

DIE BEZIEHUNG ZWISCHEN VERKÜRZUNGSGESCHWINDIGKEIT UND BELASTUNG BEI FASERMODELLEN*

von

GERHARD ULBRECHT, MARGARETE ULBRECHT UND ANNEMARIE WEBER
Physiologisches Institut der Universität, Tübingen (Deutschland)

I.

Der Hauptunterschied zwischen der Kontraktion lebender Muskeln und ihrer Fasermodelle besteht in der viel geringeren Verkürzungsgeschwindigkeit¹. Die vorangehenden Arbeiten dieser Serie zeigen, dass diese geringe Verkürzungsgeschwindigkeit auf der vergleichsweise kleinen ATP Spaltung der Modelle beruht^{1,8}. Für die Frage, wie weit dies der einzige Grund der Geschwindigkeitsunterschiede zwischen Muskel und Modell ist, wäre es gut zu wissen, ob auch die Modellkontraktion der von FENN² entdeckten und von HILL³ auf breiter Basis durchgearbeiteten velocity load Formel gehorcht. Sie lautet in der von HILL eingeführten Form der Schreibung

$$(v + b) (P + a) = b (P_0 + a)$$

(v = Geschwindigkeit, P = Last, P_0 = isometrische Spannung, a und b Konstanten.)

Nach den neuesten Ergebnissen von ABBOT UND WILKIE⁴ bedeutet P_0 die maximale isometrische Spannung bei der relativen Länge, für die die Abhängigkeit der Geschwindigkeit v von der Last P dargestellt wird. a und b sind echte Konstanten, deren Wert sich auch bei grösserer Verkürzung des Muskels nicht ändert. Die für lebende Muskeln charakteristische Grösse a/P_0 ungefähr 0.25^{3,5,6} bezieht sich infolgedessen nur auf die P_0 bei Standardlänge (= $P_{0\max}$).

Für eine analoge Betrachtung der Modellkontraktion werden die Daten der vorangehenden Arbeit benutzt.

II.

Die Abhängigkeit der Geschwindigkeit von der Belastung wird durch die Konstante a um so stärker beeinflusst, je kleiner die Last ist. Nun fehlen für die Modelle gerade die Daten über die Geschwindigkeit bei kleiner Belastung. Infolgedessen ist eine exakte Interpolation des Abschnittes der velocity-load Kurve notwendig, für den Versuchspunkte vorhanden sind. Sie ist möglich, denn bei Gültigkeit der HILL'schen Formel und Konstanz von a und b über die Verkürzungsstrecke muss die Geschwindigkeit bei konstanter Last — d.h. bei isotonischer Verkürzung — mit fallender Differenz $P_0 - P$ geradlinig mit der Neigung $b/P + a$ abnehmen.

* Mit Unterstützung des Unitarian Service Committee und des Oberlaender Trust, Philadelphia.
Literatur S. 568.

In Fig. 1 sind für das Kaninchenpsoasmmodell bei 0°C die Geschwindigkeiten für 5 isotonische Verkürzungen mit verschiedener Belastung ($76 \text{ g/cm}^2 - 304 \text{ g/cm}^2$) gegen $P_0 - P$ aufgetragen. Die Steigung der eingezeichneten Geraden berechnet sich aus $b = 1.74 \text{ sec}^{-1}$ und $a = 53 \text{ g/cm}^2$ und dem jeweiligen P^* . Die Experimentalpunkte liegen

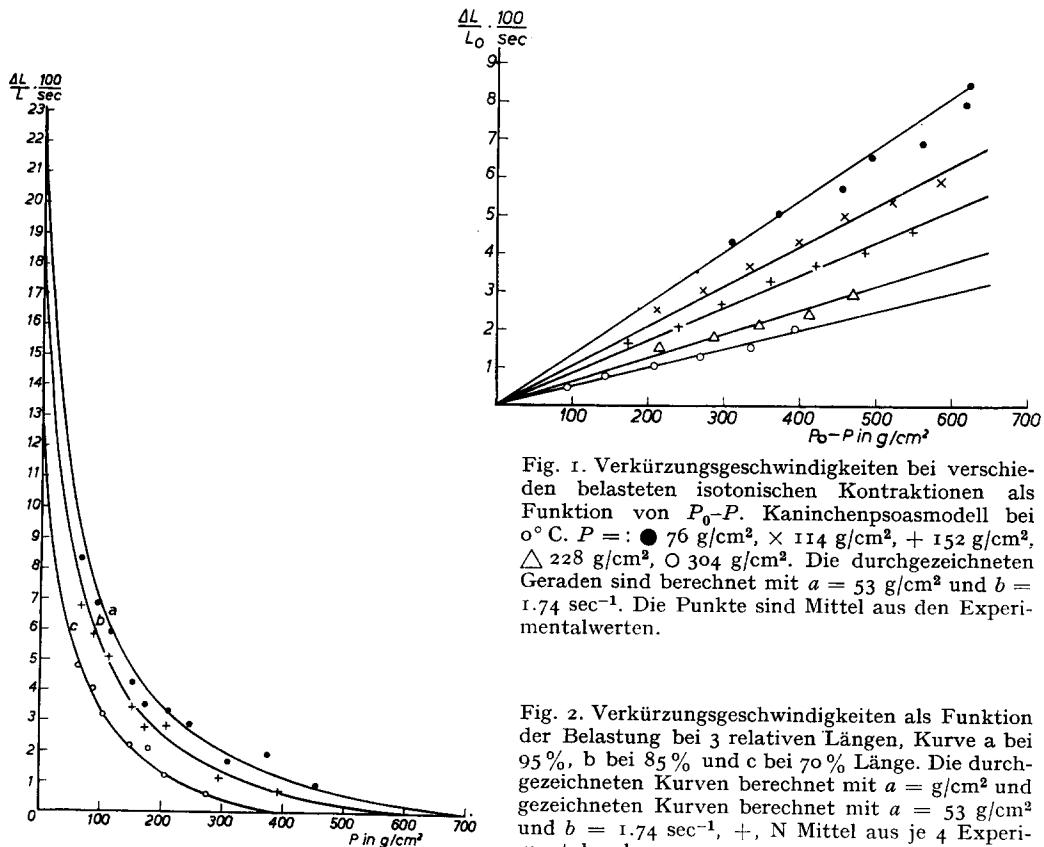


Fig. 1. Verkürzungsgeschwindigkeiten bei verschiedenen belasteten isotonischen Kontraktionen als Funktion von $P_0 - P$. Kaninchenpsoasmmodell bei 0°C . $P = :$ ● 76 g/cm 2 , × 114 g/cm 2 , + 152 g/cm 2 , △ 228 g/cm 2 , ○ 304 g/cm 2 . Die durchgezeichneten Geraden sind berechnet mit $a = 53 \text{ g/cm}^2$ und $b = 1.74 \text{ sec}^{-1}$. Die Punkte sind Mittel aus den Experimentalwerten.

Fig. 2. Verkürzungsgeschwindigkeiten als Funktion der Belastung bei 3 relativen Längen, Kurve a bei 95 %, b bei 85 % und c bei 70 % Länge. Die durchgezeichneten Kurven berechnet mit $a = 53 \text{ g/cm}^2$ und $b = 1.74 \text{ sec}^{-1}$, +, N Mittel aus je 4 Experimentalwerten.

den einzelnen Geraden befriedigend an. Eine Ausnahme machen die stärker streuenden Punkte der obersten Geraden. Dies mag damit zusammenhängen, dass grössere Geschwindigkeiten nicht entsprechend genau gemessen werden konnten.

Eine befriedigende Übereinstimmung ergibt sich auch, wenn die mit a und b berechneten Kurven der Geschwindigkeit in der üblichen Weise in ihrer Abhängigkeit von P bzw. $P/P_{0\max}$ dargestellt werden (Fig. 2)**.

* Die Werte für a streuen zwischen $80 \text{ g/cm}^2 - 53 \text{ g/cm}^2$ und von b zwischen $1.96 - 1.74 \text{ sec}^{-1}$, je nachdem, ob die Experimentalpunkte durch Gruppenschwerpunkte (vorige Mitteilung) oder durch Mittelung von je 4 Einzelwerten über dem gleichen Abszissenabschnitt zusammengefasst werden.

** Statt in Prozenten von $P_{0\max}$ wurde P in g/cm^2 ausgedrückt, d.h. $P/P_{0\max}$ wurde multipliziert mit dem Wert von $P_{0\max}$, der sich als Mittelwert der gefundenen isometrischen Spannungen (bei Standardlänge) aller Fasern ergab. Auf diese Weise wird a den am lebenden Muskel gewonnenen Werten direkt vergleichbar. Da wegen des Geschwindigkeitsunterschiedes zwischen Muskel und Modell die beiden Werte von b/L auf jeden Fall ganz verschieden sein müssen, wurde die Geschwindigkeit in $\frac{AL \cdot 100}{L \cdot \text{sec}}$ angegeben statt in $\frac{AL}{L \cdot \text{sec}}$.

Das Psoasmodell folgt bei 0°C offenbar dem HILL'schen velocity-load-Gesetz — aber so, dass die Proportion $a/P_{0\text{ max}} = 0.07$ ($P_{0\text{ max}} 760 \text{ g/cm}^2$) an der unteren Grenze der Werte liegt, die beim lebenden Skelettmuskel der Wirbeltiere gefunden werden. Für das Psoasmodell bei 20°C müssten die experimentellen Daten ausserordentlich zahlreich sein, um eine analoge Prüfung auf die Gültigkeit der Hillschen Formel zuzulassen, da die P_0 nicht gemessen und so die relative Belastung $P/P_{0\text{ max}}$ nicht bestimmt werden konnten. Die Streuung der Kurve (Geschwindigkeit gegen Belastung bei konstanter Länge) wird also noch verstärkt um die Streuungen in $P_{0\text{ max}}$ der verschiedenen Fasern. Es zeigt sich jedoch, dass bei 45% Länge die Abhängigkeit der Geschwindigkeit von der Last befriedigend dargestellt werden kann, wenn $a = 700 \text{ g/cm}^2$, $b = 6.8 \text{ sec}^{-1}$ und $P_0 = 2400 \text{ g/cm}^2$ gesetzt werden (Fig. 3). Bei 55% Länge sind die Messungen wegen der hohen Geschwindigkeit noch nicht so genau, während andererseits bei stärkerer Verkürzung unter 30% der Standardlänge der Einfluss kleiner Fehler in der Längenmessung sich stärker bemerkbar macht. Die Proportion $a/P_{0\text{ max}}$ beträgt dann 0.175 wenn $P_{0\text{ max}}$ mit 4000 g/cm^2 angenommen wird. Während diese Werte von a und b den Experimentalpunkten am besten gerecht zu werden scheinen, lässt sich eindeutig ausschliessen erst eine Proportion von $a/P_{0\text{ max}} = 0.1$.

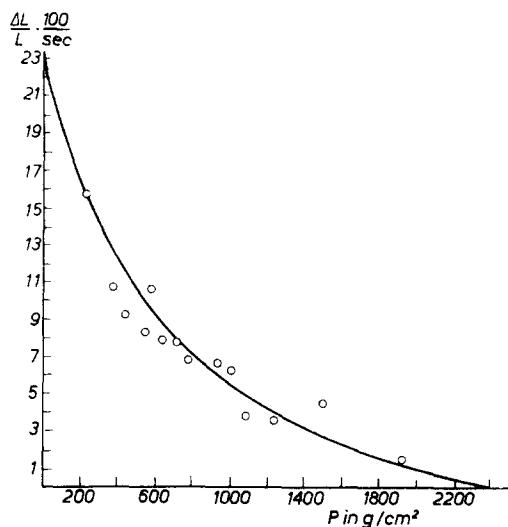


Fig. 3. Abhängigkeit der Verkürzungsgeschwindigkeit von der Belastung bei 20°C und der relativen Länge von 45%. Kaninchenpsoasmodell. Die durchgezeichnete Kurve ist berechnet aus $P_0 = 2400 \text{ g/cm}^2$, $a = 700 \text{ g/cm}^2$ und $b = 6.8 \text{ sec}^{-1}$. O Mittel aus 4 Experimentalpunkten.

III.

Die Auswertung der mit dem Fasermodell von Anodonta⁸ gewonnenen Daten zeigt, dass die vorliegenden experimentellen Befunde mit der Gültigkeit der HILL'schen Formel nur eingeschränkt verträglich sind.

Die experimentellen Punkte der Figs. 4 und 5 sind (ebenso wie die Figs. 1-3) die Mittel

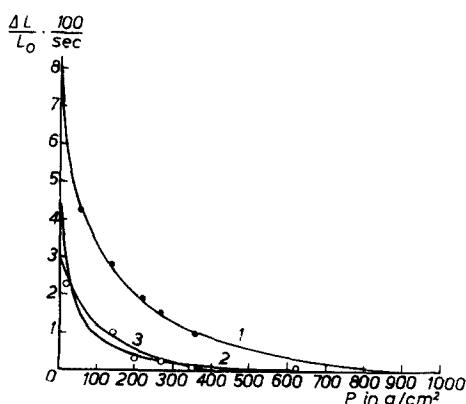


Fig. 4. Modell aus dem gelben Schliessmuskel von Anodonta bei 0°C . Abhängigkeit der Geschwindigkeit von der Belastung bei 95% und 80% Länge. Durchgezeichnete Kurven 1 (95% Länge) und 2 (80% Länge) mit gemessenen P_0 Werten und zwei verschiedenen a und b . $a = 117 \text{ g/cm}^2$ für Kurve 1 und 30 g/cm^2 für Kurve 2, $b = 0.88 \text{ sec}^{-1}$ für Kurve 1 und 0.19 für Kurve 2. Kurve 3 mit einem für die a und b Werte der Kurve 1 extrapolierten P_0 von 400 g/cm^2 ; ·, O Mittel aus 4 Experimentalpunkten.

aus je 4 Einzelmessungen. Bei 0°C können diese Punkte nur dann einigermassen befriedigend zusammengefasst werden, wenn die velocity-load Beziehung für jede relative Länge mit einer anderen a - und b -Konstanten berechnet wird. So gilt für die relative Länge von 95% $a = 117 \text{ g/cm}^2$, $b = 0.88 \text{ sec}^{-1}$ und von 80% $a = 30 \text{ g/cm}^2$, $b = 0.19 \text{ sec}^{-1}$.

Bei 20°C können auch Kurven mit Werten von a , die so klein sind, dass die sich daraus berechnenden Werte von v_0 (unbelastete Geschwindigkeit) schon ihre Unmöglichkeit zeigen, die Experimentalpunkte nicht ohne systematische Abweichung zusammenfassen. In Kurve 1 würden $a = 23 \text{ g/cm}^2$ und $b = 1.2 \text{ sec}^{-1}$ zu einem v_0 von 100 führen, bei Kurve 2 $a = 1.7 \text{ g/cm}^2$ und $b = 0.85 \text{ sec}^{-1}$ zu 85. Ein grösseres a würde jedoch zu einer noch flacheren Kurvenform und so zu einem noch stärkeren Abweichen von den Versuchspunkten führen.

Die Abweichungen von der velocity-load Kurve beruhen darauf, dass die Geschwindigkeit mit zunehmender Belastung zu steil abnimmt. Sie würden fast verschwinden, wenn P_0 kleiner wäre, d.h. wenn das isotonische Maximum (von Unterstützungszuckungen), erheblich niedriger läge als das isometrische*. Denn hier wurden nicht — wie üblicherweise — Anfangsgeschwindigkeiten bei Standardlänge gemessen, sondern isotonische Kontraktionen über gewisse Verkürzungen hin. Bekanntlich sind erhebliche Abweichungen der isotonischen Maxima von den isometrischen gefunden worden^{12,13**}. Die Kurven 3 in Fig. 4 und 1a und 2a in Fig. 5 sind berechnete Kurven mit stark heruntergesetzten P_0 . Sie liegen den Versuchspunkten befriedigend an. Auf die dabei eingesetzten Werte von a und b einzugehen, hat keinen Sinn, da mit einem unbekannten P_0 sich zu viele Freiheitsgrade ergeben.

Die Zahl der Anodontaversuche ist nur etwa halb so gross, wie die Zahl der Versuche

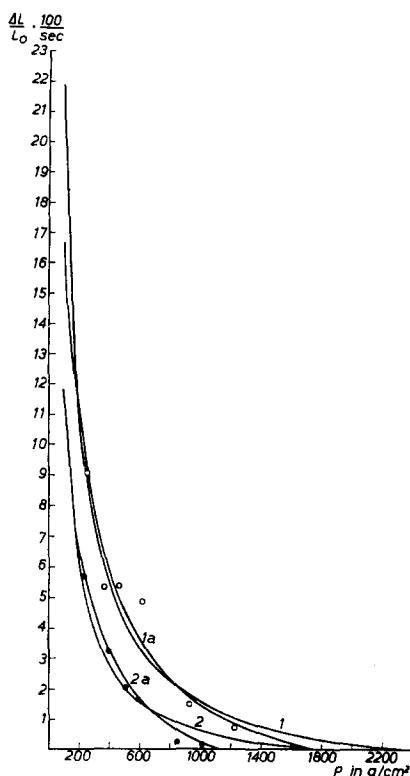


Fig. 5. Modell aus dem gelben Schliessmuskel von Anodonta bei 20°C Abhängigkeit der Geschwindigkeiten von der Belastung bei 90% und 75% Länge. Durchgezeichnete Kurven 1 (90%) und 2 (75%) mit gemessenen P_0 und $a = 23 \text{ g/cm}^2$, $b = 1.2 \text{ sec}^{-1}$ für Kurve 1 — $a = 17 \text{ g/cm}^2$, $b = 0.85 \text{ sec}^{-1}$ für Kurve 2. Kurven 1a und 2a mit eingesetzten niedrigeren P_0 Werten von 1700 g/cm^2 (1a) und 1140 g/cm^2 (2a) und einem a von 130 g/cm^2 und einem b von $2,38 \text{ O}$. Mittel aus 4 Experimentalpunkten.

* Die isometrischen Spannungen der Fasern bei verschiedenen Längen wurden folgendermassen bestimmt: Die isometrische Spannung bei Standardlänge wurde gemessen, die Faser darauf zusammengeschoben auf eine kürzere Länge und die erneute Entwicklung der Spannung abgewartet. Erfolgen diese releases schnell genug, sodass die Spannung dabei auf 0 sinkt, dann liegen beim lebenden Muskel die Werte der neu entwickelten Spannung auf der Kurve der isometrischen Maxima¹¹.

** ABBOTT UND WILKIE dagegen fanden bei Froschsartorien bei 0°C mit Ausnahme von sehr hohen Belastungen eine gute Übereinstimmung zwischen isotonischen (Unterstützungszuckungen) und isometrischen Maxima⁴.

mit dem Modell aus Kaninchenpsoas. Infolgedessen wird auch der Spielraum für zufällige Abweichungen der Geschwindigkeit grösser.

Aus diesen Gründen beweist die fehlende Übereinstimmung zwischen gefundenen und berechneten Geschwindigkeiten des Anodontamodells noch nicht, dass die Abhängigkeit der Geschwindigkeit von der Last bei dem Anodontamodell wesentlich anders ist als bei dem lebenden Muskel und dem Psoasmodell.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Es wird gezeigt, dass das Fasermmodell aus Kaninchenpsoas der Hillschen velocity-load Formel folgt.

2. Dagegen fügen sich die vorliegenden Daten des Fasermmodells aus Anodontaadduktor dieser Formel nicht. Doch kann daraus nicht mit Sicherheit darauf geschlossen werden, dass die Verkürzungsgeschwindigkeit dieses Modells von der Last grundsätzlich anders abhängt als die Verkürzungsgeschwindigkeit des Psoasmodells und der lebenden glatten und quergestreiften Muskulatur.

SUMMARY

1. The authors have shown that the velocity-load formula of HILL is valid for the fibres of rabbit psoas.

2. The fibres of the adductor muscle of Anodonta do not obey this formula. However, it cannot be concluded from this fact that the velocity of shortening of these fibres is related to the load in a way fundamentally different from that of the fibres of psoas or living muscles, smooth or striated.

RÉSUMÉ

1. Les auteurs ont montré que la formule "velocity load" de Hill est valable pour les fibres de psoas de lapin.

2. Par contre les fibres du muscle adducteur d'Anodonte n'obéissent pas à cette formule. Il n'est cependant pas permis de conclure de ce fait que la vitesse de raccourcissement de ces fibres est liée à la charge d'une façon fondamentalement différente de celle des fibres du psoas ou des muscles vivants, lisses ou striés.

LITERATUR

- 1 H. H. WEBER UND H. PORTZELH, *Ergebnisse der Physiologie*, 47 (1952) 399.
- 2 W. O. FENN UND B. S. MARSH, *J. Phys.*, 85 (1935) 277.
- 3 A. V. HILL, *Proc. Roy. Soc. B*, 126 (1938) 136.
- 4 B. C. ABBOTT UND D. R. WILKIE, *J. Phys.*, 120 (1953) 214.
- 5 D. R. WILKIE, *J. Phys.*, 100 (1950) 249.
- 6 B. C. ABBOTT, Ph. D. Thesis, Univ. London 1952.
- 7 B. KATZ, *J. Phys.*, 96 (1939) 45.
- 8 G. UND M. ULBRECHT, *Biochim. Biophys. Acta*, 11 (1953) 138.
- 9 H. S. GASSER UND A. V. HILL, *Proc. Roy. Soc.*, 96 (1924) 398.
- 10 B. C. ABBOTT UND X. M. AUBERT, *J. Phys.*, 117 (1952) 77.
- 11 H. S. GASSER UND A. V. HILL, *Proc. Roy. Soc. B*, 96 (1924) 398.
- 12 F. BUCHTHAL UND E. KAISER, *The Rheology of the Cross Striated Muscle Fibre* (1951) 121.
- 13 H. REICHEL, *Z. Biol.*, 97 (1936) 429; 98 (1938) 510.

Eingegangen den 30. October 1953