleicher Evidenz aus sämmtlichen zwölf Reihen, aber die Kleinheit und Unregelmässigkeit der Abweichungen zwischen Beobachtung und Rechnung nach Bestimmung der wahrscheinlichsten Werthe der Constanten lässt in den Versuchsreihen wenig zu wünschen übrig, wenn man die bereits discutirten Fehlerquellen in Betracht zieht. Der Muskel ist ausserdem ein so überaus leicht veränderliches Gebilde und es wird ihm bei den vorliegenden combinirten Reizungs- nnd Dehnungs-Versuchen so sehr viel zugemuthet, dass die Differenzen zwischen den gefundenen und berechneten Hubhöhen und Dehnungen in mehreren Reihen wohl grössere Werthe erreichen dürfen, als es der Fall ist, ohne dass doch darauf allein eine Widerlegung der Theorie begründet werden könnte. Die Unwahrscheinlichkeit, dass die Uebereinstimmung zwischen Versuch und Theorie blosser Zufall sei, steigt bekanntlich: erstens mit der Kleinheit der Fehlergrenze in den Beobachtungen, zweitens mit der Grösse des Intervalls in der willkürlich Veränderlichen ($\log p$), auf welches in jeder Reihe die Prüfung der Theorie sich erstreckt, drittens mit der Zahl der Versuche.

§. 26. Wer daraufhin die zwölf Reihen zunächst für die Hubhöhen näher betrachtet, wird anerkennen, dass vier Reihen, die sechste, zehnte, fünfte und elfte durch die Grösse des Intervalls und die Kleinheit und Unregelmässigkeit der Abweichungen einen sehr hohen Grad für die Unwahrscheinlichkeit zufälligen Zusammentreffens ergibt, während die anderen Reihen als gute Stützen herbeigezogeu werden dürfen mit Ausnahme allenfalls der dritten und neunten. Diese beiden sind die schlechtesten.

Das grösste Intervall (von $p = 80$ bis $p = 20^{grm}$) und zugleich die beste Uebereinstimmung, nämlich keine grössere Differenz als sieben Einheiten der dritten Decimale (während die dritte Decimale überhaupt unsicher ist) und die Abwechselung der positiven und negativen Differenzen $+ - + - + -$ gibt die sechste mit einem Oberschenkelmuskel vom Frosch angestellte Reihe.

Denselben Wechsel positiver und negativer Differenzen, eine noch geringere Fehlerquadratsumme (0,0000118 gegen 0,0000131 in der sechsten Reihe) mit einem grössten Fehler von 0,009 und einem Intervall von 50 bis 10^{grm} gibt die fünfte mit einem Zungenmuskel vom Frosch ausgeführte Reihe.

Durch die Zahl der Einzelversuche (14 gegen 6 in den beiden eben erwähnten Reihen), die Grösse des Intervalls (4 bis 60^{grm}), die vorzügliche Uebereinstimmung der berechneten und beobachteten Werthe, die Unregelmässigkeit der unvermeidlichen Differenzen zeichnet sich vor allen anderen Reihen aus die zehnte. Gerade diese wurde mit einem *m. hyoglossus* von einem Frosche von ganz ungewöhnlicher Tenacität angestellt. Der Muskel behielt seine Lebenseigenschaften, namentlich auch die Länge $l = 50^{mm}$ besonders lange, während die l-Werthe der anderen Reihen durch die Experimente eingreifender verändert wurden.

Ich habe diese längste Reihe benutzt um zu erfahren, ob bei Zugrundelegung des H und D oder der des h und d die Fehlervertheilung der absolut normalen Fehlervertheilung sich mehr nähert.

Wie Fechner[1]) gefunden hat, erhält man bei normaler Fehlervertheilung, welche die wahre Beobachtungsgrösse als Ausgang der Fehler voraussetzt, die Ludolff'sche Zahl 3,14159, wenn man die Summe der Fehlerquadrate mit dem Quadrate der Fehlersumme (positive und negative Fehler darin nach absolutem Werthe addirt) dividirt und mit der doppelten Fehlerzahl multiplicirt.

Für h ergibt sich

$$\frac{4,51.28}{34,81} = 3,6275$$

1) Ueber ein wichtiges psychophysisches Gesetz und dessen Beziehung zur Schätzung der Sterngrössen. Aus den Abhandl. d. math.-physischen Cl. d. kön. Sächs. Gesellschaft der Wissensch. Leipzig 1858. Bd. IV, S. 510. Auch Psychoph. I, S. 213.

Für *H*

$$\frac{0{,}002009.28}{0{,}015625} = 3{,}6003$$

Für *d*

$$\frac{1{,}07.28}{9{,}61} = 3{,}1177$$

Für *D*

$$\frac{0{,}000356.28}{0{,}003136} = 3{,}1562$$

Die Abweichungen der vier Zahlen von 3,141... sprechen zu Gunsten der relativen Hubhöhe und der relativen Dehnung. Man sieht leicht, dass die Fehlervertheilung für die Dehnungen ungleich mehr der normalen sich nähert, der sie sogar ausserordentlich nahe kommt, als die für die Hubhöhen.

Auf die sehr gute Uebereinstimmung der elften Reihe ist weniger Werth zu legen, weil sie aus nur drei Nummern besteht und ein zu kleines Stück aus der gesuchten Curve ausschneidet.

Zusammengenommen aber bilden diese vier Reihen eine höchst werthvolle Grundlage. Sie liefern zugleich den Beweis dafür, mit welch ausserordentlicher Genauigkeit Volkmann experimentirt hat. Denn sonst würde sich eine so strenge Gesetzmässigkeit in seinen Versuchen nicht nachweisen lassen. Von den acht übrigen Versuchsreihen sind nur zwei, die neunte und dritte, ungenügend. In der neunten beträgt die grösste Differenz etwas über 13 Procent, in der dritten 9,4 Proc. (nämlich in der letzten Nummer, der zwölften, ohne diese 6,3 Proc.) Beide Reihen zeigen, wie gross der Fehler in der Hubhöhenbestimmung werden kann, wenn zwischen der Bestimmung des äquilibrirenden Gewichts und ihr pausirt wird. In der dritten Reihe zeigt sich dies besonders deutlich, da hier dasselbe Gewicht *p* wiederholt angewendet wurde bei veränderter Reizstärke.

§. 27. Ungleich besser als die berechneten und beobachteten Hubhöhen stimmen die berechneten und beobachteten Dehnungen in fast allen Reihen überein. Von den 82 vorhandenen Differenzen überschreiten 65 die dritte Decimale nicht und von der letzten ungenauen Versuchsreihe abgesehen beträgt die höchste Ueberschreitung der 0,009, welche nur einmal vorkommt 0,013. Im Hinblick auf die Bemerkungen in den §§. 20 und 21 bedürfen diese Differenzen keiner Discussion. Die Dehnungscurve des ruhenden Muskels (*m. hyoglossus*, *m. rectus externus maior*, beide vom

Frosch, *m. sternocleidomastoides*, *oesophagus* vom Kaninchen) ist mit sehr hoher Wahrscheinlichkeit eine logarithmische Linie.

§. 28. In Betreff der weiteren Frage, ob durch den empirischen Beweis der Gleichung

$$h = k \log nat\ \alpha p$$

auch die aus der Fundamentalformel fliessende Gleichung

$$h = k \log nat\ \frac{q}{s}$$

mitbewiesen wird, ist zuvörderst zu untersuchen ob α sich nicht verändert, wenn q sich verändert. Leider wurde nur bei zwei Versuchsreihen, der zweiten und dritten, q variirt und die dritte ist fehlerhaft. Da aber die zweite eine gute Uebereinstimmung mit demselben Werthe für α nach Verstärkung des Reizes (Erhöhung des von Nr. 1 bis 4 constanten q-Werthes) gibt, so lässt sich unter der ausführlich besprochenen Voraussetzung (§. 13), dass die beiden Maasse der Erregbarkeit proportional sind, allerdings auch die Consequenz der Fundamentalformel auf Grund der Volkmannschen Versuche allein als wahrscheinlich bezeichnen, die Consequenz, dass die Hubhöhe proportional ist dem Logarithmus des Fundamentalreizes. Das myophysische Gesetz lässt sich hiernach in seiner allgemeinsten Fassung folgendermaassen formuliren:

Die Grösse der Muskelcontraction ist proportional dem Logarithmus der Contractionsbewegung einerseits, proportional dem Logarithmus des Fundamentalreizes andererseits und die Grösse der Muskeldehnung ist proportional dem Logarithmus der Expansionsbewegung.

Den definitiven Beweis für die Richtigkeit dieser noch an eine unbewiesene Voraussetzung geknüpften Sätze werden die folgenden Abschnitte bringen.

II.

Die Abhängigkeit der Contractionsgrösse von der Muskelkraft.

---

§. 29. Die Contractionsgrösse h des Muskels hängt ab zunächst von der Grösse der dem Muskel eigenthümlichen Bewegung, der myophysischen Bewegung:

$$h = f\,(m)$$

Sodann hängt die Grösse der myophysischen Bewegung m ab von der Reizgrösse i:

$$m = \varphi\,(i)$$

Hat man daher empirisch h als $f\,(m)$ und m als $\varphi\,(i)$ bestimmt, so ist auch die Contractionsgrösse als Function der Reizgrösse

$$h = f\,[\varphi\,(i)] = \psi\,(i)$$

bestimmt.

Man kann jedoch ebensogut

$$h = f\,(m)$$

und

$$h = \psi\,(i)$$

empirisch ermitteln, woraus sich

$$m = \varphi\,(i)$$

ergibt. Oder endlich

$$h = \psi\,(i)$$

und

$$m = \varphi\,(i)$$

werden ausfindig gemacht, woraus dann

$$h = f\,(m)$$

resultirt.

Alle drei Bestimmungsweisen sind dem Experimente zugänglich. Ich habe jedoch nur die zweite benutzt. Spätere Untersuchungen werden auch das zur vollständigen Abrundung noch fehlende Glied einfügen, indem sie direct empirisch die Relation

$$m = \varphi\ (i)$$

kennen lehren werden, welche ich dadurch ermittelte, dass h einerseits als Function von m, andererseits als Function von i bestimmt wurde. Um diese Bestimmungen auszuführen, ist es vor allem erforderlich, genaue Maasse für die drei in ihren Werthfolgen mit einander zu vergleichenden Variabeln h und m und i zu besitzen. Die Messung des h in Millimetern bietet keine Schwierigkeiten. Die Messung des m ist weniger leicht. Jedoch wird sich schwerlich etwas Triftiges dagegen einwenden lassen, wenn bei ein und demselben Muskel die Grösse der myophysischen Bewegung m durch ein angehängtes Gewicht p ausgedrückt wird, welches die in Folge der myophysischen Bewegung eintretende Verkürzung gerade annullirt (§. 8). Ob dabei der Muskel mässig gedehnt oder ungedehnt ist, ist gleichgiltig, wenn nur das p ihm jedesmal genau diejenige ein für allemal beizubehaltende Länge wieder gibt, welche er unmittelbar vor dem Beginn der Zusammenziehung hatte. Es ist also, um h als $f\ (m)$ zu finden, nur nöthig, jeden Muskel mit verschiedenen Reizwerthen zu reizen und einerseits die jedem Reizwerthe zugehörigen h-Werthe, andererseits die p-Werthe zu bestimmen, welche die h gerade annulliren, so hat man was erheischt wird zum Feststellen der Art und Weise, wie h von m abhängt.

Die Messung des i bietet ungleich grössere Schwierigkeiten. Diese willkürlich Veränderliche wird, da es sich zuvörderst um die Abhängigkeit der Hubhöhe von der Verkürzungskraft, nicht vom Reize direct handelt, erst im folgenden Abschnitte zur Sprache kommen.

§. 30. Die Deductionen des vorigen Paragraphen haben zur Voraussetzung dass jedem einzelnen Werthe der Muskelkraft nur ein einziger Verkürzungswerth zugehört, dass also bei veränderlicher, wie bei unveränderlich gedachter Erregbarkeit demselben p dasselbe h entspricht, so lange der Muskel seine Beschaffenheit nicht wesentlich verändert. Diese Voraussetzung ist nicht an sich, sondern nur auf dem Boden der neuen Theorie selbstverständlich. Sie bedarf also einer experimentellen Prüfung. Der Theorie zufolge muss, wenn auch die Reizgrösse und die Erregbarkeit innerhalb weiter Grenzen variiren, bei gleichbleibendem p, wenigstens so lange der Muskel nicht allzusehr angegriffen ist, das h constant sein. Es muss möglich sein für jeden gerad- und parallelfaserigen zu Beginn frischen Muskel während der Ermüdung wenigstens

einige Male nach einander blos durch Reizänderung die Contractionsgrösse und das äquilibrirende Gewicht constant zu halten. Zwar ist längst bekannt, dass bei submaximaler Reizung die Abnahme der Verkürzungsgrösse, welche mit zunehmender Ermüdung eintritt, verhindert werden kann durch entsprechende Reizsteigerung; aber es ist nicht festgestellt, ob diese Ausgleichung für eine längere Hubreihe genau ausführbar ist. Und es fragt sich, ob im Bejahungsfalle das die jedesmal gleich grosse Verkürzung aufhebende Gewicht dasselbe bleibt, ob also bei wiederholter Anwendung desselben Gewichtes jedesmal dieselbe Hubhöhe erzielt werden kann, während die Erregbarkeit sich verändert. Um dies zu ermitteln, habe ich daher viele Versuche angestellt, welche jetzt beschrieben werden sollen. Es war dies um so mehr geboten, als die Versuchsreihe III, die einzige von den zwölf ersten Reihen, bei welchen dasselbe p wiederholt verwendet wurde, im Gegensatz zu den anderen, gegen die Constanz des h bei constantem p zu sprechen scheint.

§. 31. Zur Abänderung der Reizstärke dient Verschieben der secundären Rolle des mit der Helmholtz'schen Vorrichtung versehenen Schlitteninductorium. Der Muskel ist vertical über einem durch Stellschrauben sehr leicht in verticaler Richtung zu verschiebenden horizontalen Messingtischchen aufgehängt. Das eine Drahtende geht in die das obere Muskelende haltende feststehende Klemme, das andere besteht aus einem sehr dünnen spiralig gewundenen Platindraht, der vermittelst eines *S*-förmigen Häkchens in das untere Muskelende geht und durch eine leitende Klemme mit der Rolle in Verbindung steht. Durch einen eingeschalteten du Bois-Reymond'schen Schlüssel wird der tetanisirende Strom geschlossen und unterbrochen. Dicht am Muskel befindet sich eine verticale planparallele mit einer sehr genauen Millimetertheilung versehene Glasplatte, durch welche hindurch die Länge des gereizten und ungereizten belasteten und unbelasteten Muskels abgelesen wird. Die Ablesung geschah in der Weise, dass eine horizontale innen geschwärzte Röhre, an einem Ende mit einem ausziehbaren Diaphragma, am anderen mit einer Lupe und Fadenkreuz versehen, an einer feststehenden Metallsäule auf und ab bewegt wurde, wie beim Kathetometer. So gross die Beweglichkeit dieses diopterartigen Ablesungsrohres auch war, sie gestattete doch ausschliessliche Verschiebung in lothrechter Richtung und nach einmaligem Einstellen zu Beginn jedes Versuches stellte sich

der horizontale Schenkel des Fadenkreuzes immer durch eine einfache Sperrvorrichtung genau auf den ursprünglichen Theilstrich, bezüglich das untere Muskelende wieder ein. Es wurde immer zuerst dieses letztere eingestellt, dann der Theilstrich abgelesen, wobei die Zehntelmillimeter geschätzt wurden.

Die ganze Combination soll der Kürze halber das Myoskop genannt werden. Es hat mir unter vielen ungleich complicirteren Versuchsweisen weitaus die besten Dienste geleistet. Freilich muthet diese Methode dem Experimentator einige Anstrengung zu und erst nach längerer Uebung gewährt sie ihm die gewünschte Constanz der Resultate.

Der Versuch selbst gestaltet sich folgendermaassen:

Nachdem der lebende mit äusserster Schonung präparirte Muskel genau vertical aufgehängt und am unteren Ende mit einem starren *S*-förmigen das Platindrahtende tragenden Häkchen versehen worden ist, wird zunächst das Fadenkreuz auf die Hakenspitze am unteren Ende eingestellt und hierauf ein Eimerchen mit dem gewählten Gewichte so eingehakt, dass nicht die geringste Dehnung eintritt. Diese Einstellung wird durch Verschieben des Tischchens bewirkt und ist darum etwas mühsam, weil der Bügel des Eimers so eingerichtet ist, dass er, wenn er am *S*-förmigen Haken nicht adhärirt, sich sofort umlegt, was durch die geringste Hebung des Tischchens herbeigeführt werden kann, während durch die geringste Senkung desselben eine ablesbare Dehnung eintreten würde.

Wird nun nach erzielter Einstellung tetanisirt, so hebt der Muskel das Gewicht, der Tisch wird dann sofort ein wenig gesenkt und durch Vergrösserung der Rollendistanz mittelst Verschiebens der secundären Spirale der Reiz so weit geschwächt, dass eben das untere Muskelende das Fadenkreuz zu passiren im Begriff ist. In diesem Moment ist das Gewicht das Maass der Muskelkraft, in diesem Moment wird plötzlich der Tisch gehoben, dadurch legt sich der Bügel um und der entlastete Muskel zieht sich zusammen. Jetzt wird das Fadenkreuz genau auf die Hakenspitze an dem unteren Ende des *ad maximum* contrahirten Muskels eingestellt, die Reizung unterbrochen und der Reihe nach folgendes abgelesen:

1) die Zeit im Augenblick der Reizunterbrechung,
2) der vom Fadenkreuz gedeckte Theilstrich, welcher dem unteren Ende des contrahirten unbelasteten Muskels entsprach,

3) der Rollenabstand, welcher vom Augenblick an, da der belastete Muskel das Fadenkreuz passirte bis zum Augenblick der Reizunterbrechung constant blieb, also zugleich dem p und dem h entspricht.

Bei einigen Versuchsreihen habe ich auch den zeitlichen Anfang der Reizung angemerkt, um die ungefähre Dauer des Tetanus zu erfahren. Die Aufmerksamkeit wird jedoch dadurch zu sehr getheilt und ich brachte es überdies bald dahin, die Dauer der Reizung so abzukürzen, dass der Tetanus im Ganzen in günstigen Fällen nur 15 Secunden dauerte.

§. 32. So treffliche Dienste mir dieses Verfahren auch geleistet hat, es ist keineswegs frei von Nachtheilen.

Zunächst gehört eine gewisse Uebung dazu im richtigen Augenblick den Muskel zu entlasten. Es ist bekannt, dass ein mit grosser Anspannung der Aufmerksamkeit erwartetes in ungleichen Pausen sich gleichmässig wiederholendes Ereigniss nicht jedesmal genau mit demselben Zeitfehler wahrgenommen werden kann. Der Durchgang des unteren Muskelendes durch das Fadenkreuz ist ein solches Ereigniss, welches während der Abänderung des Reizes durch Verschieben der Rolle des Schlittenapparats mit der einen Hand, von dem Auge am Diopter erwartet wird, während die andere Hand die Stellschraube fasst, um sie im Augenblick des Durchgangs behufs Entlastung des Muskels zu drehen. Tritt nun diese Entlastung ein erst nach dem Durchgang, so wird die Hubhöhe zu klein gefunden werden, tritt sie zu früh ein, dann zu gross. Ich habe daher versucht eine Einrichtung zu treffen, durch welche der belastete gereizte Muskel sich selbst in dem Augenblicke entlasten sollte, in dem seine Länge l betrug. Die Complicirtheit der Combination jedoch und die Erfahrung, dass je mehr ich experimentirte die h-Werthe immer besser untereinander übereinstimmten, also der durch unzeitige Entlastung entstehende Fehler kleiner wurde, bewogen mich bei dem erstbeschriebenen einfachen Verfahren stehen zu bleiben. Man muss dabei namentlich beachten, dass das Gewicht im Augenblick des Durchgangs zwar frei schwebend vom Muskel gehalten wird, aber nur wenig über dem ihm entgegen zu hebenden Stütztisch schweben darf, weil sonst die Hebung zu viel Zeit in Anspruch nehmen würde.

Eine Ungenauigkeit kann ferner daraus erwachsen, dass der Muskel nicht genau in lothrechter Richtung sich zusammenzieht. Dies wurde indessen ganz oder fast ganz vermieden durch die

Biegungen des Platindrahtes, welcher in das untere Muskelende ging und in einem Näpfchen vielfach spiralig aufgewickelt war, so dass er der Contraction in jeder anderen als der verticalen Richtung einen merklichen Widerstand entgegensetzte. —

Die Hauptvorzüge der Methode bestehen, abgesehen von ihrer grossen Einfachheit, in der Vermeidung erheblicher Erregbarkeitsänderungen zwischen der p-Bestimmung und h-Bestimmung, in der Vermeidung jeder Aenderung der Muskellänge l während der Ruhe und in der Abkürzung der Tetanusdauer.

In Betreff des ersten Punctes, welcher bei Volkmann's Versuchen (§. 17) ausser Acht gelassen wurde, so dass von seinen zwölf Versuchsreihen — im ersten Abschnitt — zwei zum Theil unbrauchbar wurden, ist der Vortheil dadurch herbeigeführt, dass zwischen der Bestimmung des p und der des h die Reizung nicht unterbrochen wird. Es kann also nur noch eine Erregbarkeitsänderung während des Tetanus in Betracht kommen. Der durch Erhöhung oder Herabsetzung der Schwelle innerhalb dieser kurzen Zeit in der h-Bestimmung eingeführte Fehler kann aber nur klein sein. Es ist äusserst unwahrscheinlich, dass in dem Augenblick von der rechtzeitigen Entlastung an bis zum Beginn der grössten Verkürzung eine merkliche Erregbarkeitsabnahme eintritt. Vielmehr wird bei momentaner Entlastung während der Reizung die gefundene Hubhöhe und das sie vernichtende Gewicht unbedenklich auf dieselbe Schwelle beziehbar sein. Höchstens könnte es sich um eine Zunahme der Muskelkraft über das durch den gerade wirksamen Reiz bedingte Maass hinaus noch handeln, wenn die von mehreren Forschern gefundene Thatsache von der mit der Belastung eintretenden Zunahme der Muskelkraft hier Anwendung findet. Es ist in der That sehr wohl möglich, dass dieser Einfluss sich geltend macht. Er kann aber begreiflicher Weise für sich allein nur kleine Fehler erzeugen.

Auch der zweite Vortheil wurde in den zwölf ersten Versuchsreihen nicht erzielt. Die Ruhelänge des Muskels variirte, während sie nunmehr blos durch Einhaken des gestützten Gewichtes nach beendigter Reizung constant gehalten wird. Die nach jeder Reizung zurückbleibende geringe Verkürzung wird dadurch ausgeglichen. Höchstens bedarf es hie und da zur Nachhilfe noch einer kleinen Senkung und Hebung des Stütztisches, um vor jeder Reizung die ursprüngliche Länge l wieder herzustellen. Selten war es nöthig

von diesem Mittel Gebrauch zu machen, weil überhaupt bei den Versuchen die Nachkürzung meist eine geringe war.

Dieses wiederum hat darin seinen Grund, dass drittens die ganze Erregung ungleich kürzere Zeit dauerte als in Volkmann's Versuchen. Die Abkürzung der Reizungszeit wurde dadurch erreicht, dass statt zu warten bis der das Gewicht haltende verkürzte Muskel seine Länge l durch Ermüdung wieder erreicht hatte, durch Vergrösserung des Rollenabstandes der Eintritt dieses Augenblicks beschleunigt wurde. Grosse Vorsicht erfordert diese Verminderung der Reizstärke freilich immer dann, wenn die Länge des verkürzten belasteten Muskels nur wenig von dem l abweicht. Denn eine Dehnung über l hinaus ist zu vermeiden. Sie kann zwar durch Reizsteigung wieder ausgeglichen werden, aber durch solches Tatonniren wird der Muskel zu sehr angegriffen und der Vortheil kurzer Reizdauer geht dann verloren. Dieser Vortheil über die zwölf ersten Versuche ist namentlich auch deshalb beachtenswerth, weil der Muskel länger leistungsfähig bleibt.

§. 33. Das beste Zeugniss geben der Methode die Versuchsprotokolle selbst.

Dreizehnte Versuchsreihe.

M. hyoglossus. Das Gewicht $p = 5{,}081^{\text{grm}}$.

Nr.	Tetanus		Ungef. Dauer des Tetanus.	Rollenabstand r	Hubhöhe h
	Anfang	Ende	Secunden	Mm	Mm
1	—	$11^h\ 36^m$	—	40	7,6
2	$11^h\ 40^m$	„ 40½	30	35	7,5
3	„ 44	„ 45	60	30	7,6
4	„ 50	„ 50½	30	25	7,4
5	„ 56	„ 57	60	6	7,3
6	$12^h\ 1\frac{1}{2}^m$	$12^h\ 3^m$	90	1	7,6
7	„ 7	—	—	0	7,5

Nach dem 7. Versuch konnte der Muskel das Gewicht nicht mehr heben. In Nr. 1 bis 4 wurde die secundäre Rolle vorher festgestellt nach einem Vorversuch.

Vierzehnte Versuchsreihe.

M. hyoglossus. Glottis unten. $p = 10{,}789^{grm}$.

Nr.	Ende des Tetanus	Rollen-Abstand	Hubhöhe
1	2^h 25^m	90	14,2
2	„ 27	81?	14,2?
3	„ 29	84	14,2
4	„ 31	81,2	14,2
5	„ 33	77,1	14,2
6	„ 36	75,5	14,0

Es folgen drei Fehlversuche, darauf zwischen 2^h 45^m und 2^h 58^m bei den Rollenabständen 50, 43, 37, ?, 28, 22 die Hubhöhen 10,3; 10,6; 10,3; 10,8; 10,9; 10,9. Eine solche stufenweise Verminderung des h kam in längeren Reihen öfters zur Beobachtung.

Fünfzehnte Versuchsreihe.

M. sartorius. $p = 5{,}529^{grm}$.

Nr.	Rollen-Abstand	Hubhöhe	Ende der Reizung
1	82,0	4,0	3^h 13^m
2	86,8	3,9	„ 15
3	70,1	4,1	„ 16
4	73,0	3,9	„ 17
5	42,4	4,0	„ 19
6	16,8	4,1	„ 20
7	0	4,0	„ 21

Um 3^h 21^m hebt der Muskel das Gewicht nicht mehr. Die Dehnung durch p unmittelbar nach dem Versuch betrug $8{,}8^{mm}$, das Verhältniss $d : h = 2{,}2$.

Sechzehnte Versuchsreihe.

M. hyoglossus ohne Zunge. Der künstliche Querschnitt unten. Das Gewicht $p = 5{,}529^{grm}$. Die Ruhelänge $l = 26{,}7^{mm}$.

Nr.	r	h	Ende des Tetanus
1	68,6	7,8	11^h 6^m
2	51,4	7,2	„ $7\frac{1}{4}$
3	43,5	7,1	„ 9
4	32,8	7,1	„ 10
5	20,6	7,2	„ 12
6	10,6	7,2	„ 13
7	3,7	7,1	„ 14
8	0	7,2	„ 15

Um 11^h 16^m hält der Muskel nicht mehr das Gewicht.

Siebzehnte Versuchsreihe.

M. sartorius. Bei den Nummern 3 und 4 und 7 ist die Hubhöhenangabe ungenau, weil aus unbekannten Gründen der Tetanus unvollständig war. $p = 5{,}53^{\text{grm}}$.

Nr.	Ende des Tetanus	Rollen-Abstand	Hubhöhe
1	$10^h\ 51\frac{1}{2}^m$	122,2	5,9
2	„ $53\frac{1}{2}$	121,9	6,0
3	„ 55	122,0	5,5?
4	„ $56\frac{3}{4}$	97,7	5,4?
5	„ $57\frac{3}{4}$	95,0	5,9
6	„ 59	94,5	5,6
7	$11^h\ 0\frac{1}{2}^m$	89,3	5,6?
8	„ 2	85,3	5,9
9	„ $3\frac{1}{4}$	83,3	5,5
10	„ $4\frac{3}{4}$	79,5	5,5
11	„ 6	72,2	5,6
12	„ $7\frac{1}{4}$	59,1	—
13	„ $8\frac{1}{4}$	34,2	5,4
14	„ $9\frac{1}{4}$	0	(6,3?)

Zu Nr. 12 gehört die wahrscheinlich durch zu späte Entlastung ganz fehlerhafte Hubhöhe 4,9. Die Hubhöhe Nr. 14 ist vermuthlich durch zu plötzliche Reizsteigerung mit zu früher Entlastung etwas zu gross geworden. Um $11^h\ 9^1/_2{}^m$ hebt der Muskel das Gewicht nicht mehr. Die Dehnung betrug $8{,}7^{\text{mm}}$ nach beendigtem Versuch, das Verhältniss $d : h = 1{,}5$.

Achtzehnte Versuchsreihe.

Zungenmuskel desselben Frosches wie in der vorigen Reihe. Glottis unten. Das Gewicht $p = 32^{\text{grm}}$. Der Frosch war $^3/_4$ Stunden vor Beginn des Versuchs getödtet worden.

Nr.	Ende der Reizung	Rollen-Abstand	h
1	$11^h\ 27\frac{1}{2}^m$	—	11,6
2	„ $30\frac{1}{4}$	66,2	11,6
3	„ $31\frac{3}{4}$	52,7	12,4
4	„ $32\frac{1}{2}$	33,4	12,2
5	„ 34	0	12,2

Unmittelbar nach dem fünften Tetanus hebt der Muskel das Gewicht nicht mehr.

Neunzehnte Versuchsreihe.

M. hyoglossus. Glottis unten. $p = 10{,}8^{grm}$.

Nr.	Ende des Tetanus	r	h
1	3^h $2\frac{1}{2}^m$	107,4	15,6
2	„ $4\frac{1}{2}$	107,3	15,9
3	„ $6\frac{1}{4}$	108,7	15,9
4	„ 8	107,8	15,8
5	„ $10\frac{1}{2}$	107,2	15,8

Diese Reihe ist von allen, über die ich verfüge, die einzige, bei welcher der Rollenabstand r während 8 Minuten und 5 Reizungen nahezu constant blieb. Die Fortsetzung wurde leider durch eine zufällige Störung unbrauchbar.

Zwanzigste Versuchsreihe.

M. hyoglossus. Glottis unten. $p = 21^{grm}$.

Nr.	Ende der Reizung	Rollen-Abstand	Hubhöhe
1	4^h 52^m	85,0	14,0
2	„ 54	83,3	14,0
3	5^h 0^m	36,6	14,8
4	„ 2	19,2	14,8
5	„ 4	15,2	14,1

Zwischen Nr. 2 und 3 liegen zwei Reizungen, deren Hubhöhen nicht abgelesen wurden wegen zu später Entlastung. Vor Nr. 1 ein Tetanus.

Einundzwanzigste Versuchsreihe.

M. hyoglossus. Glottis oben. Die intacte Zunge unten. $p = 15{,}77^{grm}$.

Nr.	Ende der Reizung	r	h
1	3^h 3^m	69,3	19,6
2	„ 7	57,9	19,5
3	„ $10\frac{1}{2}$	48,0	19,4
4	3^h 14^m	35	20,9
5	—	29	21,0
6	3^h $21\frac{1}{2}^m$	22	21,5
7	„ 25	6,9	21,6
8	„ 28	5	20,5

Bei $r = 0$ um 3^h 32^m hob der Muskel das Gewicht nicht mehr und gab nur noch $h = 19{,}5$.

Zweiundzwanzigste Versuchsreihe.

M. hyoglossus ohne Zunge. Glottis oben. $p = 5{,}5^{grm}$; $l = 33{,}3$.

Nr.	r	h	Ende des Tetanus
1	80,9	7,9	3^h 20^m
2	79,0	7,9	„ 23
3	77,0	8,0	„ 26
4	75,0	7,9	„ 28

Es folgten noch in der Zeit von 3^h 28^m bis 3^h 59^m neun tetanisirende Reize mit stets zunehmender Reizstärke und Hubhöhen, welche sämmtlich zwischen 6,1 und 7,0 lagen. Der Muskel fing jedoch an einzutrocknen und wurde nach 4^h 2^m nur um $1{,}7^{mm}$ gedehnt durch das Gewicht p. Das Verhältniss $d : h = 0{,}21$.

Dreiundzwanzigste Versuchsreihe.

M. sartorius. $l = 28{,}5^{mm}$; $p = 5{,}5^{grm}$. Knieende unten.

Nr.	Ende des Tetanus	r	h
1	10^h $32\frac{1}{2}^m$	100,0	5,0
2	„ 34	92,6	5,0
3	„ $35\frac{1}{2}$	80,9	4,9

Es folgten noch drei Reizungen um 10^h 37^m bei $61{,}1^{mm}$ Rollenabstand $h = 4{,}0^{mm}$; um 10^h 38^m bei $r = 11{,}6^{mm}$ war $h = 4{,}1^{mm}$ und um 10^h 39^m bei ganz übergeschobener Nebenrolle hob der dünne Muskel das Gewicht nicht mehr und verkürzte sich nur noch um $3{,}9^{mm}$. Die Dehnung durch p unmittelbar nach dem Versuch betrug $11{,}0^{mm}$ somit $d : h = 2{,}2$.

Vierundzwanzigste Versuchsreihe.

M. hyoglossus. $p = 13{,}4^{grm}$. Vor der ersten Nummer zwei Reizungen.

Nr.	Zeit	r	h
1	—	64	9,2
2	—	63	8,9
3	—	62	8,6
4	2^h 47^m	58	8,8
5	„ 53	56	8,6
6	„ 58	54	8,9
7	3^h 3^m	52	8,3
8	„ 8	49	8,6
9	„ 13	46	9,2
10	„ $16\frac{1}{2}$	44	9,2
11	„ $21\frac{1}{2}$	41	9,1
12	„ 39	22	9,2
13	„ 46	0	9,0

Jetzt hebt der Muskel das Gewicht nicht mehr. Zwischen 11 und 12 liegen drei Fehlversuche, bei denen die Länge l augenblicklich erreicht wurde und h (zwischen 9,3 und 9,7) zu hoch ausfiel. Die Dehnung des ungereizten Muskels unmittelbar nach $3^h\ 46^m$ betrug $15{,}8^{mm}$. Der Quotient $d : h = 1{,}7$.

§. 34. Aus diesen Versuchen folgt, trotz mancher Unregelmässigkeiten, dass durch passende Aenderungen der Reizgrösse bei veränderlicher Erregbarkeit und constantem die Reizwirkung äquilibrirenden Gewicht p die Hubhöhe bei mehrmals mit minutenlangen Pausen aufeinanderfolgenden Reizungen constant gehalten werden kann. Der Satz erscheint nunmehr genügend festgestellt, dass jedem p-Werth nur ein bestimmter h-Werth entspricht. Jeder Erregungsgrösse kommt nur eine einzige Hubhöhe zu.

Freilich lässt in einigen Versuchsreihen die Uebereinstimmung der h-Werthe zu wünschen übrig; aber in keinem Falle ist die Abweichung der Einzelwerthe vom arithmetischen Mittel so gross, dass sie nicht auf die im §. 33 besprochenen Fehlerquellen ohne Zwang zurückgeführt werden könnten und in keinem Falle so gross wie in der nach mangelhafterer Methode angestellten Versuchsreihe III. Die abnorme Kleinheit des h kann namentlich durch zu späte Entlastung oder durch Ermüdung während des Tetanus bei rechtzeitiger Entlastung bedingt sein, die abnorme Grösse des h kann leicht durch Zunahme der Muskelkraft während des Tetanus und durch zu frühzeitige Entlastung herbeigeführt werden, wobei von den Aenderungen der Dehnbarkeit und Muskelstructur, sowie von den unvermeidlichen Ablesungsfehlern ganz abgesehen wird.

Die Zunahme der Muskelkraft ist mehrmals — auch bei anderen als den mitgetheilten Versuchen — und zwar nicht blos im zweiten Versuch einer Reihe zur Beobachtung gelangt, wie bei Volkmann's Versuchen (Reihe V, VI, IX, XI). In der Reihe XV stieg der Rollenabstand, nahm also der erforderliche Reizwerth ab von Nr. 1 zu 2 und von 3 zu 4. Freilich sind die h-Werthe 3,9 hier in dem Sinne ausgefallen, dass man die Reizgrösse als fehlerhaft ermittelt, nämlich als zu klein für das p bezeichnen könnte. In der Reihe XIII ist zwar die Nr. 2 zweifelhaft, aber im Hinblick auf die Reihen XVII, XIX und viele beiläufige bei den Vorarbeiten zur Prüfung der Methode angestellte Versuche muss ich es für höchst wahrscheinlich erklären, dass namentlich zu Anfang der Reihen eine vorübergehende Erhöhung der Muskel-

kraft durch die Thätigkeit wie bei Volkmann's vier erwähnten Versuchsreihen zur Erscheinung kommt.

Der Grund, weshalb sie nicht regelmässig wahrgenommen wurde, mag darin liegen, dass vor der Nr. 1 jeder Reihe zum mindesten einmal tetanisirt werden musste, um zu erfahren, ob die Contractionen ohne seitliche Verschiebungen vor sich gehen würden.

Ferner ist hinzuzufügen, dass manche Reihen mit grossen Gewichten eine Abnahme des h mit der Ermüdung gaben, andere mit kleinen eine ununterbrochene Zunahme des h, wobei freilich die Ab- und Zunahmen sehr klein waren, so dass aus diesen vielleicht nur auf Zufälligkeiten oder erstenfalls zu grosse Ermüdung oder zweitenfalls etwa Erregbarkeitszunahme beim Absterben beruhenden Ausnahmefälle ein Zweifel an dem theoretisch wichtigen Satze nicht erwächst, dass jedem p-Werthe, somit jeder einzelnen Grösse der Muskelerregung oder jedem Einzelwerthe der primären Reizwirkung nur ein Hubhöhenwerth zugehört, so lange der Muskel nicht zu sehr ermüdet oder sonst in seinem natürlichen Verhalten zum Reize verändert ist. Ist letzteres der Fall, so beobachtete ich häufig ein periodisches Gleichbleiben der veränderten Hubhöhe. Dieselbe sank, um mehrere Reizungen hindurch constant zu bleiben, stieg wieder, blieb unverändert, fiel wieder und blieb sich gleich bis zur völligen Erschöpfung. Ich habe diese interessante Erscheinung nicht weiter verfolgt, weil sie von der zunächst zu behandelnden Aufgabe abführt.

§. 35. Nachdem genügend erwiesen worden, dass jeder Verkürzungsgrösse nur eine gewisse Grösse der Muskelkraft für ein und denselben nicht allzustark ermüdeten Muskel zukommt, handelt es sich zunächst um Ermittelung des functionellen Zusammenhangs beider. Dieser ist indessen durch Volkmann's Versuche (Reihe I bis XII), nachdem sie, wie geschehen, der Rechnung unterworfen worden, bereits gegeben. Unabhängig von jeder Theorie der Muskelthätigkeit, von jeder unbewiesenen Voraussetzung über dieselbe, habe ich dargethan, dass die Hubhöhe proportional ist dem Logarithmus des sie gerade annullirenden Gewichtes: $h = k \log \alpha p$. Für den constanten Reiz ist dieser Satz genügend dargethan. Es sind aber noch mehr Versuche erforderlich zum Nachweis, dass die Constante α unabhängig vom Reize ist, also Versuche, bei denen nicht allein h und p und s (wie in den Reihen I und IV bis XII) variiren, sondern ausser-

dem auch die Reizstärke q, wie in den Reihen II und III. Diese Versuche sind schwierig, weil es sich um die Beherrschung von vier Veränderlichen zugleich handelt. Sie wurden wie die des §. 33 angestellt, nur mit Anwendung verschiedener Gewichte in jeder Reihe, statt eines Gewichtes.

Zuvörderst die unmittelbaren Ergebnisse der Beobachtung, wobei r und h in Millimetern, p in Grammen.

XXV. Versuchsreihe.

Nr.	Ende der Reizung	Rollen-Abstand r	Gewicht p	Hubhöhe h
1	6^h 8^m	67	30	13,4
2	„ 10	77	20	10,4
3	„ 12	98	10	7,0
4	„ 15	21	20	10,9
5	„ 21	55	6	4,4
6	„ 23	27	10	7,3
7	„ 27	36	6	4,5

Zwischen Nr. 4 und 5 Fehlversuch mit 30 Grm. Der verwendete Muskel ein *M. hyoglossus* vom Frosch.

XXVI. Versuchsreihe.

Nr.	Ende der Reizung	r	p	h
1	11^h 20^m	116	30	6,4
2	„ 22	110	30	6,2
3	„ 24	106	20	5,4
4	„ 30	39	10	3,7
5	„ 32	22	6	3,0
6	„ 33	0	10	3,4
7	„ 35	3	6	2,9

Zwischen Nr. 3 und 4 Fehlversuch mit 20 Grm. Der Muskel ein Oberschenkelmuskel vom Frosch, nach Ecker's Beschreibung der *m. rectus internus maior.*

XXVII. Versuchsreihe.

Nr.	Ende der Reizung	r	p	h
1	2^h 13^m	113	20	8,1
2	„ 16	109	10	6,0
3	„ 18	98	10	5,8
4	„ 21	1	6	4,1
5	„ 23	0	6	4,1

Der verwendete Muskel ein *m. rectus internus maior* (Ecker) vom Frosch.

Ich füge eine Versuchsreihe hinzu, bei welcher der Rollenabstand durchgehends unverändert blieb, sonst aber wie in den drei vorigen Reihen verfahren wurde.

XXVIII. Versuchsreihe.

Reiz maximal. *M. hyoglossus* vom Frosch.

Nr.	Uhr		p	h
1	11^h	13^m	55,5	11,0
2	„	16	32,5	10,7
3	„	$18\frac{3}{4}$	20,5	9,8
4	„	$20\frac{1}{2}$	15,5	8,7
5	„	22	10,5	8,0
6	„	27	5,5	6,8

Bei Nr. 6 dauerte der Tetanus drittehalb Minuten, diese Nummer wird daher wegen Erschöpfung des Muskels ein zu kleines *h* gegeben haben.

§. 36. Die Berechnung der Hubhöhen geschieht, wie es im §. 22 A. angegeben ist, ausser bei der kleinen Reihe XXVII.

XXV. Versuchsreihe.

Nr.	p	Hubhöhe		Diff.
		beob.	ber.	
1	30	13,4	13,1	— 0,3
2	20	10,4	10,9	+ 0,5
3	10	7,0	7,2	+ 0,2
4	20	10,9	10,9	0
5	6	4,4	4,4	0
6	10	7,3	7,2	— 0,1
7	6	4,5	4,4	— 0,1

$$h = -5{,}2 + 12{,}41 \log com\, p.$$

XXVI. Versuchsreihe.

Nr.	p	Hubhöhe		Diff.
		beob.	ber.	
1	30	6,4	6,2	— 0,2
2	30	6,2	6,2	+ 0,0
3	20	5,4	5,4	— 0,0
4	10	3,7	3,8	+ 0,1
5	6	3,0	2,7	— 0,3
6	10	3,4	3,8	+ 0,4
7	6	2,9	2,7	— 0,2

$$h = -1{,}11 + 4{,}9727 \log com\, p.$$

XXVII. Versuchsreihe.

Nr.	p	Hubhöhe		Diff.
		beob.	ber.	
1	20	8,1	8,3	+ 0,2
2	10	6,0	5,9	— 0,1
3	10	5,8	5,9	+ 0,1
4	6	4,1	4,1	0
5	6	4,1	4,1	0

$$h = -2{,}2 + 8{,}1 \; log\, com\, p.$$

XXVIII. Versuchsreihe.

Nr.	p	Hubhöhe		Diff.
		beob.	ber.	
1	55,5	11,0	11,2	+ 0,2
2	32,5	10,7	10,3	— 0,4
3	20,5	9,8	9,5	— 0,3
4	15,5	8,7	9,0	+ 0,3
5	10,5	8,0	8,3	+ 0,3

Die Formel: $h = 4{,}1187 + 4{,}0745 \; log\, com\, p$ gibt für die letzte von der Berechnung wegen Erschöpfung ausgeschlossene Nummer 7,1, während 6,8 gefunden wurde (Fehler 4,4 Proc.). Der grösste Fehler beträgt 3,7 Proc.

§. 37. Die hin und wieder beträchtlichen Unterschiede zwischen den beobachteten und berechneten Hubhöhen in diesen Versuchsreihen erklären sich zur Genüge theils durch die Mängel der Methode, theils durch Häufung der unvermeidlichen Beobachtungs- und Versuchsfehler. Sehr viele Versuche sind mir durch unzeitige Entlastung des Muskels unbrauchbar geworden, andere durch zu langes Tatonnement beim Aufsuchen des jedem p entsprechenden Rollenabstandes, wieder andere durch seitliche Contractionen der vertical hängenden Muskeln. Bei Wiederholung derartiger Experimente wird es aus diesem Grunde zweckmässig sein das myographische Verfahren zu verwenden. Indessen auch dabei können die geringsten uncontrolirbaren Veränderungen des Muskels das Resultat stark beeinflussen.

Trotz der Differenzen zwischen Beobachtung und Rechnung habe ich jedoch nicht die Ueberzeugung gewinnen können, dass das gesetzmässige Verhalten des Muskels zum äquilibrirenden Gewicht ein anderes sei, als im Bisherigen behauptet wurde.

Und ich glaube, dass was an experimentellem Material beigebracht wurde wohl ausreicht dem Satze eine grosse Wahrscheinlichkeit zu verleihen, dass innerhalb noch zu bestimmender Grenzen die Hubhöhe des quergestreiften Muskels proportional ist dem Logarithmus des sie gerade annullirenden Gewichtes.

Da dieses Gewicht das genaue Maass der jeweiligen Muskelkraft ist, so kann man auch sagen: Die Contractionsgrösse der Muskelfaser steigt und fällt logarithmisch mit der durch den Reiz entwickelten Muskelkraft. Nimmt diese geometrisch zu, so wächst die Hubhöhe arithmetisch.

Dieses Resultat ist für jede Theorie der Muskelthätigkeit von grosser Bedeutung. Es wird aber erst dann weiter verwerthbar, wenn ausser der Function

$$h = f(m)$$

die nunmehr als die logarithmische sich zu erkennen gegeben hat, die Function

$$m = \varphi(i)$$

oder

$$h = \psi(i)$$

wo i der Reiz, empirisch bestimmt ist. Die Lösung dieser Aufgabe wird der folgende Abschnitt bringen.

III.

Die Abhängigkeit der Contractionsgrösse von dem Fundamentalreiz.

---

§. 38. Um die Art der Abhängigkeit der Contractionsgrösse von der Reizgrösse und Reizschwelle ohne das Zwischenglied des äquilibrirenden Gewichtes zu ermitteln, habe ich viele Versuche angestellt. Und zwar suchte ich, von der Vermuthung ausgehend, dass die Hubhöhe eine Function des Fundamentalreizes sei, ausfindig zu machen, ob bei constantem Reizverhältniss etwa die Hubhöhendifferenzen constant seien, wie sehr auch die Componenten des Reizverhältnisses im Einzelnen variiren mögen und wie sehr auch der Schwellenwerth s variiren mag, vorausgesetzt nur, dass er für je eine Hubhöhendifferenz, also für je zwei zusammengehörige Hubhöhen, die unmittelbar aufeinander folgen, constant bleibt. Ich habe mit anderen Worten experimentell zu ermitteln gesucht, ob das Weber'sche Gesetz, dass bei gleichem Reizverhältnisse der Empfindungsunterschied sich gleich bleibt zusammen mit dem Fechner'schen Parallelgesetz, dass, wenn sich die Empfindlichkeit für zwei Reize in gleichem Verhältnisse ändert, sich die Empfindung ihres Unterschiedes doch gleich bleibt, auf die Muskelthätigkeit in ihrer Abhängigkeit vom Reiz übertragbar sei. Und zwar habe ich diesen Weg eingeschlagen, weil er die directe Bestimmung des Schwellenwerthes umgeht, welche mit erheblichen technischen Schwierigkeiten verbunden ist. Abgesehen von dem grossen Vorzuge verhältnissmässig leichter Ausführbarkeit hatte diese Methode den Vortheil, dass sie auf einmal über die Richtigkeit der Theorie die Entscheidung geben konnte, was bei directer Schwellenbestimmung schon deshalb in der Weise sich nicht erreichen liess, weil dabei die Fehlerquellen zu mannigfaltig sind. Gilt das Weber'sche Gesetz mit dem Parallelgesetz für die Muskelcontraction, dann folgt nothwendig alles andere, was bisher die Theorie in Bezug auf die Abhängigkeit der Hub-

höhe vom Reize verlangte, von selbst; gilt es nicht, sind also die Hubhöhendifferenzen, bei gleichbleibendem Reizverhältniss mit anderer Reizgrösse für jede einzelne Hubhöhe und mit anderer Reizschwelle für jedes Hubhöhenpaar, nicht angenähert constant, so ist die Theorie unrichtig. Ich habe gefunden, dass die Constanz vorhanden ist und damit die Theorie in dem Sinne erwiesen, wie es die Auseinandersetzungen des ersten Abschnittes verlangen. Bei der Wichtigkeit der Thatsache müssen die Experimente, aus denen sie folgt, so einfach sie auch an sich sind, mit einiger Ausführlichkeit besprochen werden.

§. 39. Als Reizmittel dient das Schlitteninductorium mit der Helmholtz'schen Vorrichtung. Zwei verschiedene Rollendistanzen r bedeuten zwei verschiedene q-Werthe. Der Muskel wird vertical aufgehängt mit dem Schreibapparat des Myographion verbunden und direct gereizt, indem das eine Drahtende der secundären Spirale direct in die das obere Muskelende (beziehlich das Knochenstück oder die Zunge) haltende Messingklemme geht, das andere nach Durchsetzung eines du Bois-Reymond'schen Stromschlüssels in einen höchst feinen spiraligen Platindraht ausläuft, dessen Ende um einen kleinen S-förmigen Haken gewickelt ist. Dieser Haken ist am unteren Muskelende befestigt (beim Zungenmuskel in der Stimmritze) und trägt vermittelst eines starren Zwischenstücks den Schreibhebel, dessen Metallspitze auf einer verticalen berussten Glasplatte die Verkürzungen des Muskels beim Tetanisiren in doppelter Grösse aufzeichnet in Form von verticalen Linien.

Zunächst wird bei einem grösseren Rollenabstande tetanisirt. Nachdem das Maximum der Verkürzung eingetreten, wird die Glasplatte um 1 bis 2 ^{mm} verschoben, so dass der verkürzte Muskel einen horizontalen Strich zeichnet, und dann sofort bei einem kleineren Rollenabstande weiter tetanisirt ohne Reizunterbrechung, um keine merkliche Aenderung der Schwelle eintreten zu lassen. Ist das zweite Verkürzungsmaximum erreicht, dann wird die Reizung unterbrochen, und nachdem der Muskel seine Ruhelänge erreicht hat die Platte wieder verschoben und mit dem ermüdeten Muskel bei denselben beiden Rollenabständen in derselben Reihenfolge wie eben der Versuch wiederholt, bis schliesslich keine Contraction durch die schwächere Reizung mehr eintritt. In dieser Weise wurden aus je einer Reihe von Linienpaaren bestehende Myogramme erhalten, bei welchen jedes Paar aus einer kürzeren, dem schwächeren

Reize entsprechenden, und einer längeren, dem stärkeren Reize entsprechenden, Hubhöhenlinie besteht. Die letztere ist aus zwei Stücken zusammengesetzt. Das eine Stück ist h_1 und reicht vom Fusspunct bis zum Einschnitt des Querstrichs, das andere ist $h_2 - h_1$ und reicht von diesem Einschnitt bis zum Endpunct. Durch sorgfältige Messung dieser beiden Stücke mit einer Zehntel-Millimeter-Theilung (in den ersten Versuchen Millimeter-Theilung) auf Glas bei gehöriger Vergrösserung wurden erhalten die gesuchte Grösse $h_2 - h_1$ und zugleich — um die sehr verschiedene von der Reizgrösse und Reizschwelle abhängige absolute Grösse der Verkürzung zu haben — die Einzelwerthe h_1 und h_2. Die Messungen führte ich in der Weise aus, dass die berusste Glasplatte zwei Centimeter über einer gut beleuchteten glänzenden weissen Fläche mit der Russseite nach unten zu liegen kam, während die Millimeterglasplatte mit der Theilung nach unten auf die Russplatte gelegt und vertical von oben mittelst Lupe und Fadenkreuz der Fusspunct, der Einschnittspunct und der Endpunct abgelesen wurde. Um die wahren Hubhöhenwerthe zu erhalten, mussten dann die abgelesenen Zahlen halbirt werden.

War bei dieser Art zu experimentiren, bei constanter Stärke des inducirenden Stromes von einem oder zwei grossen Zinkplatinelementen, wobei also die Verschiedenheit der Hubhöhenpaare nur durch Ermüdung zu Stande kam, das Stück $h_2 - h_1$ nicht angenähert constant, trotz der mit der Ermüdung abnehmenden absoluten Grösse der Hubhöhenwerthe, so hätte von weiteren Versuchen mit Abänderung des q_1 und q_2 bei constantem Verhältniss $\frac{q_1}{q_2}$ natürlich Abstand genommen werden können. Ich erhielt jedoch genügende Uebeinstimmung bei den fehlerfreien Versuchen und nahm daher bald diese Abänderung vor, um festzustellen, ob wirklich gerade die Constanz des Verhältnisses $\frac{q_1}{q_2}$ für die Constanz des Hubhöhenunterschiedes maassgebend sei. Um dies zu finden, war es nur erforderlich mit Beibehaltung der zwei Rollendistanzen für jede Versuchsreihe die Stärke des inducirenden Stromes zu verändern. Ich bewerkstelligte dies in den ersten Versuchen durch verschieden tiefes Eintauchen der grossen Zinkplatten der Elemente, dann immer dadurch, dass die Hauptrolle eine Nebenschliessung zu einem Rheochord bildete. Hierdurch wurde es möglich mehrere Hubhöhenpaare mit demselben Muskel zu er-

halten, wo jedem Paare ein anderes q_1 und q_2, ein anderes s und dennoch dasselbe $\frac{q_1}{q_2}$ zukam, vorausgesetzt nur, dass sich das s nur von Paar zu Paar und nicht während des Tetanus merklich änderte. Dass eine erhebliche derartige Aenderung nicht eintreten konnte, ist in hohem Grade wahrscheinlich. Denn es wurde in dem Augenblick, wo der erste Tetanus eben sein Maximum erreicht hatte, der zweite begonnen, und wenn der vom verkürzten Muskel gezogene Querstrich vom Endpunct der h_1-Linie während des ersten Verschiebens der berussten Platte nicht genau horizontal ausfiel, sondern etwas abstieg wegen Ermüdung, so konnte doch dies keinen merklichen Fehler bedingen, weil nicht die h_1-Linie selbst, sondern der Einschnitt in die h_2-Linie zum Messen diente, also thatsächlich dem h_2 dieselbe Schwelle zukommt, die der Muskel im Momente hatte, da er nach Reizung mit q_1 durch Reizung mit q_2 tetanisirt wurde.

Ein Uebelstand dieses Verfahrens besteht darin, dass durch die Aenderung der Stärke des inducirenden Stromes zugleich die Schwingungsfrequenz des Unterbrechungshammers mit verändert wird. Erstlich aber scheint bei hoher Frequenz diese Aenderung auf die Grösse der Verkürzung, welche allein in Betracht kommt, keinen merklichen Einfluss zu haben, und zweitens habe ich bei dieser Art zu verfahren nicht ohne Verwunderung bemerkt, dass die Schwingungszahl des Hammers, an der Tonhöhe kenntlich, sehr wenig bei Anwendung des Rheochordes verändert wird, während die Inductionswirkung bei der Prüfung mittelst des Muskels und mittelst des Geschmacks die grössten Schwankungen zeigt, wenn der Rheochordwiderstand verändert wird, wie es verlangt wurde. Grösser als der Fehler ungleicher Schwingungszahl des Hammers scheint der ungenauer Einstellung der Nebenrolle und der durch Veränderung des Leitungsvermögens des Muskels mit der Ermüdung und Stromstärke zu sein. Ich zweifle nicht, dass manche von den beobachteten Unregelmässigkeiten in derartigen Mängeln der Methode ihren Grund haben. Die Uebereinstimmung im Ganzen aber ist so gross, dass ich die Anwendung eigens zu construirender complicirterer Apparate vorläufig für nicht nöthig erachtete. Das angewandte Verfahren genügt die fundamentale Thatsache zu constatiren, dass innerhalb weiter Grenzen bei gleichem Reizverhältniss der Hubhöhenunterschied constant bleibt, wie stark auch die absolute Stärke der Componenten des Reizverhältnisses,

die Schwelle und mit ihnen die Hubhöhe selbst variiren. Dies zu beweisen sind meine Experimente in der That trotz aller etwaigen Mängel ausreichend. Denn die Abweichungen von der Constanz sind durchaus unregelmässig vertheilt. Es ist kein Zusammenhang derselben mit der Reizänderung oder mit der Ermüdung auffindbar gewesen.

§. 40. Zu den Versuchsprotokollen ist zu bemerken, dass die Ruhelänge *l* des Muskels zwischen je zwei Hubhöhenpaaren in jeder Versuchsreihe dieselbe war, da der Zug des Schreibhebels genügte nach kurzem Warten die nach dem Tetanus zurückbleibende Verkürzung auszugleichen. Nur in der Reihe XXXVII, mit einem sehr kräftigen *M. sartorius*, wurde absichtlich die Ausdehnung bis zur Ruhelänge *l* nicht abgewartet.

Alle Muskeln waren lebenden Fröschen entnommen, wo nicht ausdrücklich das Gegentheil bemerkt ist.

Neunundzwanzigste Versuchsreihe.

M. sartorius. Stärke des inducirenden Stromes constant. Für die ersten sieben Nummern Rollendistanzen 80,0 und 45,2.

Nr.	Hubhöhen	Differenz
1	4,8 5,4	0,6
2	4,0 4,4	0,4
3	2,9 3,4	0,5
4	2,3 2,9	0,6
5	1,7 2,2	0,5
6	1,3 1,9	0,6
7	0,9 1,5	0,6

Hierauf mit demselben Muskel und Rollendistanz 60 einerseits, ganz übereinandergeschobenen Rollen andererseits:

8	1,3 2,0	0,7
9	0,9 1,6	0,7
10	0,5 1,3	0,8
11	0,3 1,1	0,8

Dreissigste Versuchsreihe.

M. hyoglossus. Stärke des inducirenden Stromes constant; ein Element. Rollenabstände für alle Nummern 60 und 70 mm.

Nr.	Hubhöhen	Differenz
1	7,2 8,9	1,7
2	6,0 7,5	1,5
3	4,9 6,4	1,5
4	3,7 5,1	1,4
5	2,3 3,8	1,5
6	1,8 3,2	1,4
7	0,7 2,3	1,6
8	0,0 1,5	1,5

Einunddreissigste Versuchsreihe.

M. sartorius. Stärke des inducirenden Stromes constant. Rollendistanzen 53,0 und 100,0. In dieser Reihe wurde getrennt gereizt, so dass zwischen die beiden Hubhöhen jedes Paares eine Pause von 1 bis 2 Secunden fällt.

Nr.	Hubhöhen	Differenz
1	2,3 7,5	5,2
2	1,5 7,1	5,6
3	1,4 6,9	5,5
4	1,0 6,5	5,5
5	1,0 6,2	5,2
6	0,5 5,2	4,7
7	0,0 4,9	4,9

Die Unterschiede der Differenzen, besonders die grossen Abweichungen der beiden letzten Nummern (10 Proc. vom Mittelwerth bei Nr. 6) beruhen wahrscheinlich auf Schwellenzunahme zwischen zwei zusammengehörigen Reizungen.

Zweiunddreissigste Versuchsreihe.

M. hyoglossus. Rollenabstände 160,0 und 150,0 mm. Reizstärke fast für jedes Hubhöhenpaar eine andere.

Nr.	Hubhöhe	Differenz
1	9,6 10,7	1,1
2	3,7 5,1	1,4
3	3,5 4,7	1,2
4	0,2 1,5	1,3
5	0,7 1,5	0,8?

Dreiunddreissigste Versuchsreihe.

M. sartorius. r_1 und $r_2 = 60{,}0$ und $7{,}0^{mm}$. Zwei Elemente. Die absolute Reizstärke wurde paarweise gesteigert von Nr. 1 bis 5 incl. und blieb während der letzten 7 Nummern constant.

Nr.	*h*	Differenz	Absolute Reizstärke
1	5,5 6,1	0,6	schwach
2	5,0 5,7	0,7	stärker
3	4,5 5,2	0,7	noch stärker
4	3,9 4,4	0,5	stärker als 3
5	3,2 3,9	0,7	stärker als 4
6	2,7 3,3	0,6	wie 5
7	1,9 2,6	0,7	ebenso
8	1,5 2,0	0,5	„
9	1,2 1,9	0,7	„
10	0,6 1,3	0,7	„
11	0,2 0,8	0,6	„

Vierunddreissigste Versuchsreihe.

Grosser *M. sartorius*. Stärke des inducirenden Stromes constant. Rollenabstände durchweg 80 und 60 mm.

Nr.	Hubhöhe	Differenz	Nr.	Hubhöhe	Differenz
1	10,3 17,5	7,2	11	2,8 9,8	7,0
2	8,1 17,7	(9,6)?	12	1,5 8,8	7,3
3	8,0 15,6	7,6	13	0,7 8,9	(8,2)?
4	7,2 14,9	7,7	14	1,0 8,6	7,6
5	6,8 14,7	7,9	15	0,1 8,5	(8,4)?
6	6,2 12,7	(6,5)	16	0,5 8,1	7,6
7	6,0 12,6	(6,6)	17	0,4 8,0	7,6
8	5,4 13,2	7,8	18	0,2 8,3	(8,1)?
9	4,8 12,4	7,6	19	0,6 7,9	7,3
10	2,6 9,5	(6,9)	20	0,3 7,5	7,2

Die eingeklammerten, besonders die vier mit Fragezeichen versehenen Nummern geben sich schon dadurch als fehlerhaft zu erkennen, dass die zugehörigen *h*-Werthe dem Ermüdungsgesetz widersprechen.

Fünfunddreissigste Versuchsreihe.

M. sartorius kurz nach der Verblutung. Rollenabstände 46 und 0 mm. Die absolute Stärke der Reizcomponenten wechselte entsprechend den Rheochordwiderständen: einmal 20, und 10, 5, 3, 2 je zweimal in unregelmässigem Wechsel, wobei die Ziffern 1000 Einheiten des du Bois'schen Rheochords bedeuten.

Nr.	*h*	Differenz
1	4,1 5,1	1,0
2	3,8 4,7	0,9
3	2,7 3,8	1,1
4	2,2 3,3	1,1
5	1,8 3,0	1,2
6	1,1 2,4	1,3
7	0,7 1,9	1,2
8	0,35 1,70	1,3
9	0,05 1.10	1,0

Sechsunddreissigste Versuchsreihe.

M. sartorius kurze Zeit nach der Verblutung. Der eine Reiz, submaximal, entsprach dem Rollenabstand 100 mm, der andere, maximal, ganz übergeschobener Nebenrolle. Die absolute Reizstärke steigt mit den eingeschalteten Rheochordwiderständen (*Rh*), deren Einheit 1000 Einheiten des Instrumentes entspricht.

Nr.	*Rh*	*h*	Differenz
1	1	8,17 10,07	1,90
2	2	8,27 9,90	1,63
3	3	8,07 9,20	1,13
4	5	7,27 8,60	1,33
5	10	7,1 8,1	1,00
6	20	6,50 7,50	1,00
7	10	5,57 6,75	1,18
8	5	4,37 6,20	1,83

Siebenunddreissigste Versuchsreihe.

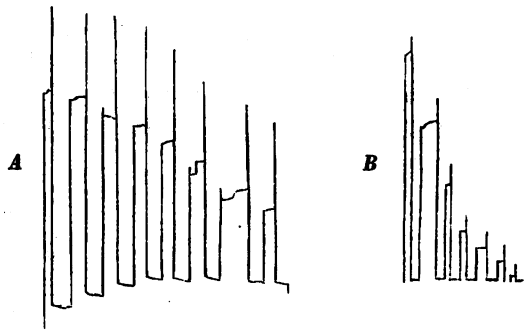
Grosser *M. sartorius*. Rollenabstände 80 und 40 mm. Rheochord wie in der vorigen Reihe.

Nr.	*Rh*	*h*	Differenz	Abweichung vom Mittel 6,26
1	20	15,2 21,0	5,8	+ 0,46
2	20	14,0 19,9	5,9	+ 0,36
3	19	11,7 18,2	6,5	— 0,24
4	18	10,9 17,6	6,7	— 0,44
5	16	9,4 15,9	6,5	— 0,24
6	11	8,1 14,6	6,5	— 0,24
7	6	6,35 12,90	6,5	— 0,24
8	19	4,95 10,65	5,7	+ 0,56

Nach der Verkürzung Nr. 8 versagte der Muskel. In dieser Reihe wurde ausnahmsweise die Erreichung der Ruhelänge *l* in den Pausen nicht abgewartet. Auf diese bezogen fallen die sämmtlichen Hubhöhen erheblich grösser aus, während die Differenzen unverändert bleiben.

Das betreffende Myogramm *A* unterscheidet sich daher auf den ersten Blick von den gewöhnlichen Myogrammen *B*.

Aber man erkennt sofort, dass der Hubhöhenunterschied (hier verdoppelt) trotz der grossen Verschiedenheit der absoluten Contractionsgrössen angenähert in jeder Reihe constant ist. Ueber die Messung handelt §. 39. Nach einem von meinem verehrten Collegen Professor E. Abbe hier bei seinen optischen Untersuchungen mit bestem Erfolge verwendeten Verfahren, habe ich sowohl die myographischen Glasplatten geschwärzt[1]) als auch im Copirrahmen wie negative photographische Glasplatten behandelt, so dass auf dem photographischen Papier die genaue Originalzeichnung des Muskels selbst erhalten ward. Diese stellt der Holzschnitt dar, nur sind die Linien zu grob gezeichnet.



§. 41. Ausser den im vorigen Paragraphen mitgetheilten Versuchen habe ich mit unbelasteten Muskeln am Myoskop in gleicher Absicht und in der im §. 31 beschriebenen Weise experimentirt. Es waren dieses die ersten Versuche zur Entschei-

1) Zur ersten Berussung dient eine Petroleumflamme, hierauf wird ein Tropfen Petroleum von einer Ecke der Platte aus auf derselben ausgebreitet und über einer Spiritusflamme angezündet. Dann wird nochmals vorsichtig über der Petroleumflamme geschwärzt. Die so erhaltene Russschicht ist viel gleichmässiger und zusammenhängender und die darauf gezeichneten Linien sind viel feiner als wenn, wie früher es geschah, Kienöl zum Schwärzen dient. Die Fixirung geschieht durch eine Lösung von Copallack in Alkohol.

dung der Frage, ob bei constantem Reizverhältniss der Contractionsunterschied constant bleibt. Die erste Hubhöhe wurde direct bestimmt durch Ablesen der Länge des verkürzten Muskels, unmittelbar darauf ohne Reizunterbrechung (in der 38. Versuchsreihe wurde jedoch getrennt gereizt), der zweite Tetanus herbeigeführt und wieder abgelesen, dann die ursprüngliche Länge l durch ein gestütztes gehenkeltes Gewicht mittelst Verstellen des stützenden Tisches wieder hergestellt und wieder mit denselben zwei Rollenabständen und entweder derselben oder abgeänderter absoluter Reizstärke, in jedem Falle aber constantem Reizverhältniss, tetanisirt. Ich theile drei solcher Versuchsreihen mit.

Achtunddreissigste Versuchsreihe.

M. hyoglossus. Glottis unten. Unbelastet. Absolute Reizstärke für q_1 und q_2 constant. Rollenabstände 80,0 und 33,0 mm. Fünf Doppelreizungen gingen der Nr. 1 vorher, drei lagen zwischen 3 und 4, welche wegen unvollkommener Beobachtung fortgelassen sind.

Nr.	Hubhöhe	r	Ende des Tetanus	Differenz
1	13,6 15,8	80 33	10h 52m	2,2
2	13,4 15,6	80 33	„ 59	2,2
3	12,7 15,0	80 33	11h 1m	2,3
4	13,9 11,8	33 80	„ 10	2,1
5	13,6 11,3	33 80	„ 12	2,3
6	13,4 10,9	33 80	„ 15	2,5

Derselbe ermüdete Muskel gab nach noch einer Doppelreizung bei 80,0 mm keine Contraction mehr. Er wurde bei $r = 50$ und $r = 0$ weiter tetanisirt:

7	10,7 14,7	50 0	11h 20m	4,0
8	9,2 13,3	50 0	„ 21½	4,1

Neununddreissigste Versuchsreihe.

M. sartorius.

Nr.	Hubhöhe	r	Uhr	Reiz	Diff.
1	4,5 5,3	90 20	11h 7m	stark	0,8
2	3,2 4,0	90 20	„ 9	schwächer	0,8
3	2,9 3,7	90 20	„ 11	wie bei 1	0,8

Vierzigste Versuchsreihe.

M. sartorius. Vor der ersten Nummer zwischen 11h 26m und 11h 30m fanden 3 Doppelreizungen statt, um eine genaue Einstellung zu erreichen.

Nr.	Hubhöhe	r	Reiz	Ende der Reizung	Diff.
1	9,5 11,5	80 20	mittelstark	11h 31m	2,0
2	8,0 10,0	80 20	wie 1	„ 32½	2,0
3	5,9 8,0	80 20	stark	„ 34	2,1
4	7,1 5,1	20 80	wie 3	„ 35	2,0
5	4,3 6,4	80 20	sehr stark	„ 37	2,1
6	4,2 6,2	80 20	wie 5	„ 38	2,0

Bei der 1. und 4. Nummer getrennte Reizung, bei den anderen Nummern keine Reizunterbrechung zwischen den beiden Contractionen.

§. 42. Aus diesen Versuchen geht hervor, dass zwei Hubhöhenunterschiede, erhalten aus vier verschiedenen Hubhöhen, gleich sind, wenn nur für jede Differenz das zugehörige Reizverhältniss dasselbe bleibt. Und zwar haben die Experimente gezeigt, dass diese Constanz des Hubhöhenunterschiedes unabhängig ist

von den Veränderungen des Schwellenwerthes. Es muss nur die Schwelle für jedes Hubhöhenpaar, für je zwei zu einer Differenz gehörige Hubhöhen dieselbe sein. Allgemein ist das Ergebniss

$$h_1 - h_2 = f\left(\frac{q_1}{q_2}\right)$$

wo q_1 der die Hubhöhe h_1 und q_2 der die Hubhöhe h_2 auslösende absolute Reiz und wobei h_1 und h_2 denselben Schwellenwerth haben. Dass die Contractionsdifferenz eine Function gerade des Verhältnisses der beiden Reizgrössen ist, geht aus den Versuchen evident hervor, bei welchen die Stärke des inducirenden Stromes variirt wurde, ohne dass die beiden Rollenabstände oder sonst irgend etwas an der Versuchseinrichtung geändert ward. Welche Function des Rollenabstandes auch die Stärke des inducirten Stromes sei, jedenfalls wird innerhalb weiter Grenzen diese Function sich mit der Aenderung der Intensität des primären Stromes nicht ändern, also die zwei Rollenabständen r_1 und r_2 entsprechenden Reize q_1 und q_2 werden auch bei bedeutender absoluter Zu- oder Abnahme, welcher Natur auch die Function $q = f(r)$ sein mag[1]), sich relativ gar nicht ändern können, somit $\frac{q_1}{q_2}$ constant bleiben müssen und zwar unter diesen Verhältnissen nur der Quotient $\frac{q_1}{q_2}$. Es soll nun dargethan werden, dass aus diesen Versuchen mit Hinzuziehung der Thatsache der Schwelle unmittelbar die Relation

$$h = k \log \frac{q}{s}$$

sich ergibt.

§. 43. Zunächst will ich auf Grund der im §. 42 erhaltenen empirisch bewiesenen Gleichung zeigen, dass die Hubhöhe h eine Function des Fundamentalreizes $\frac{q}{s}$ ist.

Es ist nicht zu bestreiten, dass die Hubhöhe einerseits eine Function der Reizgrösse, andererseits der Erregbarkeit ist. Die Erregbarkeit wird durch die Reizschwelle s gemessen, welche nur eine specielle Reizgrösse ist. Also hängt h von zwei Reizgrössen,

---

1) Vgl. hierüber die Arbeit von A. B. Meyer in den „Untersuchungen aus dem physiol. Laborat. d. Züricher Hochschule“ herausgeg. von A. Fick. Wien 1869. S. 38—40.

die ihrerseits mit demselben Maasse gemessen werden, ab, von q und von s

$$h = \varphi\ (q, s).$$

Experimentell bewiesen wurde in §. 42, dass wenn h_1 und h_2 dieselbe Schwelle haben

$$h_1 - h_2 = f\left(\frac{q_1}{q_2}\right)$$

also

$$\varphi\ (q_1, s) - \varphi\ (q_2, s) = f\left(\frac{q_1}{q_2}\right).$$

Empirisch bewiesen ist ferner, dass bei der Reizgrösse s die Hubhöhe Null wird. Die Contraction erlischt immer dann, wenn der abnehmende Reiz bis auf die Schwelle sinkt und sie kommt nicht zu Stande, wenn der zunehmende Reiz die Schwelle erreicht aber nicht überschreitet. Es wird also, wenn in vorstehender Gleichung

$$q_2 = s$$

gesetzt wird, da dann

$$\varphi\,(q_2, s) = h_2 = 0 \qquad \text{wird,}$$

$$\varphi\,(q_1, s) = f\left(\frac{q_1}{s}\right)$$

also

$$h_1 = f\left(\frac{q_1}{s}\right)$$

allgemein

$$h = f\left(\frac{q}{s}\right)$$

das heisst: die Muskelcontraction ist eine Function des fundamentalen Reizwerthes, also des jeweiligen Reizes q bezogen auf den jeweiligen Schwellenwerth des Reizes s als Reizeinheit.

§. 44. Es soll jetzt die Function

$$h = \varphi\left(\frac{q}{s}\right)$$

näher bestimmt werden.

Zunächst ist nach §. 43:

$$h_1 = \varphi\left(\frac{q_1}{s}\right)$$

$$h_2 = \varphi\left(\frac{q_2}{s}\right)$$

$$h_3 = \varphi\left(\frac{q_1}{s_1}\right)$$

$$h_4 = \varphi\left(\frac{q_2}{s_1}\right)$$

und nach §. 42

$$h_1 - h_2 = h_3 - h_4 = f\left(\frac{q_1}{q_2}\right)$$

indem
$$\frac{q_1 : s}{q_2 : s} = \frac{q_1 : s_1}{q_2 : s_1} = \frac{q_1}{q_2}$$

somit

$$\varphi\left(\frac{q_1}{s}\right) - \varphi\left(\frac{q_2}{s}\right) = f\left(\frac{q_1}{q_2}\right).$$

Wird hier $q_2 = s$ gesetzt, wodurch erfahrungsmässig

$$\varphi\left(\frac{q_2}{s}\right) = 0$$

wird, so bleibt
$$\varphi\left(\frac{q_1}{s}\right) = f\left(\frac{q_1}{s}\right).$$

Also die Functionen φ und f sind identisch:

$$\varphi\left(\frac{q_1}{s}\right) = \varphi\left(\frac{q_1}{q_2}\right) + \varphi\left(\frac{q_2}{s}\right).$$

Da hierbei die Quotienten der rechten Seite mit einander multiplicirt den Quotienten der linken Seite geben, so ist die Gleichung von der Form

$$f(xy) = f(x) + f(y).$$

Dieser Gleichung kann, wie Cauchy gezeigt hat[1]), nur dadurch genügt werden, dass man setzt

$$f(x) = k \log x$$
$$f(y) = k \log y$$

wo k eine Constante.

Durch Substitution erhält man demnach

$$h_1 - h_2 = k \log \frac{q_1}{q_2}$$

und da h_2 Null wird, wenn $q_2 = s$ wird

$$h_1 = k \log \frac{q_1}{s}$$

ferner
$$h_2 = k \log \frac{q_2}{s}$$

und
$$h_3 = k \log \frac{q_1}{s_1}$$

1) Vgl. auch Schlömilch, Handb. der algebraischen Analysis. 2. Aufl. Jena 1851. §. 26.

$$h_2 = k \log \frac{q_2}{s_1}$$

allgemein $$h = k \log \frac{q}{s}.$$

§. 45. Der im vorigen Paragraphen gegebene Beweis für den Satz, dass die Muskelcontraction proportional ist dem Logarithmus des fundamentalen Reizes ist ähnlich einem der Fechner'schen Beweise für den Satz, dass die Empfindung proportional ist dem Logarithmus des fundamentalen Reizes. Der Empfindungsunterschied bleibt derselbe, wenn das Reizverhältniss dasselbe bleibt, so sagt das Weber'sche Gesetz. Der Hubhöhenunterschied bleibt derselbe, wenn das Reizverhältniss dasselbe bleibt, so sagen meine Versuche. Trotzdem sind beide Sätze und die Beweise für ihre Richtigkeit nicht homolog im strengen Wortsinn, weil in dem ersteren stillschweigend Constanz der Schwelle angenommen wurde, in dem letzteren die Variation der Schwelle mit berücksichtigt ist. Erst wenn das Fechner'sche Parallelgesetz zum Weber'schen Gesetz hinzugenommen wird, decken sich die beiden Sätze vollkommen.

Der Contractionsunterschied } bleibt derselbe, wenn das Reiz-
Der Empfindungsunterschied }

verhältniss dasselbe bleibt auch bei stufenweise veränderlicher Schwelle.

§. 46. Eine zwar indirecte aber wichtige Bestätigung eines Theiles der vorstehenden Deductionen gewährt die umfassende und gründliche in C. Ludwig's Laboratorium in Leipzig vollführte Arbeit von H. Kronecker[1]) über die Ermüdung und Erholung der quergestreiften Muskeln und über die Gesetze der Muskelermüdung. Durch diese Untersuchung wird mit grosser Genauigkeit experimentell bewiesen, dass der mit immer demselben Reize, Oeffnungs- oder Schliessungsinductionschlage, in stets gleichen Zeitintervallen gereizte, überlastete oder mässig belastete Muskel, dessen Reizschwelle in unbekannter Weise mit der Zeit zunimmt, Hubhöhen gibt, die genau proportional der Zeit abnehmen. Jedes aus zwei durch ein gleiches Zeitintervall getrennten Zuckungen bestehende Hubhöhenpaar gibt dieselbe Differenz. Da hierbei nichts von dem, was in Betracht kommt sich verändert, als die

1) Ber. d. k. Sächs. Ges. d. Wissensch. vom 12. Dec. 1871, Leipzig, und Monatsber. d. k. Akad. d. Wissensch. vom 11. Aug. 1870, Berlin.

Reizschwelle, indem die Ermüdung von Zuckung zu Zuckung zunimmt (der maximale oder auch submaximale Reiz q bleibt constant, und das Zeitintervall jeder Hubhöhendifferenz, die mit einer anderen Hubhöhendifferenz verglichen wird, ist auch constant), so ist die Differenz

$$h_1 - h_2 = \varphi\,(s_1, s_2)$$

wo s_1 die zu h_1 und s_2 die zu h_2 gehörige Schwelle des Reizes. Macht man nun die einzige an sich höchst wahrscheinliche Voraussetzung, welche für meine Versuche am tetanisirten Muskel als richtig erwiesen ist (§. 43), dass die Hubhöhe auch des zuckenden Muskels eine Function des Fundamentalreizes ist, so folgt direct aus Kronecker's Versuchen, dass die reciproken Reizschwellenwerthe bei ihnen geometrisch mit der Zeit abnehmen, während die Hubhöhen proportional der Zeit abnehmen; oder dass die Erregbarkeiten geometrisch abnehmen, wenn die Hubhöhen arithmetisch abnehmen. Kronecker's Versuche stehen also insofern in vollkommenem Einklang mit dem myophysischen Gesetz, als sie für den Gang der Muskelermüdung die einfachste Annahme ergeben, dass nämlich die s-Werthe geometrisch mit der Zeit wachsen. Es ist dieses Resultat um so beachtenswerther, als auch für andere Ermüdungen dasselbe gefunden wurde, namentlich von Exner für den Gang der Sehnervenermüdung.

Die Versuche und das Kronecker'sche Ermüdungsgesetz passen durchaus zu der Unterschiedschwellenformel

$$h_1 - h_2 = k \log \frac{s_2}{s_1},$$

welche constantes q voraussetzt.

Ihnen zufolge bleibt der Contractionsunterschied bei gleichbleibender Reizgrösse und gleichbleibender Ueberlastung oder Belastung derselbe, wenn das Reizschwellenverhältniss dasselbe bleibt, wobei innerhalb sehr weiter Grenzen das Ermüdungsstadium ohne Einfluss ist. Die Hubhöhe des überlasteten oder mässig belasteten Muskels ist demnach bei gleichbleibendem maximale oder submaximale Zuckung auslösendem Reiz (Inductionschlag) proportional dem Logarithmus des reciproken Reizschwellenwerthes, also der Erregbarkeit.

§. 47. Bei den soeben erwähnten Versuchen von Kronecker wurde zumeist der dreiköpfige Schenkelmuskel des Frosches benutzt, nicht tetanisirt und mit Ueberlastungen und Belastungen gearbeitet. Letztere durften jedoch keine grössere Dehnung in

der Ruhe veranlassen, als die entsprechende Hubhöhe betrug. Es war nun für die von mir behandelte Frage wichtig zu wissen, ob die Ermüdungslinie auch für den tetanisirten Muskel eine gerade ist. Ludwig und Kronecker halten dies für wahrscheinlich. Ich habe viele Versuche angestellt, deren Ergebniss ihre Auffassung bestätigt. Der unbelastete lothrecht aufgehängte Zungen- oder Schneidermuskel wurde bei gleichbleibendem Rollenabstande, gleichbleibender Schwingungsdauer des Unterbrechungshammers, gleichbleibender Stromstärke in 15- und 30- bis 60secundigen Pausen tetanisirt und nach dem Tetanus jedesmal auf seine Ruhelänge l zurückgebracht. Die theils unmittelbar am Myoskop abgelesenen, theils vom Muskel selbst aufgezeichneten Hubhöhen nahmen bei meinen Versuchen, einige unerhebliche Unregelmässigkeiten abgerechnet, im Ganzen ziemlich genau proportional der Zeit ab, wie sich aus der Messung der Unterschiede der durch gleiche Zeiträume getrennten Hubhöhen ergab. Diese Unterschiede blieben für alle Ermüdungsstufen, mit Ausnahme der letzten, wo Erschöpfung eintrat, nahezu sich gleich bei demselben Muskel. Es ist unnöthig die Zahlenreihen und Myogramme mitzutheilen, zumal solche Versuche durchaus denen Kronecker's parallel sind.

§. 48. Durch die vorhergehenden Paragraphen dieses Abschnittes ist das myophysische Gesetz, sofern es die directe Abhängigkeit der Contractionsgrösse vom Fundamentalreiz allein bestimmt, als gültig erwiesen für den tetanisirten unbelasteten und den tetanisirten schwach gespannten Muskel. Für den überlasteten und mässig belasteten zuckenden Muskel ist bereits gezeigt, dass seine Contractionsgrösse bei constantem Reize logarithmisch von dem reciproken Schwellenwerthe des Reizes abhängt unter der Voraussetzung, dass die Zuckungsverkürzung ebenso wie nachgewiesenermaassen die Tetanusverkürzung eine Function des Fundamentalreizes ist.

Es muss noch untersucht werden ob der zuckende unbelastete Muskel sich ebenso dem Gesetze fügt, und namentlich, ob der zuckende belastete Muskel ebenso logarithmisch vom Reize q wie von der reciproken Reizschwelle in seiner Thätigkeit abhängt. Oder in Formeln:

Bewiesen ist für den nur sich selbst tragenden wie für den schwach belasteten tetanisirten gerad- und parallelfaserigen Muskel bei directer elektrischer Reizung allgemein:

$$h = k \log \frac{w}{s}$$

wo $w = const.$ und der maximale oder submaximale Reiz q constant, ferner

$$h = k \log \frac{q}{s}$$

wo q und s variabel.

Für den überlasteten oder belasteten zuckenden, mit gleichbleibendem Oeffnungs- oder Schliessungs-Inductionsschlage submaximal oder maximal gereizten Muskel fehlt zwar der directe Nachweis der Vollgültigkeit dieser Relation, aber sie ist bereits in hohem Grade wahrscheinlich geworden.

Der directe Nachweis wird vollständig nicht wohl geliefert werden können, so lange kein Mittel gefunden ist, die Reizschwelle genügend lange constant zu halten, was übrigens viel leichter für eine Zuckungsreihe als für eine Tetanusreihe erreichbar sein wird. Indessen liesse sich mit Umgehung dieser Schwierigkeit nach Analogie der Versuche im §. 40 die Untersuchung ausführen, wenn man anstatt zu tetanisiren nur zucken liesse. Bei Anwendung guter Vorrichtungen und bei gehöriger Versuchszahl wird wahrscheinlich mit genügender Annäherung sich ergeben, dass auch für Zuckungen im Allgemeinen das Weber'sche Gesetz mit Fechner's Parallelgesetz, somit die Maassformel und die durch Differentiation aus ihr abgeleitete Fundamentalformel, ihre Geltung behalten. Hierüber werden jedoch erst künftige Untersuchungen zu entscheiden haben.

Bemerkung
in Betreff des Holzschnitts.

Nachträglich ist mir bekannt geworden, dass schon früher O. Funke („Ueber photographische Vervielfältigung der Myographioncurven“ in den Berichten der math.-phys. Classe der k. Sächs. Gesellsch. d. Wiss. 1860) Myogramme in der angegebenen Weise photographirt hat.

IV.

Die Beziehung der Erregungsgrösse zur Reizgrösse.

---

§. 49. Durch die Versuche und Erörterungen der drei ersten Abtheilungen dieser Schrift ist mit genügender Annäherung erwiesen, dass im Allgemeinen die Grösse der Muskelverkürzung in derselben Weise von der Grösse der Muskelerregung abhängt, wie von der Grösse des sie auslösenden fundamentalen Reizes. Das Gesetz der Abhängigkeit kann in verschiedene Formen gebracht werden, von denen bald die eine, bald die andere zu bevorzugen sein wird, je nach der Anwendung oder Ausbeutung, die es erfährt. Wenn es auch in allen Experimenten nur approximativ für den ganzen parallelfaserigen Muskel sich als gültig erwies, so ist es doch vermuthlich für die einzelne Muskelfaser genau gültig.

Das Gesetz lautet:

1) Ein Unterschied zweier Reize, auch fassbar als positiver oder negativer Zuwuchs zum einen oder anderen Reize, gibt denselben Hubhöhenunterschied, wenn sein Verhältniss zu den Reizen, zwischen denen er besteht, dasselbe bleibt, wie sich auch seine absolute Grösse ändere. Oder:
2) Der Hubhöhenunterschied bleibt sich gleich, wenn der relative Reizunterschied sich gleich bleibt. Oder:
3) Der Hubhöhenunterschied bleibt sich gleich, wenn das Reizverhältniss sich gleich bleibt. Oder:
4) Die absolute Unterschiedserregbarkeit des Muskels steht im umgekehrten Verhältniss der Componenten des Unterschiedes, die relative bleibt sich bei jeder Grösse derselben gleich (§. 73).

Diese vier Sätze, Constanz der Schwelle des Reizes voraussetzend, sind unmittelbar das Weber'sche Empfindungsgesetz auf die Muskeln übertragen und aus Fechner's Psychophysik wörtlich transscribirt.

Das Parallelgesetz zum Weber'schen Gesetz lautet (in den Nummern 5 und 6 mit Fechner's Worten) von der Empfindungsstärke auf die Grösse der Muskelcontraction übertragen [1]):

5) Wenn sich die Erregbarkeit für zwei Reize in gleichem Verhältnisse ändert, bleibt doch der Unterschied der Hubhöhen sich gleich. Oder:

6) Wenn zwei Reize beide eine geringere oder grössere Hubhöhe geben als früher, so ist doch der Unterschied der Hubhöhen ebenso gross als vorher, wenn man beide Reize in demselben Verhältnisse abändern müsste, um die frühere absolute Grösse der Muskelverkürzung durch beide zu erhalten.

Man kann auch sagen:

7) Die Hubhöhendifferenz bleibt sich gleich, wenn das Reizverhältniss constant bleibt, auch wenn die absoluten Grössen der Componenten und die Erregbarkeit bei jedem einzelnen Reizverhältniss andere sind.

In diesen drei Fassungen ist die Variation der Reizschwelle und zugleich das Weber'sche Gesetz ausgedrückt.

Man kann ferner das Gesetz in folgender Weise allgemein aussprechen:

8) Die Hubhöhe nimmt arithmetisch zu, wenn die Erregungsgrösse (der Fundamentalreiz) geometrisch wächst. Oder:

9) Die Hubhöhe verhält sich zur Muskelerregung (zum fundamentalen Reiz) wie der Logarithmus zu seinem Numerus. Oder:

10) Die Hubhöhenzunahme ist proportional den relativen Erregungszunahmen (den relativen Zuwüchsen zum Fundamentalreiz). Oder auch:

11) Die Hubhöhe wächst in der Weise mit der Erregung (fundamentalen Reizgrösse), dass sie um gleichviel zunimmt, während die Erregung (der Fundamentalreiz) um einen gleichen Verhältnisstheil wächst. Oder:

12) Die Hubhöhe ist das Integral absoluter Contractionszuwüchse, die verhältnissmässigen Zuwüchsen der Erregung zugehören. Oder:

13) Die Hubhöhe ist einerseits proportional dem Logarithmus der myophysischen Bewegung (Muskelkraft), andererseits

---

1) Fechner, Elem. d. Psychoph. Leipz. 1860. 1. Bd. S. 302.

proportional dem Logarithmus der fundamentalen Reizgrösse (der absoluten Reizgrösse bezogen auf den jeweiligen Schwellenwerth des Reizes). Oder endlich:

14) Die Hubhöhe hängt logarithmisch ab von dem Producte aus Reiz und Erregbarkeit.

Je nachdem der Fundamentalreiz oder die myophysische Bewegung das Argument der Function ist lautet unter Anwendung der Fundamentaleinheiten (§. 73) das myophysische Gesetz:

$$h = \log \frac{q}{s}$$

oder

$$h = \log m.$$

Welcher Art auch die myophysische Bewegung sein mag, diese Sätze fliessen für den tetanisirten Muskel widerspruchslos aus den mitgetheilten Thatsachen ohne irgendwelche Voraussetzung *ad hoc*. Denn die Versuche beweisen:

Erstens: Es entspricht einer bestimmten Grösse der myophysischen Bewegung nur eine bestimmte Hubhöhe, so lange der Muskel nicht wesentlich verändert ist.

Zweitens: Messungen der Hubhöhen und gleichzeitig der Grösse der myophysischen Bewegung ergeben direct die logarithmische Function.

Drittens: Der Hubhöhenunterschied bleibt unverändert, wenn das Reizverhältniss unverändert bleibt, auch wenn die Erregbarkeit von Unterschied zu Unterschied wechselt.

Die Voraussetzungen, welche den angewendeten Verfahrungsweisen und Beweisführungen zu Grunde liegen, sind keine anderen, als die längst in der Physiologie eingebürgerten und allgemein anerkannten. Dies gilt insonderheit von dem Maasse der durch den Reiz ausgelösten Muskelkraft (der myophysischen Bewegung), welches durch ein von dem lothrecht aufgehängten Muskel gehaltenes die Verkürzung eben verhinderndes Gewicht gegeben ist. Man hat seit Ed. Weber dieses Gewicht allgemein als das Maass der Verkürzungskraft angesehen.

Auch die Voraussetzung, dass die Hubhöhe eine Function der absoluten Reizgrösse und der Erregbarkeit sei, ist längst allgemein angenommen und die Messung der Erregbarkeit durch die Reizschwelle nicht neu. Dieses aber genügte um in elementarer Weise aus den Versuchen das myophysische Gesetz als unabwendbare Folgerung abzuleiten. Sind die Experimente richtig, so sind auch die dargelegten Consequenzen einwurfsfrei.

§. 50. Aus der soeben in verschiedenem Wortlaut ausgesprochenen Thatsache, dass die Hubhöhe ebenso logarithmisch vom fundamentalen Reize wie von der Erregung abhängt, ergibt sich eine weitere Folgerung von nicht geringer Tragweite: die Proportionalität von Reiz und Erregung.

Aber ich füge sogleich hinzu: die Proportionalität allein des elektrischen fundamentalen Reizes und der myophysischen Bewegung bei directer Muskelreizung. Diese Proportionalität ist deshalb unanfechtbar (wenn die Versuche es sind), weil sich ergeben hat, dass die Functionen

$$h = f\left(\frac{q}{s}\right)$$

$$h = \varphi(m)$$

identisch sind, also m dem $\frac{q}{s}$ proportional ist. Das m repräsentirt aber die Erregung, also sind Fundamentalreiz und Erregung stetig und gleichmässig wachsende Grössen. Es ist also auch, da p dem m proportional ist, bei constantem q

$$p = \frac{\gamma}{s}$$

wo γ eine Constante, und bei constant gedachtem s das p proportional dem q, wie vor dem Beginn der ganzen Untersuchung angenommen wurde.

Die drei Voraussetzungen des §. 11 sind demnach als thatsächlich richtig erwiesen, die erste durch die Versuche des §. 40, die zweite durch die Versuche des §. 33, die dritte durch die Folgerung aus beiden, welche hier ausgesprochen ist.

Hieraus ergibt sich, dass ein vom lothrecht hängenden Muskel gehaltenes äquilibrirendes Gewicht nicht blos ein Maass für die primäre Reizwirkung, sondern für den Fundamentalreiz selbst ist, also für dasjenige Reizquantum, welches im Muskel zur Wirkung kommt indem es ihn verkürzt.

Ferner ist dieses Gewicht, wie nunmehr bewiesen worden, ein genaues Maass für die Erregbarkeit, da es bei gleichbleibendem Muskelquerschnitt und bei constantem absolutem Reiz q der Reizschwelle s reciprok ist, wie die Erregbarkeit selbst. Die p-Werthe in den Versuchen geben direct die relativen Schwellenwerthe und die Erregbarkeitsstufen, somit zugleich ein genaues Maass für die Ermüdung (§. 65).

Zur weiteren Erläuterung der Proportionalität von Reizgrösse und Erregungsgrösse diene die folgende Auseinandersetzung.

Es ist undenkbar, dass ein noch so schwacher Reiz bei passender Anbringungsweise keinerlei Veränderungen im Muskelrohr veranlassen sollte. Die Bewegung, welche eintritt bei der Reizung ist bei den niedersten Reizgraden sehr gering, sie kann so gering sein, dass selbst die feinsten Hilfsmittel der Untersuchung dieselbe nachzuweisen nicht genügen, aber sie deshalb ableugnen wollen, bestreiten wollen, dass die Oeffnung oder Schliessung eines durch den Muskel gehenden noch so schwachen elektrischen Stromes gar keine Veränderungen im Muskel bewirke, hiesse gegen die Grundprincipien der Mechanik verstossen. Ist nun die mit keiner sichtbaren Formveränderung der Faser einhergehende innere Bewegung unterhalb der Schwelle die Muskelerregung oder myophysische Bewegung, so lässt sich weiter sagen, dass sowie vom plötzlich einwirkenden Reize die Reizschwelle und von der Erregung die Schwellenerregung überschritten wird, Massenbewegung eintritt: der Muskel zieht sich zusammen. Denkt man sich jetzt die Reizschwelle bleibe unverändert dieselbe, so wird mit weiterer Steigerung des Reizes zwar die Erregung stetig und gleichmässig wachsen, nicht aber die Verkürzungsgrösse. Diese wächst zuerst schneller, dann langsamer je mehr Reiz und Erregung wachsen, bis sie schliesslich gar nicht mehr merklich zunimmt, der Reiz mag noch so sehr gesteigert werden.

Ich habe ausnahmslos bei successiver directer Reizung (ohne Reizunterbrechung) mit zwei tetanisirenden schnell aufeinanderfolgenden Reizen, von denen der eine gerade ausreichte das Contractionsmaximum hervorzurufen, der andere einen höheren Werth hatte, in allen Ermüdungsstadien die Hubhöhendifferenz Null gefunden, das heisst: bei noch so sehr wechselnder Steigerung der Intensität des inducirenden Stromes für die zweite Componente des Reizunterschiedes wurde nicht die geringste Verlängerung der vom Muskel myographisch aufgeschriebenen Linie beobachtet. Während der Ermüdung bleibt also bei dieser Reizungsweise die Erregungsgrösse für alle maximalen Reizpaare dieselbe, wenn die Schwelle dieselbe bleibt. Es ist jedoch zweifelhaft und schwer zu entscheiden, ob die wahrnehmbar grösste Hubhöhe in Wahrheit die grösstmögliche ist, oder ob der mit maximalen, nach Erzielung des Verkürzungsmaximum noch zunehmenden Reizwerthen

gereizte Muskel etwa sich asymptotisch seiner kleinstmöglichen Länge nähert, was der Beobachtung sich entziehen könnte.

Aus dem Umstande, dass die Zahl der den Tetanus veranlassenden Reizstösse innerhalb weiter Grenzen getreu vom Muskel im Tetanus beibehalten wird, folgt natürlich nicht, dass auch die Reizstärke sich bei maximaler Reizung gerade durch Erregungssteigerung im Muskel wiederspiegele. Da übrigens die maximale Erregung mit der Schwellenzunahme bei der Ermüdung abnimmt, so kann sie für jeden Muskel nur so lange eine Constante sein, als die Reizschwelle constant bleibt. So wie die Erregbarkeit abnimmt, nimmt die maximale Erregung mit ab, der Reiz mag noch so sehr gesteigert werden. Und zwar nimmt, wie gezeigt wurde, höchst wahrscheinlich die maximale Erregung proportional der reciproken Reizschwelle während der Ermüdung ab. Es ist aber darum nicht gesagt, dass es die Erregungsvorgänge selbst sind, welche den Muskel so verändern durch Zerstörung des Gewebes, dass die s-Zunahme eintritt, es kann auch eine Begleiterscheinung oder Folge der Erregung die Ursache sein. Diesem zufolge läuft die Erregungsgrösse von dem kleinsten Werthe, der eben noch von Null verschieden ist, an bis zu ihrem grösstmöglichen Werthe, bei welchem wahrscheinlich die Zerstörung des Gewebes beginnt, indem der zu starke Reiz das Organ gegen weitere Reizsteigerung abstumpft, dem Fundamentalreiz einfach proportional, also bei constant gedachter Erregbarkeit (Reizschwelle) dem Reize selbst proportional und bei constantem Reize der reciproken Reizschwelle oder der Erregbarkeit proportional.

Bei Reizung unterhalb der Schwelle ist der Fundamentalreiz < 1, in dem die Reizstärke q hier noch nicht die Reizeinheit s erreicht hat. Auf der Schwelle ist er $\frac{s}{s} = 1$. Oberhalb der Schwelle ist stets in dem Quotienten $\frac{q}{s}$ das q grösser als die Einheit s des Reizes, immer $\frac{q}{s} > 1$.

Dem entsprechend ist jeder Reiz innerhalb der Schwellendistanz einschliesslich des Schwellenwerthes selbst nicht von einer Zusammenziehung des Muskels begleitet, sondern nur von einer Erregung, aber einer Erregung, die so schwach ist, dass die Instrumente und chemischen Prüfungsmittel zur Zeit nicht ausreichen etwa die negative Schwankung des Muskelstroms, die Abnahme

der Alkalescenz des Muskelplasma oder eine Temperatursteigerung nachzuweisen. Dennoch müssen solche Veränderungen angenommen werden, weil auch der subliminale Reiz, d. i. der Reiz unter der Schwelle, wie jeder Reiz, wirken muss. Und du Bois-Reymond hat bekanntlich nachgewiesen, dass die negative Schwankung eintritt, auch wenn die Verkürzung der Faser verhindert wird. Man kann indess darin einen Einwurf gegen die allgemeine Gültigkeit der Maassformel sehen[1]), dass ihr zufolge die h-Werthe negativ werden, wenn $q < s$ wird, denn für den Muskel sind die Zustände bei Reizung mit subliminalen Reizen zwar untereinander verschieden, aber ebenso wie bei maximaler Reizung jenseit des kleinsten Maximalreizes, wo die Gültigkeit der Maassformel aufhört, mit keiner merklichen Verkürzungszunahme verbunden. Während die Zustände des Muskels mit wachsendem Reize sich ändern, geht unterhalb der Schwelle die wachsende primäre Reizwirkung immer mit derselben Hubhöhe nämlich der Verkürzung Null, nicht mit negativen Hubhöhen zusammen. Es kann daher die myophysische Maassformel nicht ausgedehnt werden auf die Reizung unterhalb der Schwelle, denn das grössere oder geringere Entferntsein eines Muskelzustandes vom contrahirten Zustande kann nicht ohne Weiteres als negative Contraction gedeutet werden. Die Maassformel bezweckt aber auch solches nicht. Sie will ausschliesslich die Relation zwischen Muskelverkürzung und Fundamentalreiz feststellen und beginnt erst zu gelten, wenn die Verkürzung beginnt. Sie hat zur Voraussetzung, dass der Fundamentalreiz niemals ein echter Bruch wird und gibt sowohl für negative Reizwerthe imaginäre Hubhöhen, wie für alle Reizwerthe kleiner als die durch den kleinsten Schwellenwerth gegebene Einheit.

Nur wenn der Muskel gereizt und äquilibrirt ist, könnten die aus der Formel fliessenden negativen h-Werthe realisirt werden, indem dann dieselben als Verlängerungen des Muskels, als Dehnungen, in die Erscheinung treten würden. Aber es ist noch nicht experimentell festgestellt, ob in diesem Falle die Dehnungen logarithmisch von den Reizwerthen $\frac{q}{s}$, wo $q < s$, abhängen.

---

1) Delboeuf macht in einer scharfsinnigen Schrift (*Étude psychophysique, Bruxelles* 1873, *p.* 17—19) auf dieselbe Schwierigkeit für das Empfindungsgebiet aufmerksam.

§. 51. Alles was über den bezugsweisen Gang von Hubhöhe, Erregung und Reiz soeben angegeben wurde, ist ausschliesslich Versuchen mit unmittelbarer Muskelreizung entnommen. Die weitere Frage, ob auch die Nervenerregung in demselben Verhältniss wie die Reizgrösse steigt und fällt und ob die Muskelerregung mit der Nervenerregung stetig und gleichmässig wächst, ist dadurch nicht beantwortet. Trotz der vielen und guten Wahrscheinlichkeitsgründe für die Bejahung der ersteren Frage im Gebiete der Sinnesreize, welche Fechner beibringt, bedarf es noch sehr genauer Untersuchung in wiefern sie auch für Bewegungsreize zu bejahen sei.

Zwar leuchtet ein, dass die unmittelbare Muskelreizung in Wahrheit nichts anderes als eine Anbringung des Reizträgers auf die Muskelfaser und die zwischen und in den Muskelfasern liegenden Nervenzweige ist, aber man kann daraus nicht schliessen, dass nur durch Vermittlung der Nervenfasern die Thätigkeit jener eintritt, dass es also gar keine directe Muskelreizung gibt. Die Frage kann trotz ihres hohen Alters und der mannigfaltigen Behandlung, die sie erfahren, nicht von der wissenschaftlichen Tagesordnung abgesetzt werden.

Dass sie noch unbeantwortet ist hindert indess natürlich nicht experimentell zu ermitteln, ob die Hubhöhe ebenso von dem Reize abhängt, wenn statt des Muskels mit seinen Nervenzweigen der Nervenstamm gereizt wird.

Diese Frage würde sich entscheiden lassen, wenn lange und dünne aus geraden und gleichlaufenden Fasern zusammengesetzte Muskeln von kaltblütigen Thieren mit genügend langen und dicken Nerven in grösserer Menge zu beschaffen wären. Denn aus dem Verhalten des vom Hüftnerven aus gereizten Wadenmuskels des Frosches mit seinem verwickelten Bau kann nicht auf das der einzelnen Faser geschlossen werden, wie beim *M. sartorius*. Leider ist aber der Nerv des letzteren so zart, dass er nicht zu den erforderlichen Reizversuchen verwendet werden kann. Auch die übrigen Muskeln des Frosches scheinen hierzu wenig geeignet. Wegen der Schwierigkeit andere passende Thiere, namentlich Schildkröten, zu erhalten, habe ich daher auf Versuche zur Beantwortung der wichtigen Frage, ob das Gesetz auch für die Reizung vom Nervenstamm aus gilt, vorläufig verzichten müssen.

Die schon oft ausgesprochene und seit langer Zeit von Vielen festgehaltene Meinung geht dahin, dass die Nervenerregung aller-

dings der Muskelerregung einfach proportional sei und dadurch das Maass dieser zugleich ein Maass für jene werde. Bestätigt die Erfahrung diese Ansicht, oder wird überhaupt die Function

$$m = F(\eta)$$

wo η die Nervenerregung, m die Muskelerregung, ausfindig gemacht, so würde nunmehr eine weite Aussicht sich eröffnen. Man könnte jeden Bewegungsreiz auswerthen, z. B. die Grösse des Willenreizes durch ein Gewicht ausdrücken, welches die durch ihn hervorgerufene Muskelzusammenziehung eben am Zustandekommen verhindert. Damit wäre ein Maass für die von der Ganglie ausgehende Willensbewegung gewonnen und nach dem Principe des Dynamometers liessen sich Instrumente construiren, welche darüber Aufschluss geben müssten, in welcher Weise und Ausdehnung die Muskelbewegungen von der Willensstärke abhängen: Apparate zur Messung des Willens.

§. 52. Diese Betrachtungen führen von der Muskellehre unmittelbar hinüber in die Psychophysik. In der That grenzt die eine nicht blos dicht an die andere, sondern ganze Gebiete kommen beiden gemeinschaftlich zu: die Lehre vom Willen und die Lehre vom Reflex.

Der Wille kann einzig durch Muskelbewegungen sich äussern, der Reflex durch diese und Drüsenabsonderung.

Beiden Gebieten gemeinsam sind die der Zergliederung bisher trotzenden Grundbegriffe Reiz und Erregbarkeit.

Derselben mathematischen Behandlungsweise haben beide Forschungsfelder sich wetteifernd zugänglich erwiesen und was die grosse Verwandtschaft der psychophysischen Vorgänge mit den myophysischen am meisten bekundet: das die von der Reizgrösse abhängige Intensität derselben beherrschende Gesetz ist für beide dasselbe.

Aus ungemein zahlreichen eigenen Versuchen, aus Beobachtungen und Versuchen von Ernst Heinrich Weber, von A. W. Volkmann, Masson, Steinheil, Herschel und anderen leitete Fechner bekanntlich das psychophysische nach ihm benannte Gesetz ab, indem es ihm gelang ein Empfindungsmaass zu finden, welches ermöglicht die Grösse der Empfindung geradezu mit der Grösse des sie auslösenden Reizes in functionelle Beziehung zu bringen. Er sah in den Versuchen die Fundamentalformel und dadurch war die Maassformel gegeben. Aber es liess sich nicht durch den Versuch entscheiden, ob die Empfindung logarithmisch

von der psychophysischen Bewegung abhängt, wodurch die Proportionalität zwischen dieser und dem Reize gegeben wäre, oder ob die psychophysische Bewegung logarithmisch vom Reize abhängt, woraus die Proportionalität von Empfindung und psychophysischer Bewegung folgen würde. Die empirische Entscheidung scheitert an dem Mangel eines Maasses der psychophysischen Bewegung.

Zu den vielen Gründen aber, welche Fechner selbst beigebracht hat zu Gunsten der ersten Möglichkeit kommt durch das myophysische Gesetz eine mächtige Stütze hinzu. So gänzlich verschieden auch Empfindung und Muskelverkürzung sind, die Grösse der einen wie der anderen hängt von der Grösse der organischen Bewegung im Gewebe ab und diese von der Reizgrösse. Nachdem daher bewiesen worden, dass die Muskelzusammenziehung in Betreff ihrer Grösse logarithmisch von der ihr unterliegenden Bewegung im Muskel abhängt und dass diese der Reizgrösse proportional läuft, steigt um ein Bedeutendes die Wahrscheinlichkeit, dass die Empfindung in Betreff ihrer Grösse logarithmisch von der ihr unterliegenden Bewegung in den Ganglienkörperchen abhängt und dass diese der Reizgrösse proportional läuft. Denn es ist nicht abzusehen, wie der Fundamentalreiz das eine Mal seiner primären Wirkung proportional sein sollte, das andere Mal nicht.

Demnach gibt das Fechner'sche Gesetz in Wahrheit ein psychisches Maass, nicht blos ein Maass einer körperlichen Bewegung.

Die Homologie des psychophysischen und myophysischen Gesetzes ist eine vollkommene. Und es ist gerechtfertigt beide Abhängigkeitsverhältnisse als besondere Fälle eines allgemeinen Naturgesetzes zu betrachten, welchem vielleicht auch die übrigen ausser der Empfindung und der Muskelzusammenziehung durch Reize herbeigeführten Lebensvorgänge, namentlich die Drüsenthätigkeit, rücksichtlich ihrer Grösse unterthan sind.

§. 53. Die Aufstellung eines solchen Gesetzes, welches die Abhängigkeit der eigenartigsten physiologischen Processe vom Reize und der Erregbarkeit beherrscht, würde vor allem eine genauere Umgrenzung dieser beiden Begriffe erheischen. Was die Erregbarkeit anlangt, so lässt sich zu ihrer Kennzeichnung kaum mehr sagen, als dass sie dem Gewebe so lange zuerkannt werden muss, als dasselbe einen Wechsel von Ruhe und innerer Bewegung durch

Reize erleiden kann, ohne dass sie jedoch durch irgend etwas als ausschliesslich lebenden Wesen zukommend sich auffassen lässt. Denn wenn auch die Empfindlichkeit oder Erregbarkeit einer Waage, einer Bussole, eines Barometers, sofern es sich dabei um Ueberwindung eines Reibungswiderstandes handelt, von der eines Nerven, eines Muskels, eines Hornhautkörperchens verschieden ist, so ist doch immer dasjenige das erregbarere, bei welchem der geringere Reiz die grössere Bewegung veranlasst. Denn auch der Begriff Reiz ist nichts ausschliesslich auf die lebende Natur anwendbares. Die einzige zutreffende nähere Bestimmung dieses Begriffes in der Physiologie hat E. du Bois-Reymond[1]) gegeben als er das Gesetz der elektrischen Erregung der Bewegungsnerven fand. Er sagt mit Recht, dass die Grösse der Erregung eine Function des Differenzialquotienten der auf die Zeit bezogenen Stromdichtigkeitscurve ist. Die Stärke des Reizes verändert sich mit der Steilheit dieser Curve, ist Null wenn die Dichtigkeit beständig bleibt und — muss man hinzufügen — unterhalb der Schwelle und dann mit keiner Muskelcontraction, keiner Empfindung verbunden, wenn sie sehr langsam sich verändert. Für das Zustandekommen einer merklichen Aenderung der Erregungsgrösse ist eine sehr schnelle Aenderung der Dichte unerlässlich.

Es ist, wenn n die Stromdichte in einem Muskelelement, t die Zeit

$$n = \varphi\,(t)$$

$$m = f\left(\frac{\delta n}{\delta t}\right).$$

Im Falle die Erregung m in einem Element der Steilheit proportional ist, würde

$$m = \varrho \cdot \frac{\delta n}{\delta t}$$

sein, wo ϱ eine Constante.

Ist diese Auffassung nicht blos für den elektrischen Reiz und nicht blos für den Bewegungsnerven gültig, sondern für jede Reizungsart eine Schwankung jeder Nerven- und Muskelgattung gegenüber erforderlich, und ist die gegebene Beweisführung für die Proportionalität von Fundamentalreiz und Erregung triftig, so würde sich allgemein diese als proportional dem Verhältniss zweier Differenzialquotienten ansehen lassen. Der eine ist die

1) Untersuchungen über thierische Elektricität. Berlin 1848. 1. Bd. S. 258.

Schwankung von so geringer Geschwindigkeit, dass eben die Schwelle erreicht wird, der andere ist die grössere Schwankung.

Man kann demnach statt q diesen letzteren Differenzialquotienten $\frac{dn}{dt}$, statt s den ersteren $\frac{dv}{dt}$ in die Maassformel einsetzen, wo v die untere Grenzgeschwindigkeit der Schwankung oder Schwellenschwankung.

$$h = k \log nat \frac{\left(\frac{dn}{dt}\right)}{\left(\frac{dv}{dt}\right)} = k \log \frac{q}{s}.$$

Es müssen also bei der Bestimmung der Stromstärke, welche den Muskel auf die Schwelle bringt und derjenigen, welche ihn verkürzt, die Hubhöhen den Logarithmen des Verhältnisses beider proportional gehen, gleichmässiges Schliessen des Stromes und gleichmässige Anbringungsweise des Reizträgers vorausgesetzt. Oder: bei gleichem Muskelquerschnitt müssen die Hubhöhendifferenzen den Logarithmen des Verhältnisses der Stromstärken i proportional laufen:

$$h_1 - h_2 = k \log \frac{i_1}{i_2}$$

wenn h_1 und h_2 dieselbe Schwelle besitzen. Diese Folgerung habe ich noch nicht durch den das i messenden Versuch unmittelbar zu bewahrheiten unternommen.

Es wäre dieses jedenfalls leichter ausführbar als diejenige Grenzgeschwindigkeit, welche allgemein die Muskelschwelle verlangt, im besonderen die elektrische, thermische, mechanische, chemische Muskelreizschwelle, und die der Unterschiedsschwelle entsprechende Geschwindigkeitsänderung experimentell zu bestimmen. Am schwierigsten wird es sein die Willensschwelle genau ausfindig zu machen. Indessen könnte vielleicht durch Vergleichung der mittelst der myographischen Pincette Marey's am Daumenballen gemessenen Grösse der Verdickung mit dem die Verdickung eben verhindernden aufgelegten Gewicht ein approximativer Werth für die Schwelle der Willenserregung im Muskel (nach §. 64) sich finden lassen, falls auch hierbei die Dickenzunahmen den relativen Gewichtszunahmen proportional gehen.

V.

Die Abhängigkeit der Dehnungsgrösse von dem dehnenden Gewicht.

§. 54. Wie die Vermuthung entstand, dass für die Aenderungen der Dehnungen des Muskels in ihrer Abhängigkeit vom Gewicht dasselbe Gesetz gelte wie für die Grösse der Verkürzungen in ihrer Abhängigkeit von den Reizstärken, ist im §. 14 entwickelt worden. Da es für jede Dehnung eines ruhenden belasteten Muskels einen Reiz gibt, der dieselbe gerade annullirt, so kann jede solche Dehnung als eine Hubhöhe eines gereizten belasteten Muskels angesehen werden, deren zugehöriger Reiz gerade so gross ist, dass das Dehnungsgewicht eben die durch ihn am unbelasteten Muskel veranlasste Hubhöhe annullirt. Aber auch wenn die Betrachtung, die zu seiner Auffindung führte, unrichtig wäre, würde das Dehnungsgesetz selbst wegen der Uebereinstimmung von Beobachtung und Rechnung richtig bleiben. Höchstens könnte man einwenden, es sei für den zwischen je zwei Dehnungen tetanisirten Muskel zwar als bindend anzusehen, wie aus den Versuchen des §. 23 folge, für den gar nicht gereizten Muskel jedoch könne es nicht ohne weitere Versuche als maassgebend erachtet werden. Daher habe ich eine Anzahl von guten nach den verschiedenen Methoden ausgeführten Dehnungsbestimmungen an ruhenden Muskeln der Rechnung unterworfen, um zu prüfen, ob das gefundene Dehnungsgesetz ebenso für den völlig ruhenden Muskel gilt.

§. 55. Da die genaue Dehnungscurve sich nicht finden lässt, wenn zwischen den einzelnen Belastungen die Länge des vertical aufgehängten unbeladenen Muskels nicht unverändert bleibt, bis jetzt aber noch kein Mittel gefunden wurde, die in den meisten Fällen, wenigstens bei Anwendung grösserer Gewichte nach der Dehnung zurückbleibende dauernde Verlängerung zu verhindern, so wird das aus derartig fehlerhaften Versuchen abgeleitete Annäherungsgesetz um seine Wahrscheinlichkeit, dass es in Wirklich-

keit ein genaues ist, zu steigern, auf das zufällige Vorkommen von Fällen angewiesen sein, bei welchen die Nachdehnung verschwindend klein ist. Solche Versuche sind sehr selten, auch wenn die Methoden sich sonst als tadelfrei erweisen.

Eine solche Reihe, bei welcher gar keine Nachdehnung stattfand, findet sich neben zwei anderen mit Nachdehnung in Volkmann's Abhandlung über die Elasticität der organischen Gewebe[1]). Und es ist in hohem Grade erfreulich, dass gerade diese Reihe eine in der myophysiologischen Litteratur vielleicht beispiellose Uebereinstimmung von Theorie und Beobachtung liefert.

§. 56. Die Methode beruht auf der Herstellung von Longitudinalschwingungen des plötzlich beladenen Muskels, welcher lothrecht hängend unten ein Metallhäkchen zum Anhängen der gehenkelten Gewichte und eine zeichnende Haarspitze trägt. Das Metallstäbchen wiegt 1,2 grm, dehnt also für sich schon den Muskel ein wenig. Von dieser Dehnung aber wurde abgesehen und die ursprüngliche Länge des Muskels gleich der nach Anbindung des Haarhalters gesetzt. Also beziehen sich alle Dehnungen auf den bereits durch 1,2 grm gedehnten Muskel. Die Haarspitze beschreibt auf der rotirenden Kymographiontrommel eine gerade Linie, die Abscissenaxe. Nach Darstellung dieser Linie wird der Muskel plötzlich durch Senkung eines das — vorher ohne Zug eingehenkelte — Gewicht stützenden Tischchens belastet und es entsteht eine wellige Dehnungscurve, deren Oscillationen immer kleiner und bald unmerklich werden. Misst man nun die durch verschiedene Gewichte erzielte Dehnung immer für ein und dieselbe Abscisse, so dass die Zeit t vom Augenblick der Belastung bis zu dem der gemessenen Dehnung immer dieselbe ist, so erhält man vergleichbare Dehnungswerthe, welche stets derselben Dehnungszeit innerhalb jeder Reihe zugehören. Und da die ganze Dehnungszeit sehr kurz genommen werden kann, so ist die störende Wirkung der Nachdehnung grossentheils vermeidbar.

Die Ablesungen geschahen mit einem in halbe Millimeter getheilten Glasmikrometer. Mit einer Lupe liessen sich zwanzigstel Millimeter leicht schätzen.

§. 57. Nach diesem Verfahren wurden von Volkmann die drei Versuchsreihen XLI bis XLIII ausgeführt, denen ich die

1) Arch. f. Anatomie u. Physiologie u. wissenschaftl. Medicin, herausgeg. von Reichert u. du Bois-Reymond. Jahrg. 1859. Leipzig. S. 305.

nach der im §. 21, A angegebenen Methode berechneten Dehnungswerthe einverleibe.

XLI. Versuchsreihe.

Arch. f. An. u. Physiol. u. wissensch. Med., 1859, S. 305. Lebender *M. hyoglossus* vom Frosch. Die Länge desselben 32,8 mm bleibt in allen Nummern dieselbe. $t = 0{,}162$ Secunde.

$$d = 1{,}2782 + 4{,}663 \log p.$$

Nr.	p grm	Dehnung beob.	Dehnung ber.	Diff.
1	2	2,65	2,62	— 0,03
2	4	3,90	3,96	+ 0,06
3	6	4,75	4,75	+ 0,00
4	8	5,40	5,31	— 0,09
5	10	5,70	5,74	+ 0,04

Die Constanten gelten für gewöhnliche Logarithmen. Die absolute Dehnung d in Millimetern wurde in diesem Falle verwendet, weil die Länge $l = 32{,}8$ constant blieb. Die Uebereinstimmung lässt nichts zu wünschen übrig, denn die zweite Decimale ist unsicher.

Volkmann legte seiner Berechnung die Scheitelgleichung der Hyperbel, als empirische Formel, unter: $d^2 = ap + bp^2$, wo $a = 3{,}7$ und $b = -0{,}015$, die Dehnungscurve gehörte also, da b negativ gefunden wurde, einer Ellipse an. Seine Fehlerquadratsumme ist jedoch $= 0{,}0867$, während die meinige nur 0,0142 beträgt, und während bei ihm die Fehler in der Reihe $- + + + -$ aufeinander folgen, wechseln hier die positiven mit den negativen besser ab: $- + \mp - +$. Die logarithmische Linie ist also bedeutend wahrscheinlicher, als die Ellipse.

XLII. Versuchsreihe.

Ebenda S. 306. *M. hyoglossus* vom Frosch von 35 Millim. Länge, welche während der Dauer sämmtlicher Versuche um 0,5 Millim. zunimmt. $t = 0{,}27$ Sec.

Nr.	p grm	Dehnung beob.	Dehnung ber.	Diff.
1	1	2,5	2,4	— 0,1
2	2	3,9	4,0	+ 0,1
3	4	5,6	5,6	0
4	6	6,4	6,6	+ 0,2
5	8	7,3	7,3	0
6	10	8,0	7,8	— 0,2
7	12	8,5	—	—
8	16	9,5	—	—
9	20	10,5	—	—
10	25	10,9 11,4	—	—

Da bei dieser Reihe weder die jeder Nummer entsprechende absolute Dehnung ohne die Nachdehnung bekannt ist, noch die relative Dehnung bei den fehlenden Angaben über die Vertheilung der 0,5 Millim. auf die einzelnen Nummern sich ausfindig machen lässt, vielmehr nur im Allgemeinen eine Zunahme der Nachdehnung mit den Gewichten gesetzt werden kann, so habe ich nur die 6 ersten Versuche, bei welchen die Nachdehnung wahrscheinlich sehr klein war, der Rechnung unterworfen und gefunden: $d = 2{,}37 + 5{,}46 \log p$.

XLIII. Versuchsreihe.

Ebenda S. 307. *M. hyoglossus.* Frosch. Länge des unbelasteten Muskels $= l$. Die Zeit $t = 0{,}27$ Sec.

Nr.	p grm	l mm	d mm	D beob.	D ber.	Diff.
1	2	34	4,5	0,132	0,126	— 0,006
2	4	34,4	6,1	0,177	0,178	+ 0,001
3	6	34,7	7,1	0,204	0,209	+ 0,005
4	8	34,7	8,1	0,233	0,231	— 0,002
5	10	34,9	8,6	0,246	0,248	+ 0,002
6	12	35,15	8,85	0,252	0,262	+ 0,010
7	16	35,15	10,05	0,286	0,284	— 0,002
8	20	35,15	10,85	0,309	0,301	— 0,008
9	—	35,19	—	—	—	—

Das $D = \frac{d}{l}$. Die d-Werthe wurden erhalten durch Subtraction der Nachdehnung von dem Gesammtbetrage D^1 bei Volkmann. Also sind hier die beobachteten $D = \frac{D^1 - (l_n - 34)}{l_n}$, wo n die Versuchsnummer. Die berechneten $D = 0{,}07295 + 0{,}17512 \log p$.

§. 58. Eine weitere nach der gewöhnlichen Methode angestellte Versuchsreihe ist die folgende

XLIV. Versuchsreihe.

An einem *M. hyoglossus* vom Frosch erhielt Volkmann (Juli 1855), indem er die Gewichte suchte, welche den Muskel successive immer um denselben Raumtheil, und zwar um ein Millimeter, ausdehnen, nachstehende Zahlen. Die ursprüngliche Länge l betrug 50,5 mm. Es wurde nach jeder Dehnung entlastet und notirt, auf welche Länge der gedehnt gewesene Muskel zurückging. Die Längen sämmtlich in Millimetern, die Gewichte in Grammen. Manuscript.

Nr.	Dehnungs-Länge	Gewicht	Länge nach der Dehnung	Dehnung D
1	51,5	0,9	50,8	1,0 : 50,5
2	52,5	2,1	51	1,7 : 50,8
3	53,5	3,6	51,3	2,5 : 51
4	54,5	5,3	51,6	3,2 : 51,3
5	55,5	7,2	51,9	3,9 : 51,6
6	56,5	10,5	52,2	4,6 : 51,9
7	57,5	14,5	52,5	5,3 : 52,2
8	58,5	18,2	53	6,0 : 52,5
9	59,5	22,8	53,2	6,5 : 53
10	60,5	28,8	53,5	7,3 : 53,2
11	61,5	36,0	54	8,0 : 53,5
12	62,5	44,0	54,5	8,5 : 54

Hieraus ergibt sich mittelst der Methode der kleinsten Quadrate, das Gramm als Gewichtseinheit genommen, für gewöhnliche Logarithmen

$$D = 0{,}0109 + 0{,}0834 \log p.$$

Nr.	Dehnung		Diff.	Gewicht p
	beob.	ber.		
1	0,019	0,015	— 0,004	0,9
2	0,033	0,037	+ 0,004	2,1
3	0,049	0,056	+ 0,007	3,6
4	0,062	0,070	+ 0,008	5,3
5	0,075	0,082	+ 0,007	7,2
6	0,089	0,096	+ 0,007	10,5
7	0,101	0,107	+ 0,006	14,5
8	0,114	0,115	+ 0,001	18,2
9	0,123	0,124	+ 0,001	22,8
10	0,137	0,133	— 0,004	28,8
11	0,149	0,141	— 0,008	36,0
12	0,157	0,148	— 0,009	44,0

Eine grössere Uebereinstimmung kann nicht erwartet werden, wo es sich um langdauernde tatonnirende Versuche handelt, zwölfmal um je ein Millimeter zu dehnen und ausserdem bedeutende Nachdehnungen eintreten. Man bemerkt übrigens leicht, dass selbst mit Vernachlässigung derselben der relative Gewichtsunterschied (abgesehen von der ersten und letzten Nummer) nahezu constant ist, sofern $\frac{p_n - p_{(n-1)}}{p_n}$, worin n die Versuchsnummer > 1, abgesehen von den ersten Nummern, nur wenig von 0,2 (der Unterschiedsconstanten dieser Reihe) abweicht, wie es die Theorie verlangt, wenn die Dehnung stets um denselben Raumtheil zunimmt.

§. 59. Aus diesen Versuchsreihen folgt mit genügender Annäherung, dass die Dehnung ruhender Muskeln, wie schon im

ersten Abschnitt für den zwischen je zwei Dehnungen tetanisirten Muskel sich ergab, in der That innerhalb gewisser Grenzen logarithmisch mit dem Dehnungsgewicht wächst. Es sind zwar in der physiologischen Litteratur nicht wenige Fälle verzeichnet, bei denen dieses Gesetz ganz und gar nicht zutrifft. Theils aber sind derartige Versuche, wie zum Beispiel die von Wertheim, welcher nur einen frischen Säugethiermuskel und keinen Kaltblütermuskel prüfte, überhaupt unbrauchbar zur Ableitung eines Dehnungsgesetzes, theils sind sie — und hierher gehören die Dehnungsversuche von Ed. Weber[1]) — nicht genau genug in allen Einzelheiten veröffentlicht worden. Bei der erstaunlichen Coincidenz von Beobachtung und Rechnung in Volkmann's Versuchen (§§. 23. 57. 58) wird das Dehnungsgesetz des ruhenden Muskels angenähert:

$$d = c \log nat\, \beta\, p$$

wo c und β Constanten, p das Dehnungsgewicht, durch das vorgelegte experimentelle Material bereits sehr wahrscheinlich. Die kleinen Abweichungen bedürfen keiner besonderen Erörterung.

§. 60. Das Dehnungsgesetz kann in verschiedener Weise formulirt werden und bei der Anfügung desselben an das Contractionsgesetz ist bald die eine, bald die andere Formel passender. Bezeichnet v die Spannung des Muskels, welche durch das Gewicht p ausgedrückt wird, so lautet die Dehnungsfundamentalformel

$$\delta d = c \frac{\delta v}{v},$$

welche direct bis jetzt nicht empirisch verificirt worden ist, deren Richtigkeit jedoch unzweifelhaft feststeht, weil die durch Integration aus ihr abgeleitete Dehnungsmaassformel

$$d = c \log nat\, v + C$$

experimentell bewiesen wurde. Jede Dehnung ist also anzusehen als Integral absoluter Längenzunahmen, welche relativen Zunahmen der Expansionsbewegung entsprechen.

Zwei Dehnungen d_1 und d_2 geben

$$d_1 - d_2 = c \log \frac{p_1}{p_2}$$

die Dehnungsunterschiedsformel, und wenn hierbei $p_2 = \mathfrak{p}$ constant ist und die kleine Spannung bezeichnet, die der Muskel

1) Handwörterbuch der Physiologie, herausgegeben von Wagner. III, 2. Abth. S. 109.

vor dem ersten Dehnungsversuch jeder Reihe hatte (§. 62), so resultirt

$$d = c \log \frac{p}{\mathfrak{p}},$$

welche Gleichung identisch ist mit der den Berechnungen der Versuchsdata zu Grunde gelegten Formel

$$d = \frac{c}{M} \log com\, \beta p$$
$$= b + c^1 \log com\, p$$

indem $\mathfrak{p} = \frac{1}{\beta}$ und $c^1 = \frac{c}{M}$.

§. 61. Offenbar müssen für die Muskeldehnung auch alle anderen Consequenzen der Fundamentalformel und Maassformel *mutatis mutandis* gelten und es eröffnet sich hierdurch ein weites und dankbares Feld für die Experimentalkritik. Namentlich wünschenswerth wäre es die Relation

$$d_1 - d_2 = f\left(\frac{p_1}{p_2}\right)$$

genauer zu prüfen um auf anderem Wege und doch unabhängig von jeder Voraussetzung *ad hoc* zu demselben Gesetze zu gelangen. Es muss bei stufenweise veränderter wie bei constanter Dehnbarkeit nothwendig der Dehnungsunterschied $d_1 - d_2$ constant sein, wenn das Verhältniss der Dehnungsgewichte constant bleibt. Nimmt man an, was allerdings genau nicht zutrifft, in den mitgetheilten Versuchsreihen habe die Dehnbarkeit sich nicht verändert, so lassen sich wenigstens einige wenige mit grösserem Intervall auch in diesem Sinne verwerthen. Für die zehnte Versuchsreihe ergibt sich:

Nr.	p - Quotient $= \frac{1}{2}$	d - Diff.	D - Diff.
1 & 6	30 : 60	1,3	0,028
2 & 7	25 : 50	1,5	0,031
4 & 8	20 : 40	2,0	0,043
6 & 9	15 : 30	2,1	0,044
8 & 11	10 : 20	2,2	0,043
10 & 13	6 : 12	2,1	0,040
12 & 14	4 : 8	2,4	0,047

wobei p in Grammen und die beobachtete d-Differenz in Millimetern. Die Abweichungen beider beobachteter Differenzen vom Mittel sind eben noch klein genug um Abänderungen der Dehnbarkeit (innerhalb einer Differenz), die mit den dauernden Längen-

änderungen und der Ermüdung zusammengehen, und Ablesungsfehlern zugeschrieben werden dürfen.

Die Versuchsreihe XLIII gibt:

Nr.	D-Diff.	p-Quotient $= \frac{1}{2}$	Abweichung vom Mittel
1 & 2	0,045	2 : 4	+ 0,008
2 & 4	0,056	4 : 8	— 0,003
3 & 6	0,048	6 : 12	+ 0,005
4 & 7	0,053	8 : 16	0,000
5 & 8	0,063	10 : 20	+ 0,010

Das Mittel 0,053 ist gerade gleich der Differenz sämmtlicher betreffender berechneter D-Werthe untereinander. Uebrigens ist zu beachten, dass bei dieser Art die Experimente zu verwerthen den Beobachtungsfehlern ein grösserer Einfluss eingeräumt wird, als bei der früheren Berechnung, wie schon (im §. 21, B) erwähnt wurde. Ich sehe um so mehr von einer Ausnutzung der Versuche in dieser Richtung ab, als die Gewichtsintervalle bei den meisten zu klein sind um genügend lange Reihen zu geben und verweise nur noch auf die Reihe XLIV, welche in hohem Grade geeignet ist die Behauptung zu stützen, dass das Weber'sche Gesetz auch für die Muskeldehnungen in ihrer Abhängigkeit von den Gewichten gilt, sofern sie zeigt, dass

$$d_1 - d_2 = f\left(\frac{p_1}{p_2}\right).$$

Ist diese Beziehung einmal sicher erwiesen, so wird jede andere als die logarithmische Function allein dadurch ausgeschlossen, dass immer bei drei Dehnungen einer Reihe die grösste Differenz gleich ist der Summe der beiden kleineren Differenzen.

Denn wenn

$$d_1 - d_2 = f\left(\frac{p_1}{p_2}\right)$$

$$d_2 - d_3 = f\left(\frac{p_2}{p_3}\right)$$

$$d_1 - d_3 = f\left(\frac{p_1}{p_3}\right)$$

und zugleich allgemein

$$d_1 - d_3 = (d_1 - d_2) + (d_2 - d_3)$$

sein soll, so muss

$$f\left(\frac{p_1}{p_2}\right) + f\left(\frac{p_2}{p_3}\right) = f\left(\frac{p_1}{p_3}\right).$$

sein, was nur möglich ist, wenn

$$f\left(\frac{p_1}{p_3}\right) = k \log \frac{p_1}{p_3}$$

da $\frac{p_1}{p_2} \cdot \frac{p_2}{p_3} = \frac{p_1}{p_3}$, worüber §. 44 nachzusehen.

§. 62. Ebenso wie die Dehnungsformel Aufschluss gibt über die Abhängigkeit der Aenderungen der Dehnungsgrösse eines ungereizten Muskels von den Aenderungen der Spannung bei constanter Dehnbarkeit, kann sie Aufschluss geben über die Abhängigkeit der Aenderungen der Dehnungsgrösse von den Aenderungen der Dehnbarkeit bei constantem Gewichte. Hierbei muss aber zuvor zweierlei unterschieden werden. Wenn ein belasteter Muskel sich ausdehnt, so vergeht eine gewisse Zeit bis er eine gegebene Dehnungslänge $(l + d)$ erreicht. Im Allgemeinen werden verschiedene Muskeln gleichen Querschnitts bei gleicher Anbringungsweise desselben Gewichtes verschiedene Zeiten brauchen um dieselbe relative Verlängerung zu erfahren. Sie werden eine ungleiche Dehnungsgeschwindigkeit besitzen. Dies könnte durch den Ausdruck Spannbarkeit bezeichnet werden. Je grösser die Dehngeschwindigkeit, um so grösser die Spannbarkeit, um so geringer die Zeitdauer der Expansionsbewegung. Der Ausdruck Dehnbarkeit hingegen ist meist bezogen worden auf die Grösse der Ausdehnung, welche durch ein constantes Gewicht bei gleichem Querschnitt und gleicher Anbringungsweise überhaupt herbeigeführt werden kann. Diese Ausdehnung pflegt als constant angesehen zu werden, wenn sie innerhalb eines willkürlich begrenzten Zeitraums — etwa einer Minute — bei schwacher (etwa 25maliger) Vergrösserung (§. 16 S. 22) nicht sichtbar zunimmt. Bei Anwendung starker Vergrösserung jedoch, die Hunderttheile eines Millimeters abzulesen gestattet, habe ich auch bei kleinen Gewichten jene Constanz am lebenden ungereizten Muskel nicht erzielen können. Zur Prüfung des Dehnungsgesetzes werden daher Versuche wie die des §. 56 und 57 vorzuziehen sein mit der Aenderung, dass unmittelbar nach Erreichung der grössten Excursion des schwingenden Muskels durch plötzliche Hebung des stützenden Tisches die Schwingungen unterbrochen werden, um Nachdehnungen möglichst zu vermeiden. Es ist übrigens eine genaue Bestimmung der Dehnbarkeit und Spannbarkeit des Muskels noch nicht geliefert.

Nun hat der in Luft vertical aufgehängte am Myographion befestigte Muskel schon vor der Belastung mit den willkürlich

gewählten Gewichten eine gewisse Spannung, die ebenso wie jede andere Spannung durch ein gewisses Gewicht muss ausgedrückt werden können. In der Werthfolge des d in den Versuchen entspricht dieser Anfangspannung der Werth $d = 0$. Die zu dieser Dehnung Null in den Versuchen gehörige Spannung ist $1 = \beta\mathfrak{p}$ für jeden Muskel und, so lange er nicht durch Eingriffe, Ermüdung verändert worden, constant, und zwar entspricht sie dem halben Muskelgewicht (wenn der Muskel ein Parallelopipedon wäre) plus der ihm durch den Schreibhebel ertheilten Spannung. Diese Gesammtanfangspannung würde nur dann fehlen, wenn der Muskel nicht durch seine eigene Schwere gespannt wäre, zum Beispiel in einer Flüssigkeit von seinem eigenen specifischen Gewicht schwebte. In diesem Falle, wo er die ideale Länge $L < l$ besitzt, ist die Dehnung in Wahrheit Null, denn in diesem Falle ist der vertical hängende Muskel nicht mehr mit seinem eigenen Gewichte belastet. Es leuchtet daher ein, dass die Anfangspannung der Versuche nicht in Wirklichkeit der Dehnung Null, sondern der Dehnung $l - L$ entspricht. Und in dem experimentell gefundenen approximativen Dehnungsgesetz muss zu dem Dehnungsgewicht immer noch mindestens das halbe Muskelgewicht addirt werden und die d-Werthe sind statt auf l auf L zu beziehen, wenn das Gesetz ganz genau sein soll. Denn der in Luft hängende Muskel befindet sich stets über der Dehnschwelle und wird durch ein angehängtes Gewicht offenbar um so mehr verlängert werden, je geringer die Anfangspannung, je kleiner $\mathfrak{p}$, da die Dehnungszuwüchse den relativen, nicht den absoluten Spannungszunahmen proportional gehen. Das Gewicht $\mathfrak{p}$ drückt in Grammen aus, wieviel an den vor der Nr. 1 jeder Reihe gewichtlos gedachten Muskel von der idealen Länge L angehängt werden muss, um ihm die Länge l zu geben. Je kleiner dieses Gewicht ausfällt, um so grösser ist, wenn l die wahre Länge des unbelasteten Muskels ist, die Dehnbarkeit, welche dem $\mathfrak{p}$ reciprok gesetzt werden kann. Das $\mathfrak{p}$ ist also eine willkürliche Spannungseinheit, sofern es von der Spannung des Muskels zu Beginn der Reihe mitabhängt. Die Zungenmuskeln verschiedener Frösche, welche in den Versuchen verwendet wurden, haben nur geringe Querschnittsverschiedenheiten. Die durch gleiche Gewichte erzeugten Dehnungen [10 und 20 und 30 Grm. sind die in den Reihen I bis XII am häufigsten benutzten Gewichte] lassen sich deshalb einigermaassen untereinander vergleichen. Es zeigt sich

bei solcher Vergleichung, dass überall dem kleineren $\mathfrak{p}$ die grössere relative Dehnung D zukommt, also die grössere Dehnbarkeit. Wenn nun dasselbe Gewicht wiederholt in verschiedenen Dehnbarkeitstadien angewendet wird, so muss, falls die Constante c von der Dehnbarkeit ebenso unabhängig ist wie die Constante k nachgewiesenermaassen[1]) von der Erregbarkeit, bei constantem Dehnungsgewicht p^1 jede Dehnungsänderung aus den Aenderungen der Dehnbarkeit $\frac{1}{\mathfrak{p}}$ sich finden lassen durch die Dehnungsmaassformel:

$$d = c \log \frac{p^1}{\mathfrak{p}}$$

$$= B + c \log \frac{1}{\mathfrak{p}} \quad .$$

wo $$B = c \log p^1 = const.$$

Demzufolge besagt das Dehnungsgesetz: Die Dehnungsgrösse des Muskels ist proportional dem Logarithmus des Productes aus Dehnungsgewicht und Dehnbarkeit.

§. 63. Von den Veränderungen der Dehnbarkeit sind besonders ausgezeichnet die durch die Thätigkeit herbeigeführten. Wenn, wie es wahrscheinlich, das Dehnungsgesetz durch Reizung nicht verändert wird, sondern nur die Constanten durch die Reizung andere Werthe annehmen, so muss der Unterschied der durch ein beliebiges Gewicht veranlassten Dehnung am ruhenden Muskel von der durch dasselbe am thätigen desselben Querschnittes bewirkten allein durch Aenderung des $\mathfrak{p}$ oder des c und des $\mathfrak{p}$ der Dehnungsmaassformel sich darstellen lassen. Und zwar müssen selbstverständlich die Dehnungsconstanten für jeden Erregbarkeitsgrad, also jeden s-Werth, und für jede Reizgrösse, also jeden q-Werth andere Werthe annehmen. Es müssen die Dehnungsconstanten für jeden Fundamentalreiz andere Werthe annehmen.

Hierbei ist wieder ein Fall besonders ausgezeichnet, welcher bei den früheren Untersuchungen über Muskeldehnbarkeit nicht berücksichtigt wurde.

Es fragt sich wie die Dehnbarkeit des mit subliminalen Reizen gereizten, also erregten aber nicht verkürzten, Muskels sich verhält.

---

1) Fechner's Nachweis (Psychoph. II, 23) ist unmittelbar auf meine Versuche übertragbar.

Ich habe hierüber nur einige wenige Versuche zur vorläufigen Orientirung angestellt.

Wenn man einen Zungenmuskel mit dem Schlittenapparat so schwach reizt, dass keine Verkürzung eintritt, schwach belastet, und die Dehnung mit einem Mikroskop und Ocularmikrometer beobachtet, so tritt jedesmal eine plötzliche Verlängerung ein — bei meinen Beobachtungen von mindestens 0,01 mm — bei der Reizunterbrechung. Man constatirt diese Zunahme der Dehnbarkeit am leichtesten, wenn der Reiz nur wenig unter der Schwelle sich befindet, man merkt keinen Unterschied, wenn er tief unter der Schwelle liegt.

Aus diesen etwas subtilen Versuchen, welche gestatteten mit Sicherheit 0,016 Millim. abzulesen und 0,0016 zu schätzen, geht hervor, dass die Dehnbarkeit merklich abnimmt, wenn die Erregung sich der Schwellenerregung nähert. Der erregte nicht contrahirte Muskel ist also nicht so dehnbar wie der unerregte von demselben Querschnitt und derselben Länge, wie es auch wegen des der Expansion entgegenwirkenden Reizes im voraus sich erwarten liess.

Eine andere Frage ist es, ob der äquilibrirte, also der tetanisirte gespannte Muskel, welcher Querschnitt und Länge des ruhenden Zustandes behält, weniger dehnbar als der ruhende ist, wenn er nicht ermüdet — denn mit der Ermüdung nimmt die Dehnbarkeit zu. Ich habe bisher nicht genug experimentirt um in dieser complicirten Frage sicher zu gehen.

Dagegen ist die absolute und die relative Dehnung des verkürzten gereizten Muskels bekanntermaassen im Vergleich zu der des ungereizten erheblich vergrössert, die durch das äquilibrirende Gewicht p bewirkte Dehnung des auf λ verkürzten Muskels — in den Reihen I bis XII — ist stets grösser, als die Dehnung des durch dasselbe p auf $l + d$ verlängerten ruhenden Muskels. Die Dehnung des auf λ durch Tetanisirung verkürzten Muskels ist stets gleich der Hubhöhe $h = l - \lambda$ des unbelasteten Muskels, und dieses h immer grösser als d.

VI.

Die Reizschwelle und die Schwellen-Erregung.

§. 64. Der Ausdruck Reizschwelle, in psychophysischen Arbeiten längst eingebürgert, hatte bis vor kurzem in die Muskel- und Nervenphysik sich keinen Eingang verschafft, wiewohl die Thatsache der Schwelle, von A. Fick für die elektrische Reizung der Bewegungsnerven experimentell bestimmt, auch hier schon seit langer Zeit allgemein anerkannt ist. Man nannte Minimalreiz diejenige Reizstärke, welche der Schwelle entspricht. Allerdings ist diese letztere Bezeichnung der Gefahr des Doppelsinns ausgesetzt, wenn nicht ausdrücklich die einer unendlich kleinen Hubhöhe entsprechende Reizstärke von der dieser Hubhöhe zugehörigen Erregungstärke unterschieden wird. Diese habe ich Schwellenerregung genannt. Ihre Beziehung zur Reizschwelle ist leicht verständlich, wenn man erwägt, dass die Schwellenerregung für ein und denselben Muskel, wie sehr auch seine Erregbarkeit, also seine Reizschwelle, variiren mag, eine Constante ist. Sie bezeichnet diejenige Grösse der myophysischen Bewegung, welche nothwendig erreicht sein muss, damit überhaupt die Zusammenziehung beginnen kann. Sie ist also die der kleinsten Verkürzung unmittelbar vorhergehende Erregungsgrösse. Um diese constante Erregungsgrösse im Muskel hervorzurufen, bedarf es natürlich während der Erregbarkeitsabnahme (Ermüdung) zunehmender Reizstärken. Also wächst die Reizschwelle s während die ihr zugehörige Erregung dieselbe bleibt. Bei graphischer Darstellung der Beziehung würde die Erregung durch eine der Abscissenaxe parallele Gerade ausgedrückt werden, wenn die Abscissen die Reizschwellen sind. Man kann sich denken, dass während der Ermüdung Erregungswiderstände im Muskel zunehmen, deren Compensation eine Reizsteigerung verlangt.

Diesemzufolge muss sich die Schwellenerregung für jeden Muskel experimentell in zweifacher Weise ermitteln lassen.

A. Erstens wird durch Bestimmung einer Hubreihe mit den zugehörigen p-Werthen gefunden, wie gross für jeden Muskel die Constante α ist. Hieraus ergibt sich der gesuchte p-Werth, wenn man in der Formel

$$h = k \log \alpha p$$

die myophysische Bewegung $\alpha p = 1$ setzt, wodurch $h = 0$ wird. Man erhält hierdurch einen p-Werth, das Reizschwellengewicht $\pi = \frac{1}{\alpha}$, welcher für jeden Muskel in der jedesmal verwendeten Gewichtseinheit ausdrückt, wie gross die der variabeln Reizschwelle entsprechende constante Erregung ist. Ich habe die Rechnung für die mitgetheilten Versuchsreihen ausgeführt. Die reciproken Werthe der Constante α sind im §. 66 zusammengestellt. Sie beziehen sich auf den in Luft mit dem myographischen Schreibhebel verbundenen, also ein wenig gespannten Muskel, sind also, weil diese Spannung ungleich war, nicht untereinander vergleichbar.

B. Zweitens könnte man die Grösse der Schwellenerregung zu bestimmen suchen durch Anhängen sehr kleiner Gewichte an den durch einen Minimalreiz gereizten Muskel, welcher eben noch keine Zuckung gibt. Es müsste sich dann ein Gewicht finden lassen, welches nicht überschritten werden darf, ohne eine Dehnung des durch einen fundamentalen Reiz von gerade der Stärke $1 = \frac{s}{s}$, wo $q = s$, gereizten, nicht verkürzten Muskels zu veranlassen. Solche Versuche sind begreiflicher Weise ungewöhnlich subtil deshalb, weil einerseits die genaue Ermittelung der Reizschwelle selbst, andererseits die Constanthaltung derselben auch nur für kurze Zeit mit den grössten technischen Schwierigkeiten zu kämpfen hat, hier aber schon sehr geringe Fehler für die Brauchbarkeit des Ergebnisses verhängnissvoll werden müssen. Ich habe daher von derlei unmittelbaren Bestimmungen ganz abgesehen und mich begnügt in der im §. 63 angegebenen Weise Versuche anzustellen blos zur Entscheidung der Frage, ob ein mit Reizen unterhalb der Reizschwelle gereizter lothrecht hängender Muskel durch ein gegebenes kleines Gewicht weniger oder langsamer gedehnt wird als ein gar nicht gereizter und habe gefunden, dass dies der Fall ist.

§. 65. Um in Zahlen aus den Versuchen relative Werthe für die Reizschwelle abzuleiten, ist nur nöthig in der Formel:

$$p = \frac{\gamma}{s}$$

das p der ersten Nummer jeder Reihe, in welcher q constant blieb, $= \gamma$ zu setzen, indem dann der Schwellenwerth der folgenden Nummern durch Division mit p gefunden wird. Die Zahlen drücken aus wie vielmal grösser die Schwelle jeder folgenden Nummer als die Schwelle 1 der ersten Nummer ist. Sie sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt.

Relative Schwellenwerthe.

Nr.	(VII)	(VIII)	XI	II 5—7	II 1—4	I	III 8—12	IV	V	VI	XXVIII	III 1—7	IX	X
1	1,0	1,0	1,00	—	1,00	1,00	—	1,0	1,00	1,0	1,0	1,0	1,0	1,00
2	4,0	2,0	1,11	—	1,11	1,33	—	1,5	1,25	1,3	1,7	1,25	1,25	1,20
3	8,0	4,0	1,25	—	1,25	2,00	—	2,0	1,66	1,6	2,7	1,66	1,66	1,33
4	—	—	—	—	1,43	2,66	—	2,5	2,50	2,0	3,6	2,00	2,00	1,50
5	—	—	—	1,00	—	4,00	—	3,0	3,33	2,6	5,3	2,50	2,50	1,71
6	—	—	—	1,50	—	—	—	6,0	5,00	4,0	10,0	3,33	3,33	2,00
7	—	—	—	3,00	—	—	—	—	—	—	—	5,00	4,16	2,40
8	—	—	—	—	—	—	1,00	—	—	—	—	—	5,00	3,0
9	—	—	—	—	—	—	1,20	—	—	—	—	—	6,25	4,0
10	—	—	—	—	—	—	1,50	—	—	—	—	—	10,00	5,0
11	—	—	—	—	—	—	2,00	—	—	—	—	—	—	6,0
12	—	—	—	—	—	—	3,00	—	—	—	—	—	—	7,5
13	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10,0
14	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	15,0

Die beiden eingeklammerten Versuchsreihen beziehen sich auf Kaninchenmuskeln. Man sieht leicht, dass diese nach 3 Versuchen eine viel höhere Schwelle erreichen, als Froschmuskeln nach 6, nach 9, nach 12 Versuchen. Die Reihe VI betrifft einen Schenkelmuskel vom Frosch, die übrigen beziehen sich auf Froschzungenmuskeln, welche aber grosse individuelle Verschiedenheiten zeigen. In der ersten Reihe bei dem kleinen Muskel von 35 Millim. Länge ist die Schwelle nach 5 Versuchen um das Vierfache gestiegen, bei dem grösseren von 50 Millim. Länge der Reihe X erst nach 9 Versuchen.

Im Ganzen ergibt sich aus den Zahlen, dass anfangs, so lange der Muskel noch nicht sehr stark angestrengt worden, die Schwellenwerthe, also die Ermüdung, von einem Versuche zum anderen viel weniger zunehmen, als später gegen Ende der Versuchsreihe, wo der Muskel schon ausserordentlich angestrengt worden. Bei X zum Beispiel erhebt sich die Schwelle in den 5 ersten Versuchen nur von 1 auf 1,71, in den 5 letzten dagegen von 5 auf 15, in den beiden ersten von 1 auf 1,2, den beiden letzten von 10 auf 15. Dieses schnellere Zunehmen der Ermüdung gegen Ende jeder Reihe ist im Einklang mit dem Satze (§. 46), dass am ausgeschnittenen blutfreien rhythmisch mit gleichem Reize gereizten Muskel die Erregbarkeit geometrisch mit der Zeit abnimmt.

§. 66. Die der Reizschwelle entsprechende Schwellenerregung, welche für jeden Muskel eine Constante ist, so lange seine Beschaffenheit nicht in eingreifender Weise verändert wird, lässt sich (nach §. 64) numerisch durch das Reizschwellengewicht ausdrücken, und dieses wird wie angegeben gefunden, indem man in jeder Reihe $ap = 1$ setzt; dann ist $\frac{1}{a} = \pi$ das gesuchte Gewicht in Grammen.

Ich stelle hier die Werthe zusammen, welche sich auf Froschmuskeln beziehen.

Reihe	$\pi = \frac{1}{a}$
I	2,05
II	0,75
III	1,79
IV	2,09
V	2,09
VIII	1,65

Reihe	$\pi = \frac{1}{a}$
X	1,34
XI	0,87
XII	2,60
XXV	2,50
XXVIII	0,10
VI	0,68
XXVI	1,67

Die zwei letzten Nummern beziehen sich auf Oberschenkelmuskeln, die elf ersten auf Zungenmuskeln. Die Zahlen haben selbstverständlich keinen absoluten Werth, sondern sie gelten nur für die ganz speciellen Versuchsbedingungen unterworfenen Muskeln bei directer Reizung. Wenn auch der nicht mehr unter dem Einfluss der eigenen Schwere stehende — etwa in einer Flüssigkeit von seinem eigenen specifischen Gewichte schwebende — Muskel eine Schwelle hat, was keineswegs von vornherein feststeht, so wird bei diesem das π viel kleiner ausfallen müssen. Hat ein solcher Muskel keine Schwelle, dann wird auf ihn überhaupt die myophysische Formel nicht angewendet werden können.

Immerhin zeigen die Reizschwellengewichte für den in Luft unter gewöhnlichen Umständen vertical hängenden Muskel, dass die Schwellenerregung viel mehr als hundertmal so klein sein kann, als die grösstmögliche Erregung (Reihe VI).

Die Zahlen sind ausserdem insofern werthvoll, als sie zeigen, welche Werthe in Grammen die Schwellenerregung des Muskels bei der gewöhnlichen myographischen Versuchsanordnung nicht erreichen und nicht überschreiten kann. Sie würden freilich erst dann gesichert sein, wenn die Reizschwellengewichte, wie es §. 64 B. angegeben wurde (S. 118), direct bestimmt und, was sehr wahrscheinlich ist, in keinem Falle grösser gefunden würden, und wenn die vor jeder Versuchsreihe dem Muskel durch die Befestigung am Myographion ertheilte Spannung direct ermittelt wäre. Auch diese darf in keiner Reihe grösser gefunden werden, als das nach §. 64 A. berechnete π, wenn dieses wirklich einen maximalen Werth der Schwellenerregung für die myographische Methode repräsentirt. Dass nicht in allen Reihen $\mathfrak{p}$ kleiner als π gefunden wurde, gibt hiergegen keinen Einwand ab, weil $\mathfrak{p}$ sich auf die ideale Muskellänge L (§. 62) bezieht, π aber auf die gemessene Länge l.

§. 67. Aehnliche Betrachtungen wie die der drei vorhergehenden Paragraphen lassen sich in Betreff der Dehnschwelle anstellen. Zum Theil ist dieses jedoch bereits (im §. 62) geschehen und von einer Zusammenstellung der numerischen Werthe für die Dehnschwellengewichte, die sich übrigens leicht aus den Versuchsprotokollen ausziehen lassen, sehe ich aus dem Grunde ab, weil sie noch weniger als die Reizschwellengewichte allgemeine Bedeutung beanspruchen, vielmehr von den ganz speciellen Versuchsbedingungen, den in jeder Reihe anderen zufälligen anfänglichen Spannungen der Muskeln abhängig sind.

VII.

Verhältniss der Erregung und Verkürzung zu der Spannung und Dehnung.

§. 68. Aus seinen im ersten Abschnitte dieser Schrift mitgetheilten Versuchen hatte Volkmann gefolgert, dass das Verhältniss der Dehnung zur Hubhöhe $\frac{d}{h}$ in ihnen „sehr angenähert constant sei, in Zahlen 0,36". Eine Erklärung dieser Constanz vermochte er nicht zu finden. Ich glaubte bei der ersten Kenntnissnahme seiner Abhandlung[1]) sie könnte sich vielleicht dadurch erklären lassen, dass d und h beide in derselben Weise von einer gemeinschaftlichen Unabhängigveränderlichen, nur mit verschiedenen Constanten, abhängen möchten. Und als ich gefunden hatte, dass in der That sowohl d als h logarithmisch von dem äquilibrirenden Gewicht p äbhängen, schien jene Vermuthung ihre Bestätigung zu finden.

Eine genauere Prüfung ergab indessen, dass die Bestätigung eine illusorische war. Wenn

$$d = c \log \beta p$$
$$h = k \log \alpha p$$

so wird $d : h = c : k = const$ nur wenn $\beta = \alpha$. Dies ist aber unmöglich allgemein der Fall, weil dann auch $\pi = \mathfrak{p}$ das Reizschwellengewicht gleich dem Dehnschwellengewicht sein müsste. Erstlich trifft dies in keiner Versuchsreihe zu, zweitens liegt auch nicht die Möglichkeit vor, dass allgemein diese Gleichheit vorhanden sei, da sowohl $\mathfrak{p}$ als π von der dem Muskel zu Beginn jeder Reihe zufällig ertheilten Spannung mit abhängen.

Bezieht man demnach die Dehnungen, welche durch die äquilibrirenden Gewichte p am ruhenden Muskel bewirkt werden, auf

1) Ber. d. k. Sächs. Ges. d. Wiss. vom 21. April 1870. S. 58.

die Hubhöhen, welche durch dieselben p gerade annullirt werden, so resultirt zwar eine gerade Linie, aber deren Nullpunct fällt nicht auf den Anfangspunct der Hubhöhenreihe, nicht auf die Hubhöhe Null. Vielmehr ergibt sich als die Gleichung jener geraden Linie aus den beiden Formeln Seite 41 unter Gleichsetzung des p in beiden und Beibehaltung des a und b der Seite 32

$$d = \frac{c}{k} h - \frac{c}{k} a + b$$
$$= Nh + A$$

wo
$$A = c \log \frac{\beta}{\alpha} = const.$$

und
$$N = \frac{c}{k} = const.$$

Wenn also die Hubhöhen und zwei Constanten gegeben sind, so lassen sich aus ihnen allein die Dehnungen finden, welche in der Ruhe hervorgerufen werden durch die zur Annullirung der Hubhöhen eben erforderlichen Gewichte; und wenn die Dehnungen, welche in der Ruhe durch eine Reihe von Gewichten hervorgerufen werden, gegeben sind, so lassen sich daraus mittelst derselben zwei Constanten diejenigen Hubhöhen finden, welche durch eben jene Gewichte gerade annullirt werden, indem

$$h = \frac{d - A}{N}.$$

Man sieht leicht, dass die Constante A nur dann Null wird, wenn $\alpha = \beta$. Dies wird bei der angegebenen Art zu experimentiren nur ganz zufällig und sehr selten vorkommen können. Je weniger aber α von β abweicht, um so mehr wird der Quotient $d : h$ sich der Constanz nähern.

Berechnet man diesen Quotienten aus den nach dem Gauss'schen Ausgleichungsverfahren corrigirten Werthen des §. 23, so zeigt sich, dass er von der ersten Nummer an bis zur letzten zunimmt in der dritten, neunten und zehnten Reihe, in den übrigen ebenso ununterbrochen abnimmt. Selbst wenn man übrigens von dieser Regelmässigkeit der Ab- und Zunahme absehen wollte, sind die Abweichungen der Einzelwerthe vom Mittel in keiner Reihe klein genug um vernachlässigt werden zu dürfen. Das Verhältniss $d : h$ ist nicht constant.

Auf die von mir erhaltenen Werthe $d : h$ im §. 33 ist weniger Werth zu legen, weil es sich dabei meist um erschöpfte Muskeln und in allen Fällen um länger fortgesetzte Dehnung handelte.

Indessen sind die Differenzen auffallend genug und würden, wenn man sie herbeiziehen wollte, entschieden zu Ungunsten einer Constanz von $d : h$ für verschiedene Muskeln sprechen.

§. 69. Hingegen ist in den Versuchsreihen I bis XII das Verhältniss $m : v = \alpha p : \beta p$ innerhalb jeder Reihe constant, da in jeder Einzelnummer dasselbe p einerseits die Erregung, andererseits die Spannung misst und α und β in jeder Reihe nur je einen Werth haben. Das Verhältniss $\alpha : \beta$ bezeichnet das Verhältniss der myophysischen Bewegung zu der Expansionsbewegung, welches trotz der grossen Verschiedenheit der absoluten Grösse beider in jeder Nummer, für alle Nummern einer Reihe dasselbe bleibt. In keinem Falle ist dieses Verhältniss $= 1$, daher in keiner Reihe $d : h$ constant. Werden dagegen die Aenderungen der Hubhöhen im Verhältniss zu den Aenderungen der Dehnungen betrachtet, dann ergibt sich sofort absolute Constanz in allen Reihen. Das Verhältniss der Differenz zweier Dehnungen zur Differenz zweier Hubhöhen, beidesfalls mit demselben p-Paare, ist stets gleich dem Verhältniss der Constante c zur Constante k:

$$d_1 - d_2 = c \log \frac{p_1}{p_2}$$

$$h_1 - h_2 = k \log \frac{p_1}{p_2}$$

$$\frac{d_1 - d_2}{h_1 - h_2} = \frac{c}{k} = N.$$

In der zehnten Reihe ist $N = 0{,}35$. Von den 91 vorhandenen Quotienten (ausschliesslich aus den direct beobachteten uncorrigirten Werthen) ergeben nicht weniger als 73 Werthe, die zwischen 0,2 und 0,4 liegen, darunter 43 allein 0,3 und nur 18 fallen auf höhere oder niedrigere Werthe, wegen Cumulation der Beobachtungsfehler.

Bei der grossen individuellen Verschiedenheit auch gleichnamiger Muskeln desselben Thieres oder derselben Thierart, wird es sehr unwahrscheinlich, dass der Quotient $c : k$ für verschiedene Muskeln denselben Werth habe. In der That geben allein die Zungenmuskeln der Reihen IX, IV, III, X, II, V, I für N beziehlich die Zahlen 0,246; 0,294; 0,307; 0,352; 0,369; 0,417; 0,423 und andere Muskeln so grosse Verschiedenheiten des Verhältnisses $c : k$, dass eine allgemeine Constanz nicht wahrscheinlich ist. Sowohl c als k hängen von der specifischen Beschaffenheit jedes einzelnen Muskels ab.

Es wirken soviele Umstände zusammen, welche den Zahlenwerth der Constanten c und k bestimmen und diese Umstände sind für die Dehnungsconstante c so verschieden von denen für die Verkürzungsconstante k, dass die Verschiedenheiten des Verhältnisses $c : k$ bei verschiedenen Muskeln durchaus natürlich erscheint. Damit ist nothwendig auch die Ungleichheit des constanten Verhältnisses der Dehnungsdifferenz zur Hubhöhendifferenz bei gleichem äquilibrirenden p-Paar in Versuchen wie die des §. 19 statuirt, sowie verschiedene Muskeln betrachtet werden. Die absolute Grösse der Dehnungen und Verkürzungen kommt dabei nicht in Betracht, so lange beide submaximal sind.

§. 70. Das Verhältniss der maximalen Contraction zur maximalen Dehnung hingegen und der entsprechenden Differenzen, in denen dieselben Minuenden sind, bedarf noch experimenteller Untersuchung.

Aus meinen Versuchen folgt, dass ein unveränderlicher absoluter Zuwuchs zu einem Reize um so weniger die Hubhöhe vergrössert, je grösser schon der Reiz, dem er zuwächst ist und vom kleinsten Maximalreiz an wächst die Hubhöhe gar nicht mehr merklich, wenn die Reizstärke noch so sehr zunimmt.

In Betreff der Dehnung müsste nun ebenso (nach der im §. 56 beschriebenen Methode) mit grossen Gewichten, welche eben noch keine Zerreissung herbeiführen, experimentirt werden, um die maximale Dehnung zu finden, denn bei der Belastung des nicht schwingenden Muskels gelingt es, wie ich finde, nicht vor Beginn der Zerstörung seines Gewebes, oder wenigstens vor dem Erlöschen der Erregbarkeit, überhaupt eine constante Dehnungslänge zu finden, wenn genügend starke Vergrösserungen angewendet werden. Da indessen bei constanter Belastungszunahme in der gewöhnlichen Weise sich leicht durch den Versuch zeigt, dass die Dehnungszunahmen um so kleiner werden je grösser die Belastung, die um jene constante Zunahme wächst, bereits an sich war, so lässt sich mit Wahrscheinlichkeit voraussagen, dass an der Belastungsgrenze, auf welche Zerreissung folgt, kein merklicher Dehnungsunterschied stattfinden wird, wenn auch die Gewichte erheblich variiren.

Es ist jedenfalls bis jetzt keine Nöthigung vorhanden der logarithmischen Function andere obere Grenzen zu setzen, als die durch Gewebezerstörung bedingten einerseits wegen zu starker Reizung, andererseits wegen zu starker Belastung. Dann wäre

aber das Verhältniss $\frac{d_1 - d_2}{h_1 - h_2}$, wo d_1 oder h_1 maximal durch nichts ausgezeichnet, was es von einem andern Quotienten $\frac{d_1 - d_2}{h_1 - h_2}$ unterschiede, wo d_1 und h_1 submaximal.

§. 71. Ausser dem Maximalwerth der Hubhöhe und der Dehnung und ausser dem der Schwelle entsprechenden Nullpunct ist noch ein Punct in der auf den Reiz bezogenen Hubhöhencurve einerseits, in der auf die Gewichte bezogenen Dehnungscurve andererseits vor allen anderen Puncten ausgezeichnet: es ist der Cardinalwerth[1]) der Hubhöhe und des Reizes, der Cardinalwerth der Dehnung und des Gewichtes, bei welchem das relative Maximum der Muskelbewegung erreicht ist.

Bezieht man die Hubhöhen auf die Erregungen oder die Reizgrössen, so wachsen sie vom Schwellenpunct an anfangs in rascherem Verhältnisse als die Abscissen, dann langsamer als diese. Schliesslich nehmen sie gar nicht mehr zu. Das Verhältniss $\frac{\text{Hubhöhe}}{\text{Reizgrösse}}$ nimmt also anfangs schnell zu, später wieder ab. Es liegt also zwischen beiden Strecken ein Intervall, das Cardinalintervall, genauer ein Punct, der Cardinalpunct, wo das Verhältniss der Verkürzung zur Reizgrösse ein Maximum ist, indem zwar die Hubhöhe auch darüber hinaus noch absolut zunimmt, nicht aber ihr Verhältniss zum Reize. Innerhalb des Cardinalintervalls ist dieses Verhältniss angenähert constant, das heisst Hubhöhe und Reiz wachsen einander proportional.

Diese Darlegung ist in allen Puncten auch auf die Dehnung in ihrem Verhältniss zur Spannung oder dem Dehnungsgewicht zu übertragen. Auch der Quotient $\frac{\text{Dehnung}}{\text{Spannung}}$ hat ein Maximum, den Cardinalwerth der Dehnung. Die nähere Bestimmung des Cardinalwerthes, namentlich der Muskelverkürzung kann von praktischer Bedeutung werden, weil er der vortheilhaftesten Verwendung der Muskeln entspricht. Beim Cardinalwerth der Erregung ist die grösstmögliche Ausnutzung, die günstigste Verwerthung des Reizes erreicht, sofern es sich darum handelt mit möglichst wenig Aufwand an Reiz eine möglichst grosse Verkürzung herbeizuführen. Bei Anwendung der einfachsten Form der Maassformel

1) Fechner, El. d. Psychoph. II, 49.

$$h = \log q$$

mit den natürlichen Fundamentaleinheiten ist das relative Maximum der Hubhöhe erreicht, wenn

$$\frac{h}{q} = \frac{1}{e} = 0{,}36788$$

geworden, wo e die Basis des natürlichen Logarithmensystems, da derjenige Werth q, welchem das Maximum $\frac{\log q}{q}$ entspricht $= e$ ist. Ebenso die Dehnung. Bei Zugrundelegung der natürlichen Fundamentaleinheiten ist das relative Maximum der Dehnung erreicht, wenn der Quotient $\frac{\text{Dehnung}}{\text{Gewicht}} = \frac{1}{e}$ wird.

In den Versuchen ist dieser Werth in keinem Falle genau erreicht, weil die verwendeten Gewichte nicht klein genug sind. Nur Nr. 14 in der Reihe X, für welche $\alpha = 0{,}747$ und, natürliche Logarithmen vorausgesetzt, $k = 0{,}176$ gefunden wurde, gibt bei Ausrechnung der Formel

$$\frac{H : k}{\alpha p} = \frac{\log nat\ \alpha p}{\alpha p} = \frac{1{,}095}{2{,}988}$$

den Werth 0,366, welcher dem $0{,}36788 = \frac{1}{e}$ am nächsten kommt. Alle übrigen brauchbaren Nummern aller Reihen haben ein kleineres Verhältniss $\frac{H : k}{\alpha p}$ und ebenso alle Dehnungen ein kleineres Verhältniss $\frac{D : c}{\beta p}$.

Die Experimente ergeben somit, dass bei Froschmuskeln, wenigstens bei dem *M. hyoglossus*, diejenige Erregungsgrösse, welche die relativ grösste Hubhöhe mitführt, viel mehr als 15mal kleiner sein kann als die maximale Erregung.

Die Kleinheit der Cardinalgewichte im Verhältniss zu den Maximalgewichten steht im Einklang mit der Erfahrung, dass es viel weniger anstrengt eine kleine Muskelbewegung häufig auszuführen, als eine grosse einmal.

VIII.

Myophysische Formeln und Ausdrücke.

§. 72. Wiederholt habe ich auf den Parallelismus des myophysischen und des psychophysischen Gesetzes aufmerksam gemacht und an einzelnen Stellen die von Fechner für die Empfindungsintensitäten gefundenen Sätze unmittelbar auf die Hubhöhen der quergestreiften Muskelfaser übertragen.

Es kann für den weiteren Ausbau der Muskel- und Nerven-Physik nur von Nutzen sein, wenn sie der in der Psychophysik geltenden Terminologie sich anschliesst. Eine Reihe von wichtigen psychophysischen Begriffen ist ohne Weiteres in die Muskel- und Nerven-Lehre durch die vorliegenden Untersuchungen übersetzt worden. Da aber solche Ausdrücke meist nicht leicht in der Physiologie sich einbürgern und ich sie, soweit sie nicht überhaupt neu sind, in allen Fällen über die in der Psychophysik gültigen Begriffsgrenzen hinaus erweitern musste, so stelle ich eine Auswahl der den Gebieten der Muskelbewegung und der Empfindung gemeinschaftlichen und ihnen allein eigenen Bezeichnungen mit kurzen Erläuterungen nebst einigen zugleich psychophysischen und myophysischen Formeln hier zum Schlusse zusammen.

Die Verweise auf Fechner's „Elemente der Psychophysik" sind durch „Ps." bezeichnet.

§. 73. Fundamentaler Reiz oder fundamentales Reizverhältniss oder Fundamentalwerth des Reizes (Ps. II, 13) heisst das Verhältniss des absoluten Reizes zum Schwellenwerth des Reizes, der Quotient $\frac{q}{s} = \frac{\text{Reizwerth}}{\text{Reizschwelle}}$, worin der jeweilige Reizwerth q auf denjenigen Specialwerth s des q als Einheit bezogen ist, welcher die Hubhöhe eben gleich Null macht.

Erregbarkeit, Muskelerregbarkeit, bezieht sich auf die Erregungsgrösse in ihrer Abhängigkeit von der Reizstärke. Je grösser derjenige Reizwerth ist, welcher erreicht sein muss, um

eine gewisse Erregung, z. B. diejenige, welche durch π ausgedrückt wird, zu erzeugen, um so geringer die Erregbarkeit, je kleiner er ist, um so grösser ist dieselbe. Die Erregbarkeit ist der Grösse der Reize, welche gleich grosse Erregungen auslösen, reciprok. In der Psychophysik erscheint es (Ps. I, 51) nicht praktisch die Erregbarkeit auf die der Empfindung unterliegende psychophysische Bewegung zu beziehen, weil für diese das genaue Maass noch fehlt, in der Myophysik aber ist das Maass der der Contraction zu Grunde liegenden myophysischen Bewegung gegeben durch das Gewicht p, daher hier ohne Weiteres die Erregbarkeit auf diese Bewegung ebensowohl, wie es sonst zu geschehen pflegt, auf die Grösse der Verkürzung beziehbar. Bei constantem Reize q und constantem Querschnitt ist die Muskelerregbarkeit proportional dem die Hubhöhe annullirenden Gewicht p und reciprok der Reizschwelle s. Die Erregbarkeit ist gleich gross, doppelt so gross, halb so gross, je nachdem ein gleicher, ein halb so grosser, ein doppelt so grosser Reiz dazu gehört dasselbe p zur Erscheinung zu bringen.

Reizschwelle oder Schwellenwerth des Reizes oder Schwellenreiz bezeichnet denjenigen stets endlichen Reizwerth, welcher einer unendlich kleinen Hubhöhe zugehört. Wird der Reiz von Null an gesteigert, so beginnt die Massenbewegung des Muskels erst dann, wenn ein gewisser endlicher Werth der Erregung und der Reizgrösse, die Reizschwelle s, überschritten worden ist. Wird umgekehrt die eine Contraction bewirkende Reizstärke vermindert, so erlischt die Contraction erst dann, wenn die Schwellenerregung μ und der Reizschwellenwerth s erreicht worden ist. Der Nullpunct der Verkürzung liegt also über dem Nullpunct der Reizstärken (der q-Werthe).

Aus der Maassformel ergibt sich für die Reizschwelle der Werth

$$s = \frac{q}{e^{h:k}}$$

bei Anwendung natürlicher Logarithmen. (Ps. II, 23). In diesem Sinne wird die Schwelle auf die Hubhöhe, als eine Contractionsschwelle bezogen, und wenn öfters gesagt wurde, der Muskel tritt auf die Schwelle, so bedeutet dies, dass er eine unendlich kleine Contraction auszuführen im Begriff steht, indem eben die Reizschwelle erreicht ist. Ein Missverständniss ist bei dieser Ausdrucksweise nicht zu befürchten. (Ps. I, 238.)

Die reciproke Reizschwelle ist das Maass der Erregbarkeit und sofern diese der Ermüdung im engeren Sinne reciprok gefasst werden kann, steigt zugleich die Reizschwelle proportional der Ermüdung.

Auf die Erregung bezogen ist die Reizschwelle derjenige Reizwerth, welcher der Schwellenerregung entspricht. Erregung und Reiz haben einen gemeinschaftlichen Nullpunct.

Gleichschwellig heissen solche Nerven oder Nervenfasern und Muskeln oder Muskelfasern, welche bei derselben Reizstärke auf die Schwelle treten.

Subliminal heissen diejenigen Reizwerthe, welche die Schwelle nicht erreichen.

Schwellenpunct bezeichnet in der auf die Reizgrössen als Abscissen bezogenen Hubhöhencurve denjenigen Punct, wo die Curve die Abscissenaxe schneidet. Er begrenzt demnach auf der Abscissenaxe die vom Anfangspunct des Coordinatensystems beginnende Schwellendistanz.

Schwellendistanz oder Reizschwellendistanz heisst in der Reihe der zunehmenden Reizgrössen die Strecke von der Reizgrösse Null bis zum Schwellenwerth des Reizes.

Unterschiedsconstante (Ps. I, 244) heisst derjenige relative Reiz- oder Erregungsunterschied, welcher eine gegebene Hubhöhendifferenz gibt, beziehlich derjenige relative Gewichts- oder Spannungs-Unterschied, welcher eine gegebene Dehnungsdifferenz gibt. In der Versuchsreihe XLIV ist beispielsweise für ein Millimeter absolute Dehnungsdifferenz die Unterschiedsconstante 0,2, wenn das grössere Gewicht den Divisor abgibt.

Cardinalintervall heisst in der auf die Reizgrössen bezogenen Hubhöhencurve das Intervall nahezu proportionalen Fortschritts von Hubhöhe und Reiz. Es dehnt sich zu beiden Seiten des Cardinalpunctes vom Reize 2 bis zum Reize 4 aus, wenn natürliche Logarithmen und die einfachste Form der Maassformel verwendet werden. (Ps. II, 56.)

Correspondirende Reiz- und Hubhöhenwerthe heissen diejenigen Reizgrössen- beziehlich Hubhöhenpaare unterhalb und oberhalb des Cardinalpunctes, welche identisches Verhältniss $\frac{\text{Hubhöhe}}{\text{Reiz}} = \frac{h}{q}$ geben, Constanz der Schwelle vorausgesetzt. Besonders ausgezeichnet sind, wenn zur Construction der Curve die einfachste Form der Maassformel $h = \log q$ mit natür-

lichen Logarithmen dient, die correspondirenden fundamentalen Reizwerthe 2 und 4, ziemlich symmetrisch zum Cardinalpunct gelegen. Zwischen ihnen wachsen Hubhöhe und Reiz angenähert proportional, da hier $\frac{h}{q}$ nahezu constant bleibt. Es sind die einzigen correspondirenden Reizintensitäten, welche durch ganze Zahlen sich ausdrücken lassen. Sie stehen im möglichst einfachen Verhältnisse in geraden Zahlen zum Schwellenwerthe 1 und der obere ist das Doppelte und Quadrat des unteren. (Ps. II, 56.)

Cardinalpunct (Ps. II, 49). In der auf die Erregungen oder auf die Reizgrössen bezogenen Hubhöhencurve und der auf die Gewichte bezogenen Dehnungscurve heisst derjenige Punct, welcher dem grösstmöglichen Werthe des Verhältnisses $\frac{\text{Hubhöhe}}{\text{Erregung}}$ oder des Verhältnisses $\frac{\text{Hubhöhe}}{\text{Reizgrösse}}$ und $\frac{\text{Dehnung}}{\text{Gewicht}}$ entspricht der Cardinalpunct. Die Cardinalhubhöhe, die Cardinalerregung, der Cardinalreiz gehören einerseits, die Cardinaldehnung und das Cardinalgewicht andererseits diesem Puncte zu. Der Cardinalwerth des Reizes bewirkt das relative Maximum der Verkürzung, das Cardinalgewicht das relative Maximum der Dehnung.

Bei Anwendung natürlicher Logarithmen in der einfachsten Form der Maassformel beträgt der Cardinalwerth des Reizes das e-fache des Schwellenwerthes und das Verhältniss $\frac{\text{Hubhöhe}}{\text{Reiz}}$ ist

$$\frac{h}{q} = 0{,}36788 = \frac{1}{e}.$$

Fundamentaleinheiten der Hubhöhe und des Reizes heissen diejenigen Einheiten, welche in der Maassformel $k = 1$ machen und damit die Maassformel auf die einfachste Form bringen, nämlich $s = 1$ gesetzt:

$$h = \log q.$$

Und zwar beziehen sich gewöhnliche Fundamentaleinheiten auf Logarithmen mit der Grundzahl 10, natürliche auf solche mit der Grundzahl e. Fundamentaleinheiten sind für den Reiz ein Fundamentalreiz gleich der Grundzahl des angewandten Logarithmensystems, für die Hubhöhe eine Hubhöhe $= 1$, nämlich diejenige Verkürzung, welche einem Fundamentalreiz $\frac{q}{s}$ entspricht, dessen Logarithmus $= 1$, der also gleich der Grundzahl ist. Wenn

aber $h = 1$ und $\frac{q}{s}$ gleich der Grundzahl, wird das k der Maassformel $= 1$ (Ps. II, 19. 50).

Positiver und negativer Hubhöhenzuwachs heisst jede Zu- und Abnahme einer Verkürzung des gereizten Muskels, der Unterschied von einer Hubhöhe zur anderen. Die negative Hubhöhe oder Hubhöhenabnahme ist in diesem Falle immer eine Dehnung des gereizten Muskels. Diese tritt ebensowohl ein durch q-Abnahme wie s-Zunahme beim gereizten belasteten Muskel und ohne q-Aenderung durch Vergrösserung des Gewichts. Für den ununterbrochen gereizten Muskel ist daher der negative Hubhöhenzuwachs eine positive Dehnung, der positive eine negative Dehnung.

Positiver und negativer Reizzuwachs heisst allgemein jede Zu- und Abnahme einer Reizgrösse, der Unterschied von einer Reizgrösse zur anderen. Im Besondern aber heisst bei dem tetanisirten mit dem angehängten Gewicht p äquilibrirten Muskel der Reiz negativ, wenn er durch s-Zunahme oder willkürliche Minderung des q so abnimmt, dass eine Dehnung — in diesem Falle negative Hubhöhe — eintritt während des Tetanus. Positiv heisst in diesem Falle der Reiz, wenn durch s-Abnahme oder q-Zunahme eine Hebung des Gewichts, eine positive Hubhöhe erzielt wird.

Reizwirkung oder primäre Reizwirkung, die Erstwirkung des Reizes im Gegensatz zur Endwirkung, der Muskelcontraction, ist die Muskelerregung, die im Muskel bei der Reizung entstehende Bewegung, deren lebendige Kraft Muskelkraft heisst und durch das Gewicht p gemessen wird. Diese Bewegung nannte ich myophysische Bewegung wegen der Analogie mit der psychophysischen Bewegung.

Componenten eines Reizunterschiedes heissen die beiden Reizwerthe, zwischen denen der Unterschied besteht, welcher als ein Unterschied in der Contractionsgrösse des Muskels zur Erscheinung kommt (Ps. I, 48). So lässt sich auch die Reizschwelle als die eine Componente eines Reizunterschiedes betrachten, deren andere Componente Null ist.

Relativer Reizunterschied (Ps. I, 49) heisst der Unterschied zweier Reize im Verhältniss zu ihrer Summe oder zum Mittel oder zum einen der Reize. Die Constanz des einen Verhältnisses geht stets zusammen mit der des anderen und mit der

des Reizverhältnisses. Relativer Reizzuwuchs ist der absolute Zuwuchs dividirt durch die Reizgrösse, zu welcher er hinzutritt.

Parallelgesetz zum Weber'schen Gesetze (Ps. I, 302). Seine Uebertragung von den Empfindungen auf die Muskelthätigkeit im §. 49. Seine experimentelle Bewährung für den Muskel im dritten Abschnitt (§. 45). Es bezieht sich auf die Abhängigkeit der Hubhöhendifferenz von dem Reizverhältniss. Dass aber die Hubhöhendifferenz ganz ebenso vom Erregungsverhältniss abhängt, folgt erstens aus dem Satze von der Proportionalität des Reizes und der Erregung (§. 50), zweitens direct aus den Versuchen. Wenn man die berechneten h-Werthe der zehnten Versuchsreihe in der im §. 61 angegebenen Weise combinirt, resultirt eine constante Differenz. Die beobachteten Werthe geben zwar aus dem §. 22 B. angegebenen Grunde erhebliche Abweichungen von der Constanz, aber eine noch so starke Skepsis wird die Formel

$$h_1 - h_2 = f\left(\frac{m_1}{m_2}\right)$$

mit Erfolg nicht anfechten können, da die andere

$$h_1 - h_2 = \varphi\left(\frac{q_1}{q_2}\right)$$

empirisch bewiesen wurde und m dem q (bei constanter Schwelle für jede einzelne h-Differenz) proportional ist (§. 50).

§. 74. Zur bequemeren Uebersicht seien schliesslich die wichtigsten Formeln zusammengestellt, welche das myophysische Gesetz ausdrücken.

Fundamentalformel heisst (Ps. II, 10) die Differenzialgleichung

$$\delta h = k \frac{\delta q}{q}$$

oder

$$\delta H = K \frac{\delta q}{q}$$

welche besagt, dass die absolute Zu- oder Abnahme der Muskelcontraction constant bleibt, wenn die relative Reiz-Zu- oder Abnahme constant bleibt, indem δh das Wachsthum der Hubhöhe h, die Differenzialcontraction, δq das Wachsthum des Reizes q, der Differenzialreiz und k, K von den Einheiten der Variabeln abhängige Constanten bedeuten. Wird die Fundamentalformel auf die myophysische Bewegung oder Erregungsgrösse m bezogen

$$\delta h = k \frac{\delta m}{m}$$

so ist δm die Differenzialerregung. In jedem Falle gehen sehr kleine Aenderungen der Hubhöhe proportional einerseits sehr kleinen Aenderungen der Reizgrösse, andererseits sehr kleinen Aenderungen der Erregungsgrösse. Vgl. §. 3 und §. 6.

Auf die Dehnung des Muskels angewendet heisst die Fundamentalformel:

$$\delta d = c \frac{\delta v}{v}$$

worüber §. 60 nachzusehen. Die Constante c hängt von den Einheiten des d und des v ab; v ist die Muskelspannung gemessen durch das Dehnungsgewicht bei constantem Querschnitt.

Maassformel (§. 5) heisst (Ps. II, 12) die durch Integration aus der Fundamentalformel erhaltene endliche Gleichung (unter Voraussetzung natürlicher Logarithmen):

$$h = k (\log q - \log s)$$

wobei die Muskellänge im ungereizten Zustande unveränderlich gedacht ist und

$$H = K (\log q - \log s)$$

wobei sie kleine Aenderungen erleidet. Die zumeist verwendete Maassformel hat die Formen

$$h = k \log \frac{q}{s}$$

$$H = K \log \frac{q}{s}$$

wobei q und s veränderlich. Die Maassformel besagt, dass bei variablem Reize und bei variabler Reizschwelle die Hubhöhe proportional ist dem Logarithmus des Quotienten $\frac{\text{Reizgrösse}}{\text{Reizschwelle}}$, das ist des Fundamentalreizes; dass also bei constanter Reizschwelle die Hubhöhe einfach proportional ist dem Logarithmus des Reizes, und schliesslich, dass bei constantem Reize die Hubhöhe proportional ist dem Logarithmus des reciproken Reizschwellenwerthes.

Man kann der Maassformel auch die Form

$$h = k \log \frac{s + z}{s} = k \log \left(1 + \frac{z}{s}\right)$$

geben, da der Reiz q aus einem der Reizschwelle gleichen Theile plus einem Zuwachs z zum Reizschwellenwerth besteht.

Sollen die Hubhöheneinheit und die Reizeinheit zusammenfallen, so erhält die Maassformel die Form

$$h = \log q + 1$$

wenn die Hubhöheneinheit und Reizeinheit genommen wird bei einem Werthe des Fundamentalreizes gleich der Grundzahl des angewandten Logarithmensystems (Ps. II, 20).

Die Maassformel ist übrigens nur ein besonderer Fall der Unterschiedsformel, sofern diese in jene übergeht, wenn die eine der beiden Hubhöhen, die subtrahirt werden, Null wird. Es wird wenn

$$h_1 - h_2 = k \log \frac{q_1}{s_1} - k \log \frac{q_2}{s_2}$$

$$h = k \log \frac{q}{s}$$

wenn $q_2 = s_2$.

Oder bei constanter Reizschwelle

$$h_1 - h_2 = k \log \frac{q_1}{q_2}.$$

Wenn hier q_2 bis auf die Schwelle s sinkt, dann wird

$$h = k \log \frac{q}{s}.$$

Auf die Erregung statt auf den Reiz bezogen heisst die Maassformel

$$h = k \log \frac{m}{\mu}$$

oder sofern das äquilibrirende Gewicht mit der Constanten α multiplicirt die myophysische Bewegung ausdrückt

$$h = k \log \frac{p}{\pi}$$

wo μ die Schwellenerregung, welche durch das Gewicht π gemessen wird.

Unterschiedsformel ist die Formel, welche Fechner (Ps. II, 95) Unterschiedsschwellenformel nannte:

$$\begin{aligned} h_1 - h_2 &= k \left(\log \frac{q_1}{s_1} - \log \frac{q_2}{s_2} \right) \\ &= k \quad \log \frac{q_1 s_2}{q_2 s_1} \\ &= k \left(\log \frac{q_1}{q_2} - \log \frac{s_1}{s_2} \right) \\ &= k \quad \log \frac{q_1}{q_2} + k \log \frac{s_2}{s_1}. \end{aligned}$$

Sie besagt, dass die Hubhöhenunterschiede allgemein proportional sind den Logarithmen des Products aus dem Reizverhältniss und dem reciproken Reizschwellenverhältniss. Die Unterschiedsformel fliesst unmittelbar aus den Versuchen und geht, wenn für jede einzelne Differenz der Reiz constant $q_1 = q_2$ ist, über in die Unterschiedschwellenformel, wenn bei jeder Hubhöhendifferenz nur die Reizschwelle dieselbe ist, $s_1 = s_2$, in die Unterschiedsreizformel.

Unterschiedsreizformel nenne ich die Gleichung

$$h_1 - h_2 = k \log \frac{q_1}{q_2},$$

welche besagt, dass der Unterschied zweier Hubhöhen proportional ist dem Logarithmus des Reizverhältnisses. Für die zwei Hubhöhen jeder Differenz verlangt die Formel Constanz der Reizschwelle s, nicht aber für zwei zu vergleichende Differenzen. Es kann vielmehr jede Differenz ihre besondere Reizschwelle haben. Die Formel würde dann ebenso gelten, wie wenn alle Differenzen dasselbe s hätten, indem auch dann die Hubdifferenzen unverändert bleiben, so lange das Reizverhältniss unverändert bleibt. Die Unterschiedsreizformel ist übrigens nur ein specieller Fall der Unterschiedsformel.

Statt q_1 und q_2 kann m_1 und m_2 oder das die Hubhöhe eben annullirende p_1 und p_2 in die Formel eingesetzt werden, wodurch sie die Unterschiedserregungsformel wird. Die Unterschiedsreizformel ist Fechner's Unterschiedsformel (Ps. II, 14).

Für die Dehnung lautet die Formel als Unterschiedsdehnformel

$$d_1 - d_2 = c \log \frac{p_1}{p_2}$$

bei constanter Dehnbarkeit für jede einzelne Differenz.

Unterschiedschwellenformel heisst die Formel

$$h_1 - h_2 = k \log \frac{s_2}{s_1},$$

welche besagt, dass die Hubdifferenz proportional ist dem Logarithmus des reciproken Schwellenverhältnisses bei constantem Reize q. Für jede zwei Hubhöhen einer Differenz ist $q = const.$ Die Unterschiedschwellenformel verlangt aber nicht, dass für alle verglichenen Hubhöhendifferenzen q constant sei, vielmehr kann jede Differenz ihr eigenes q haben und doch gilt die Formel dann ebenso, wie wenn alle Differenzen dasselbe q hätten. Die Unter-

schiedschwellenformel in diesem Sinne ist übrigens nur ein Specialfall der Unterschiedsformel oder der Unterschiedschwellenformel im Fechner'schen Sinne (Ps. II, 95).

§. 75. Nachdem die Versuche und Deductionen dieser Schrift das myophysische Gesetz, wie ich glaube, im Allgemeinen als einen Ausdruck von genügender Annäherung für den Zusammenhang der behandelten Erscheinungen dargethan haben, wird es zunächst erforderlich sein die scheinbaren Abweichungen von demselben zu discutiren und später die weiteren Consequenzen für eine Theorie der Muskelbewegungen zu ziehen. Ich verzichte jedoch an dieser Stelle auf beides, in Betreff des erstgenannten Punctes weil bisher noch zu wenig thatsächliches Material vorliegt und ich selbst unter meinen vielen als unbrauchbar verworfenen Versuchen zwar häufige und grosse Abweichungen von der Regel aber keine gesetzmässigen Abweichungen finde, so dass ich sie fast immer Versuchsfehlern zuschreiben konnte oder Anomalien oder gründlicher Veränderung der Muskelstructur, namentlich durch zu grosse Anstrengung des Muskels.

In Betreff des zweitgenannten Punctes scheint aber überhaupt wegen der Complicirtheit myochemischer Processe die Aufstellung einer Theorie verfrüht. Die elektromotorischen, thermischen und chemischen Eigenschaften des Muskels werden durch die Reizung so wesentlich verändert und sind so wenig genau in ihrer gegenseitigen Wechselwirkung erforscht, dass heutzutage eine Theorie der Muskelthätigkeit, welche alles dieses berücksichtigen muss, lebensfähig geboren zu werden äussert geringe Aussichten hat.

Um so weniger ist hier der Ort Hypothesen aufzustellen als zuvor das myophysische Gesetz selbst erst sich wird Anerkennung verschaffen müssen.

In der ersten Conception durch das Studium der Fechner'schen „Elemente der Psychophysik" entstanden, welches grundlegende Werk jedoch an keiner Stelle auch nur die Möglichkeit andeutet, dass die Muskelthätigkeit in ähnlicher Weise von dem Reize abhängen könnte, wie die Ganglienzellenthätigkeit[1]), hat in der myophysiologischen Litteratur das myophysiche Gesetz nirgends eine directe Stütze für seinen wichtigsten Inhalt gefunden,

1) Vielmehr schliesst sich Fechner in seiner Abhandlung üb. d. Frage d. psychophysischen Grundgesetzes mit Rücksicht auf Aubert's Versuche (Ber. d. k. Sächs. Ges. d. Wiss. 1864) der Fick'schen Ansicht an.

für die logarithmische Beziehung der Hubhöhe zum Fundamentalreiz.

Im Gegentheil die Resultate der beiden einzigen Experimentaluntersuchungen, welche direct zur Beantwortung der Frage nach dem Functionszusammenhang von Reizgrösse und Hubhöhe ausgeführt wurden, stehen nicht im Einklang mit dem myophysischen Satz. Die eine, die Arbeit von L. Hermann über das Verhältniss der Muskelleistungen zu der Stärke der Reize[1]) ist jedoch nur mit dem zu solchen Untersuchungen wegen seines complicirten Faserverlaufes nicht geeigneten *M. gastrocnemius* angestellt und enthält nur ein einziges Versuchsprotokoll. Die Ergebnisse derselben können nicht verallgemeinert werden.

Die andere Arbeit stammt von A. Fick[2]), welcher aus seinen Versuchen schliesst, dass von der Nervenreizschwelle an die Zuckungsgrösse proportional der Intensität des kurze Zeit (einige tausendtel Secunde) geschlossenen elektrischen Stromes wächst, bei einer gewissen Reizgrösse, dem kleinsten Maximalreiz, aber plötzlich aufhört mit zunehmender Reizgrösse weiter zuzunehmen, indem sie dann für jeden grösseren Werth der Stromstärke den im proportionalen Wachsen erreichten Maximalwerth behält.

Die Versuche, aus denen dieser Satz abgeleitet wird, wurden mit dem *M. gastrocnemius* angestellt, der nicht direct, sondern vom Nerven aus gereizt wurde. Die Hubhöhe zeichnete der Muskel selbst auf die myographische Schreibtafel (wahrscheinlich in verdoppelter Grösse) auf und diese Linien sind es, welche als die Werthfolge der Abhängigveränderlichen auf die durch die Widerstände gemessenen Stromstärken als Reize bezogen werden. In Zahlen ausgedrückt wurden jedoch nur die letzteren.

Ich kann aus den mitgetheilten Myogrammen nichts gegen die Triftigkeit des myophysischen Gesetzes entnehmen, weil nicht direct gereizt wurde, sondern von dem in seiner Erregbarkeit veränderlichen Nervenstamm aus; dann auch weil der für solche Versuche wegen seines verwickelten Baues ungeeignete Wadenmuskel verwendet wurde, statt parallelfaseriger Muskeln.

1) Im Arch. f. Anatomie u. Physiologie u. wissensch. Medic. herausgeg. v. Reichert u. du Bois-Reymond. 1861. S. 369—393.

2) In dessen Schrift: Untersuchungen über elektr. Nervenreizung. Braunschweig 1864. 4°. Hierzu vgl. die Inauguraldissert. von A. B. Meyer über die Muskelzuckung in ihrer Abhängigkeit v. d. Stärke elektr. Nervenreizung in den v. A. Fick herausgegebenen Untersuchungen aus dem physiol. Laborat. d. Züricher Hochsch. Wien 1869.

Aus diesen beiden Gründen kann das Resultat, welches übrigens nicht zweifelfrei aus den veröffentlichten Versuchen hervorgeht, nicht verallgemeinert werden.

Für den tetanisirten, gerad- und parallelfaserigen, direct gereizten Muskel gilt die Proportionalität der Hubhöhe und des Reizes innerhalb des ganzen Intervalles vom Schwellenpunct bis zum Maximalreiz nicht, wie ich gezeigt habe, sondern die logarithmische Function.

Ich beschliesse hiermit die Untersuchung über das myophysische Gesetz, nicht ohne dem Bedauern Ausdruck zu geben, dass ich viele Schwierigkeiten umgangen, andere nur unvollkommen aufgelöst habe. Hoffentlich beurtheilt der competente Forscher den Inhalt der Schrift ohne zu tadeln, dass sie Manches nicht enthält und hoffentlich werden etwaige Irrthümer das Richtige ihm nicht verdunkeln.

Nachtrag

über die Berussung myographischer Glasplatten.

In der Anmerkung hierüber S. 76 findet sich eine sinnentstellende Satzverschiebung. Es muss nicht heissen: „und über einer Spiritusflamme angezündet. Dann wird nochmals vorsichtig über der Petroleumflamme geschwärzt", sondern „Dann wird nochmals vorsichtig über der Petroleumflamme geschwärzt und über einer Spiritusflamme angezündet." Es kommt namentlich darauf an, dass der Petroleumtropfen nicht auf die Platte falle, sondern über sie gleite und darauf, dass beim zweiten Berussen nicht alles Petroleum verdunste. Denn durch das schliessliche Verbrennen oder Verdampfen des letzten Restes über der nicht russenden Flamme wird die Gleichmässigkeit der Russschicht und der festere Zusammenhang der Kohlentheile, erkennbar an dem Damastglanz der Platten, erzielt.

Druck der Friedr. Mauke'schen Officin in Jena.