

(Aus der Physiologischen Abteilung des Karolinischen Instituts, Stockholm.)

Energieumsatz bei Muskelarbeit.

Von
Ernst Abramson.

Mit 5 Textabbildungen.

(Eingegangen am 18. Dezember 1928.)

I.

Unter den verschiedenen für arbeitsphysiologische Studien angegebenen Arbeitsmaschinen scheint die von *Johansson* konstruierte verhältnismäßig wenig in Verwendung zu sein, obzwar sie für viele Zwecke Vorzüge hat, welche die anderen an den Laboratorien häufiger vorkommenden Arbeitsmaschinen nicht besitzen.

Die Arbeit an der Maschine von *Johansson* besteht darin, daß die sitzende Versuchsperson mit den Armen einen horizontalen Zug an einem geeigneten Gewicht ausübt. Diese Arbeit, die auf den ersten Blick und in einem gewissen begrenzten Maße an Rudern erinnert, sich aber in wesentlichen Punkten davon unterscheidet, erfordert keine spezielle Übung, um sie zu lernen, und ist ausführbar, ohne daß in nennenswertem Grade unbeabsichtigte oder unkontrollierbare Bewegungen hinzukommen, die störend wirken. Man untersucht also die Arbeit, die von einigen wenigen, aber gleichwohl hinreichend bedeutenden, zusammenwirkenden Muskelgruppen an den Armen ausgeführt wird. Ferner ergibt sich der Vorteil, auf den schon *Johansson* hingewiesen hat, daß sich die Antagonistenmuskeln an der Ausführung der Arbeit nicht wesentlich beteiligen. Dadurch, daß die Arme in der Horizontalebene geführt werden, braucht man keine Rücksicht auf ihre Schwere zu nehmen. An dieser Maschine kann statische Arbeit ausgeführt werden, positive Arbeit oder Heben eines Gewichtes, negative Arbeit oder Senkung des Gewichtes. Jede von diesen Arbeitsformen läßt sich *unabhängig* von den anderen untersuchen, und sie können auch in verschiedener Weise miteinander kombiniert werden.

Durch die von *Johansson* eingeführte Arbeitsart ist man auch imstande, den Energieumsatz für eine Summe identischer und leicht definierbarer Arbeitsleistungen statischer oder dynamischer Art zu bestimmen. Unter der Voraussetzung, daß störende Einflüsse verschiedener Art — durch Nahrungsaufnahme, unbeabsichtigte Bewegungen, Trainingsgrad und dergleichen — ausgeschlossen werden,

wird nämlich der Energieumsatz direkt proportional zur Anzahl ausgeführter einfacher Arbeitsleistungen.

$$U_1 = q + N \cdot p.$$

In dieser Formel bedeutet U_1 Energieumsatz, von *Johansson*¹ in Form von Kohlensäureproduktion gemessen, q Ruheumsatz², p die durch jede einfache Leistung entstandene Kohlensäuremenge und N die Anzahl der Leistungen. Hier mag auch der bedeutende Vorteil betont werden, der darin liegt, daß der vorhandene Grundumsatz in jedem Versuch unter identischen Bedingungen bestimmt werden kann, und man sich nicht auf Werte für diesen verlassen braucht, die unter anderen Verhältnissen gewonnen wurden.

Gewisse Verfasser, die später den Energieumsatz bei statischer Arbeit untersuchten, führten gegen *Johansson* an, daß seine statischen Leistungen zu kurzdauernd seien. Sie erstrecken sich jedoch auf eine zwischen 0,14 und 39,40 Sekunden variierende Zeitdauer. *Frumerie*³ wies später nach, daß die Formel bei statischer Arbeit durch eine Zeit bis 90 Sekunden gültig ist. Längerdauernde statische Arbeiten der hier in Frage kommenden Größenordnung dürften übrigens kaum verwirklicht werden können. Hauptsächlich richtete sich die Kritik indes dagegen, daß bei den Arbeiten von *Johansson* die zweite Phase des Muskelumsatzes — im Sinne *Hills* — angeblich nicht zur Gänze in Erscheinung träte. Da es sich aber gezeigt hat, daß die Formel *Johanssons* Gültigkeit hat, ob der Energieumsatz durch 1 Stunde oder $\frac{1}{2}$ Stunde untersucht wurde, und während die Anzahl einzelner Leistungen zwischen 60 und 1800 variiert, ist es offenbar, daß der Einwand unhaltbar ist.

Setzt man $U = U_1 - q$, so wird, wie *Johansson* gezeigt hat, für statische Arbeit $U = s + tZ$, wobei s und t Konstanten sind, und Z die Zeit, durch welche die Kontraktion andauerte. Bei statischer Arbeit unter verschiedener Beugstellung des Ellbogens wurden sowohl für s wie t verschiedene Werte erhalten. Mit erhöhter Beugstellung im Ellbogengelenk wuchsen beide, t in einer sehr regelmäßigen Weise. Für jede Beugstellung war der Energieumsatz außerdem proportional der Belastung.

Auch für positive Arbeit gilt die Gleichung $U = s + tZ$. Hier ist jedoch s eine lineare Funktion der Arbeit; wenn die ausgeführte Arbeit A ist, wird also $s = w + v \cdot A$, wobei w und v Konstanten sind. Wie *Johansson*⁴ später zeigte, ist die Konstante v ein Ausdruck des mechanischen Wirkungsgrades der Muskeln. Auch bei positiver Arbeit nimmt die Konstante t in ähnlicher Weise zu wie bei statischer Arbeit, wenn die Arbeit um eine größere Beugstellung des Ellbogengelenkes ausgeführt wird. Für negative Arbeit fand *Johansson* dieselbe Gleichung

¹ *Johansson*, Untersuchungen über die Kohlensäureabgabe bei Muskel-tätigkeit. Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **11**, 273 (1901).

² Der Ruheumsatz darf nicht mit dem Standardumsatz verwechselt werden. Letzterer wird unter konventionellen Standardbedingungen bestimmt. Die Voraussetzungen für den Grundumsatz müssen dagegen für jeden besonderen Fall genau angegeben werden. Siehe Näheres bei *Johansson*, in Hammarstens Lehrbuch der physiologischen Chemie.

³ *Frumerie*, Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **30**, 409 (1913).

⁴ *Johansson*, Hammarsten, Lehrbuch der physiologischen Chemie. 10. Aufl., S. 738.

gültig wie bei der statischen. Die Werte für t bei negativer Arbeit sind so, wie man sie nach den Befunden bei statischer Arbeit erwarten konnte. Die Größe der Arbeit scheint hier nicht auf den Energieumsatz einzuwirken.

Die hier nach *Johansson* referierten Resultate haben in der Literatur keine große Beachtung gefunden. Erst in letzterer Zeit hat *Atzler*¹ auf die Bedeutung der von ihm so genannten „*Johanssonschen Regel*“ aufmerksam gemacht. In *Atzlers* Formulierung lautet diese $E = R + L + K \cdot a$, wobei E Energieumsatz bedeutet, R Ruheumsatz, L Energieumsatz für „Leergang“, K eine Konstante und a die ausgeführte Arbeit. Eine der Ursachen dafür, daß den Untersuchungen *Johanssons* keine gebührende Aufmerksamkeit zuteil wurde, liegt vielleicht darin, daß er als Maß für den Energieumsatz die Kohlensäureproduktion anwendete. Man hält es ja nunmehr für zweckdienlicher, zu diesem Zweck den Sauerstoffverbrauch zu verwenden. Unter der Voraussetzung, daß die Versuche in geeigneter Weise angeordnet werden, daß die Arbeit nicht ekzessiv ist, daß vor allem geeignete Maßnahmen getroffen werden, damit die allgemeinen Verhältnisse im Körper während der Versuchsserie einigermaßen unverändert bleiben, dürfte die Kohlensäureproduktion indes ein ebenso gutes Maß für den Energieumsatz darstellen wie der Sauerstoffverbrauch². Die notwendigen Voraussetzungen hierfür wurden von *Johansson* offenbar in vollständig ausreichender Weise beobachtet. Eine andere Ursache für die nicht entsprechende Schätzung der in Rede stehenden Arbeiten von *Johansson* dürfte darin bestehen können, daß die von ihm aufgestellten Formeln — ausgenommen diejenige, daß der Energieumsatz bei positiver Arbeit direkt proportional mit der Größe der ausgeführten Arbeit wächst — nur individuelle Gültigkeit haben. In der Gleichung $U = s + tZ$ sind s und t keine wirklichen Konstanten. Sie haben bei jeder verschiedenen Armstellung verschiedene Werte, und es gelang nicht, der Gleichung eine umfassendere Form zu geben.

Es ist nun offenbar, daß die Muskeln bei verschiedenem Beugegrad im Ellbogen unter mechanisch anderen Bedingungen arbeiten, so daß sie, um einer gewissen Belastung Gleichgewicht zu halten, gezwungen werden, ihre Spannung zu verändern. Es ist deshalb von Bedeutung, zu versuchen, den zwischen Belastung und Muskelspannung herrschenden Zusammenhang zu bestimmen. Eine Verfolgung dieses Gedankenganges eröffnet die Aussicht, zwischen den maßgebenden Größen neue Beziehungen zu finden, die geeignet sind, den Muskelumsatz bei verschiedenen Arbeitsformen weiter zu beleuchten. Diese Aufgabe stellte sich die nachfolgende Studie.

¹ *Atzler*, Körper und Arbeit. Leipzig 1927, S. 190.

² *Johansson*, Hammarsten, Lehrbuch der physiologischen Chemie. 10. Aufl., S. 726.

II. Statische Arbeit.

Bei der Arbeit an *Johanssons* Arbeitsmaschine führt resp. hält die sitzende Versuchsperson, wie schon erwähnt, die Arme in der Horizontalebene gerade nach vorne, während die Last während der ganzen Zeit der Ausführung der Arbeit in einer Linie (siehe Abb. 1) angreift, die vom Schultergelenk *A* an den Griff *H* der Maschine geht. Der Abstand $AH = d$, $CH = u$, $AC = o$. Ein resultierender Beugemuskel *M* entspringt im Abstand *b* und setzt sich im Abstand *a* vom Ellbogengelenk *C* an; seine Länge *l*, sein Momentarm in bezug auf das Ellbogengelenk *h*. Wenn zwischen Muskelspannung *T* und der Last *F* Gleichgewicht herrschen soll, ist erforderlich, daß

$$T \cdot h = F \cdot u \sin \varphi \quad (1)$$

$$\text{Nun ist } h = \frac{a \cdot b}{l} \cdot \sin \psi \text{ und } \sin \varphi = \frac{o}{d} \cdot \sin \psi,$$

weshalb

$$T = F \cdot \frac{o \cdot u}{a \cdot b} \cdot \frac{l}{d}, \quad (2)$$

somit $l = \sqrt{a^2 + b^2 - 2ab \cos \psi}$ und

$$d = \sqrt{u^2 + o^2 - 2uo \cos \psi}.$$

Die Variation der Spannung im fraglichen resultierenden Beugemuskel bei wechselnder Beugestellung im Ellbogengelenk, was gleichbedeutend ist mit der wechselnden Distanz *d*, beruht also ausschließlich auf dem Verhältnis l/d . Die Größe der Längen *u*, des Vorderarms + der halben Hand, und *o*, des Oberarms, sind wohl bekannt¹. Für ein 180 cm großes Individuum belaufen sie sich im Durchschnitt auf 36 resp. 34 cm. Über die Größe der Längen *a* und *b*, die dem Abstand des Ursprunges und Ansatzes des resultierenden Muskels von der Gelenkachse entsprechen, ist weniger bekannt. Es ist indes offenbar nur das Verhältnis zwischen diesen Größen, das in diesem Zusammenhang von Bedeutung ist. Man kann deshalb vorläufig 3 Möglichkeiten annehmen: 1. die Abstände verhalten sich zueinander wie 1:0,5; 2. sie verhalten sich wie 1:0,2; 3. der eine Abstand ist im Verhältnis zum anderen verschwindend klein. Im Fall 3 nähert sich der Wert von *l* offenbar einer Konstante. Nach jeder von diesen Annahmen wird dann die Kurve konstruiert, welche die Veränderung der Muskelspannung mit *d* wiedergibt. *Johansson*² hat gefunden, daß die Kohlensäureproduktion (seine Konstante *t*) mit abnehmenden Werten von *d* wächst derart, wie es in

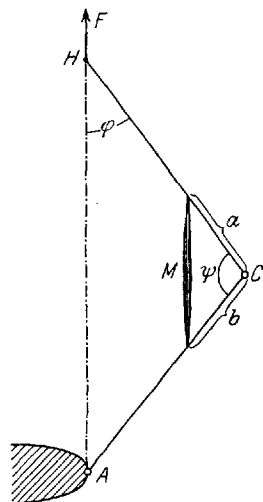


Abb. 1.

¹ Tab. Biol. 3, 664.

² *Johansson*, Skand. Arch. Physiol. 13, 235 (1902).

Tabelle 1 wiedergegeben ist, wo auch die für die drei angenommenen Fälle gefundenen Werte der Muskelspannung in arbiträren Einheiten eingesetzt sind. Aus dieser Tabelle geht, wie Abb. 2 es illustriert, hervor, daß die Kohlensäureproduktion linear mit der Muskelspannung

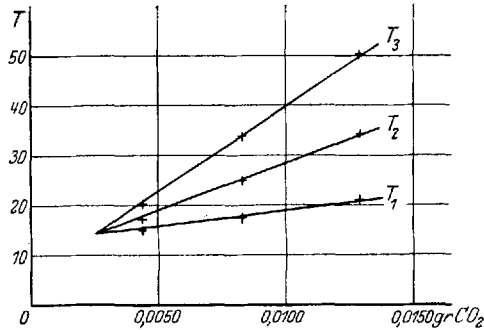


Abb. 2.

wächst, und daß diese Beziehung auch besteht, wenn das Verhältnis zwischen a und b in diesen Grenzen wechselt, die beträchtlich weiter sind als die entsprechenden Distanzen für die Muskeln, die auf das Ellbogengelenk einwirken. Man kann der Gleichung *Johanssons* deshalb die mehr generelle Form geben:

$$U = k_1 + k_2 T \cdot Z.$$

Tabelle 1.

d cm	Gr. CO ₂	T_1	T_2	T_3
20,4	0,0129	20,1	34,3	50,2
29,5	0,0083	17,5	25,0	33,9
49,5	0,0044	15,0	17,2	20,2
69,5	0,0025	14,3	14,3	14,3

Um nun den Zusammenhang zwischen dem Energieumsatz und dem Produkt Spannung \times Zeit studieren zu können, werden an einer in

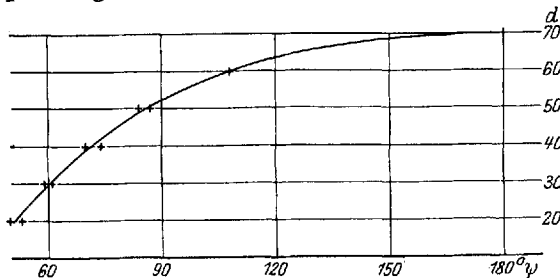


Abb. 8.

Johansson's Arbeitsmaschine placierten Versuchsperson die einander entsprechenden Werte des Ellbogenwinkels ψ , und die Distanz d gemessen. Das Resultat ist in Abb. 3 ersichtlich. Der Momentarm der Muskelkraft h wurde von Fischer¹ für jeden einzelnen Muskel des Ellbogengelenks bestimmt. Wenn h bekannt ist, erhält man T leicht aus der Gleichung 1, die in der Form

$$T = F \frac{o u}{d h} \sin \psi$$

angewendet wird.

F wird gleich 1 gesetzt, o und u wie oben gleich 34 resp. 36 cm. Auf diese Weise berechnete Werte für T sind in Tabelle 2 und Abb. 4 zu finden.

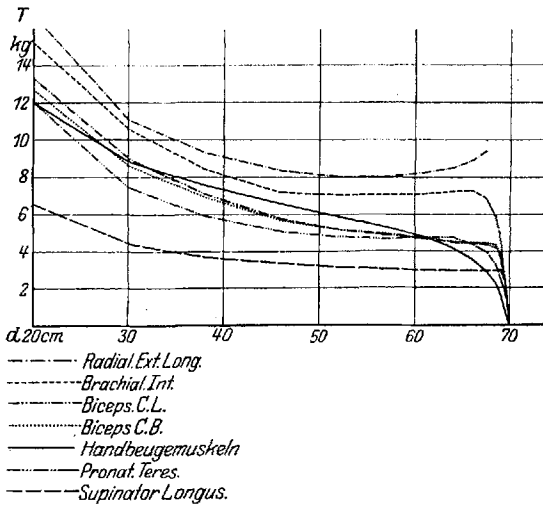


Abb. 4.

Die letztere dient dazu, das oben gezeigte Verhalten, daß die allgemeine Form der Spannungskurven von der Stelle des Ursprungs und des Ansatzes der Muskeln im Verhältnis zum betreffenden Gelenk nicht wesentlich beeinflußt wird, noch weiter zu illustrieren. Bei Versuchen an dieser Arbeitsmaschine ist es von Bedeutung, daß die Richtung der Hände zu den Vorderarmen während der Arbeit bekannt ist. Am einfachsten gestaltet sich die Berechnung, wenn sie in der Verlängerung des Vorderarms gehalten werden. Dann ist nämlich die für die Fixation des Handgelenkes erforderliche Muskelspannung

$$T_4 = \frac{u_1}{h_1} \sin \psi',$$

¹ Fischer, Abh. d. Kgl. sächs. Ges. d. Wiss., Math.-physik. Kl. 15, 275 (1889).

wobei u_1 der Abstand vom Angriffspunkt der Last zur Gelenkachse, und h_1 der Momentarm der Muskeln ist. Sowohl u_1 wie h_1 können in diesem Fall als Konstanten betrachtet werden, $\sin \varphi$ ist nach obigem gleich $\frac{o}{d} \sin \psi$. Also $T_4 = \frac{u_1}{h_1} \cdot \frac{o}{d} \sin \psi$. Auch diese Kurve ist auf Abb. 4

ingezeichnet. Ihr Verlauf stimmt bemerkenswert gut mit dem der übrigen überein. Andere Muskelkräfte sind für die Ausführung der notwendigen statischen Arbeit nicht erforderlich. Man ist deshalb offenbar berechtigt, dem resultierenden Beugemuskel im Ellbogengelenk einen Verlauf zu geben, der z. B. dem des *M. brachialis internus* entspricht. Es ist ferner motiviert, gerade diesen zu wählen, weil er der kräftigste an diesem Gelenk ist. Bei den folgenden Berechnungen wurde F gleich 1 gesetzt, wenn die Belastung 20 kg beträgt.

Tabelle 2. Die Spannung der Ellbogen- und Handgelenkbeuger für verschiedene Beugegrade im Ellbogengelenk bei $F = 1$ kg.

ψ	Pronat. teres.	Radial. ext. long.	Brachial. int.	Biceps c. l.	Biceps c. b.	Supinator longus	Handgelenkbeuger*	d cm
180	0	0	0	0	0	0	0	70
170	5,37	-60,71	2,45	2,23	2,22	2,27	0,77	69,5
160	9,62	+13,46	4,40	3,61	3,70	2,96	1,52	69,0
150	13,13	10,39	5,84	4,17	4,32	2,94	2,23	68,5
140	15,74	9,40	6,85	4,33	4,43	2,93	2,92	67,5
130	17,53	8,88	7,25	4,39	4,45	2,94	3,55	66,0
120	18,82	8,49	7,20	4,43	4,49	2,93	4,14	64,0
110	18,94	8,23	7,09	4,62	4,69	2,95	4,72	61,0
100	18,54	8,01	7,05	4,86	4,91	3,01	5,29	57,0
90	19,13	8,03	7,03	5,18	5,17	3,13	5,89	52,0
80	20,33	8,35	7,18	5,76	5,68	3,39	6,55	46,0
70	23,67	9,31	8,43	7,09	6,92	3,70	7,57	38,0
60	29,94	11,08	10,58	9,01	8,62	4,42	8,83	30,0
50	48,33	11,27	15,71	13,79	13,15	6,80	12,34	19,0

* Berechnet aus der Formel $T_4 = 34 \cdot \frac{1}{d \cdot l_p} \cdot \sin \psi$.

An *Johanssons*¹ Arbeitsmaschine haben drei verschiedene Versuchspersonen statische Arbeit unter solchen Verhältnissen ausgeführt, daß der Energieumsatz bestimmt wurde, während man die Dauer der Arbeit und die Beugstellung im Ellbogengelenk variierte. Die bei diesen Versuchen einander entsprechenden Werte von CO_2 und Zeit wurden in Tabelle 3 zusammengestellt. Die Muskelspannung T wurde unter der Annahme berechnet, daß der Resultantmuskel denselben

¹ *Johansson*, Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **11**, 273 (1901). — *Johansson* und *Koehn*, Ebenda **13**, 229 (1902); **14**, 60 (1903). — *Hammarsten*, Ebenda **26**, 212 (1912).

Tabelle 3.

Versuchsperson J. ¹			Versuchsperson K. ²			Versuchsperson H. ³			d cm
Zeit in Sek.	CO ₂ 10 ⁻⁴ g		Zeit in Sek.	CO ₂ 10 ⁻⁴ g		Zeit in Sek.	CO ₂ 10 ⁻⁴ g		
	obs.	ber.		obs.	ber.		obs.	ber.	
0,14	127	98	0,92	228	238	0,3	141	157	20
0,82	207	189	0,89	229	235	0,3	143	157	
1,90	329	334	3,82	572	572	2,0	411	382	
3,70	571	575	3,74	554	563	1,9	432	369	
9,38	1373	1336	9,85	1274	1268	9,8	1510	1416	
—	—	—	9,78	1242	1260	9,8	1399	1416	
0,17	74	83	0,71	195	183	0,3	108	120	30
0,73	129	138	0,82	186	204	0,4	110	129	
1,90	205	254	3,78	494	485	1,9	248	259	
3,70	337	431	3,71	506	479	2,0	244	267	
9,40	854	992	3,52	461	460	2,0	169	267	
19,40	2022	1977	9,57	1042	1055	2,0	211	267	
—	—	—	9,52	1075	1050	4,8	534	510	40
—	—	—	—	—	—	10,1	922	969	
—	—	—	—	—	—	9,9	978	952	
0,94	147	111	0,72	128	124	0,3	100	94	
0,88	158	109	0,71	129	124	1,8	189	209	
0,78	133	103	3,78	305	292	1,8	163	209	
9,63	642	652	3,65	289	284	4,9	417	447	50
9,45	718	641	9,42	605	600	9,8	811	825	
9,53	725	646	9,52	616	605	9,9	844	832	
0,17	57	53	0,82	122	117	0,3	49	62	
0,80	101	90	0,93	128	123	0,3	49	62	
1,90	164	157	3,43	258	247	2,1	124	151	
3,70	237	265	3,58	261	254	1,7	158	131	60
9,40	467	607	9,55	572	551	9,7	517	529	
19,60	1144	1220	9,70	550	559	10,0	567	544	
29,30	1867	1803	—	—	—	—	—	—	
0,82	94	69	0,87	103	104	0,5	45	59	
0,84	91	70	0,94	109	108	1,9	108	117	
9,59	308	—	3,54	230	245	2,0	113	122	70
9,56	508	482	3,76	236	256	4,9	261	243	
—	—	—	9,76	561	572	9,9	444	452	
—	—	—	9,58	538	563	9,9	456	452	
—	—	—	9,48	583	557	—	—	—	
0,15	71	24	0,90	54	55	0,4	70	28	
0,79	91	48	0,82	59	53	2,1	84	88	80
1,71	121	82	3,62	97	101	2,0	111	84	
3,62	176	154	3,80	101	104	5,4	223	204	
9,40	289	370	9,80	216	205	10,5	391	383	
19,50	562	748	9,87	205	206	10,0	424	365	
29,25	1055	1113	9,70	203	203	—	—	—	
39,40	1650	1493	—	—	—	—	—	—	

¹ Skand. Arch. 13, S. 233. Tab. II, S. 238. Tab. VI.² Skand. Arch. 13, S. 239—240. Tab. VII.³ Skand. Arch. 26, S. 219. Tab. I.

Verlauf hat wie der *M. brachialis* (siehe auch Abb. 5). Für jede einzelne Versuchsperson wurde das Verhältnis zwischen der Kohlensäureproduktion und dem Produkt *TZ* ausgerechnet. In Tabelle 4 sind die durch diese Berechnungen erhaltenen Durchschnittszahlen, Dispersionen und Korrelationskoeffizienten zusammengestellt, wobei Index 1 sich auf die Kohlensäure bezieht, Index 2 auf *TZ*.

Tabelle 4. *Statische Arbeit, Korrelationskoeffizienten usw.*

	Versuchspersonen		
	J.	K.	H.
M_1	494,56	392,72	366,10
M_2	47,649	39,662	35,025
σ_1	523,32	316,13	353,45
σ_2	54,42	37,17	38,949
r_{12}	0,9504	0,9815	0,9653

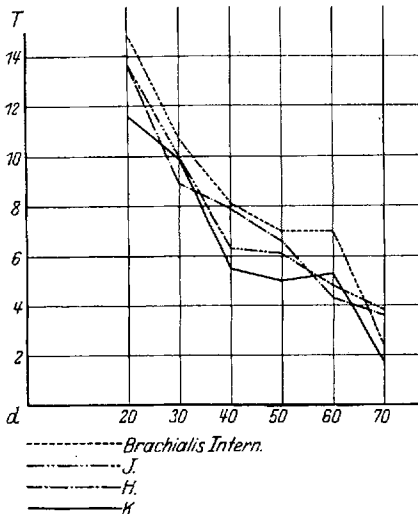


Abb. 5.

Aus diesen Konstanten abgeleitete Regressionsgleichungen sind:

$$U = 59,05 + 9,14 TZ \quad (\text{J.})$$

$$U = 61,54 + 8,35 TZ \quad (\text{K.})$$

$$U = 48,42 + 9,07 TZ \quad (\text{H.})$$

Wie man sieht, sind die Korrelationen sehr hoch, und die absoluten Werte der Regressionskonstanten stimmen für alle 3 Versuchspersonen gut überein. Dies bedeutet, daß t in *Johanssons* Gleichung $p = s + tZ$, wie es schon aus der oben angeordneten Untersuchung hervorging, der Spannung proportional ist, die bei der fraglichen Distanz (die also einer gewissen Beugstellung des Ellbogengelenks entspricht) in den Muskeln herrscht. Man würde deshalb, statt einen Typusmuskel von einer gewissen angenommenen — in allen Fällen gleichen — Lage anzuwenden, von der für jede einzelne Versuchsperson und für jede untersuchte Distanz d berechneten Regressionskonstanten ausgehen können, indem man sie als Ausdruck der bei dem Individuum herrschenden resultierenden Spannung in einer gewissen Armlänge benutzt. In Tabelle 5 wurden nun die betreffenden Regressionskonstanten (b_{12}) für die drei Versuchspersonen bei verschiedener Distanz d zusammengestellt. In Abb. 5 sieht man diese Tabelle in graphischer Form. Die Werte

für die verschiedenen Versuchspersonen stimmen gut überein, und der Verlauf der Kurven schließt sich gut dem der Spannungskurve des früher gewählten Resultantmuskels an, mit einer Lage, die der von *Fischer* für den *Brachialis* berechneten entspricht. Man rechnet also mit einem „energetischen“ Muskel, statt mit verschiedenen anatomischen Muskeln.

Tabelle 5. *Muskelspannung bei verschiedenen Distanzen d , nach den Regressionskonstanten berechnet. $T = 0,1 \cdot b_{12}$.*

d	Versuchspersonen		
	J.	K.	H.
20	13,6	11,6	13,6
30	10,0	9,9	8,9
40	6,3	5,5	7,9
50	6,1	5,0	5,1
60	4,8 ¹	5,3	4,3
70	3,8	1,7	3,6

Bei einer näheren Analyse der Verhältnisse zeigt es sich indes, daß k_1 nicht eine wirkliche Konstante ist, sondern bei den Versuchspersonen K. und H. in sehr regelmäßiger Weise mit Zunahme des Verkürzungsgrades der Muskeln zunimmt, bei J. in weniger regelmäßiger Weise.

Es existieren ferner aus älteren Zeiten² mehrere Beobachtungen, die darauf deuten, daß der Energieumsatz in einem verkürzten Muskel größer ist als im unverkürzten bei derselben Belastung. Wenn ein Muskel unter einer um die Dimension r verkürzten Länge arbeitet, würde deshalb mit anderen Worten in demselben ein größerer Grundumsatz erforderlich sein, wozu dann noch kommt, was dazu erforderlich ist, um die äußere meßbare Spannung T durch die Zeit Z aufrecht zu erhalten. Dieser Energiezuschuß mag, wenigstens als eine erste annähernde Schätzung, auf $k_3 T r$ angesetzt werden, wobei k_3 eine Konstante ist. Es ist leicht einzusehen, daß $T \cdot r = F (d_0 - d_1)$ ist, wobei F die Belastung bedeutet. Die Gleichung für den Energieumsatz bei statischer Arbeit ist deshalb in kompletierter Form zu schreiben:

$$U = k_1 + k_2 TZ + k_3 Tr.$$

An der Hand der in Tabelle 5 angegebenen Werte für die Spannung und $F (d_0 - d_1)$ in verschiedenen Lagen werden nun die Regressionsgleichungen berechnet. In Tabelle 6 finden sich aus den Versuchs-

¹ Bei der Berechnung dieser Konstante wurde der wahrscheinlich weniger zuverlässige Wert für CO_2 bei $t = 9,59$ Sek., $308 \text{ g} \cdot 10^{-4}$ ausgeschlossen. (Siehe Tabelle 3.)

² Siehe z. B. *Chauveau*, C. r. Acad. Sci. **127**, 983 (1898) — J. de Physiol. **1899**, 157.

resultaten berechnete Durchschnittszahlen, Dispersionen und Korrelationskoeffizienten. Index 1 und 2 beziehen sich wie oben auf CO_2 resp. das Produkt TZ , Index 3 auf das Produkt $Tr = F(d_0 - d_1)$, wobei F in Kilogramm und $(d_0 - d_1)$ in Meter gemessen ist.

Tabelle 6. *Statische Arbeit. Korrelationskoeffizienten usw.*

	Versuchspersonen			
	K.	H.	J.:1	J.:2
\bar{M}_1	392,72	366,10	499,89	481,32
\bar{M}_2	31,000	30,358	45,968	42,438
\bar{M}_3	4,8718	4,7692	4,8000	4,5264
r_{12}	0,9953	0,9889	0,9704	0,9849
r_{13}	0,5362	0,5222	0,0572	-0,0053
r_{23}	0,4587	0,4362	0,0192	-0,0905
$r_{1 \cdot 23}$	0,9991	0,9918	0,9711	0,9885
$r_{1 \cdot 32}$	0,9257	0,6794	0,1597	0,4862
$r_{2 \cdot 31}$	-0,9173	-0,6329	-0,1506	-0,4926
$\sigma_1 \cdot 23$	11,551	38,529	128,50	67,537
$\sigma_2 \cdot 13$	1,1608	3,9230	12,672	6,7180
$\sigma_3 \cdot 12$	1,1572	2,2302	3,4092	3,6088

Die hieraus abgeleiteten Regressionsgleichungen sind also:

$$U = 39,51 + 9,94 TZ + 9,24 Tr. \quad (K)$$

$$U = 14,31 + 9,74 TZ + 11,74 Tr. \quad (H)$$

$$U = 18,33 + 9,85 TZ + 6,02 Tr. \quad (J:1)$$

$$U = 17,43 + 9,94 TZ + 9,10 Tr. \quad (J:2)$$

Die Übereinstimmung dieser Gleichungen untereinander ist sehr groß. Die Dispersionen sind jedoch bei J. beträchtlich größer als bei den beiden anderen Versuchspersonen. Dies hängt sicherlich mit dem Verhalten zusammen, daß die von J. vorgenommenen Versuche zu ganz verschiedenen Zeiten ausgeführt wurden; teilweise bis zu 2 Jahren auseinanderliegend. Es wurde deshalb auch in Tabelle 6 eine Berechnung aufgenommen, bei der gewisse Versuche ausgeschlossen wurden (J:2). Hierdurch erhält man etwas kleinere Dispersionen. Auch der absolute Wert der Konstante k_3 stimmt in diesem letzteren Fall besser mit den bei den anderen Versuchspersonen erhaltenen überein. Die aus diesen Regressionsgleichungen berechneten Kohlensäuremengen sind neben den beobachteten in Tabelle 3 aufgenommen. Die Übereinstimmung ist, wie zu erwarten war, in der Regel sehr gut.

Die in Rede stehenden Regressionsgleichungen sind also der Ausdruck gewisser bestimmter gesetzmäßiger Verhältnisse beim Energieumsatz in den Muskeln. In Übereinstimmung mit der Auffassung, die in den Muskeln im wesentlichen eine Anordnung sieht, chemische Energie in Spannung umzuwandeln, findet man also, daß ihr Energieumsatz direkt proportional mit der entwickelten Spannung und der

Zeit wächst, in der sich die Spannung entwickelt. Die hier gefundenen hohen Korrelationen scheinen darauf zu deuten, daß die gefundene Beziehung auch für ein beträchtliches Gebiet außerhalb vom untersuchten gilt. Der Energieumsatz in einem verkürzten Muskel ist größer als in einem unverkürzten bei derselben Spannung. Es ist möglich, daß dies mit Veränderungen der Elastizitätsverhältnisse im Muskel zusammenhängt, die indes von diesem Gesichtspunkte sehr wenig erforscht zu sein scheinen. Der hierfür erforderliche Mehraufwand an Energie bedingt also eine Erhöhung des Grundumsatzes des Muskels. Nur fortgesetzte spezielle Studien dürften zu einer näheren Klarstellung dieser Verhältnisse führen können.

Die absolute Größe der Konstante k_2 hängt natürlich von der absoluten Lage des Resultantmuskels ab. Wie schon gezeigt wurde, stimmt sein Verlauf in sehr hohem Maße mit dem des *M. brachialis* überein. Die Konstante k_2 hat deshalb ungefähr den Wert 9. Dies bedeutet also, daß bei der Aufrechterhaltung einer Spannung von 20 kg durch 1 Sekunde eine Kohlensäuremenge von $9 \cdot 10^{-4}$ g entsteht, also für 1 kg Spannung durch 1 Sek. $0,45 \cdot 10^{-4}$ g, was, wenn die gebildete Kohlensäure durch Verbrennung von Kohlehydraten zustande gekommen war, $1,15 \cdot 10^{-4}$ Cal. entspricht (1 g $\text{CO}_2 = 2,56$ Cal.). Wird der Energieumsatz unter der oben angegebenen Voraussetzung in Calorien gemessen, so soll also in den Regressionsgleichungen das rechte Glied mit 2,56 multipliziert werden.

III. Positive und negative Arbeit.

Wie bereits einleitungsweise betont wurde, hat schon *Johansson* gezeigt, daß die Formel $U = s + tZ$ auch für positive Arbeit gilt,

Tabelle 7. Durchschnittsspannung, T_m , in dem resultierenden Muskel bei Arbeit zwischen d_a und d_c .

d_a-d_c	T_m in Brachialis	T_m berechnet nach Regressionskonstanten in Tabelle 5		
		J.	K.	H.
70—60	6,50	4,30	3,50	3,95
60—50	7,05	5,45	5,15	4,70
50—40	7,25	6,20	5,25	6,50
40—30	9,50	8,15	7,70	8,40
30—20	12,70	11,80	10,75	11,25
70—50	6,80	4,88	4,33	4,33
60—40	7,15	5,83	5,20	5,60
50—30	8,40	7,18	6,48	7,45
40—20	11,10	9,98	9,23	9,83
70—40	6,9	5,32	4,63	5,05
70—30	7,6	6,03	5,40	5,89
70—20	8,6	7,18	6,47	6,96

Tabelle 8. *Positive Arbeit.*

				Versuchsperson J.				Versuchsperson K.					
Zeit in Sek.	CO ₂ 10 ⁻⁴ gr		A mkg	T _m ¹ kg	T _m ² kg	Reihe ²	Zeit in Sek.	CO ₂ 10 ⁻⁴ gr		A mkg	T _m ¹ kg	T _m ² kg	Reihe ²
	obs.	ber.						obs.	ber.				
0,50	480	525					1,14	252	275	5	4,3	3,2	7 : a
0,50	490	525				1,10	232	273					
1,10	550	586				4,81	328	456					
1,00	530	576				4,78	340	455					
2,40	680	718				1,10	512	541					
3,80	850	860	10	8,6	7,2	6 : b	3,29	749	762				
3,40	750	819				3,33	754	766	10	8,6	6,5	6,5	7 : b
3,70	770	850				4,91	937	925					
5,40	990	1022				5,10	936	944					
5,80	1020	1063				1,10	757	808					
11,80	1570	1671				2,94	1110	1085	15	12,9	9,7	9,7	7 : c
12,30	1690	1722				3,22	1206	1127					
0,91	225	228				0,28	147	106					
0,85	212	226	4	3,8	3,0	5 : a	0,28	131	106				
7,71	505	516				0,88	150	138					
7,72	514	516				0,99	171	144					
0,91	424	457				2,00	207	199					
3,65	666	688				2,20	224	210					
3,58	716	682	8	7,6	6,0	5 : b	0,28	133	113				
7,48	1146	1012				0,93	169	165					
7,70	1114	1030				0,95	174	167	2	7,05	5,2	5,2	10 : b
7,89	979	1046				0,29	128	114					
0,89	686	682				0,29	128	114					
3,62	1081	1028	12	11,4	9,0	5 : c	0,29	128	114	2	7,25	5,3	10 : c
3,64	980	1031				0,29	128	114					

0,52	248	264	5	4,3	3,6	6 : a	0,96	145	169	2	7,25	5,3	10 : c
1,00	273	288	15	12,9	10,8	6 : c	1,00	148	173	2	9,5	7,7	10 : d
13,36	915	915					0,28	145	124				
1,00	836	864	2	6,5	4,3	8 : a	0,28	153	124	2	12,7	10,8	10 : e
5,65	1734	1571					0,28	183	197				
5,83	1766	1599	2	7,05	5,5	8 : b	0,89	197	205	2	12,7	10,8	10 : e
0,25	134	110					0,96	194	136				
2,49	246	246	2	7,25	6,2	8 : c	0,27	194	136	2	12,7	10,8	10 : e
0,26	142	115					0,28	186	137				
2,45	311	285	2	9,5	8,2	8 : d	0,90	258	241	2	12,7	10,8	10 : e
0,22	140	114					1,01	273	259				
1,88	269	259	2	7,25	6,2	8 : c	0,27	194	136	2	12,7	10,8	10 : e
2,30	308	296					0,28	186	137				
0,25	154	124	2	9,5	8,2	8 : d	0,90	258	241	2	12,7	10,8	10 : e
2,55	373	389					1,01	273	259				
0,25	171	136	2	12,7	11,8	8 : e	0,27	194	136	2	12,7	10,8	10 : e
0,28	183	141					0,28	186	137				
0,74	271	218	2	12,7	11,8	8 : e	0,90	258	241	2	12,7	10,8	10 : e
2,16	407	454					1,01	273	259				
0,33	229	213	4	6,8	4,9	9 : a	0,33	229	213	4	6,8	4,9	9 : a
0,36	225	215					0,36	225	215				
0,50	236	225	4	6,8	4,9	9 : a	0,50	236	225	4	6,8	4,9	9 : a
1,40	284	287					0,50	236	225				
5,01	497	536	4	8,4	7,2	9 : b	5,01	497	536	4	8,4	7,2	9 : b
0,30	237	221					0,30	237	221				
0,46	256	237	4	8,4	7,2	9 : b	0,46	256	237	4	8,4	7,2	9 : b
1,28	361	320					1,28	361	320				
5,18	668	715	4	11,1	10,0	9 : c	5,18	668	715	4	11,1	10,0	9 : c
0,21	254	220					0,21	254	220				
4,65	755	845	4	11,1	10,0	9 : c	4,65	755	845	4	11,1	10,0	9 : c
0,21	254	220					0,21	254	220				

¹ Berechnet nach Fischer.

² Berechnet nach den Regressionskonstanten.

³ Bezieht sich auf Johansson's Bezeichnungen im Skand. Arch. Physiol. 14, S. 60 (1903).

s ist dann $= w + v \cdot A$, wobei w und v Konstante sind und A die ausgeführte Arbeit¹. Die Konstante t ist indes von der Ausgangslage, dem Anfangsabstand d , abhängig, von welchem die Arbeit ausgeführt wird. Nach dem, was im vorhergehenden Abschnitt gezeigt wurde, ist deshalb der Gedanke sehr naheliegend, daß der Energieumsatz bei positiver Muskelarbeit durch eine multiple Regressionsgleichung ersten Grades vom folgenden Typus wiedergegeben werden könnte.

$$U = k_1 + k_2 T_m Z + k_4 A.$$

In dieser Gleichung sind k_1 , k_2 und k_4 Konstanten, T_m die während der Arbeit herrschende Durchschnittsspannung, Z die Zeit und A die Arbeit. Es ist leicht verständlich, daß $A = T (l_a - l_c) = F \cdot (d_a - d_c)$; F , M und T haben hier dieselbe Bedeutung wie im früheren; l_a , d_a sind die Länge des Muskels, resp. die Distanz d bei Beginn der Arbeit; l_c , d_c die entsprechenden Längen bei Ende der Arbeit. Die Durchschnittsspannung für Arbeiten von verschiedenem Weg, und mit Ausgang von verschiedenen Anfangsabständen d läßt sich aus Tabelle 5, Tabelle 2 und Abb. 5 leicht berechnen. Die Resultate sind in Tabelle 7 zusammengestellt.

In Tabelle 8 sind alle von *Johansson* ausgeführten Versuche mit positiver Arbeit zusammengestellt. Dabei waren 2 Versuchspersonen, J. und K., verwendet worden. In Tabelle 8 sind auch die vorkommenden maßgebenden Größen angeführt. Aus dieser Tabelle wurden hier in entsprechender Weise wie für statische Arbeit Durchschnittszahlen, Dispersionen und Korrelationskoeffizienten berechnet, die in Tabelle 9 zusammengestellt sind.

Tabelle 9. Positive Arbeit. Korrelationskoeffizienten usw.

	Versuchsperson J.		Versuchsperson K.	
	I.	II.	I.	II.
M_1	590,927	590,927	356,273	356,273
M_2	24,914	20,509	12,966	9,592
M_3	6,3636	6,3636	4,7576	4,7576
r_{12}	0,9188	0,9164	0,9225	0,9275
r_{13}	0,7786	0,7786	0,9476	0,9476
r_{23}	0,4926	0,4875	0,7847	0,7904
$r_{12 \cdot 3}$	0,9802	0,9797	0,9034	0,9121
$r_{13 \cdot 2}$	0,9491	0,9497	0,9349	0,9367
$r_{23 \cdot 1}$	-0,8995	-0,8998	-0,7258	-0,7411
$\sigma_1 \cdot 23$	52,618	53,160	42,811	40,916
$\sigma_2 \cdot 13$	4,383	3,698	3,3588	2,4095
$\sigma_3 \cdot 12$	1,0656	1,0635	0,94696	0,92372

¹ *Johansson* und *Koraen*, Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **14**, 76 (1903).

I. Die Werte von T_m beziehen sich auf einen resultierenden Muskel mit dem Verlauf des M. brachialis.

II. Die Werte von T_m , nach den Regressionskonstanten bei statischer Arbeit berechnet.

Für T_m , nach I in obiger Tabelle berechnet, sind die Regressionsgleichungen:

$$U = -0,47 + 11,77 T_m Z + 46,87 A \quad (J)$$

$$U = +5,89 + 11,51 T_m Z + 42,27 A \quad (K)$$

Für T_m nach II in obiger Tabelle berechnet:

$$U = -0,02 + 14,08 T_m Z + 47,47 A \quad (J)$$

$$U = +5,55 + 15,49 T_m Z + 42,49 A \quad (K)$$

Wie aus Tabelle 9 ersichtlich, bleiben die Dispersionen nach der einen wie nach der anderen Berechnungsmethode praktisch genommen gleich. Die Konstante k_4 ist gleichfalls unverändert, die Konstante k_2 dagegen erhält natürlich je nach der Berechnungsart verschiedene Werte, da ja die absoluten Spannungswerte dabei verschieden vorausgesetzt werden. In Tabelle 8 findet man nun neben den beobachteten Werten für die Kohlensäureproduktion auch die nach Fall II berechneten. Die Übereinstimmung ist zufriedenstellend.

Über negative Arbeit liegen von *Johansson* und *Koraen*¹ sowie von *Hammarsten*² ausgeführte Untersuchungen vor. Unter den verschiedenen Versuchsserien muß gleichwohl eine gewisse Ausmusterung vorgenommen werden. Schon *Johansson* weist darauf hin, daß der Energieumsatz in Serie 5 zu niedrig bestimmt zu sein scheint, und daß die Resultate der Serie 9 anscheinend nicht einheitlich sind. Es schien mir deshalb am richtigsten zu sein, diese beiden Serien bei den Berechnungen auszuschließen.

Es liegt nahe, zu untersuchen, ob der Energieumsatz bei negativer Arbeit nicht durch eine multiple Regressionsgleichung ersten Grades vom selben Bau wie die für positive Arbeit wiedergegeben werden kann. Da bei der Versuchsperson K. nur die Spannung und die Zeit variierte, aber nicht die Größe der Arbeit, kann die Versuchsserie 6 nicht für den hier in Rede stehenden Zweck angewendet werden. Es bleiben also die Versuchspersonen J. und H. übrig. In Tabelle 10 sind, in ähnlicher Weise wie bei positiver Arbeit, die einander entsprechenden Werte für den Energieumsatz, für die mittlere Spannung T_m nach den Regressionskonstanten in Tabelle 5 berechnet, für Zeit und für Arbeit zusammengestellt. Aus dieser Tabelle werden dann die erforderlichen Durchschnittszahlen, Dispersionen und Korrelationskoeffizienten berechnet, und in Tabelle 11 zusammengestellt.

¹ *Johansson* und *Koraen*, Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **13**, 240 (1902).

² *Hammarsten*, Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **26**, 212 (1912).

Tabelle 10. *Negative Arbeit.*

Zeit in Sek.	Versuchsperson H. ¹				Versuchsperson J. ²					
	CO ₂ · 10 ⁻⁴ g		A mkg	T _m kg	Zeit in Sek.	CO ₂ · 10 ⁻⁴ g		A mkg	T _m kg	Reihe ³
	obs.	ber.				obs.	ber.			
1,3	170	102	4,5	3,1	1,0	230	200	8	6,0	
1,1	170	92			0,9	180	195			
3,7	200	216			0,9	230	195			
3,9	260	226			3,4	310	326			
7,1	380	379			3,4	340	326			
7,3	350	388			3,4	310	326			
					7,4	550	535			
1,2	270	263	9,5	6,6	7,5	560	540	4	4,9	8
1,2	280	263			7,5	520	540			
4,0	470	548			0,7	103	104			
3,6	470	507			1,7	127	147			
6,9	840	842			1,7	140	147			
6,9	700	842			1,7	144	147			
7,2	800	873			1,7	144	147			
1,1	380	410	14,4	10,0	1,0	372	371	15	10,8	10
1,1	400	410			2,0	445	465			
1,5	500	471								
3,8	810	825								
7,1	1370	1333								
7,3	1410	1364								

Tabelle 11. *Negative Arbeit. Korrelationskoeffizienten usw.*

	Versuchsperson J.	Versuchsperson H.
M ₁	304,07	538,42
M ₂	18,215	26,2758
M ₃	7,8667	9,4684
r ₁₂	0,9146	0,9692
r ₁₃	0,5684	0,6188
r ₂₃	0,2082	0,4561
r _{12 · 3}	0,9895	0,9827
r _{13 · 2}	0,9558	0,8062
r _{23 · 1}	-0,9369	-0,7423
σ _{1 · 23}	18,140	52,053
σ _{2 · 13}	2,0618	3,4383
σ _{3 · 12}	0,9444	2,0710

¹ Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) 26, 220 (1912).² Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) 13, 244 (1902).³ Bezieht sich auf *Johanssons* Versuchsbezeichnungen.

Die Regressionsgleichungen für negative Arbeit sind also:

$$U = 1,07 + 8,71 T_m Z + 18,36 (-A) \quad (J)$$

$$U = -51,23 + 15,14 T_m Z + 20,26 (-A) \quad (H)$$

Die aus den Formeln berechneten und die beobachteten Werte für die Kohlensäureproduktion sind nebeneinander in Tabelle 10 zu finden. In Tabelle 12 werden nun die Werte zusammengestellt, die für die verschiedenen Konstanten bei verschiedenen Arbeitsformen und verschiedenen Versuchspersonen erhalten wurden.

Tabelle 12.

	Konstante k_2			Konstante k_4		
	Versuchsperson J.	Versuchsperson K.	Versuchsperson H.	Versuchsperson J.	Versuchsperson K.	Versuchsperson H.
Statische Arbeit	9,94	9,94	9,74	—	—	—
Positive Arbeit	14,08	15,49	—	47,47	42,49	—
Negative Arbeit	8,71	9,20 ¹	15,14	18,36	—	20,26

Was die Konstante k_2 betrifft, so weist sie für die verschiedenen Arbeitsformen ziemlich kleine Variationen auf. Es scheint, als ob k_2 bei positiver Arbeit vielleicht etwas größer wäre als bei statischer, und daß die Differenz gegen negative noch größer wäre. Das vorliegende Material gestattet indes keine Entscheidung, ob ein solcher Unterschied wirklich vorliegt, er liegt hier jedenfalls vollkommen innerhalb der Fehlergrenzen. In diesem Zusammenhang mag es am Platze sein, sich daran zu erinnern, daß *Johansson* die Arbeitsmaschine allerdings empirisch graduiert hatte, aber nicht in jedem Fall die durch die Belastung verursachten Variationen der Kraft, wie sie sich in den Handgriffen zeigt, kontinuierlich messen und verfolgen konnte². Die Einwirkung der Friktion z. B. könnte gerade eine solche Variation der Spannung bei den verschiedenen Arbeitsformen geben, wie sie das Verhalten der Konstante k_2 scheinbar zeigt.

Viel bemerkenswerter ist das Verhalten der Konstante k_4 bei positiver und bei negativer Arbeit. Im ersteren Falle ist sie im Durchschnitt ungefähr 45, im letzteren ungefähr 19. Um eine Arbeit von +1 mkg auszuführen, ist also eine Energieentwicklung erforderlich, die $45 \cdot 10^{-4}$ g CO₂ entspricht, für eine Arbeit von -1 mkg dagegen $19 \cdot 10^{-4}$ g. *Johansson*³ fand bei der Analyse einiger speziell zu diesem Zweck angeordneter Versuche, daß per Meterkilogramm positive Arbeit $38 \cdot 10^{-4}$ g CO₂ produziert wurden, ein Resultat, das also gut mit dem obigen, an

¹ Aus dem einzigen von K. ausgeführten Versuch berechnet. (Reihe 6.)

² Gegenwärtig werden Anstalten getroffen, um die Arbeitsmaschine von *Johansson* in dieser und gewissen anderen Beziehungen zu komplettieren. Hierüber soll in einem späteren Aufsatz berichtet werden.

³ *Johansson* und *Koraen*, Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) 14, 77 (1903).

einem größeren Material berechneten Wert übereinstimmt. Bei negativer Arbeit kommt *Johansson*¹ nach Erörterung der Frage zu der Ansicht, es ließe sich allerdings nicht absolut bestreiten, daß negative Arbeit mit einer gewissen Kohlensäureproduktion über die hinaus verbunden ist, welche der Aufrechterhaltung des Kontraktionszustandes entspricht, daß diese Produktion aber jedenfalls äußerst unbedeutend sei ($2-3 \cdot 10^{-4}$ mkg). *Johansson* stellte sich vor, daß die bei negativer Arbeit entstandene Veränderung in der Form des Muskels einzig und allein unter Einwirkung der äußeren Kraft geschähe, was unbestreitbar sehr naheliegend ist. Ein spezieller, über das für die Aufrechterhaltung des Spannungszustandes Notwendige hinausgehender Energiezuschuß von seiten des Muskels wäre nicht erforderlich. Die hier verwendete Berechnungsmethode zeigt, daß das nicht der Fall sein kann. Negative Arbeit fordert vom Muskel — ebenso wie die positive — einen aktiven Tätigkeitszustand.

Johanssons Material ist übrigens nicht das einzige, das ein solches Resultat gibt. *Chauveau*² führte Arbeitsversuche aus, die im Treppengehen und Treppensteigen mit konstanter Geschwindigkeit bestanden. Der für die Arbeit erforderliche Energiezuschuß ($U_1 - q$) für das Hinabsteigen (die negative Arbeit) verhält sich dabei als Durchschnittszahl dreier Versuche zum positiven wie 52 zu 100. In einer aus einer negativen und einer positiven Phase bestehenden Arbeit sollte sich der Energieumsatz unserer Ansicht nach zwischen den beiden Phasen ungefähr zueinander verhalten wie $\frac{k_2 \cdot TZ + 19 (-A)}{k_2 \cdot TZ + 45 (+A)}$. Wenn die Arbeit nun in der kürzestmöglichen Zeit ausgeführt wird, würde sich dieses Verhältnis dem Wert $19/45 = 0,42$ nähern. Wenn dieselbe Arbeit dagegen durch eine beträchtliche Zeit ausgeführt wird, würde sich das Verhältnis 1 nähern. Die statische Komponente würde dann so vorherrschend werden, daß der Unterschied in der Energieabgabe für die Arbeit selbst keine wesentliche Rolle spielen würde. *Chauveau* führte nun auch Versuche mit Treppensteigen bei verschiedenen Geschwindigkeiten aus, aber mit derselben äußeren positiven und negativen Arbeit. Er fand dabei, daß der Unterschied in der Energieabgabe zwischen Hinauf- und Hinuntergehen nicht konstant war, was ihm schwer erklärlich war, da es nicht mit dem übereinstimmte, was er aus theoretischen Gründen erwartet hatte. Unserer Ansicht nach liegt in diesem Resultat nichts Überraschendes oder Bemerkenswertes. Das Produkt TZ bekommt nämlich bei geänderter Geschwindigkeit einen anderen Wert, der sich mangels näherer Analyse des Zeitverlaufes der verschie-

¹ *Johansson* und *Koraen*, Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **13**, 249 (1902).

² *Chauveau*, C. r. Acad. Sci. **122**, 113 (1896).

denen Phasen beim Treppengehen nicht berechnen läßt. Bei geringerer Geschwindigkeit dagegen soll sich — wie oben betont — das Verhältnis zwischen den Energieausgaben für die negative und positive Phase steigern. Es zeigt sich, daß dies auch der Fall ist. Das Verhältnis zwischen der Sauerstoffaufnahme beim Treppauf- und -abwärtsgehen ($U_1 - q$) in einer Minute 50 Sekunden, 2 Minuten 35 Sekunden resp. 3 Minuten 20 Sekunden wird nämlich in derselben Reihenfolge $968/1971 = 0,49$, $1161/2005 = 0,58$ und $1766/2292 = 0,77$. *Charvearus* Untersuchungen stimmen also sehr gut mit den Resultaten überein, die aus *Johanssons* Untersuchungen abgeleitet werden können. *Fenn*¹ hat später an herausgeschnittenen Muskeln gezeigt, daß über die für das Halten eines Gewichts (statische oder isometrische Arbeit) gebildete Wärme hinaus bei negativer Arbeit eine Wärmemenge entsteht, die ungefähr halb so groß ist wie diejenige, die bei einer gleich großen positiven Arbeit gebildet wird.

Der Energieprozeß im Muskel steht deshalb deutlich einerseits im Zusammenhang mit der Entwicklung von Spannung durch eine gewisse Zeit, andererseits mit der Arbeitsmenge, ob sie nun positiv oder negativ ist. Die erstere Phase kann ohne die letztere vorkommen — statische Arbeit. Da eine Arbeit, ob positiv oder negativ, eine durch eine gewisse Zeit entwickelte Spannung voraussetzt, kann die letztere Phase indes nur zusammen mit der ersteren vorkommen. Es erscheint mir nicht unbegründet, anzunehmen, daß der Unterschied in der Konstante k_4 , der bei negativer und positiver Arbeit vorhanden ist, dahin deuten würde, daß k_4 tatsächlich keine einheitliche Konstante ist. Wenn ein Körper mit sehr großer Friktion eine schiefe Ebene hinaufgebracht wird, besteht die Arbeit einerseits darin, die Friktion, andererseits die Komponente der Schwere zu überwinden. Wird er die Ebene hinuntergeschleppt, so hängt die Kraft von dem Unterschiede zwischen diesen Größen ab. In ähnlicher Weise könnte man sich *et. paribus* vorstellen, daß sich die Muskelarbeit einerseits auf einen Mechanismus bezieht, dessen Aufgabe es ist, der äußeren Kraft entgegenzuarbeiten, unabhängig davon, ob die Arbeit positiv oder negativ ist, sowie eine andere gleichfalls der ausgeführten Arbeit proportionale Energiemenge, die von der Richtung der Arbeit unabhängig ist. In Ziffern würde sich bei dem in Rede stehenden Falle die Sache ungefähr folgendermaßen zeigen: bei positiver Arbeit $k_4 = (12 + 32) \cdot 10^{-4}$ g CO₂, bei negativer $(12 - 32) \cdot 10^{-4}$ g per Meterkilogramm ausgeführte Arbeit.

Bei positiver Arbeit gelang es nicht, das Vorhandensein einer der Konstante k_3 bei statischer Arbeit entsprechenden Größe nachzuweisen. Die gefundenen Werte für die Korrelationskoeffizienten sind zu klein, um sichere Schlüsse zu erlauben. Es muß gleichwohl bis auf weiteres

¹ *Fenn*, J. of. Physiol. 58, 175 u. 373 (1923).

aus anderen Ursachen als wahrscheinlich angesehen werden, daß ein solcher Faktor auch in der Gleichung für dynamische Arbeit vorkommen dürfte, und daß also der Energieumsatz auch da größer ist, wenn die Arbeit bei einer größeren Verkürzung des Muskels ausgeführt wird. Die vollständigere Gleichung für Arbeit ist deshalb wahrscheinlich zu schreiben:

$$U = k_1 + k_2 TZ + k_3 Tr + k_4 A \text{ oder}$$

$$U = k_1 + k_2 TZ + k_3 F \left(d_0 - \frac{d_a + e}{2} \right) + k_4 F (d_a - d_e).$$

Nur besonders zu diesem Zweck ausgeführte Untersuchungen dürften die endgültige Entscheidung geben können.

Im vorhergehenden wurde gezeigt, daß sich in den Muskeln ein an die Arbeit geknüpfter Energieprozeß zu dem für die Aufrechterhaltung der Spannung erforderlichen summiert. Sie scheinen nebeneinander vor sich zu gehen, anscheinend ohne sich in ihrem energetischen Verlauf zu beeinflussen. Dies scheint indes ein Verhalten von generellerer Bedeutung zu sein. Einleitungsweise wurde gesagt, daß *Johansson* den Energieumsatz gleich dem Grundumsatz $+ N \cdot p$ fand, wobei p die für eine gewisse Arbeitsleistung erforderliche Energie bedeutet, und N die Anzahl der Leistungen $U = q + N \cdot p$. In einer Untersuchungsreihe, die Versuche mit Arbeit bei nüchternem Magen oder bei einer kontinuierlichen Zufuhr von Zucker oder Eiweiß umfaßte, fand er¹:

g CO ₂ per Stunde	Bei Ruhe	Bei Arbeit ($q + N \cdot p$)
Bei nüchternem Magen	22,2	22,3 + N · 0,0556
„ Zufuhr von Zucker	34,0	34,2 + N · 0,0557
„ „ „ Eiweiß	26,8	25,6 + N · 0,0567

Man sieht also, daß die Zufuhr von Eiweiß und Zucker bei Ruhe genau dieselbe Zunahme des Grundumsatzes hervorruft wie bei Arbeit, und im letzteren Falle überhaupt nicht auf die für jede einzelne Leistung erforderliche Energiemenge einwirkt. Diese bemerkenswerte Tatsache wurde merkwürdigerweise im allgemeinen in der Literatur nicht beachtet. Jeder Prozeß scheint einen ganz geschlossenen energetischen Verlauf darzustellen, der unabhängig vom anderen vor sich geht. In dem zitierten Beispiel kann man annehmen, daß die mit der Nahrungszufuhr zusammengehörigen energetischen Vorgänge sich an anderen Stellen als in den Muskeln abspielen. Es besteht aber kein Hindernis, in den Muskeln selbst mehrere, in ähnlicher Weise voneinander unabhängige Mechanismen anzunehmen. Es erscheint nicht unwahrscheinlich, daß die bei Körpertätigkeit gemessene Energiemenge tatsächlich eine Summe darstellt, die sich auf eine große Anzahl voneinander wesentlich unabhängiger Teile aufteilen läßt. Dies gibt seinerseits

¹ *Johansson* und *Koraen*, Skand. Arch. Physiol. 13, 267 (1902).

Anlaß zu der Vermutung, daß es berechtigt sei, auf das Vorhandensein einer mindestens entsprechenden Anzahl verschiedener energetischer Prozesse zu schließen, wenn man in einem untersuchten Falle gewisse, in solcher Weise voneinander unabhängige Faktoren in einem komplizierteren energetischen Verlauf aufweisen kann. Wenigstens als Arbeitshypothese dürfte diese Ansicht zulässig sein, da sie in gewissen Fällen geeignet zu sein scheint, die Analyse und Untersuchung gewisser komplizierterer energetischer Vorgänge zu erleichtern.

Zusammenfassung.

Johansson hat gezeigt, daß der Energieumsatz bei Arbeit durch die Gleichung $U = s + tZ$ wiedergegeben werden kann, wobei s und t Konstanten sind, und Z die Zeit, durch welche die Kontraktion anhält. Bei statischer Arbeit erhielten s und t für jede untersuchte Stellung verschiedene Werte und wuchsen proportional mit der Größe der Belastung. In der vorliegenden Arbeit wurde nun gezeigt, daß man statt eines Komplexes von anatomischen Muskeln, welche die äußere Belastung tragen, einen resultierenden „energetischen“ Muskel einführen kann, wodurch der Gleichung *Johanssons* bei statischer Arbeit die generellere Form gegeben werden kann:

$$U = k_1 + k_2 TZ,$$

in der k_1 und k_2 Konstanten sind, T die Muskelspannung und Z die Zeit. Ferner wurde gezeigt, daß der Energieumsatz auch davon abhängt, bei welcher Verkürzung die Spannung sich entwickelt, und daß er der Größe Tr approximativ proportional ist, wobei $r = l_0 - l_1$ und l_0 die Ruhelänge des Muskels ist. Bei statischer Arbeit wird also

$$U = k_1 + k_2 TZ + k_3 Tr.$$

Bei Unterhaltung einer Spannung von 1 kg durch 1 Sekunde ergibt sich $0,45 \cdot 10^{-4}$ g CO_2 , was bei Kohlehydratverbrennung $1,15 \cdot 10^{-4}$ Cal. entspricht, oder per Stunde 0,414 Cal.

Bei positiver Arbeit, Heben eines Gewichtes, hatte *Johansson* gefunden, daß die Konstante s proportional der Größe der Arbeit wächst. Im vorliegenden Aufsatz wurde gezeigt, daß folgende Beziehung für positive (+ A) wie für negative (— A) Arbeit gilt.

$$U = k_1 + k_2 TZ + k_3 Tr + k_4 (\pm A).$$

Bei positiver Arbeit wird per Meterkilogramm $45 \cdot 10^{-4}$ g CO_2 gebildet, was befriedigend mit den von *Johansson* gefundenen $38 \cdot 10^{-4}$ g übereinstimmt. Dagegen ist die Konstante k_4 bei negativer Arbeit nicht, wie man vielleicht hätte erwarten können, Null, sondern beträgt ungefähr die Hälfte des Wertes für positive Arbeit ($19 \cdot 10^{-4}$ g CO_2). Die Konstante k_2 hat bemerkenswerterweise innerhalb der Fehler-

grenzen bei allen drei Arbeitsformen denselben Wert. Der Faktor k_3Tr war nur bei statischer Arbeit vollständig sicher nachweisbar, dürfte aber wahrscheinlich auch bei den beiden anderen Arbeitsformen gelten.

Es dürfte nicht eben häufig vorkommen, daß eine experimentelle Untersuchung noch nach 30 Jahren so aktuellen Forderungen an Anlegung und Ausführung entspricht, daß die Beobachtungen in unveränderter Form neuerlicher Bearbeitung mit Ausgang von teilweise neuen Gesichtspunkten unterworfen werden können. Daß die von *Johansson* ausgeführten Versuchsserien einen tieferen Einblick in die Energetik der Muskel geben als andere vorliegende Serien, beruht offenbar außer auf der Genauigkeit der Beobachtungen auf den experimentellen Anordnungen.

Johanssons Arbeitsmaschine ermöglicht in einfacher Weise eine systematische Variation der auf den Energieumsatz einwirkenden Faktoren unabhängig voneinander (Spannung, Verkürzungsgrad, Zeitdauer, Arbeitsform: statische, positive oder negative Arbeit). Die leicht definierbare äußere Arbeit bezieht sich auf einen ebensogut definierten Tätigkeitszustand einer bestimmten Muskelgruppe, von einem Umfang der durch Variierung der angeführten Faktoren in weiten Grenzen nicht beeinflußt wird, und von guter Überblickbarkeit der mechanischen Verhältnisse. Dies wird nicht mit Apparaten erreicht, die nach den Modellen der im täglichen Leben vorkommenden Arbeitsmaschinen, z. B. Fahrrad- und Drehergostaten, beweglichen Treppen usw. konstruiert sind. Diese Arbeitsmaschinen bieten, obgleich sie in ihrer Art „natürlicher“ sind, für die in Rede stehenden experimentellen Zwecke sehr komplizierte Verhältnisse.

Bei der hier publizierten Bearbeitung ergab sich also, daß *Johanssons* Arbeitsmaschine ein nicht genügend beachtetes und ausgenutztes Hilfsmittel für das Studium des Energieumsatzes bei Muskelarbeit bieten dürfte.
