

Muskel 1

Themen, die zur Vorbereitung gehören:

- Muskeltypen, mechanische Eigenschaften des Skelettmuskels, Gleitfilament-Theorie
- Ruhedehnungskurve, isometrische, isotonische Kontraktion, Tetanus, Latenz-Zeit
- Einzelzuckung, Superposition, Zuckungsfasern, tonische Fasern, Hill'sche Kurve
- Kraft, Arbeit, Leistung

Literatur:

Schmidt-Nielsen, „Physiologie der Tiere“, Spektrum Verlag, 1999

Kapitel 10: „Bewegung, Muskulatur und Biomechanik“

Eckert, Randall, Burggren, French: „Tierphysiologie“, Thieme 2000

Kapitel 10: „Muskel und Bewegung“

Silbernagl, Despopoulos, „Taschenatlas der Physiologie“, Thieme 2001

Allgemeines

Muskeln sind Gewebe, die sich bei nervöser Erregung verkürzen und dabei eine Kraft in Richtung der Verkürzung ausüben. Somit sind Verkürzung und Kraft miteinander gekoppelt. In diesem Praktikumsteil werden wir das Verhalten eines gesamten Skelettmuskels während der Kontraktion untersuchen.

Ein Aktionspotenzial, das einen quergestreiften Muskel erreicht, löst eine Steigerung der intrazellulären Ca^{2+} Konzentration und somit die Kontraktion aus. Die Abstufung der entfalteten Muskelkraft kann unter anderem durch Änderung der Frequenz der Aktionspotenziale erfolgen. Ein Einzelreiz führt immer zur maximalen Ca^{2+} Freisetzung (Alles-oder-Nichts Regel). Trotzdem führt ein Einzelreiz nicht zur maximal möglichen Verkürzung der Muskelfaser, da er nicht lange genug andauert, um ein Filamentgleiten bis zur maximalen Endstellung zu erreichen. Die Verkürzung geht nur dann weiter, wenn während der Einzelzuckung ein weiterer Reiz eintrifft. Solch sukzessiv eintreffende Reize führen zur stufenweise mechanischen Superposition (Summation) der Einzelreize. Eine weitere Erhöhung der Reizfolge (~ 20 Hz bei langsam zuckenden Muskeln, 60 – 100 Hz bei schnell zuckenden Muskeln) führt zur maximal möglichen Kontraktion der motorischen Einheit (Tetanus). Gegenüber der Einzelzuckung ist hier die Muskelkraft auf das Vierfache erhöht. Die bei Superposition alternierende Ca^{2+} Konzentration bleibt im Tetanus erhöht. Vom Tetanus sind Rigor (Totenstarre) und Kontraktur zu unterscheiden, die durch ATP-Mangel bzw. lokale Dauerdepolarisation (erhöhte K^+ Konzentration, Pharmaka) hervorgerufen werden.

Eine Muskelkontraktion ist isometrisch, wenn die Länge des Muskels konstant bleibt und die Kraft wechselt. Andererseits kann die Kontraktion isotonisch sein, d.h. die Länge des Muskels ändert sich bei konstanter Kraft. Ändern sich beide Größen gleichzeitig, spricht man von einer auxotonischen Kontraktion, wird eine isometrische einer isotonischen Zuckung aufgesetzt, von einer Anschlagzuckung und bei umgekehrter Folge von einer Unterstützungszuckung. Praktisch keine Muskelbewegungen im Körper sind rein isotonisch oder isometrisch, denn in der Regel ändern sich während einer Kontraktion sowohl Länge als auch Kraft eines Muskels. Wenn beispielsweise ein Arm ein bestimmtes Gewicht hochhebt, ändern sich dabei ständig Länge der kontrahierenden Muskeln wie auch die auf sie ausgeübten Belastungen, weil sich während der gesamten Bewegung Hebelwirkung und Winkel ändern.

Ein ruhender, energievorsorgter Muskel lässt sich wie ein Gummiband dehnen, wofür anfänglich nur wenig Kraft notwendig ist, die allerdings bei stark gedehntem Muskel exponentiell ansteigt (Ruhedehnungskurve). An diesem Dehnungswiderstand, der das Auseinanderfallen der in sich verschiebbaren Sarkomere verhindert, sind u.a. Bindegewebe (Faszien) und das dehnbare, fadenförmige Riesenmolekül Titin (Connectin) beteiligt. Titin wirkt als molekulares Gummiband, das

der passiven Dehnung des Muskels entgegenwirkt und die Verkürzungsgeschwindigkeit des Muskels erheblich mitbestimmt.

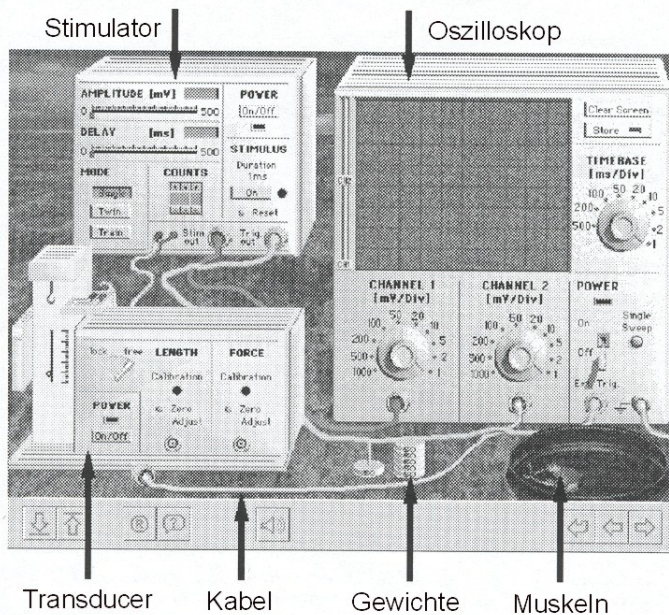
Experimente zur quergestreiften Muskulatur werden gewöhnlich an der Beinmuskulatur des Frosches durchgeführt. Der Muskel wird gemeinsam mit dem ihn innervierenden Nerven (N. Ischiadicus) aus dem Frosch herauspräpariert und mit elektrischen Reizen stimuliert. Aus der Reaktion des Muskels auf unterschiedliche Reize und Reizfolgen lassen sich Rückschlüsse auf die charakteristischen Eigenschaften des Muskels (wie z.B. Ruhedehnungskurve, Kurve der isotonischen und isometrischen Maxima, Superposition bei Doppelreizen, tetanische Kontraktionen etc.) ziehen.

Am heutigen Praktikumstag werden wir allerdings alle Experimente an einem ‚virtuellen Froschpräparat‘ durchführen, d.h. alle Experimente werden am Computer mit spezieller Software simuliert. Nach einer Einführung wird die Präparation des Frosches und des Nerv-Muskel-Präparates in Form von digitalen Videosequenzen demonstriert. Der experimentelle Teil des Praktikums, also der Hauptteil des Versuches findet im virtuellen Labor statt (die Ausstattung des Labors wird gleich ausführlich besprochen). Jedes simulierte Nerv-Muskel-Präparat besitzt ein individuelles Eigenschaftenprofil, so dass sich z.B. alle Muskeln in einem Praktikum hinsichtlich ihrer Ruhedehnungskurve und der übrigen Charakteristika in physiologisch korrekter Weise voneinander unterscheiden (das bedeutet natürlich auch, dass es keine identischen Werte und Kurven in verschiedenen Protokollen geben kann!).

An dieser Stelle wird allerdings ganz explizit darauf hingewiesen, dass eine Simulation nie ein reales, biologisches Experiment ersetzen kann. Für angehende Zoologen und Tierphysiologen wird es auch in absehbarer Zukunft keine Alternative zum experimentellen Arbeiten mit Tieren geben.

Versuchsdurchführung

Das virtuelle Labor



Im Labor finden Sie ein Reizgerät (Stimulator), die Mess-Einrichtung (Transducer) und ein Oszilloskop. Vor dem Oszi steht ein Schälchen mit den präparierten Muskeln, links daneben ein Stapel mit Gewichten. Beachten Sie, dass –wie im richtigen Leben– alle Geräte ordnungsgemäß durch Kabel verbunden sein müssen (Sattinger’s law: it works better if you plug it in!). Natürlich müssen auch alle Geräte angeschaltet sein. Dazu klicken Sie mit der Maus auf die jeweiligen POWER On/Off Schalter. Bei eingeschaltetem Gerät sind die Leuchtanzeigen bzw. der Bildschirm (Oszi) beleuchtet.

Um den Muskel in den Transducer einzuhängen, ziehen Sie den Muskel mit gedrückter linker Maustaste zum Transducer.

Der Stimulator:

Dieses Gerät dient der elektrischen Reizung des Nerven, dessen Aktionspotenziale dann die Muskelkontraktion auslösen. Die AMPLITUDE, also die Reizstärke, stellen Sie zu Beginn einfach auf den Maximalwert (500 mV). Klicken Sie dazu auf den roten Schieberegler und ziehen Sie ihn ganz nach rechts. Von den drei MODE-Schaltern sollte der SINGLE-Button gedrückt sein und aufleuchten. Alle übrigen Einstellungen am Stimulator sind zunächst ohne Belang.

Der Stimulator würde jetzt beim Anklicken des STIMULUS-Schalters ON einen einzelnen Reiz (Single) mit der festeingestellten Dauer von 1 ms und einer Reizstärke (Amplitude) von 500 mV liefern. Dieser Reizimpuls ginge über die an STIM OUT angeschlossenen Kabel zum einen an den Nerven und zum anderen an das Oszilloskop.

Der Transducer

Der Transducer ermöglicht Ihnen je nach Einstellung und Verkabelung entweder Längen- oder Kraftmessungen (LENGTH/FORCE). Längenmessung ist nur möglich, wenn der Muskel frei beweglich ist (Knebelschalter auf FREE) und das mit CHANNEL 2 am Oszilloskop verbundene Kabel an der Buchse unter LENGTH angeschlossen ist. Entsprechend wird für Kraftmessungen das Kabel an der Buchse FORCE angeschlossen und der Knebelschalter auf LOCK gestellt.

Vor jeder Längenmessung muss der Nullabgleich durch Anklicken von ZERO ADJUST durchgeführt werden. Die Leuchtdiode unter CALIBRATION leuchtet dann grün statt rot. **Erfahrungsgemäß gehört ein nicht durchgeführter Nullabgleich zu den häufigsten Fehlern für den Fall, dass die Kontraktionskurve nicht auf dem Oszilloskop erscheint (Weber's Law).**

Der Transducer liefert bei einer Längenmessung 50 mV/mm, d.h. ändert sich die Länge des Muskels um 1 mm, gibt das Gerät eine Spannung von 50 mV aus. Analog ergibt eine vom Muskel erzeugte Kraft von 1 N eine Spannung von 50 mV (die Werte sind am Transducer notiert und sind natürlich ganz wichtig für die geforderten Umrechnungen).

Das Oszilloskop

Die Grundlinien für die Reiz- und Kontraktionskurven verstellen Sie mittels der Schieberegler CH1 und CH2 links neben dem Bildschirm. Die Drehregler für die Verstärkung (mV/DIV; DIV = division = ein Kästchen auf dem Oszi-Bildschirm) und die Zeitablenkung (ms/DIV) stellen Sie durch Anklicken des gewünschten Zahlenwertes ein. Bei aktiviertem STORE-Schalter bleiben Ihnen auch die jeweils zuvor aufgezeichneten Kurven erhalten, womit Sie besser Vergleichsmöglichkeiten haben. Zum Löschen der Kurven dient der CLEAR SCREEN Schalter.

Stellen Sie nun die Grundlinie für CHANNEL 1 (Reiz) auf die Höhe der ersten Bildschirm-Unterteilung von unten (CH1, Schieberegler am linken Rand des Oszi-Bildschirms) und die für CHANNEL 2 ebenfalls (Kontraktion) auf die erste Linie von unten (CH2). Stellen Sie nun an den Drehreglern folgende Werte ein:

CHANNEL 1 (Reizamplitude): 500 mV/DIV

CHANNEL 2 (Kontraktion) 50 mV/DIV

TIMEBASE: 20 ms/DIV

STORE-Modus

Bei der am Stimulator eingestellten Reizstärke ist auf Kanal 1 (500 mV/DIV) ein Ausschlag von genau einem Kästchen zu erwarten. Der Muskel des Krallenfrosches verkürzt sich bei Einzelreizen erfahrungsgemäß um einige Millimeter. Da der Transducer 50 mV/mm liefert, ist am Oszi auf Kanal 2 eine Kontraktionskurve in der Höhe von einigen wenigen Kästchen (50 mV/DIV) zu erwarten. Die Dauer einer Einzelzuckung liegt zwischen 100 und 200 ms und dürfte daher bei einer Überlaufzeit des Oszilloskopenstrahls von 20 ms/DIV mal 10 Kästchen) in voller Länge sichtbar sein.

Erste Gehversuche

Zur Auslösung einer Einzelzuckung drücken Sie nun am Stimulator den STIMULUS-Knopf ON. Auf dem Oszi sollten nun 2 Kurven erscheinen (SATTINGER'S LAW + WEBER'S LAW!!). Der Reiz (Kanal 1) ist nur als schmaler Ausschlag am linken Bildrand des Oszis zu erkennen (Dauer 1 ms), während die Verkürzung des Muskels über die Hälfte bis zwei Drittel des Bildschirms verläuft. Die Verkürzung des Muskels ist auch optisch am Muskel selbst zu erkennen. Bevor Sie mit der Abarbeitung des Arbeitsprogramms beginnen, lassen Sie Ihrem Spieltrieb ruhig ein paar Minuten freien Lauf.

1. Hinweise zum Experimentieren und einige Vorbemerkungen

1.1 Versuchsablauf im Überblick

- Reizstärkeabhängigkeit der Einzelzuckung
- Superposition bei Doppelreizen
- Tetanische Kontraktionen
- Ruhedehnungskurve
- Kurve der isometrischen Maxima
- Kurve der isotonischen Maxima
- Beziehung zwischen Kraft und Verkürzungsgeschwindigkeit
- Ermüdung

1.2 Reihenfolge der Experimente

Die angegebene Reihenfolge der von Ihnen durchzuführenden Experimente sollte eingehalten werden. Sie beginnen mit der Bestimmung der Reizstärke-Abhängigkeiten, um sich dann in einer ersten Versuchsreihe mit der Bedeutung der zeitlichen Summation für die Muskelkontraktion vertraut zu machen. Hierzu vergleichen Sie den Kurvenverlauf bei Einzelzuckungen, bei der Superposition zweier Zuckungen und bei tetanischen Kontraktionen.

Eine zweite Versuchsreihe bezieht sich auf die Bedeutung unterschiedlicher Belastungen und Vordehnungen für die Muskelkontraktion. Dazu messen Sie zunächst die Ruhedehnungskurve und erfassen anschließend die Kurven der isometrischen und isotonischen Maxima sowie die Beziehung zwischen Kraft (Belastung) und Verkürzungsgeschwindigkeit.

Abschließend sollten Sie sich die Veränderungen der Kontraktionsformen bei Ermüdung verdeutlichen.

1.3 Vordehnung

Denken Sie daran, dass der Muskel in situ (=im Froschbein), auch ohne aktive Kontraktion, immer etwas gespannt (vorgedehnt) ist und sich bei der präparativen Ablösung vom Knochen aufgrund seiner elastischen Eigenschaften zusammenzieht. Um unter möglichst physiologischen Bedingungen zu messen, unter denen der Muskel im übrigen auch die stärkste Kraft entwickelt, muss der isolierte Muskel wieder etwas gedehnt werden. Den Bereich optimaler Vordehnung bestimmen Sie mit den Kurven der isometrischen und isotonischen Maxima. Erfahrungsgemäß gilt aber für den M. gastrocnemius des Krallenfrosches, dass Sie bei Vordehnung durch ein Gewicht von 50 bis 100 g in etwa wieder die physiologische Länge erreicht haben und damit im Bereich der optimalen Kontraktionseigenschaften liegen.

1.4 Ermüdung

Viel schneller als ein Muskel in situ zeigt ein isolierter Skelettmuskel aufgrund der fehlenden Durchblutung bei wiederholter Kontraktion deutliche Ermüdungserscheinungen, von denen er sich nicht in jedem Fall wieder vollständig erholt. Wegen der Vergleichbarkeit der Ergebnisse sollten Sie darauf achten, dass Sie Ihre Experimente möglichst systematisch durchführen und den Muskel nicht durch häufigere und längere tetanische Kontraktionen unnötigerweise ermüden. Jene Experimente, bei denen Sie systematisch eine Ermüdung herbeiführen, um die dabei auftretenden Veränderungen des

Kontraktionsverlaufs zu erfassen, sollten Sie selbstverständlich erst zum Abschluss der Praktikumseinheit durchführen.

1.5 Verformung

Der Muskel ist kein ideal elastisches mechanisches Gebilde, sondern besitzt auch plastische Komponenten. Diese können dazu führen, dass bei zu starker und zu lang dauernder Dehnung des Muskels dieser bei Entlastung nicht wieder ganz seine ursprüngliche Ausgangslänge annimmt. Damit verändern sich auch seine Kontraktionseigenschaften und die Messwerte sind nicht mehr länger untereinander vergleichbar.

Diese plastischen Effekte bleiben in dieser Computersimulation unberücksichtigt, da ihnen - anders als bei der Ermüdung - in vivo keine Bedeutung zukommt und auch keine systematischen Messungen hierzu vorgesehen sind. Es handelt sich hier um einen bei isolierten Präparaten auftretenden Artefakt, dessen Sie sich jedoch bewusst sein sollten, falls Sie die Experimente in einem Fortgeschrittenen-Praktikum auch am realen Froschmuskel durchführen sollten. In diesem Fall müssten Sie wirklich darauf achten, dass Sie den Muskel nicht mit zu vielen Gewichten zu lange belasten, z.B. wenn Sie die Kurven der isometrischen und isotonischen Maxima bestimmen.

2. Versuche

2.1 Reizstärke-Abhängigkeit der Einzelzuckung:

Die Stärke einer Einzelzuckung ist entscheidend dadurch bestimmt, wie viele Muskelfasern an dieser Zuckung beteiligt sind. Da Sie im Experiment den Nerven reizen, hängt dies wiederum von der Anzahl der überschwellig gereizten Nervenfasern und damit von der Anzahl der aktivierten motorischen Einheiten ab. Da die Reizdauer fest auf 1 ms eingestellt ist, ist dies ausschließlich eine Funktion der Reizstärke.

Um die Kontraktionskraft in Abhängigkeit von der Reizstärke aufzunehmen, reizen Sie den Nerven mit Einzelreizen (SINGLE) und registrieren dabei die Kontraktionskraft der Einzelzuckung unter isometrischen Bedingungen (LOCK). Die kräftigsten Kontraktionen und die am besten reproduzierbaren Werte erhalten Sie erfahrungsgemäß, wenn Sie den Muskel mit 1 bis 2 Gewichten, also mit 50 bis 100 g, vordehnen. Ihre Messungen beginnen Sie mit Reizen geringer Amplitude (etwa 50 mV) die Sie in Schritten von 50 mV steigern. Wenn Sie damit in den Bereich sichtbarer Muskelkontraktionen kommen, sollten Sie die Schrittweite verringern, um die minimale Schwelle (erste sichtbare Kontraktion) möglichst exakt, d.h. mit einer Genauigkeit von etwa 10 mV, zu bestimmen. Entsprechend verfahren Sie bei der Bestimmung der maximalen Schwelle, d.h. jener Reizstärke, bei der keine weitere Steigerung der Kontraktion mehr zu erkennen ist. Danach können Sie, bei geeignet gewählten Zwischenwerten, mit nur wenigen zusätzlichen Meßpunkten (3-4), die Kurve der Reizstärkeabhängigkeit bestimmen.

Die Verstärkungsregler (Drehschalter) am Oszilloskop sollten Sie so einstellen, dass Sie auf Kanal 1 die Reizstärke gut ablesen können und auf Kanal 2 die Kontraktionskraft ablesbar ist, sobald eine Zuckung des Präparats sichtbar wird. Möglicherweise müssen Sie mit zunehmender Reizstärke und der damit zunehmenden Kontraktionskraft die Empfindlichkeit des 2. Kanals verstellen. Die Zeitablenkung wählen Sie entsprechend der üblicherweise zu erwartenden Zuckungsdauer von etwa 150-250 ms.

Auswertung: Zeichnen Sie eine maximale Einzelzuckung vom Bildschirm ab (unter Angabe der Eichmarken und der Reizparameter) und bestimmen Sie daraus zusätzlich zur Amplitude auch die Dauer der Einzelzuckung sowie die Dauer der ansteigenden und abfallenden Phase (Kontraktion und Relaxation).

2.2 Superposition bei Doppelreizen

Bei kurz aufeinanderfolgenden Reizen können sich die Einzelzuckungen des Muskels überlagern (Superposition), wenn die vorherige Kontraktion noch nicht abgeklungen ist bevor die nachfolgende

Einzelzuckung einsetzt. Sie sollten sich diesen Vorgang verdeutlichen, indem Sie für Doppelreize unterschiedlichen Abstandes (DELAY) die Kontraktionskurven registrieren. Dazu stellen Sie den Modus-Schalter am Reizgerät auf TWIN.

Beginnen Sie Ihre Registrierungen bei einem Reizabstand (DELAY), der größer ist als die Dauer der Einzelzuckung. Dies wären erfahrungsgemäß etwa 500 ms. Verringern Sie nun sukzessive den Abstand der Reizimpulse etwa in folgender Reihenfolge: 500, 300, 200, 150, 120, 100, 80, 65, 50, 40, 30 ms.

Auswertung: Bestimmen Sie die diesen Reizabständen entsprechenden Frequenzwerte ($f = 1/\text{sec}!!$) und tragen Sie in Abhängigkeit vom Reizabstand die Maximalwerte der Zuckungen in eine Werte-Tabelle und ein Diagramm ein. Wenn Sie bei Ihren Messungen das Oszilloskop in den STORE-Modus geschaltet haben, sehen Sie die gesamte Kurvenschar auf dem Bildschirm abgebildet. Zeichnen Sie hiervon jene 4 bis 5 Kurvenzüge ab, die Ihrer Meinung nach die Gesetzmäßigkeiten der Superposition bei unterschiedlichen Reizabständen am besten wiedergeben.

2.3 Tetanus

Die physiologisch relevante Kontraktionsform ist die tetanische Kontraktion. In vivo werden die Muskelfasern über die Motoneurone nicht durch einzelne Aktionspotenziale (APs) aktiviert sondern immer durch längere Salven schnell aufeinanderfolgender APs. Die Einzelzuckungen überlagern sich (siehe Superposition) und verschmelzen zu einer glatten Kontraktion.

Anhand der folgenden Versuche sollten Sie sich die Übergangsformen von der Einzelzuckung bis zum glatten Tetanus verdeutlichen. Dazu reizen Sie den Muskel mit Reizfolgen (Modus TRAIN) unterschiedlicher Frequenz, wobei Sie sich zunächst an folgender Reihenfolge orientieren können: 3, 10, 20, 50 Hz. Berechnen Sie die diesen Werten entsprechenden Reizabstände, die Sie dann jeweils an dem Reizgerät (DELAY) einzustellen haben.

Das Oszilloskop sollten Sie auch hier wieder in den STORE-Modus stellen, damit Sie die unterschiedlichen Kontraktionsformen auf den Bildschirm übereinander geschrieben sehen. Der besseren Vergleichbarkeit wegen sollte dabei die Zeitablenkung und die Verstärkung konstant gehalten werden. Da Sie bei Ihren Messungen wegen möglicher Ermüdungserscheinungen mit niedrigen Frequenzwerten (DELAY, 3 Hz) beginnen sollten, achten Sie bei der Einstellung der Verstärkung von Kanal 2 darauf, dass bei den tetanischen Kontraktionen etwa 2-3 mal größere Kräfte erreicht werden als bei Einzelzuckungen. Für die Zeitablenkung wäre eine Einstellung von zunächst 200 ms/DIV (d.h. 2 Sekunden Überlaufzeit) zu empfehlen.

Der besseren Übersichtlichkeit wegen sollten Sie die jeweilige Anzahl der Impulse so wählen, dass das Oszilloskop bei jeder Reizserie nur 1 mal getriggert wird. Um auch die auf die Kontraktion folgende Erschlaffungsphase auf dem Bildschirm noch zu erkennen, sollte die Reizserie nach etwa 2/3 bis 3/4 des Bildüberlaufs abgeschaltet werden. Beispielsweise ist bei einer Überlaufzeit von 2 s und einer Reizfrequenz von 10 Hz (entsprechend 100 ms) nach 15 Reizen genau 3/4 der Bildschirmbreite überstrichen ($15 \cdot 100 \text{ms} = 1500 \text{ms} = 3/4 \cdot 2000 \text{ms}$). Rechnen Sie sich für die verschiedenen Reizfrequenzen die einzustellenden Werte (Delay, Zahl der Reizimpulse und Gesamtdauer der Reizserie) vor den Versuchen aus und tragen Sie diese in eine Tabelle ein.

Damit die Abbildung nicht zu unübersichtlich wird, sollten sich die Kurven möglichst nicht überschneiden. Es ist daher empfehlenswert, die Gesamtdauer der Reizserie um so kleiner zu halten, je geringer die Reizfrequenz ist (da bei geringerer Reizfrequenz auch kleinere Kontraktionsamplituden zu erwarten sind).

Nach Durchführung der Experimente sollten auf Ihrem Bildschirm insgesamt folgende Kontraktionsformen zu sehen sein:

- Deutlich getrennte Einzelzuckungen (bei etwa 3 Hz).
- Inkompletter Tetanus: Die Einzelzuckungen sind einander überlagert (bei etwa 10 Hz).
- Übergang zu einem glatten Tetanus mit höchstens noch geringen Kraftänderungen zwischen den einzelnen Reizen (bei etwa 20 Hz).
- Glatter Tetanus, bei dem die Einzelzuckungen nicht mehr zu unterscheiden sind (bei etwa 50 Hz)

2.4 Ruhedehnungskurve

Der Muskel ist ein elastisches Gebilde, dessen Länge sich ändert, wenn man daran zieht. Doch anders als bei einer idealen Feder ist die Längenänderung nicht proportional der am Muskel wirkenden Zugkraft. Sie können dies überprüfen, indem Sie eine unterschiedliche Zahl von Gewichten an den Muskel hängen und die entsprechende Längenänderung messen. Diese bestimmen Sie am genauesten aus den am Oszilloskop abzulesenden Spannungsänderungen, die sie mit dem am Transducer angegebenen Wert (mV/mm) verrechnen. Einstellungen: muscle free, amplitude: 100 mV, **no zero adjust** (außer vor dem 1. Gewicht), CH2 am Oszi weit nach oben und 100 mV/DIV.

Auswertung: Erstellen Sie eine Werte-Tabelle, in die Sie die Gewichtskraft und die Längenänderung des Muskels eintragen. Wenn Sie nun die Gewichtskraft (x-Achse) gegen die Muskellänge (y-Achse) auftragen, erhalten Sie ein Längen-Spannungs-Diagramm des Muskels, die sogenannte Ruhedehnungskurve. In der selben Art finden Sie die Ruhedehnungskurve üblicherweise auch in den Lehrbüchern der Physiologie aufgetragen. Bitte achten Sie bei der Erstellung dieses Diagramms darauf, dass genügend Raum bleibt, um anschließend auch die Kurven der isometrischen und isotonischen Maxima noch miteinzuzichnen.

2.5 Kurve der isotonischen Maxima

Die Kurve der isotonischen Maxima soll Ihnen verdeutlichen, dass sich der Muskel bei gleichen Reizen (supramaximal), aber unterschiedlichen Vordehnungen unterschiedlich stark verkürzt. Der Muskel muss bei diesen Registrierungen der Längenänderungen selbstverständlich frei beweglich sein, d.h., das Meßsystem steht im Zustand "FREE" und das Meßkabel ist an den Ausgang Längenänderung angeschlossen. Registrieren Sie nun - bei deutlich supramaximalen Reizen - die Längenänderung des Muskels bei unterschiedlichen Vordehnungen.

Beginnen Sie Ihre Messungen mit dem unbelasteten Muskel und hängen Sie dann sukzessive immer ein Gewicht mehr daran. Mit jedem zusätzlichen Gewicht verschiebt sich natürlich auch die Null-Linie am Oszillographen entsprechend der Ruhedehnungskurve. Vor Reizung des Muskels immer Null-Offset kompensieren (ZERO-ADJUST -> WEBER'S LAW).

Auswertung: Für Ihre Messungen sollten Sie eine Werte-Tabelle erstellen, in die Sie die Gewichtskraft, die passive Längenänderung (entsprechend der Ruhedehnungskurve) und schließlich die Längenänderung bei aktiver Kontraktion eintragen. Zeichnen Sie ein Diagramm, das Ihnen die Längenänderung (bei aktiver Kontraktion) in Abhängigkeit von der Belastung (Gewichtskraft) wiedergibt. Außerdem zeichnen Sie die aktive Verkürzung des Muskels in die Ruhedehnungskurve mit ein. Hierzu markieren Sie durch einen Pfeil von dem jeweiligen Ausgangspunkt auf der Ruhedehnungskurve ausgehend den während des Kontraktionsmaximums erreichten Wert. Wenn Sie nun die Endpunkte der Pfeile verbinden, erhalten Sie die Kurve der isotonischen Maxima. Vergleichen Sie Ihre Kurve mit solchen in Lehrbüchern der Physiologie.

2.6 Kurve der isometrischen Maxima

Um die Kurve der isometrischen Maxima aufzunehmen, messen Sie bei fest eingespanntem Muskel, d.h. der Modusschalter am Registriersystem steht auf "LOCK". Sie registrieren dabei die maximale Kraftentwicklung bei supramaximalen Einzelreizen in Abhängigkeit von unterschiedlichen Vordehnungen. Unterschiedliche Vordehnungen erhalten Sie wieder, indem Sie den Muskel mit einer unterschiedlichen Zahl von Gewichten belasten, wobei der Modusschalter selbstverständlich vorübergehend auf "FREE" gestellt werden muss. Nach jeder Vordehnung das Meßsystem wieder auf Null abgleichen (ZERO-ADJUST). Tragen Sie die Ergebnisse in einem eigenen Diagramm auf.

Auswertung: Tragen Sie in eine Werte-Tabelle die Belastung (Gewichtskraft) und die von Ihnen gemessene maximale Kontraktionskraft bei einer Einzelzuckung ein. Erstellen Sie ein Diagramm, indem Sie die Kontraktionskraft gegen die Gewichtskraft auftragen. Zusätzlich kennzeichnen Sie die maximalen Kontraktionskräfte in Ihrer Ruhedehnungskurve, indem Sie von den jeweiligen passiven Ausgangswerten einen Pfeil zu den während der aktiven Kontraktionsmaxima erreichten Werten

einzeichnen. Wenn Sie nun die Endpunkte der Pfeile miteinander verbinden, erhalten Sie die Kurve der isometrischen Maxima in ihrer üblichen Darstellung.

2.7 Beziehung zwischen Zuckungsgeschwindigkeit und Kraft (Hillsche Beziehung)

Wenn man die Verkürzungsgeschwindigkeit eines Muskels in Abhängigkeit von der jeweiligen Belastung, also von dem vom Muskel zu bewegenden Gewicht, aufträgt, erhält man die sogenannte Hillsche Kurve. Um diese Kurve aufzunehmen, arbeiten Sie wieder mit Einzelzuckungen bei supramaximalen Reizen. Ausgehend vom unbelasteten Muskel hängen Sie eine zunehmende Zahl von Gewichten an den Muskel und registrieren jeweils unter isotonischen Bedingungen („FREE“) die Muskelkontraktionen. Die Verkürzungsgeschwindigkeit bestimmen Sie, indem Sie an dem steilsten Anstieg der Kurve die Tangente anlegen und daraus deren Steigung ermitteln ($v = s / t$). Um möglichst genaue Werte zu erhalten, empfiehlt es sich, die Zeitablenkung des Oszillographen so schnell zu wählen, dass der ansteigende Teil der Kurve gerade noch auf dem Bildschirm erscheint.

Auswertung: Tragen Sie die Belastung (Gewichtskraft K) und die gemessene Verkürzungsgeschwindigkeit in eine Wertetabelle ein und bestimmen Sie als dritten Parameter aus diesen beiden Werten die Leistung ($N = K * v$). Erstellen Sie ein erstes Diagramm, in das Sie die Verkürzungsgeschwindigkeit gegen die Gewichtskraft auftragen und diese Punkte durch einen Kurvenzug verbinden. In einem zweiten Diagramm tragen Sie die Leistung des Muskels gegen die Belastung auf und bestimmen den Maximalwert dieser Kurve. Übertragen Sie diesen Punkt maximaler Muskelleistung sodann in ihrer Kraft/Geschwindigkeits-Diagramm und kennzeichnen in diesem Diagramm jene Fläche, die der maximalen Leistung entspricht.

2.8 Ermüdung

Zum Abschluss Ihrer Experimente sollten Sie schließlich noch die Kontraktionskurven eines ermüdeten Muskels mit denen eines nicht ermüdeten Muskels vergleichen. Es ist unerheblich, ob Sie dabei die isometrischen oder isotonischen Kurven registrieren. Arbeiten Sie aber wieder unter möglichst optimalen, physiologischen Bedingungen, d.h. bei einer Vordehnung durch ein oder zwei Gewichte.

Reizen Sie den (hoffentlich noch nicht ermüdeten) Muskel zunächst durch eine Impulsserie von 4 Impulsen bei einer Frequenz von 5 Hz (DELAY = 200 ms). Dazu stellen Sie bitte die Zeitablenkung am Oszillographen so ein, dass die Kontraktionen innerhalb eines Bildschirmdurchlaufs abgebildet werden. Anschließend ermüden Sie den Muskel durch eine langdauernde tetanische Kontraktion (z.B. 199 Impulse bei 10 ms). Sie werden sehen, dass die Muskelkraft schon im Verlauf der Kontraktion deutlich abnimmt. Wenn Sie den Muskel dann noch einmal mit derselben Reizserie wie vor der Ermüdung stimulieren, werden Sie weitere Einzelheiten im Vergleich der Kontraktionseigenschaften eines ermüdeten und nicht-ermüdeten Muskels erkennen.

Des besseren Vergleichs wegen bietet es sich natürlich an, möglichst alle drei Kurvenzüge auf einem Bildschirm darzustellen. Dazu müssten Sie diese drei Kurven möglichst untereinander aufzeichnen, indem Sie jeweils die Null-Linie des Kanals 2 entsprechend verschieben. Um Platz zu sparen, können Sie den Reizkanal "ausblenden", indem Sie die Null-Linie für Kanal 1 ganz an den oberen Rand des Bildschirms verschieben. Bei der Registrierung der tetanischen Kontraktion sollten sie natürlich die Verstärkung und die Zeitablenkung entsprechend verändern, während Sie zum Vergleich der beiden kurzen Reizfolgen vor und nach der Ermüdung auf gleiche Einstellungen achten sollten. Sie müssen sich auf jeden Fall die erforderlichen Einstellungen vor ihren Messungen gut überlegen, da bei solchen Ermüdungsexperimenten immer die Gefahr besteht, dass sich der Muskel nicht wieder richtig erholt. Zumindest sollten Sie nach jeder noch nicht zufriedenstellenden Registrierung eine "Denkpause" von 5 bis 10 Minuten einlegen, womit Sie auch dem Muskel Gelegenheit geben, sich zu regenerieren. Sie können auch den 2. Muskel benutzen.

Eine einfachere Möglichkeit, sich die Veränderung der Kontraktionseigenschaften während Ermüdung zu verdeutlichen, besteht darin, den Muskel bei einer Frequenz von 5 Hz mit einer sehr langen Impulsserie (100 bis 150 Impulse) zu stimulieren. Um die Veränderungen des Kurvenverlaufs zu

erkennen, sollte die Zeitablenkung am Oszillographen so eingestellt sein, dass 2 bis 3 Kontraktionen pro Bildschirmdurchlauf abgebildet werden.

Protokoll:

Der Praktikumsteil ‚virtueller Froschmuskel‘ wird in diesem Semester das vierten Mal in Münster durchgeführt. Uns interessiert Ihre Meinung über diesen Versuch natürlich sehr. Deshalb sollten Sie uns in Ihrem Protokoll eine kurze Wertung des Versuches aus Ihrer Sicht geben. Sind Sie der Meinung, dass virtuelle (Tier-)Experimente sinnvoll sind? Haben Sie die wichtigsten Lehrinhalte auch ohne reales Tierexperiment erlernen können? Könnten wir den Praktikumstag besser gestalten? Gibt es Anregungen Ihrerseits? Sparen Sie nicht mit Kritik (über Lob freuen wir uns natürlich auch)!