(Aus dem physiol. Institut der Universität Marburg.)

Über Summation von Zuckungen.

Von

D. Ackermann,

Assistent am physiol. Institut der Universität Marburg.

(Mit 10 Textfiguren.)

In seinen Beiträgen zur Lehre von der Summation der Zuckungen¹⁾ hat F. Schenck eingehend die Resultate analysiert, die man erhält, wenn man einen Muskel während des Verlaufes einer einfachen Zuckung nochmals reizt. Er ist dabei zu dem Schluss gekommen, dass bei Anwendung des isotonischen Verfahrens mit grosser Last die Summationskurve höher steigt, als wenn der Muskel wenig zu heben hat. Demgegenüber fand er das Umgekehrte, wenn nicht die Belastungs-, sondern die Spannungskurve gezeichnet wurde; hier zeigte sich nämlich hinsichtlich der Höhe der Summationskurve eine geringe Anfangsspannung günstiger als eine grosse.

Was ferner den Moment angeht, in dem der zweite Reiz zu erfolgen hat, um eine möglichst ausgiebige Summation zu bewirken, so ergab sich als Optimum in dieser Hinsicht der Augenblick während oder kurz vor der höchsten Erhebung der ersten Einzelzuckungskurve resp. der stärksten Kontraktion oder grössten Spannung des Muskels nach einmaliger Reizung, wie das ja auch von vornherein zu erwarten war.

Um einen Maassstab für die Ausgiebigkeit der einzelnen Summationen in den verschiedenen Fällen, mit andern Worten für die Höhe der Summationskurve an irgendeinem Punkte zu gewinnen, wurden jedesmal noch die beiden Reize einzeln wirken gelassen, so dass ausser der Summationskurve zwei gleich grosse Einzelzuckungskurven nebeneinander auftraten. Die Summe der Ordinaten der Einzelzuckungskurven an irgendeinem Punkte diente jetzt als Maass-

1) Pflüger's Arch. Bd. 96 S. 399.

stab für die zugehörige Ordinate der Summationskurve. War die Wirkung des Summationsreizes eine grosse, so ergaben sich die Ordinaten der Summationskurve grösser als die Summe der betreffenden Ordinaten der Einzelzuckungen, war der Effekt ein geringer, so blieben jene Ordinaten hinter dieser Summe zurück.

Diese Untersuchungen beschränkten sich einstweilen auf die Summation zweier Zuckungen. Auf Veranlassung von Herrn Professor Schenck habe ich es nun unternommen, festzustellen, wie die Verhältnisse sich gestalten, wenn man eine Reihe von Reizen in gleichen Intervallen von maximaler Grösse auf den Muskel wirken lässt.

Da, wie schon oben bemerkt, hinsichtlich der Erzielung eines grossen Summationseffektes die Bedingungen am günstigsten sind, wenn der zweite Reiz auf oder kurz vor der Höhe der ersten Kurve einsetzt, habe ich meine Untersuchungen auf diesen Fall beschränkt und bin bei Summation von drei und vier Reizen dann so verfahren, dass die Intervalle, in denen die Reize aufeinander folgten, gleich der Zeit oder noch etwas kleiner als die Zeit gemacht wurden, die zwischen dem Auftreten des Fusspunktes und des Gipfels der ersten Einzelzuckungskurve verstreicht.

Die Anordnung der Versuche war im wesentlichen dieselbe, wie die in der oben zitierten Arbeit von Schenck. Nur war für vier primäre Stromkreise gesorgt worden, die nacheinander durch die sich bewegende Trommel geöffnet werden konnten. Die Drähte jedes einzelnen dieser Stromkreise liefen in gleicher Windungszahl um ein und dieselbe Rolle, standen aber untereinander nicht in Verbindung. Diese primäre Rolle nun befand sich an dem einen Ende eines Schlittens befestigt, auf dem eine sekundäre Rolle verschoben werden konnte. Die beiden Drähte der sekundären Rolle führten zu dem Nerven eines Nervmuskelpreparates. Durch passende Verstellung der Stifte, welche die primären Ströme öffneten, liessen sich die Reizintervalle beliebig gross machen. Die Reizung war stets eine maximale.

Ein Versuch gestaltete sich nun in der Regel folgendermaassen: Es werden nacheinander die Kurven von vier Einzelzuckungen aufgezeichnet, und zwar in einer solchen Entfernung voneinander, dass immer eine neue Zuckung in dem Moment beginnt, wo die Kurve der vorhergehenden ihren Gipfel erreicht hat. Daran schliesst sich jetzt eine Summation aus dem ersten und zweiten, dann eine solche aus dem ersten, zweiten und dritten und schliesslich eine aus allen vier Reizen.

Über die Benennung der einzelnen Kurven sei zum besseren Verständnis des Späteren noch folgendes gesagt: Ich bezeichne als Ausgangskurve diejenige, auf die durch einen weiteren Reiz eine Kurve aufgesetzt wird, als aufzusetzende Kurve die, welche man gewinnt, wenn man jenen Reiz noch einmal für sich allein wirken lässt, während die bei der Summation erhaltene Kurve Summationskurve heissen soll. So ist z. B. bei einer Summation mit vier Reizen die Ausgangskurve selbst eine Summationskurve aus den drei ersten Reizen; die aufzusetzende Kurve ist die Einzelkurve des vierten Reizes. Nur bei der Summation von zwei Reizen ist sowohl die Ausgangskurve wie die aufzusetzende Kurve die einer Einzelzuckung.

Den grössten Teil der Versuche habe ich am Gastrocnemius des Frosches bei indirekter Reizung durchgeführt.

Ich gehe nun dazu über, die dabei erzielten Ergebnisse zu erläutern.

Summationen isometrischer Zuckungen des Gastrocnemius.

Es möge hier zunächst geschildert werden, wie die Verhältnisse sich bei Anwendung einer geringen Anfangsspannung gestalten. F. Schenck hatte den Nachweis geführt, dass bei Summation zweier isometrischer Zuckungen mit kleiner Anfangsspannung die Ordinaten der Doppelzuckungskurve immer grösser als die Summe der entsprechenden Ordinaten der beiden Einzelzuckungskurven sind, wenn die zweite Reizwirkung auf dem Gipfel der ersten Einzelzuckungskurve einsetzt. Es hat sich nun ergeben, dass dieser Satz seine Gültigkeit behält, wenn die Ausgangskurve statt eine Einzelzuckung zu sein, eine solche ist, die selbst erst durch Summation erhalten wurde. Mit andern Worten: bei Summationen isometrischer Zuckungen mit geringer Anfangsspannung sind die Ordinaten der Summationskurve grösser als die Summe der Ordinaten der aufzusetzenden und der ihr zugehörigen Ausgangskurve.

Dieser Satz gilt durchgehends, allerdings ist für den Abschnitt der Summationskurve, der dem Anfangsteil der aufzusetzenden entspricht, sowie für den letzten Teil des Abstieges der besagte Überschuss nicht vorhanden.

Doch noch etwas weiteres hat sich ergeben, nämlich: die Differenz zwischen der Ordinate der Summationskurve und der zugehörigen Ordinatensumme nimmt häufig mit jeder neuen Summation zu. Misst man beispielsweise in der obersten bei 10 g Anfangs-

Fig. 1.

spannung gezeichneten Kurvenserie der Fig. 1 an den Stellen, wo die einzelnen aufzusetzenden Kurven ihre Gipfel haben, jedesmal die Ordinate der Summationskurve, sowie die Summe der zugehörigen Ordinaten der Ausgangskurve und der aufzusetzenden Kurve aus, so findet man nach der ersten Summation die Kurve um $\frac{1}{10}$, nach der zweiten um $\frac{4}{10}$, nach der dritten um $\frac{5}{10}$ höher als die betreffende Ordinatensumme. Ein ähnliches Beispiel bietet auf Fig. 1 die dritte Kurvenserie, die gleichfalls bei einer Anfangsspannung von etwa 10 g gezeichnet ist.

Dieses Ansteigen findet sich nun freilich nicht immer. Nicht selten, wie z. B. bei der Kurvenserie Fig. 2, bleibt die Erhebung der Summationskurve über die Ordinatensumme sich jedesmal gleich; eine andere Erscheinung aber ist solchen Kurven mit den oben besprochenen gemeinsam; der Abstieg nämlich verspätet sich mit jeder neuen Summation mehr gegenüber dem der daruntergezeichneten Einzelzuckungskurve. Man sieht somit, dass bei Summationen mehrerer isometrischer Zuckungen mit geringer Anfangsspannung die Bedingungen zur Erzielung einer ausgiebigen Kurve, wenigstens was deren Abstieg anbetrifft, immer günstiger werden, je mehr Zuckungen summiert sind.

Über die Resultate, die die Summation mehrerer isometrischer Zuckungen mit grosser Anfangsspannung ergibt, kann ich mich kürzer fassen. Schenck fand in diesem Falle die Ordinaten der Doppelzuckungskurve immer kleiner als die Summe der Einzelzuckungsordinaten. Dies Verhältnis bleibt nun auch bestehen, wenn mehrere Zuckungen summiert werden (siehe die zweite und vierte Kurvenserie auf Fig. 1), ja, es kommt sogar vor, dass die Ordinate der Summationskurve nach jeder neuen Summation um einen immer grösseren Betrag hinter der in

Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 4.

Rede stehenden Ordinatensumme zurückbleibt, so dass also bei hoher Anfangsspannung, gerade umgekehrt wie bei niedriger, jede neue Reizung eine im Verhältnis zur vorigen weniger ausgiebige Summationswirkung hat.

An dieser Stelle sei noch eine weitere Beobachtung mitgeteilt, die an isometrischen Summationszuckungen gemacht wurde. Zeichnet man nämlich, wie dies in Fig. 3 geschehen ist, übereinander die Kurven von vier Summationsreizen, und zwar jedesmal mit anderer Anfangsspannung, so stellt sich folgendes heraus: Die bei höherer Anfangsspannung gewonnene Kurve verläuft niedriger als die mit niedriger Anfangsspannung gezeichnete, und zwar nicht nur, wenn man ihre Höhe nach der Lage ihrer eigenen Abszisse bemisst, sondern auch beziehentlich der Abszisse der bei geringerer Anfangsspannung gewonnenen Kurve. Es ergibt sich hieraus deutlich, dass der Muskel von einer gewissen Spannung aus sich höher spannt, wenn er den bisherigen Grad von Anspannung aktiv erworben hat, als wenn man ihn nur passiv so weit spannte. Mit andern Worten: Die aktive Anspannung ist der Erzielung einer hohen Spannung günstig, die passive ungünstig.

Auch Fig. 4 erläutert dies. Hier sind den beiden Summationskurven noch ihre zugehörigen Ausgangskurven und aufzusetzenden Kurven beigelegt. —

Interessant ist ferner, dass die Summationskurve im Falle der geringen Anfangsspannung ihren Gipfel früher erreicht als bei hoher, ebenso wie umgekehrt mit zunehmender Anfangsspannung der Abstieg weniger steil verläuft und später liegt (siehe Fig. 3). Es spricht sich auch hierin der Vorzug, den die geringe Anfangsspannung vor der hohen voraus hat, und damit eine gewisse Zweckmässigkeit aus, denn im Zustande der geringen Anfangsspannung, in dem sich der ruhende Muskel im unverletzten Organismus ja stets befindet, hat er die besten Bedingungen, schnell das Maximum seiner Spannung zu erreichen, schnell aber auch wieder in den Zustand der Ruhe zurückzukehren.

Summationen isotonischer Zuckungen des Gastrocnemius.

Belastet man den Muskel nur wenig, so erhält man auch bei Summation mehrerer Zuckungen nie eine Erhebung der Summationsordinaten über die Ordinatensumme der Ausgangskurve und der aufzusetzenden, im Gegenteil bleibt hier immer die Summationsordinate niedriger. Indessen ist doch insofern eine begünstigende

Fig. 5.

Fig. 6.

Wirkung jeder neuen Zuckung zu bemerken, als der Abstieg der Summationskurve sich um so mehr verspätet, je grösser die Zahl der Reize war; dies zeigt deutlich Fig. 5; beide Kurvenserien sind hier bei 5 g Belastung gezeichnet.

Ganz anders ist dagegen der Verlauf einer isotonischen Summationskurve bei grosser Belastung. Hier erhebt sich bereits bei Anwendung von zwei Reizen die Kurve so hoch, dass ihre Ordinaten jene Ordinatensummen von Ausgangskurve und aufzusetzender überragen; ähnlich nun, wie bei isometrischen Zuckungen mit geringer Anfangsspannung, bleibt auch bei isotonischen mit hoher Belastung im Falle von drei und vier Reizen jenes Verhältnis nicht nur bestehen, sondern es nimmt mit jedem neuen Summationsreiz noch zu. Misst man beispielsweise in Fig. 6 (obere Kurvenserie) auf der Höhe jeder der drei Summationskurven die in Frage stehenden Ordinaten aus, so findet man, dass die erste Summationskurve sich an dem betreffenden Punkte um $\frac{4}{10}$ höher erhebt als die Ordinatensumme ihrer zugehörigen Ausgangskurve und aufzusetzenden Kurve; die zweite Summationskurve bezüglich um $\frac{8}{10}$ und die dritte um $\frac{10}{10}$, d. h. noch einmal so hoch.

Eine Verspätung des Abstieges, wie wir sie bei geringer Belastung überall fanden, tritt bei grösserer Last nicht auf; wohl aber bleibt die Steilheit des Abstieges, die Schenck schon bei der Summation zweier isotonischer Zuckungen mit grosser Belastung beobachtete, auch in unseren Fällen bestehen, auch tritt die dadurch hervorgerufene Kreuzung der Summationskurve mit der letzten Einzelzuckungskurve oft alle drei Male deutlich hervor, wie dies an den Kurvenserien von Fig. 6 und von Fig. 7 oben zu erkennen ist.

Die Veränderung, welche die isotonischen Summationskurven durch Variierung der Last erfahren, ergibt sich auch aus Fig. 7 mit grosser Deutlichkeit.

Versuche mit dem Semimembranosus-Gracilis.

Ich habe nun auch einige Versuche an Doppelpräparaten vom Semimembranosus-Gracilis angestellt, ohne eine wesentliche Abweichung vom Verhalten des Gastrocnemius feststellen zu können; allerdings gelingt es bei einem solchen Präparat schwer, eine gute Kurve zu erhalten, dies hat aber darin seinen Grund, dass ein Semimembranosus-Gracilis-Präparat nur wirklich brauchbar ist, wenn es von ganz frischen, lebhaften Fröschen stammt, die man jedoch nicht immer bekommen kann.

Einige Kurvenserien, die von Semimembranosus-Gracilis-Präparaten gewonnen sind, gebe ich in den Fig. 8—10. Fig. 10 ist mit dem isometrischen Verfahren gewonnen; die dabeistehenden Zahlen

Fig. 7.

Fig. 8.

Fig. 9.

geben die Anfangsspannung an. Fig. 8 stellt Summationskurven isotonischer Zuckungen mit grosser Last dar, während in Fig. 9 Belastungskurven mit geringem Gewicht aufgenommen sind.

Die Resultate der vorstehenden Untersuchung lassen sich nun kurz dahin zusammenfassen:

Wenn man einen Froschmuskel mit verschieden vielen Reizen maximal nacheinander reizt, in Intervallen, die dem Zeitabschnitt zwischen Fusspunkt und Gipfel einer Einzelzuckungskurve entsprechen oder etwas kleiner sind als dieser Zeitabschnitt, so nimmt bei Summationen isometrischer Zuckungen mit geringer Anfangsspannung und isotonischer Zuckungen mit grosser Belastung die Erhebung der Summationskurve über die Summe von Ausgangskurve und aufzusetzender Kurve mit jedem weiteren Reiz zu. Der Abstieg der Summationskurve ist ferner bei isometrischen Zuckungen mit geringer Anfangsspannung jedesmal um etwas mehr verspätet, bei isotonischen Zuckungen mit grosser Belastung stets verfrüht und ziemlich steil.

Bei isometrischen Zuckungen mit grosser Anfangsspannung und bei isotonischen mit geringer Last ist die Summationskurve stets niedriger als jene Ordinatensumme.

Die aktive Anspannung ist der Erzielung einer hohen Spannung durch Summation günstig, die passive ungünstig.

Als Wichtigstes hat sich somit ergeben, dass die Bedingungen für eine ausgiebige Summation nach jedem neuen Reiz günstiger werden, wenn der Muskel eine geringe Anfangsspannung oder eine hohe Belastung hat.

Dies ist für vier Reize nachgewiesen.

Zum Schlusse spreche ich Herrn Professor Schenck für die mir bei dieser Arbeit erwiesene freundliche Unterstützung meinen aufrichtigen Dank aus.