

(Aus dem physiologischen Institut zu Marburg.)

## Über Zuckungssummation bei Krötenmuskeln und bei abgekühlten und erwärmten Froschmuskeln.

Von

Dr. **M. Ishihara** aus Fukuoka, Japan.

(Mit 11 Textfiguren.)

F. Schenck hat bei seinen Untersuchungen über die Summation isometrischer und isotonischer Zuckungen des zimmerwarmen Froschmuskels folgendes gefunden<sup>1)</sup>:

„Bei Summation zweier isometrischer Zuckungen mit kleiner Anfangsspannung sind die Ordinaten der Doppelzuckungskurve immer grösser als die Summen der entsprechenden Ordinaten der beiden Einzelzuckungskurven, wenn die zweite Reizwirkung auf dem Gipfel der ersten Einzelzuckungskurve oder später einsetzt. Bei kleinerem Reizintervall sind jene Ordinaten nur in den späteren Teilen der Doppelzuckungskurve grösser als diese Summe, in den früheren dagegen kleiner; der Punkt, in dem dabei das Verhalten jener Ordinaten sich umkehrt, liegt um so später hinter dem Gipfelpunkt der ersten Einzelzuckungskurve, je kleiner das Reizintervall ist.

Bei Versuchen mit grosser Anfangsspannung sowie solchen mit ermüdeten oder schlechten Präparaten sind die Ordinaten der Doppelzuckungskurve immer kleiner als die Summen der Einzelzuckungsordinaten.

Isotonische Doppelzuckungen mit grosser Belastung zeigen im allgemeinen dasselbe Verhalten der Ordinaten wie isometrische mit kleiner Anfangsspannung, isotonische mit kleiner Belastung dasselbe wie isometrische mit grosser Anfangsspannung.

Die Verfrühung der Gipfelzeit tritt am meisten hervor bei isotonischen Zuckungen, sowie bei isometrischen Zuckungen von schwäch-

1) Pflüger's Archiv Bd. 96 S. 399.

lichen Präparaten, weniger bei isometrischen Zuckungen frischer Präparate mit grosser Anfangsspannung und am wenigsten bei isometrischen Zuckungen mit kleiner Anfangsspannung; in letzterem Falle kommt sogar oft nicht nur keine Verfrühung, sondern im Gegenteil eine Verspätung der Gipfelzeit der Doppelzuckungskurve vor.

Von der Helmholtz'schen Regel (d. i. der Satz, dass die Zuckungskurve bei Doppelreizung von dem Punkte, wo der zweite Reiz wirksam wird, nahezu so verläuft, als wäre der in diesem Augenblicke vorhandene Kontraktionszustand des Muskels sein natürlicher Ruhezustand, und als wäre die zweite Zuckung allein eingeleitet worden), zeigen die Versuchsergebnisse in allen Fällen wesentliche Abweichungen. Am meisten entsprechen dieser Regel die isometrischen Doppelzuckungen mit kleiner Anfangsspannung, in denen die Gipfelzeit nicht verfrüht war; freilich ist in diesen Fällen der Abstieg steiler, als der Helmholtz'schen Regel entspricht.“

In seinen theoretischen Erörterungen kommt Schenck zu dem Schlusse, dass der grosse Summationseffekt bei isometrischen Doppelzuckungen mit kleinen Anfangsspannungen und bei isotonischen mit grosser Belastung zu einem wesentlichen Teile auf einer Verzögerung der Erschlaffung der ersten Zuckung durch die zweite Reizwirkung beruhen muss. Der grosse Summationseffekt tritt daher in geringerem Masse auf, wenn die Erschlaffung schon ohnehin langsam vor sich geht, d. i. bei isometrischen Doppelzuckungen mit grosser Anfangsspannung, bei isotonischen mit kleiner Belastung, bei ermüdeten Muskeln und bei schwächlichen Präparaten.

Es fragt sich nun, ob auch in anderen Fällen, in denen die Erschlaffung langsam vor sich geht, ein geringer Summationseffekt zu erhalten ist. Von dieser Erwägung ausgehend habe ich Summationsversuche angestellt bei Muskeln, deren Kontraktionsprozess überhaupt langsamer verläuft als der der zimmerwarmen Froschmuskeln, nämlich bei Krötenmuskeln und bei abgekühlten Froschmuskeln. Andererseits wurden auch Versuche bei Muskeln mit sehr schnellem Zuckungsverlauf angestellt, nämlich bei erwärmten Froschmuskeln. Über die Ergebnisse dieser Versuche will ich im folgenden berichten.

Die Anordnung der Versuche war genau dieselbe wie in der zitierten Untersuchung Schenck's<sup>1)</sup>. Die sehr langsam verlaufenden Zuckungen wurden jedoch auf ein grosses Fick'sches Myographion

---

1) Siehe a. a. O. S. 402--405.

registriert. Das Abkühlen und Erwärmen der Muskeln geschah nach der von Gad und Heymanns angegebenen Methode<sup>1)</sup>.

Als Präparat wurde der nicht kuraresierte Gastrocnemius verwendet, die Reizung geschah direkt.

### I. Versuche mit zimmerwarmen Krötenmuskeln.

#### a) Isometrische Doppelzuckungen der Krötenmuskeln.

Wenn die Anfangsspannung klein ist, und wenn die zweite Reizwirkung auf dem Gipfel der ersten Einzelzuckungskurve einsetzt, so ist die Doppelzuckungsordinate zwar überall grösser als die Summe der entsprechenden Einzelzuckungsordinaten, aber der Unterschied zwischen diesen ist nicht so gross wie bei Froschmuskeln. Im Gipfelpunkt der Doppelzuckungskurve des Krötenmuskels fand sich die Ordinate höchstens 1,8fach so gross wie die Gipfelordinate der Einzelzuckung — bei Froschmuskeln kann sie doppelt so gross sein. Die Gipfelzeit ist immer verfrüht, und zwar im allgemeinen mehr als beim Froschmuskel.

Dementsprechend ist auch bei grösserer Anfangsspannung der Summationseffekt beim Krötenmuskel durchweg geringer als beim Froschmuskel.

Fig. 1 gibt Summationskurven wieder, die von Krötenmuskeln erhalten wurden. Die Anfangsspannungen sind bei den einzelnen Kurven der Figur angegeben. Man vergleiche diese Kurven mit den Kurven des Froschmuskels in der Abhandlung Schenck's a. a. O. Fig. 7 und 8 S. 413. Der Unterschied ist leicht zu erkennen.

Dementsprechend ist schliesslich auch bei anderen Reizintervallen der Summationseffekt beim Krötenmuskel immer geringer als beim Froschmuskel. Dies kommt vor allem in folgendem zum Ausdruck: Bei kleinerem Reizintervall ist bei der isometrischen Summation von Froschmuskeln mit geringer Anfangsspannung wenigstens in den späteren Teilen der Doppelzuckungskurve die Ordinate immer grösser als die Summe der Einzelzuckungsordinaten; bei Krötenmuskeln hat sich aber, wenn die zweite Reizwirkung innerhalb des ersten oder zweiten Drittels des Anstiegs der ersten Einzelzuckungskurve beginnt, immer überall die Doppelzuckungsordinate kleiner gezeigt als die Summe der Einzelzuckungsordinaten.

Fig. 2, welche bei isometrischen Zuckungen eines Krötenmuskels mit 10 g Anfangsspannung erhalten wurde, und welche mit den

1) Arch. f. Physiol. 1890. Suppl. S. 59.

Froschmuskellkurven der Fig. 2—6 bei Schenck, a. a. O. S. 406 bis 411 zu vergleichen ist, dient als Beleg für das Gesagte; die Kurve Fig. 2 ist in  $\frac{2}{3}$  der Originalgrösse wiedergegeben.

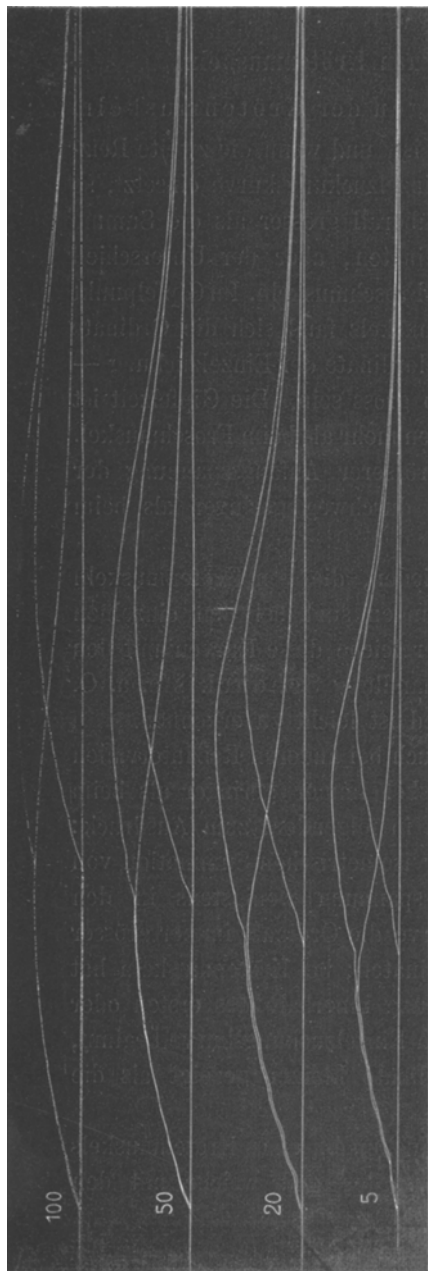


Fig. 1.

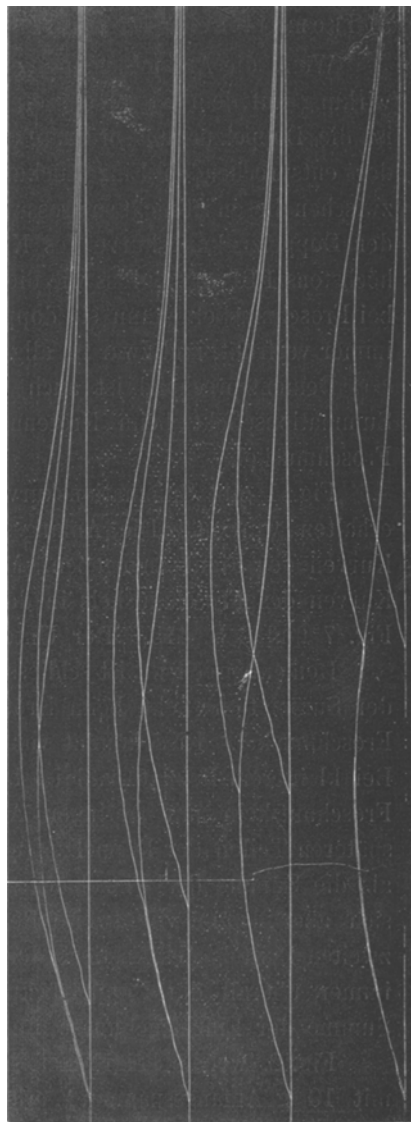


Fig. 2.

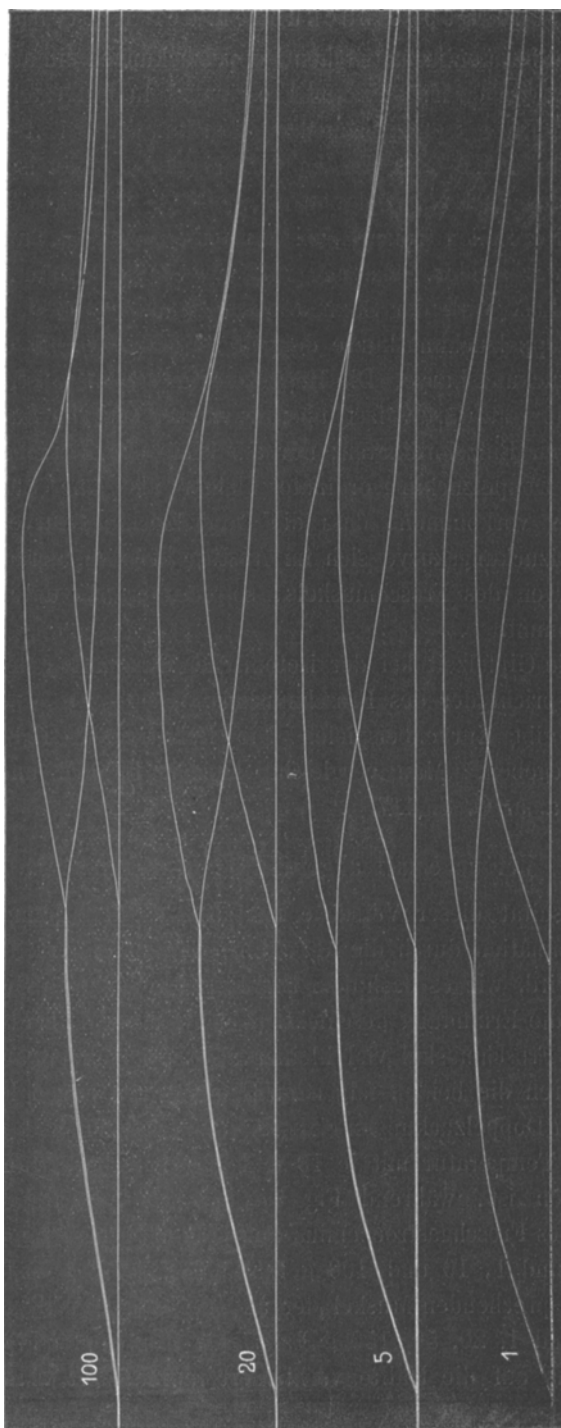


Fig. 3.

## b) Isotonische Doppelzuckungen der Krötenmuskeln.

Während bei den isometrischen Doppelzuckungen ein auffallender Unterschied zwischen Kröten- und Froschmuskeln festgestellt werden konnte, zeigen die isotonischen Doppelzuckungen bei Kröten- und Froschmuskeln keine auffallenden Unterschiede. Die isotonischen Zuckungen des Krötenmuskels geben nämlich, wie die des Froschmuskels, bei geringen Belastungen nur einen geringen Summationseffekt; mit wachsender Belastung wird der Effekt grösser, und bei etwa 100 g Last wird der Summationseffekt oft so gross, dass der Gipfel der Doppelzuckungskurve doppelt so hoch liegt als der Gipfel einer Einzelzuckungskurve. Die Doppelzuckungsordinate ist, von etwa 20 g Belastung aufwärts, fast überall grösser als die Summe der entsprechenden Einzelordinaten; nur am Ende des Abstieges ist zuweilen die Doppelzuckungsordinate kleiner als jene Summe, ja es kann hier vorkommen, dass die Doppelzuckungskurve und die zweite Einzelzuckungskurve sich im Abstieg kreuzen, gerade so wie bei den Kurven des Froschmuskels, so dass erstere unter letztere zu liegen kommt.

Auch die Gipfelzeit bei der isotonischen Summation des Krötenmuskels entspricht der des Froschmuskels.

Fig. 3 gibt Kurvenbeispiele. Die Belastungen sind bei den Kurven angegeben. Man vergleiche hiermit Fig. 12 und 13 bei Schenck, a. a. O. S. 417.

## II. Versuche mit abgekühlten Froschmuskeln.

Das Resultat dieser Versuche lässt sich dahin zusammenfassen, dass die Summation durch die Abkühlung nahezu in derselben Weise beeinflusst wird, wie es nach dem Ergebnis der Versuche Schenck's auch durch die Ermüdung geschieht. Der Summationseffekt ist beim abgekühlten Froschmuskel viel kleiner als beim zimmerwarmen.

Das lehren die beiden folgenden Figuren, von denen Fig. 4 von isometrischen Doppelzuckungen eines Froschgastrocnemius bei 2°, 11° und 20° C. Temperatur mit je 10 und 100 g Anfangsspannung geliefert worden ist, während Fig. 5a und 5b isotonische Doppelzuckungen des Froschgastrocnemius aufweist, und zwar 5a eine Serie bei 15° C. und 1, 10 und 100 g Last, und 5b eine andere Serie von dem entsprechenden Muskel der andern Seite desselben Frosches bei 2° C. und 1, 20, 50, 150 g Last. Die Kurven der Fig. 4 und 5 sind übrigens auf die Hälfte verkleinert reproduziert worden. Die

Kurven lassen, ohne dass eine eingehende Erläuterung nötig wäre, erkennen, wie die Abkühlung ungünstig auf die Grösse des Summationseffektes wirkt.

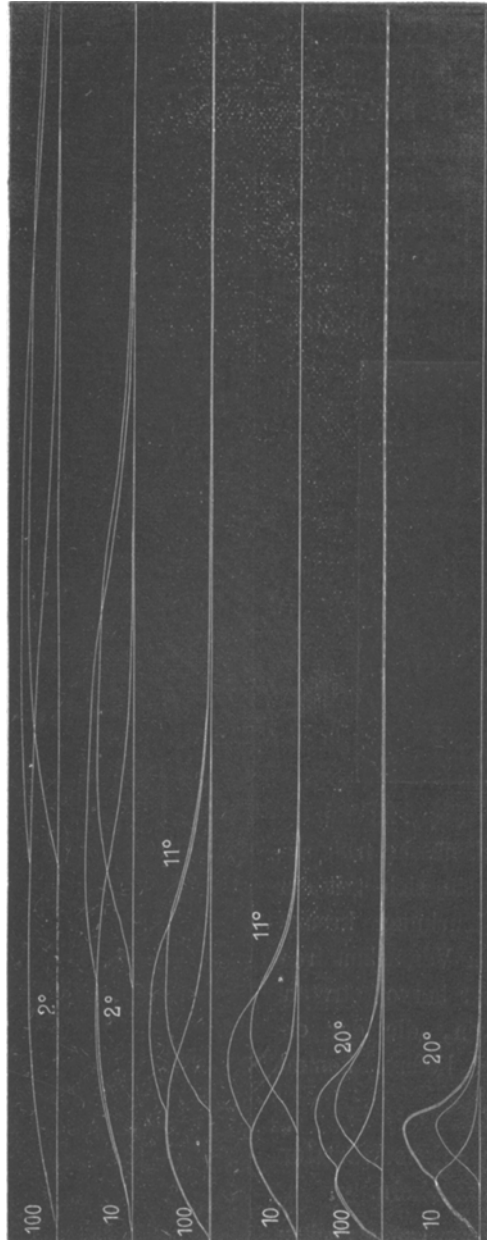


Fig. 4.

Die Übereinstimmung dieses Ergebnisses mit dem, was Schenck über den Einfluss der Ermüdung auf die Summation angegeben hat, wird klar, wenn man mit unserer Fig. 4 die Fig. 9 und 10 bei Schenck a. a. O. S. 415 vergleicht, welche Kurven den Einfluss der Ermüdung auf die isometrische Doppelzuckung zeigen.

In den Kurven der Fig. 4 ist noch beachtenswert, dass bei den Versuchen mit abgekühlten

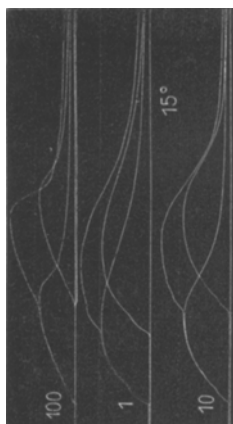


Fig. 5.

Muskeln die Doppelzuckungskurve verhältnismässig früh abfällt, so dass sie sich mit der zweiten Einzelzuckung kreuzt. Dies ist in den Versuchen freilich nicht immer hervorgetreten. Bei den Kurven, die der ermüdete Muskel liefert, kommt dies nicht vor.

### III. Versuche mit erwärmten Froschmuskeln.

Der Verlauf der isometrischen Doppelzuckungen des erwärmten

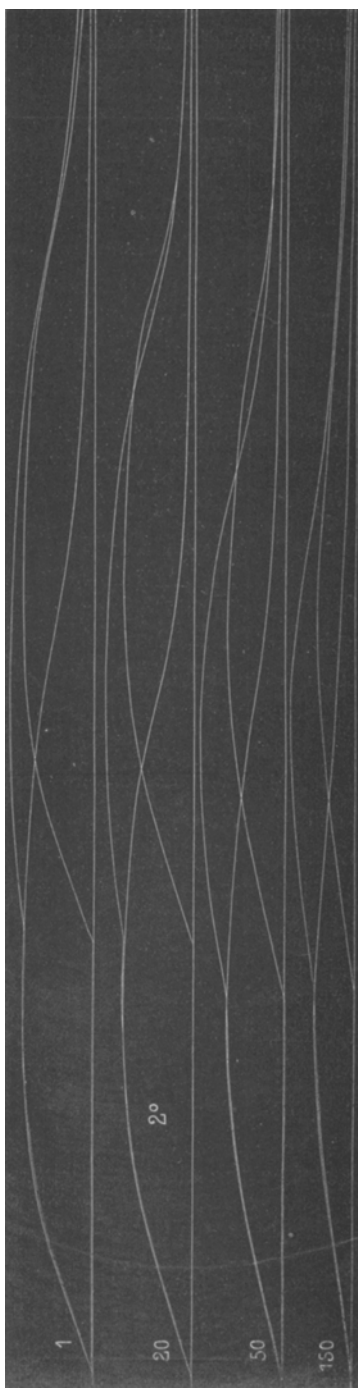


Fig. 5 a.



Muskels weist dieselben Gesetzmässigkeiten auf wie der des zimmerwarmen Muskels, so dass es nicht nötig erscheint, darauf näher einzugehen.

Anders ist es bei Isotonie; hier zeigt der erwärmte Muskel in einigen wesentlichen Punkten anderen Summationseffekt als der zimmerwarme.

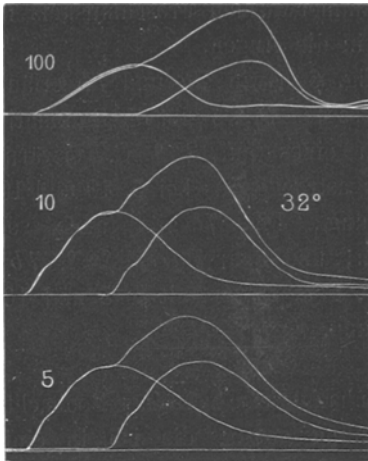


Fig. 6.

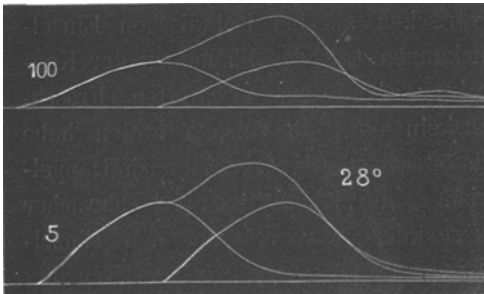


Fig. 7 b.

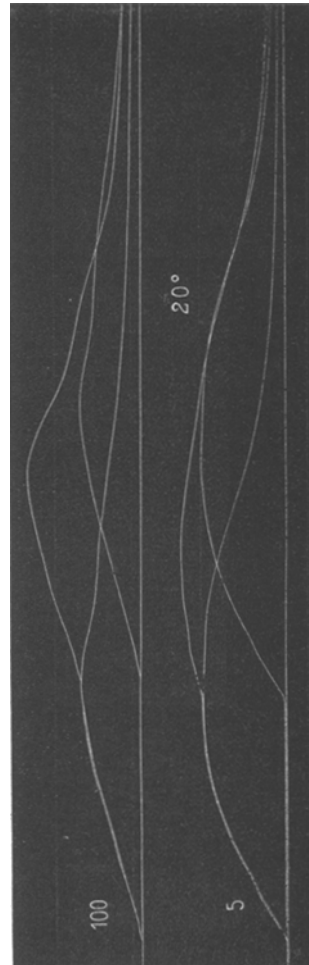


Fig. 7 a.

Der Unterschied tritt besonders hervor bei geringer Belastung des Muskels; es ist in diesem Falle schon ein erheblicher Summationseffekt zu erhalten. Wenn der zweite Reiz auf dem Gipfel der ersten Zuckungskurve einsetzt, ist alsdann die Doppelzuckungsordinate überall grösser als die Summe der entsprechenden Einzelzuckungs-

ordinaten, und die Gipfelhöhe der Doppelzuckung ist verhältnismässig viel höher als bei zimmerwarmem Muskel, sie kann das 1,6fache der Gipfelhöhe der Einzelzuckung erreichen.

Bei grösserer Belastung fällt dagegen der Unterschied zwischen den Summationseffekten des erwärmten und des zimmerwarmen Frostmuskels nicht mehr in die Augen.

Fig. 6 sowie 7a und 7b erläutern das Gesagte. Fig. 6 gibt die Summationskurven eines auf 32° C. erwärmten Frochgastrocnemius bei 5, 10 und 100 g Belastung, Fig. 7 gibt auch solche Kurven, und zwar 7a bei 20°, 7b bei 28° C. Temperatur mit je 5 und 100 g Belastung.

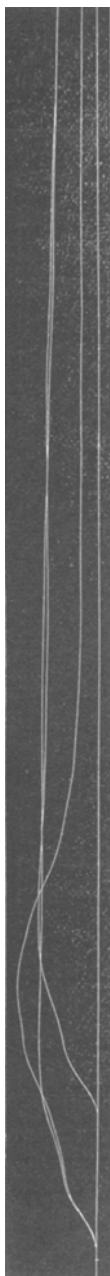


Fig. 6.

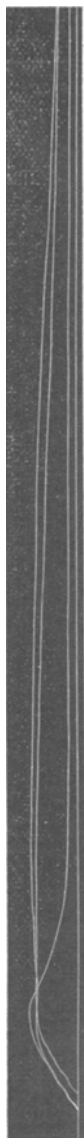


Fig. 9.

Anhangsweise sei einer Beobachtung Erwähnung getan, die ich in einigen wenn auch seltenen Fällen zu machen Gelegenheit hatte.

In einigen Fällen sowohl bei isometrischen als bei isotonischen Einzelzuckungen trat das Phänomen der Kontraktur bei den erwärmten Frostmuskeln auf. In solchen Fällen habe ich öfter beobachtet, dass nach Doppelreizung die Kontraktur viel schwächer ausgebildet war als bei den Einzelreizungen, so dass eine deutliche Kreuzung der Kurve der Doppelreizung mit der Kurve der zweiten Einzelreizung zustande kam, ja dass die Kurve der Doppelreizung sogar schliesslich noch unter die Kurve der ersten Einzelreizung zu liegen kam. Fig 8 gibt ein solches Kurvenbild, das von isometrischen Doppelreizungen erhalten wurde, Fig. 9 gibt ein Beispiel

von einem Versuche mit isotonischen Kontraktionen. Man hat beim Anblick dieser Kurven den Eindruck, dass der zweite Reiz lösend auf die durch den ersten Reiz hervorgerufene Kontraktur wirkt.

### Zusammenfassung der Resultate.

1. Der Krötenmuskel gibt geringeren Summationseffekt als der Froschmuskel, besonders bei isometrischen Doppelzuckungen.
2. Abkühlen wirkt auf den Summationseffekt des Froschmuskels gerade so ungünstig wie Ermüdung.
3. Der erwärmte Froschmuskel gibt besonders bei Summation isotonischer Zuckungen und bei geringer Belastung einen erheblich grösseren Summationseffekt als der zimmerwarme Froschmuskel.

---

Über die Summation des erwärmten Muskels hat in neuerer Zeit auch R. Müller Beobachtungen gemacht, über die er auf der Versammlung der deutschen physiologischen Gesellschaft berichtet hat<sup>1)</sup>. Er hat gefunden, „dass bei Temperaturen über 20° beim gering belasteten Muskel eine beträchtliche Summation während des ersten Viertels der Zuckung auftrat, dass dann vom zweiten Viertel bis dritten Viertel die Summation völlig fehlte, und dass während des letzten Viertels der zweite Reiz Zuckungen hervorrief, die allmählich anwachsend, beträchtlich die Grösse der ersten übertreffen“.

Müller schliesst daraus, dass der erwärmte, gering belastete Muskel im zweiten und dritten Viertel der Zuckungsdauer refraktär ist. Dieser Satz steht aber in unvereinbarem Widerspruch mit meinen Beobachtungen, da ich bei dem erwärmten, gering belasteten Muskel, wenn der zweite Reiz auf dem Gipfel der ersten Zuckung einsetzte, im Gegenteil gerade besonders grossen Summationseffekt beobachtet habe.

Der Widerspruch erklärt sich, wie Herr Professor Schenck schon in der Diskussion nach dem Vortrag des Herrn Dr. Müller kurz angedeutet hat, daraus, dass dessen Kurven durch Hebel-schleuderung stark entstellt sind. Die Kurven zeigten an ihrem Ende auffallende Wellenlinien, und sie gingen auch zu einer für die kleinen Froschmuskeln beträchtlichen Höhe hinauf — die Vergrösserung muss also eine sehr beträchtliche gewesen, die Bedingungen zur Schleuderung des Hebels müssen sehr günstig gewesen sein.

---

1) Centralblatt f. Physiol. Bd. 19 S. 338.

Bei der starken Hebelschleuderung erklärt sich aber leicht der Befund, durch den Müller zur Annahme des Refraktärstadiums beim erwärmten Muskel verleitet worden ist. In dem zweiten und dritten Viertel der Kurve, die der Hebel bei einer Einzelzuckung beschreibt, fliegt der Hebel frei, der Muskel zieht in dieser Zeit nicht an ihm; es kann daher, wenn in dieser Zeit eine Veränderung des Verlaufes der wirklichen Verkürzung durch einen zweiten Reiz bewirkt wird, diese Veränderung nicht in der Bewegung des frei auf- und abwärts fliegenden Hebels zum Ausdruck kommen.

Dass gegen das Ende der Kurve die zweite Reizung nicht nur überhaupt wirksam wird, sondern sogar noch eine grössere Erhebung des Hebels, als die bei der ersten Reizung allein auftretende, hervorbringt, erklärt sich auch aus den mechanischen Bedingungen, weil bei der zweiten Reizung nicht bloss die neu geweckten kontraktilen Kräfte an der Erhebung des Hebels beteiligt sind, sondern auch noch die elastischen, die der Hebel geweckt hat dadurch, dass er beim Herabfallen den Muskel dehnt.

Streng genommen gibt es ja, wie auch von Herrn Professor v. Frey in der Diskussion nach dem Vortrag des Herrn Dr. Müller bemerkt wurde, überhaupt keine rein isotonischen Kurven, weil wir keine masselosen Schreibhebel haben. Berücksichtigt man dies, so ist man erst recht a fortiori gezwungen zu dem Satze, den ich aus meinen Versuchsergebnissen abgeleitet habe. Denn es ergibt sich aus dem Gesagten, dass da, wo Hebelschleuderung im Spiele ist, diese den Summationseffekt nicht so gross erscheinen lässt, als er wirklich ist, weil in folgender Hebelschleuderung die Verkürzung bei der ersten Zuckung zu gross erscheint. Wenn also auch in meinen Versuchen mit erwärmtem, gering belasteten Muskel Hebelschleuderung im Spiele sein sollte, so muss der Summationseffekt in Wirklichkeit noch viel grösser sein, als in den Kurven schon zum Ausdruck kommt.

Wir sind also berechtigt zu dem Satze, dass bei der Zuckung des erwärmten, gering belasteten Muskels ein Refraktärstadium nicht existiert.

---

Zum Schlusse noch kurz einige theoretische Bemerkungen, die ich zunächst anknüpfen will an die Tatsache, dass der Krötenmuskel und der abgekühlte Froschmuskel geringeren Summationseffekt geben als der zimmerwarme Froschmuskel.

In seinen theoretischen Betrachtungen, die Schenck an die Beobachtung des grossen Summationseffektes bei isometrischen Zuckungen mit kleiner Anfangsspannung angeknüpft hat, hat er auf die Möglichkeit aufmerksam gemacht!, dass der beobachtete grosse Summationseffekt auf einer besonders grossen Spannungsentwicklung durch die zweite Reizwirkung beruht; freilich hält er diese Möglichkeit für unwahrscheinlich, und er ist der Ansicht, dass der grosse Summationseffekt besonders dadurch zustande kommt, dass die zweite Reizwirkung einen hemmenden Einfluss auf die Erschlaffung der ersten Zuckung ausübt. Würde letzteres nicht der Fall sein, würde der grosse Summationseffekt vielmehr darauf beruhen, dass der zweite Reiz mehr kontraktile Kräfte auslösen könnte als der erste und dadurch bei Zuckungen mit steilem Zuckungsabstieg bewirken, dass die Doppelzuckungsordinate so sehr viel grösser wird als die Summe der Einzelzuckungsordinaten, dann wäre vielleicht zu erwarten, dass in solchen Fällen, wo die Erschlaffung der ersten Zuckung schon an sich sehr langsam verläuft, der durch den zweiten Reiz bewirkte grosse Zuwachs an kontraktile Kraft einmal darin zum Ausdruck käme, dass nach der zweiten Reizung die Doppelzuckungskurve steiler ansteige, als eine Einzelzuckungskurve, und vielleicht zu grösserer Höhe, als der doppelten Hubhöhe einer Einzelzuckung hinaufginge. Dass in den Ermüdungsversuchen Schenck's eine solche Erscheinung nicht aufgetreten war, erklärte sich wohl daraus, dass hier infolge der Ermüdung der zweite Reiz nicht so wirksam gewesen sein könnte wie bei unermüdetem Muskel. Aber bei den schon an sich langsam verlaufenden Zuckungen des unermüdeten Krötenmuskels oder des unermüdeten abgekühlten Froschmuskels hätte vielleicht eine solch grosse Summation auftreten können. Aber das ist nach meinen Beobachtungen nicht der Fall, im Gegenteil ist da der Summationseffekt bei den isometrischen Zuckungen mit geringer Anfangsspannung nur ein geringer. Ein solch grosser Summationseffekt, dass nach der zweiten Reizung die Kurve steiler ansteigt als die Einzelzuckungskurve, und dass sie zu grösserer Höhe, als der doppelten Einzelzuckungshubhöhe hinaufgeht, scheint also beim quergestreiften Skelettmuskel nicht vorzukommen, und der grosse Summationseffekt bei isometrischen Zuckungen des zimmerwarmen Froschmuskels dürfte demnach im Sinne der Auffassung Schenck's doch zu einem wesentlichen Teile auf Verzögerung der Erschlaffung der ersten Zuckung durch die zweite Reizwirkung beruhen.

Im Sinne der Auffassung Schencks würde der geringe Kontraktionszuwachs bei der zweiten Reizung der summierten Zuckungen des Krötenmuskels und abgekühlten Froschmuskels darauf beruhen, dass hier der zweite Reiz viel weniger Kraft auslöst als der erste. Bei der Summation isotonischer Zuckungen des gering belasteten erwärmten Froschmuskels würde dagegen der grosse Summationseffekt darauf beruhen, dass der zweite Reiz nahezu gerade soviel Kraft auslöst wie der erste. Ob diese Vermutungen richtig sind, darüber müssen myothermische Untersuchungen Aufschluss geben.

---