Zeitschrift: Bulletin der Schweizerischen Akademie der Medizinischen Wissenschaften = Bulletin de l'Académie suisse des sciences médicales = Bollettino dell' Accademia svizzera delle scienze mediche

Herausgeber: Schweizerische Akademie der Medizinischen Wissenschaften

Band: 27 (1971)

Artikel: Pro und Contra zur Beschleunigungsempfindlichkeit der Muskelspindeln

Autor: Henatsch, H.-D.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-307873

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 16.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Physiologisches Institut, Lehrstuhl II, der Universität Göttingen

Pro und Contra zur Beschleunigungsempfindlichkeit der Muskelspindeln

H.-D. HENATSCH

Der Titel meines Beitrages deutet an, dass die Frage nach der Beschleunigungsempfindlichkeit der Muskelspindeln ein kontroverses Thema darstellt. Noch vor etwa zwei Jahren standen sich die Argumente «contra» Beschleunigungsempfindlichkeit, wie sie hauptsächlich von MATTHEWS selbst und seinen Mitarbeitern (JANSEN und MATTHEWS 1962; MATTHEWS 1963; CROWE und MATTHEWS 1964) sowie von LENNERSTRAND (1968), LENNERSTRAND und THODEN (1968) vorgebracht wurden, und die Argumente «pro», welche von Frau Dr. SCHÄFER[1] und mir seit 1966 vertreten wurden (SCHÄFER und HENATSCH 1966; SCHÄFER 1967; HENATSCH 1967; SCHÄFER und HENATSCH 1968; SCHÄFER und SCHÄFER 1969), scheinbar unvereinbar gegenüber. Dass sich seither die Situation gewandelt hat und heute eine echte Auflösung der früheren Kontroverse möglich erscheint, ist wieder vor allem neueren Arbeiten der Matthews-Gruppe zu verdanken (BROWN, GOODWIN und MATTHEWS 1969; MATTHEWS und STEIN 1969); zugleich hat auch unsere Seite in einigen Punkten frühere Auffassungen revidiert. Es erscheint jedenfalls sehr befriedigend, dass beide Gruppen – unbeschadet mancher noch offen gebliebener Detailfragen – im Grundsätzlichen eine weitgehende Annäherung der gegenseitigen Standpunkte erreicht haben.

Die Ausgangsbefunde sind allen Muskelspindelforschern bekannt. Sie seien anhand einiger experimenteller Beispiele von Frau Dr. SCHÄFER aus unserem Göttinger Laboratorium kurz demonstriert: Der Muskel (z. B. Gastroknemius oder Soleus der Katze) wird einer nicht zu langsamen Rampendehnung unterworfen und die Antwort einer in ihm gelegenen primären Muskelspindelendigung wird in üblicher Weise als Punktkurve der reziproken Impulsintervalle aufgezeichnet. Im Antwortmuster der Spindelendigung (Abb. 1) erscheint dann ausser der statischen (oder Längen-)Kom-

---

[1] Meiner früheren Mitarbeiterin, Frau Dozentin Dr. SONJA S. SCHÄFER (jetzige Anschrift: Institut für normale und pathologische Physiologie, Universität Köln, BRD), danke ich für freundliche Überlassung eigenen experimentellen Materials, einschliesslich einiger bisher unveröffentlichter Befunde. Die zitierten Arbeiten wurden unterstützt durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft (Schwerpunkt «Rezeptoren-Physiologie»).

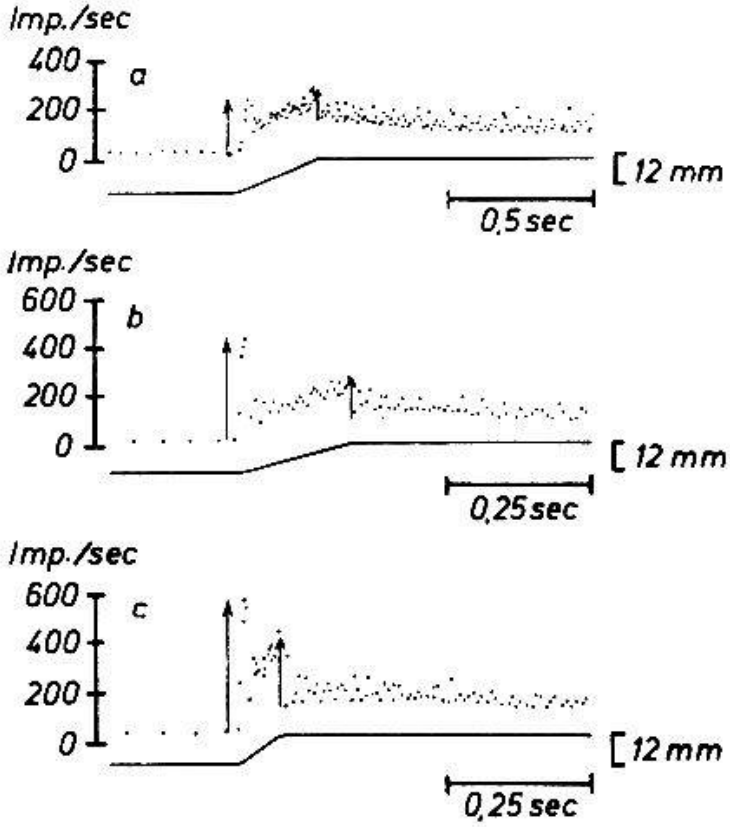

Abb. 1. Zunahme des «initial burst» (Beschleunigungsantwort, 1. Pfeil) und des «dynamic index» (Geschwindigkeitsanwort, 2. Pfeil) bei wachsender Geschwindigkeit der Rampendehnung (a = 45 mm/sec, b = 60 mm/sec, c = 170 mm/sec). Primäre Muskelspindelendigung aus dem M. triceps surae, dezerebrierte Katze. Punktkurve = Momentanfrequenz der Spindelimpulse (reziproke Impulsintervalle). Jeweils darunter Verlauf der Muskeldehnung (S. S. Schäfer und S. Schäfer 1969).

ponente und der dynamischen (oder Geschwindigkeits-)Komponente in vielen – wenn auch nicht in allen – Fällen noch ein früher Frequenzgipfel kurz nach Beginn der Rampe. Es ist dieser «initial burst», der von unseren Oxforder und Stockholmer Kollegen seinerzeit für eine Art Schönheitsfehler der Spindelantwort, ohne normalphysiologische Bedeutung, gehalten wurde, während Schäfer und ich in ihm eine auch regeltechnisch verwertbare Information über die Anfangsbeschleunigung bei der Muskeldehnung sahen. In diesem informationstheoretischen Sinne bezeichnete Schäfer ihn als «Beschleunigungsantwort», zunächst ganz unabhängig von der Frage, ob und wo im Übertragungssystem echte Trägheitskräfte mit Massenbeschleunigung auftreten und ob die Spindel selbst auf den 2. Differentialquotienten der aufgezwungenen Längenänderung ansprechen kann.

Da die Dehnungsapparatur ihre Endgeschwindigkeit in endlicher, praktisch konstanter Zeit (etwa 20 msec) erreicht, ist die mittlere Anfangsbeschleunigung proportional der gewählten Anstiegsgeschwindigkeit der Rampe. Hiermit können wir prüfen, wie gut der «initial burst» die Beschleunigung anzuzeigen vermag. Seine Amplitude wächst mit der Dehnungsgeschwindigkeit, ähnlich wie die des «dynamic index», wie in Abb. 1 zu erkennen ist.

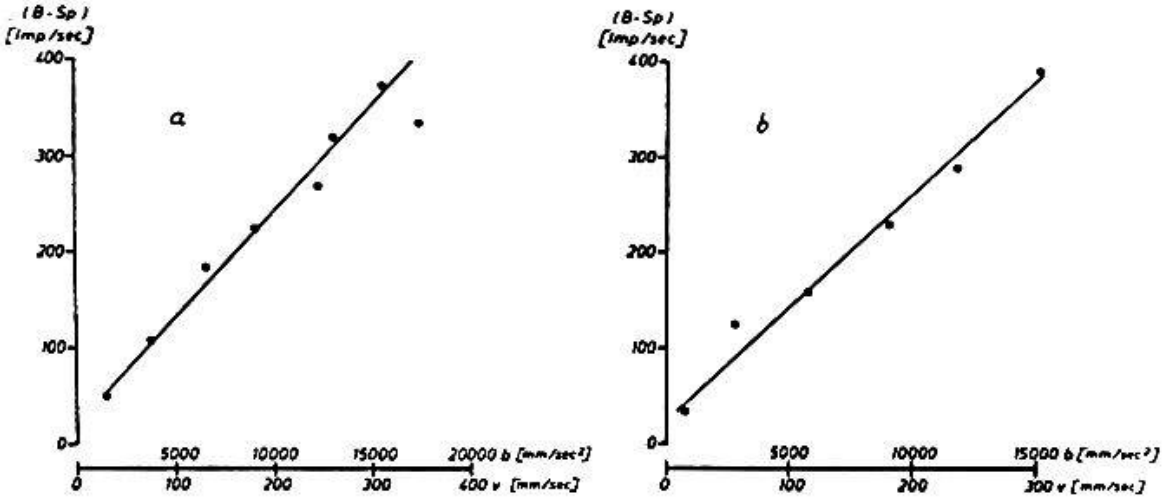

Abb. 2. Kennlinien der Beschleunigungsempfindlichkeit, a für eine primäre, b für eine sekundäre Muskelspindelendigung. Ordinaten = Höhe der Beschleunigungsantwort (initiale Gipfelfrequenz minus Spontanaktivität. Abszissen = Dehnungsgeschwindigkeit (mm/sec) bzw. mittlere Anfangsbeschleunigung (mm/sec²). Steilheit der Kennlinie b ungewöhnlich gross (S. S. SCHÄFER, unveröffentlicht).

In Abb. 2 ist diese Amplitude (Gipfelfrequenz B minus Spontanaktivität) als Funktion der Dehnungsgeschwindigkeit – und damit der Anfangsbeschleunigung – aufgetragen (links für eine primäre Spindelendigung). Für Dehnungen ab etwa 20 mm/sec zeigt sich über einen weiten Bereich, bis zu Geschwindigkeiten von 400 mm/sec (entsprechend Beschleunigungen bis zu 2×10^4 mm/sec²), eine befriedigend lineare Beziehung. Man kann also analog zu den bekannten «Kennlinien» der Längen- und Geschwindigkeitsempfindlichkeit der primären Spindelendigung auch für diese Antwortkomponente eine Kennlinie gewinnen, deren Steilheit als Mass der Beschleunigungsempfindlichkeit des Übertragungssystems dienen kann. Auch sekundäre Spindelendigungen zeigen den «initial burst» und entsprechende Beschleunigungskennlinien, die in der Regel flacher als bei den primären Endigungen verlaufen. Gelegentlich können sie aber – wie Abb. 2b demonstriert – gleiche Steilheit und ebenso hohe Impulsfrequenzwerte wie bei jenen erreichen.

Unter fusimotorischen Innervationsänderungen in vivo kann die Beschleunigungskennlinie ihre Steilheit in regeltechnisch bedeutsamer Weise ändern, ohne ihren linearen Charakter zu verlieren. Als Beispiel diene Abb. 3, in der das Verhalten der Beschleunigungsantwort vor, während und nach experimentell ausgelöstem Kältezittern an der flach narkotisierten Katze gezeigt ist. Von den fusimotorischen Auswirkungen des Zitterzustandes, die vor einiger Zeit von SCHÄFER (1969) eingehend analysiert wurden, interessiert hier, dass er mit starker Verminderung der Beschleunigungsempfindlichkeit (ebenso auch der hier nicht gezeigten Geschwindigkeitsempfindlichkeit) einhergeht.

Bemerkenswert ist, dass bei Rampendehnung des Muskels auch in der Antwort von Golgi-Sehnenrezeptoren der «initial burst» deutlich auftreten kann (Abb. 4), obwohl bei diesen die spezifischen intrafusalen Strukturelemente mit viskoelastisch-kontraktilen

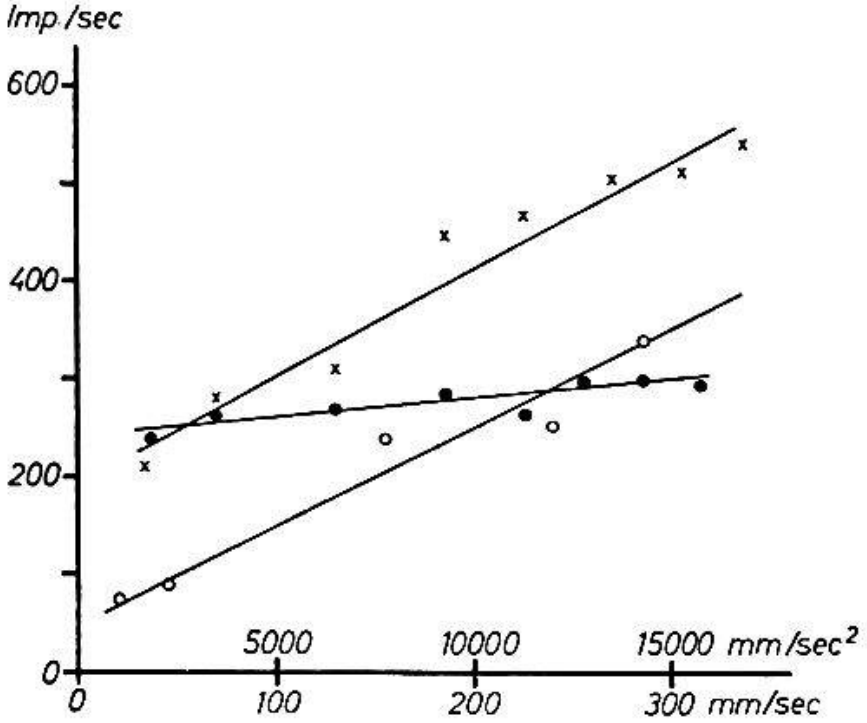

Abb. 3. Kennlinien der Beschleunigungsempfindlichkeit einer primären Muskelspindelendigung (Gastroknemius, flach narkotisierte Katze). Kreuze = Kontrolle vor Kältezittern; gefüllte Kreise = während Kältezittern; offene Kreise = Kontrolle nach Kältezittern. Fusimotorisch bewirkte starke Abnahme der Beschleunigungsempfindlichkeit während Kältezittern (S. S. SCHÄFER 1969).

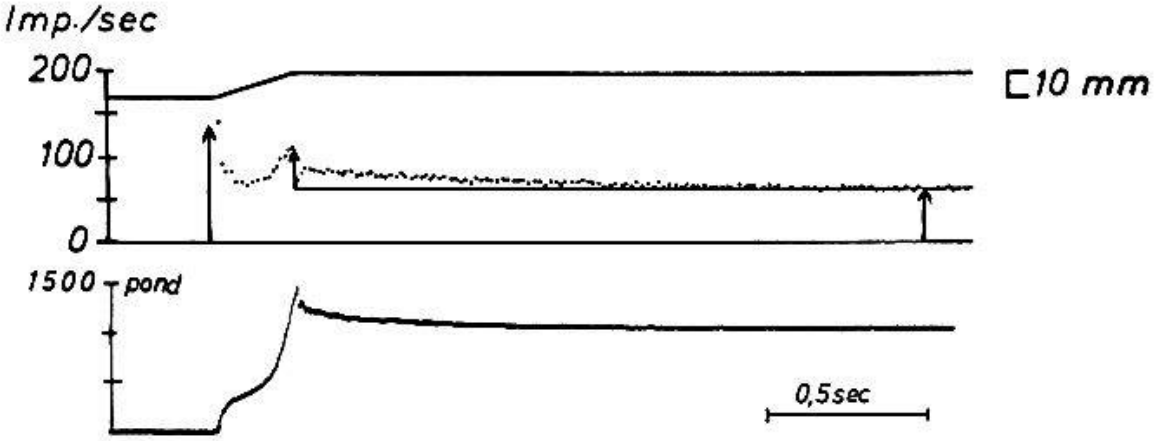

Abb. 4. Antwort eines Golgi-Sehnenrezeptors der Katze auf Rampendehnung mit ausgeprägtem «initial burst». – Obere Kurve: Verlauf der Muskeldehnung; mittlere Kurve: Punktkurve der reziproken Impulsintervalle; untere Kurve: Verlauf der Muskelspannung (S. S. SCHÄFER, unveröffentlicht).

Eigenschaften, die für die Erklärung des Spindelverhaltens eine ausschlaggebende Rolle spielen (s. unten), fehlen. Auch hier hat SCHÄFER eine ziemlich lineare Beziehung zur Dehnungsgeschwindigkeit bzw. zur Anfangsbeschleunigung gefunden.

Grundsätzlich kann die Spindel auch die negative Beschleunigung am Ende der Rampendehnung – beim Übergang zum Längenplateau – mit einer

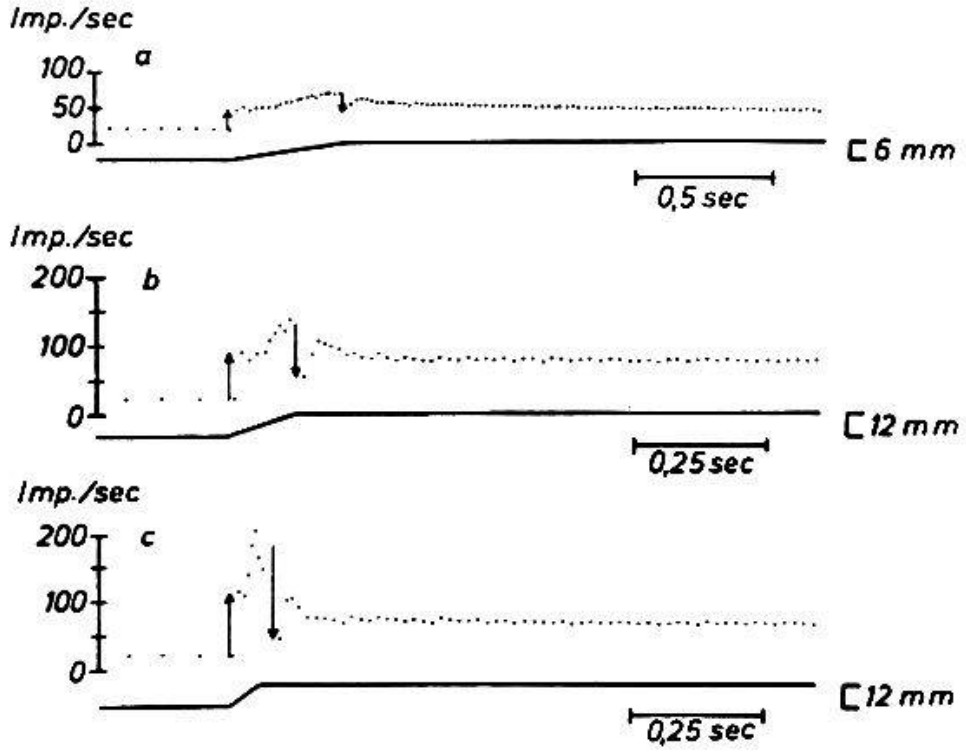

Abb. 5. Antwort einer sekundären Muskelspindelendigung der Katze auf Rampendehnung (drei verschiedene Geschwindigkeiten) mit besonders deutlichen «negativen» Beschleunigungsanzeigen am Dehnungsende (abwärts gerichtete Pfeile) (S. S. Schäfer, unveröffentlicht).

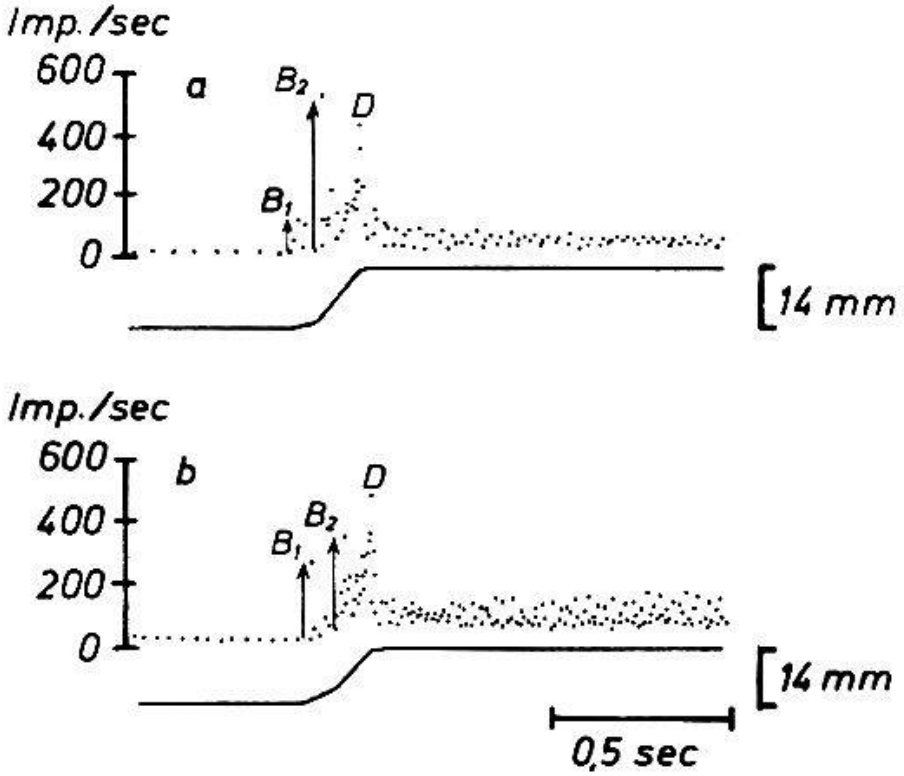

Abb. 6. Antworten einer primären Spindelendigung bei Rampendehnung mit interkurrentem Geschwindigkeitswechsel: in a von 1 mm/sec auf 55 mm/sec, in b von 15 mm/sec auf 55 mm/sec. Es treten jeweils 2 Beschleunigungsantworten (B_1 und B_2) auf. In a ist der Geschwindigkeitswechsel grösser, daher ist B_2 in a höher als in b. D = dynamischer Frequenzgipfel (S. S. Schäfer und S. Schäfer 1969).

negativen Antwort signalisieren, also mit einer flüchtigen Frequenzminderung. Abb. 5 belegt dies besonders deutlich an einer sekundären Spindelendigung, für drei Rampendehnungen mit zunehmend steileren Anstiegen. Auch an primären Endigungen ist der negative Beschleunigungsgipfel in vielen Fällen mehr oder weniger gut erkennbar; aus einsehbaren Gründen, auf die jetzt nicht eingegangen sei (vgl. SCHÄFER und SCHÄFER 1969), ist er jedoch bei ihnen stets kleiner als die positive Beschleunigungsantwort und kann vom Abfall der dynamischen Frequenz nach Dehnungsende leicht verdeckt werden.

Gegen die Interpretation des «initial burst» als Beschleunigungsantwort wurde mehrfach eingewendet, dass es nicht gelungen sei, bei plötzlichem Geschwindigkeitswechsel auf halbem Wege einer Rampendehnung eine zweite Frequenzzacke auszulösen, wie es doch zu fordern sei. In der Tat ist es nicht ganz leicht, dieses Phänomen während der fortschreitenden Muskelbewegung auszulösen – aber durchaus nicht unmöglich, wie Abb. 6 belegt:

Der Anfangsteil der Rampe hat im oberen Teilbild eine sehr kleine, im unteren eine mässig höhere Geschwindigkeit, der zweite Teil der Rampe verläuft in beiden Fällen mit der höheren Geschwindigkeit von 55 mm/sec. Oben wie unten erscheinen zwei Beschleunigungsantworten, durch eingezeichnete Pfeile verdeutlicht. Ihre unterschiedlichen Amplituden verhalten sich ganz so, wie es bei den verschiedenen Geschwindigkeitssprüngen zu erwarten ist. Dass auch bei treppenförmigen Dehnungen mit eingeschobenen kurzen Haltephasen unter günstigen Umständen nach jeder Dehnungsstufe ein neuer Frequenzgipfel der Spindelantwort erzielbar ist, hat SCHÄFER (1967) bereits früher beschrieben. Dass Experimente dieser Art nicht selten ohne den gewünschten Erfolg bleiben, beruht auf der mit fortschreitender Dehnung hervortretenden, nichtlinearen Eigenschaft des Übertragungssystems, auf die schon oft von anderer Seite hingewiesen wurde. Die Phänomene an sich werden aber hierdurch nicht grundsätzlich in Frage gestellt.

Ein weiterer Einwand war die bisweilen sehr inkonstante zeitliche Lage des «initial burst», der sich entlang der ganzen Rampe verschieben und sogar mit dem dynamischen Frequenzgipfel am Dehnungsende verschmelzen kann. Die einfachste Erklärung hierfür ist eine zur Zugrichtung der äusseren Dehnung ungünstige anatomische Lage oder ein schlaffer Zustand der Muskelspindel am Anfang des Dehnungsreizes. Sie wird dann nicht sofort in vollem Masse mechanisch beansprucht, sondern muss erst in Zugrichtung eingedreht bzw. genügend vorgespannt werden. Solche Effekte werden besonders bei gefiederten Muskeln mit schrägem Verlauf der Faserbündel auftreten, wie in Abb. 7 an einer Gastroknemius-Muskelspindel zu sehen ist. Ohne Vordehnung tritt der Frequenzgipfel sehr spät, langgezogen und mit relativ kleiner Amplitude auf; Vordehnungen des Muskels um 6 und 8 mm bringen den Gipfel an den Dehnungsanfang, vergrössern und versteilen ihn. Im Gegensatz dazu hat beim Tibialis anterior (Abb. 8), dessen Fasern weitgehend parallel zur Hauptzugrichtung verlaufen, die Vordehnung keinen Einfluß auf Lage, Größe und Dauer des Initialgipfels (HOFFMANN und SCHÄFER 1969).

Nennenswerte Beschleunigungsantworten treten bei Rampendehnung

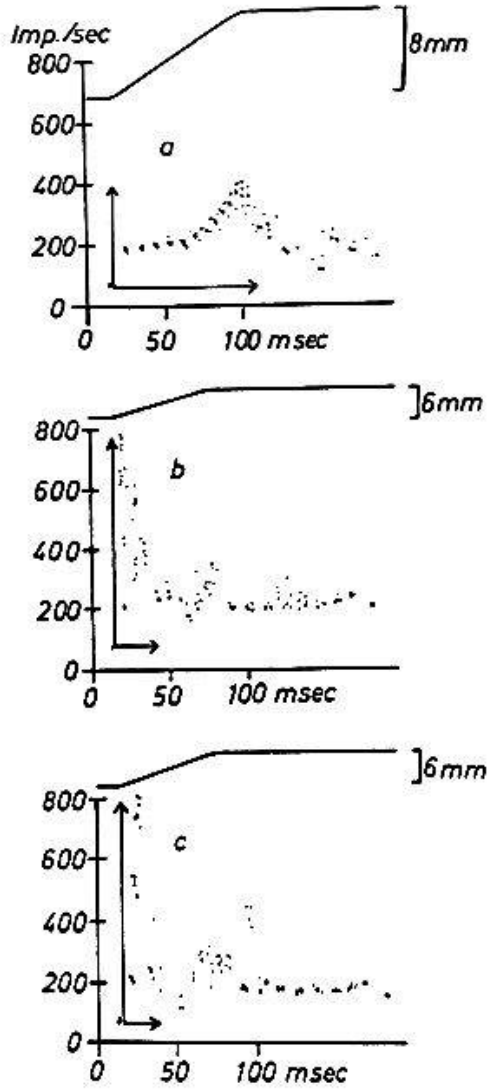

Abb. 7. Einfluss der Vordehnung auf Höhe und Zeitlage der Beschleunigungsantwort einer primären Spindelendigung aus dem gefiederten M. gastrocnemius. – Vertikalpfeile = Höhe, Horizontalpfeile = Zeit bis zum Abfall des «initial burst». a = Rampendehnung am schlaffen Muskel ohne Vordehnung; b = do. nach Vordehnung 6 mm; c = do. nach Vordehnung 8 mm (S. Hoffmann und S. S. Schäfer 1969).

meist erst mit Anstiegsgeschwindigkeiten von mehr als 5 mm/sec auf, was bei unserer Dehnungsapparatur Anfangsbeschleunigungen ab 250 mm/sec² entsprach. Dies dürfte der Hauptgrund sein, warum Lennerstrand und Thoden (1968) bei parabolischen Längenänderungen, die mit sprunghaftem Wechsel der Beschleunigung auf jeweils konstante Positiv- oder Negativwerte für jede Halbperiode einhergehen, keine Anzeichen einer Sprungantwort im Gesamtentladungsmuster ihrer Spindelendigungen finden konnten. Sie gingen nämlich nicht über Beschleunigungen von 250 mm/sec² hinaus. Zum anderen liegt es im Wesen der besonderen Vorgänge, die der Beschleunigungsantwort der Spindel zugrunde liegen, dass sie durch rasch aufeinanderfolgende Dehnungen und Entdehnungen weitgehend abgebaut werden und sich nur mit einem gewissen Zeitbedarf jeweils neu restituieren können. Hierauf komme ich gleich zurück.

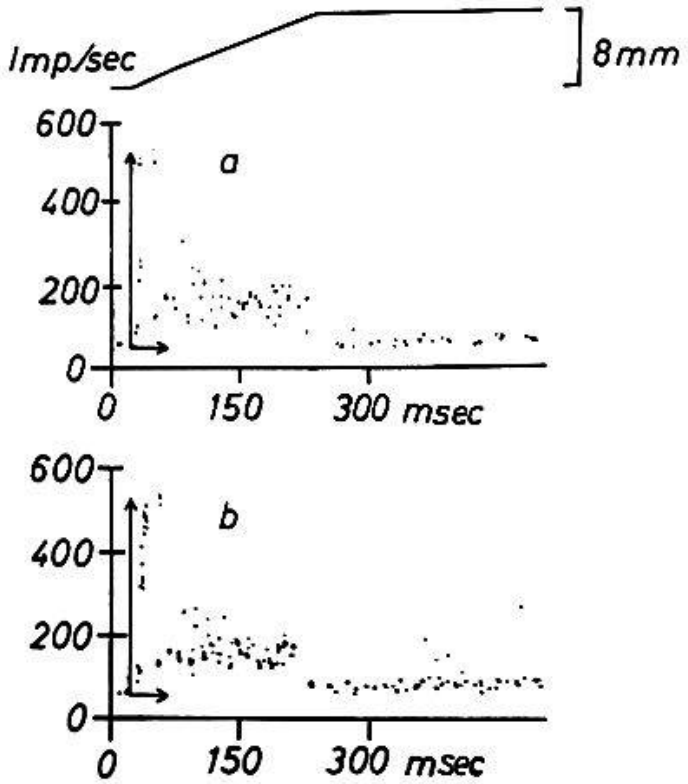

Abb. 8. Kein Einfluss der Vordehnung auf die Beschleunigungsantwort einer primären Spindelendigung aus dem parallelfaserigen M. tibialis anterior. – a = ohne Vordehnung; b = nach Vordehnung 6 mm. Pfeilbedeutungen wie in Abb. 7 (S. Hoffmann und S. S. Schäfer 1969).

Andererseits waren es gerade periodische, sinusförmige Längenänderungen mit variabler Frequenz, die in letzter Zeit schlüssige Hinweise auf die Existenz eines beschleunigungsabhängigen Terms im Übertragungsverhalten der primären Spindelendigung lieferten. Der entscheidende Befund, ein Phasenvorsprung von mehr als 90° in der Impulsantwort der Spindel gegenüber der Längenänderung, bei Vibrationen mit kleiner Amplitude und Frequenzen ab etwa 15–30 Hz, wird von Grüsser und Thiele (1968), Matthews und Stein (1969), Poppele (1970) und Poppele und Bowman (1970) übereinstimmend berichtet. Legt man einen linearen Ansatz zugrunde, so kann dieses Verhalten nur durch eine Differentialgleichung mindestens 2. Ordnung beschrieben werden.

Kürzlich hat Rudjord (1970) systematisch alle experimentell belegten Argumente zusammengestellt, welche die Unzulänglichkeit eines linearen Spindelmodells erster Ordnung erweisen. Gestützt auf die bisher bekannten Struktur- und Funktionsmerkmale der Säugerspindeln hat er dann ein plausibles, relativ einfaches lineares Modell 2. Ordnung entworfen, das schematisch in Abb. 9 gezeigt ist:

Der linke Teil des Schemas bedeutet die zentrale (zugleich sensorische) Spindelregion, im rechten sind die viskös-elastischen Eigenschaften der polaren Spindelregion zusammengefasst. Die zentrale Region hat zwei Zweige: der eine, welcher den «nuclear-chain»-Fasern entspricht, wird als rein elastisch angenommen; dem anderen, welcher die

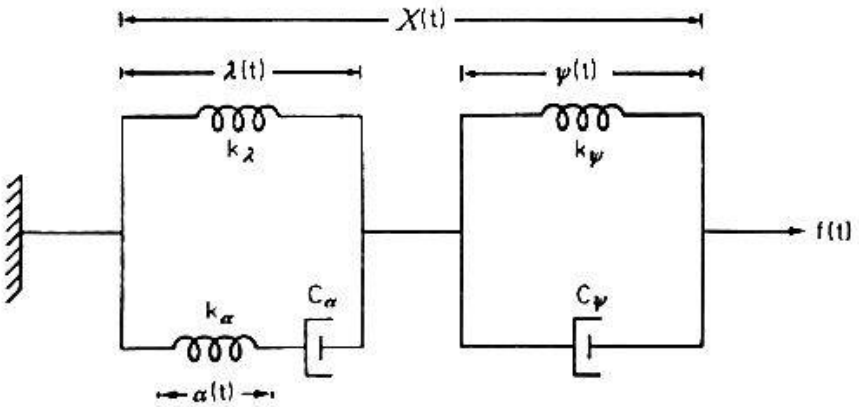

Abb. 9. Mechanisches Übertragungsmodell 2. Ordnung von RUDJORD (1970) für primäre Endigungen der Säuger-Muskelspindeln. – Linke Hälfte: zentrale (sensorische) Region der Intrafusalfasern mit «nuclear-chain»-Zweig (oben, Index λ) und zentralem «nuclear-bag»-Zweig (unten, Index α). – Rechte Hälfte: Zusammengefasste polare (nicht-sensorische) Regionen der Intrafusalfasern (Index ψ). – C = visköse Steifheit; k = elastische Steifheit; X (t) = Zeitfunktion der Differenz zwischen momentaner und Ruhelänge der gesamten Intrafusalfaser(n). Näheres s. Text.

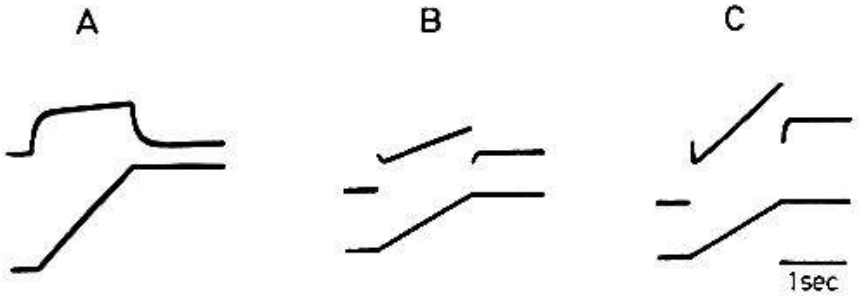

Abb. 10. Simulierte Rampenantworten des RUDJORDschen Modells, erhalten mittels elektrischer Analogschaltung, die dem mechanischen Schema der Abb. 9 entspricht. Unten Verlauf der rampenförmigen Eingangsspannung, darüber elektrische Ausgangsantwort. A, B und C unterscheiden sich durch verschiedene Kombination der elektrischen Kapazitäts- und Widerstandswerte für die Analogglieder der viskösen und elastischen Elemente. In B und C treten deutliche «overshoot»- und «undershoot»-Zacken auf, entsprechend den positiven und negativen Beschleunigungsantworten der Spindel (RUDJORD 1970).

«nuclear-bag»-Zentralregion repräsentiert, werden visköse und elastische Eigenschaften in Serie zugeschrieben. Den elastischen Gliedern beider Zweige liegen die (nicht eingezeichneten) sensiblen Endigungen der primären Afferenz an. Eine wesentliche Annahme dieses Modells ist es, dass die mechanoelektrische Übertragungsverstärkung von dem zentralen NB-Zweig auf die sensiblen Endigungen normalerweise wesentlich grösser sei als die Übertragungsverstärkung des NC-Zweiges.

Das Modell lässt sich leicht in einem analogen elektrischen Netzwerk simulieren, indem die viskösen Elemente durch Kapazitäten, die Steifheiten der elastischen Elemente durch Widerstände ersetzt werden und die Ausgänge der beiden Übertragungszweige in einem Additionsverstärker summiert werden. Abb. 10 veranschaulicht, wie eine elektrische Rampeneingabe von diesem Netzwerk beantwortet wird. Bei geeigneter Wahl der elektrischen

Parameter und des Verhältnisses der beiden Übertragungsverstärkungen treten alle wesentlichen Merkmale der Spindelantwort, einschliesslich der positiven und negativen Beschleunigungsantwort, in befriedigender Übereinstimmung zum tatsächlichen Verhalten auf. Verschiedene weitere Besonderheiten, insbesondere die wesentlich höhere Empfindlichkeit der primären Endigung für sehr kleine Längenänderungen gegenüber grösseren Dehnungsamplituden, wie sie MATTHEWS und STEIN (1969) beschrieben haben, berücksichtigt RUDJORD durch Hinzunahme einer Nichtlinearität vom progressiven Typ in das Modell, in Gestalt einer amplitudenabhängigen Übertragungsverstärkung des zentralen «nuclear-bag»-Zweiges. Gerade gewisse Eigentümlichkeiten der Beschleunigungsantwort, also des flüchtigen «overshoot» in seinem Modell, z. B. die Inkonstanz und leichte Maskierung bei kurz aufeinanderfolgenden Geschwindigkeitssprüngen, lassen sich hieraus zwanglos ableiten.

Das RUDJORDsche Modell vermag also die Beschleunigungsantwort wie auch andere wesentliche Verhaltensmerkmale einer primären Spindelendigung allein aus den mechanischen Übertragungseigenschaften der Intrafusalfasern herzuleiten. Auch wir glauben nicht mehr – wie ursprünglich versuchsweise angenommen (SCHÄFER 1967, HENATSCH 1967) –, dass für die Beschleunigungsantwort der Spindel extrafusale Übertragungseigenschaften notwendig mitwirken müssten[2], nachdem sich gezeigt hat, dass sie auch an der isolierten Spindel beobachtbar ist (BOYD, persönliche Mitteilung; vgl. auch SHEPHARD und OTTOSON 1965, die einen entsprechenden Befund zwar abbilden, allerdings selbst nicht als Beschleunigungsempfindlichkeit interpretieren). Wohl aber entspricht das Modell unserer früheren Grundannahme, dass nämlich die doppelte Differenzierung der aufgezwungenen Längenänderung durch hintereinandergeschaltete Übertragungsglieder mit unterschiedlichen viskoelastischen Eigenschaften zustande käme.

MATTHEWS sowie LENNERSTRAND haben uns entgegengehalten, dass der «initial burst» als Folge einer «stiction», einer trockenen Haftreibung innerhalb der Spindel, zu interpretieren sei. Um einfache, punktuelle Haftreibung im ingenieurtechnischen Sinne kann es sich aber schon deshalb nicht handeln, weil dann die von ihr bewirkte Antwort keine Geschwindigkeitsabhängigkeit zeigen dürfte. Neuerdings haben nun BROWN u. Mitarb. (1969) ihr «stiction»-Konzept wesentlich weiterentwickelt, es dabei aber zugleich so modifiziert, dass es nicht mehr in prinzipiellem Gegensatz zur Auffassung einer Beschleunigungsempfindlichkeit in unserem Sinne steht. Sie sprechen nun von einer «distributed dry friction» und verlegen diese in die Bildung relativ stabiler Brückenbindungen zwischen Aktin- und Myosinfilamenten in den Intrafusalfasern. Das ist keine banale, akzidentelle Haftreibung mehr, sondern stellt sich als eine funktionell bedeutungsvolle Struktureigenschaft der quergestreiften Muskel-Sarkomere heraus. Nach D. K. HILL (1968) scheint auch im gewöhnlichen ruhenden Skelettmuskel eine geringe Zahl

[2] Für den «initial burst», der in den Golgi-Rezeptorantworten auftreten kann, wird man allerdings vielleicht zu dieser Hypothese zurückkehren müssen.

von «aktiven» Querbrücken solcher Art zu bestehen, die sich nach erzwungener Lösung wieder restituieren. Auch INBAR u. Mitarb. (1970) haben kürzlich bestimmte dynamische Eigenschaften einiger Froschmuskeln auf die Wirkungen solcher temporärer Aktin-Myosin-Brückenbindungen zurückgeführt. Die Intrafulsalfasern ähneln den Froschmuskelfasern vom «slow-fibre»-Typ und sind wie diese besonders befähigt, bei ihrer Kontraktion vermehrte aktive Brücken zu bilden, die dann bis zu mehreren Minuten persistieren können. Fusimotorische Reizungen für einige Sekunden sind daher das beste Mittel, um mit einer nachfolgenden Rampendehnung das Auftreten des «initial burst» zu erzwingen. Umgekehrt wird ein zuvor aufgetretener Initialgipfel in der Spindelantwort während intrafusaler Dauerkontraktion oft unterdrückt oder reduziert, was allgemeine experimentelle Erfahrung ist.

Von den überzeugenden experimentellen Belegen, die MATTHEWS u. Mitarb. für diese Hypothese geliefert haben, begnüge ich mich mit einem Beispiel (Abb. 11). Die Autoren arbeiteten mit primären Spindelendigungen, die ursprünglich bei Rampendehnung keinen «initial burst» zeigten. Entsprechend sieht man in den Kontrollregistrierungen (ohne fusimotorische Reizung, Bild 1 jeder Reihe) nur den üblichen Geschwindigkeitsgipfel am Rampenende. Darunter sind die Antworten nach vorausgegangener, rhythmischer fusimotorischer Reizung abgebildet, links mit einer statischen, rechts mit einer dynamischen γ-Faser. Es sind jetzt, infolge der persistierenden Brückenbindungen, deutliche Initialgipfel vorhanden.

Die weiteren Teilbilder liefern zugleich einen eleganten Beweis dafür, dass dynamische und statische fusimotorische Fasern verschiedene Intrafusalfaserbündel innervieren müssen. Jede der beiden fusimotorischen Fasern wurde nämlich bei einer anderen Anfangslänge des Muskels (und damit der Spindel) gereizt; infolgedessen erschien der «initial burst» einmal früher, einmal später im Verlauf der Rampendehnung. Wurden beide fusimotorische Fasern nacheinander gereizt und erst dann der Muskel erneut gedehnt, so erschienen in der Spindelantwort beide Gipfel unabhängig nacheinander, zu den gleichen Zeiten wie nach individueller Faserreizung. Wären von beiden fusimotorischen Nervenfasern dieselben Intrafusalfasern innerviert worden, so hätte nur ein Initialgipfel, und zwar der zeitlich frühere, erscheinen dürfen. So aber blieb jedes der beiden verschiedenen Intrafusalbündel innerhalb der Spindel bei derjenigen Dehnungslänge «stecken», bei der seine Brückenbindungen aktiviert worden waren.

Dieselben Autoren haben kürzlich (BROWN u. Mitarb. 1970) sehr schön gezeigt, dass ein Froschmuskel vom «slow-fibre»-Typ (M. iliofibularis) bei Rampendehnung ohne und nach vorausgegangener tetanischer Kontraktion ein ganz analoges Verhalten seiner mechanischen Spannungsantwort liefert (Abb. 12): wie in der Frequenzkurve der Spindelantwort tritt auch hier *nach* der Kontraktionsphase ein typischer initialer «overshoot» auf.

Die haftende Brückenbildung nach intrafusaler Kontraktion stellt aber nichts anderes dar als einen vorübergehend vergrösserten, nach kurzer Zeit nachgebenden elastischen Widerstand über eine kurze Distanz der Faserlänge. Derselben Dynamik folgt im Prinzip das formale RUDJORDsche Modell, das seinerseits – wie schon betont wurde – im Einklang mit unserer Interpretation des Initialgipfels als Beschleunigungsanzeige steht.

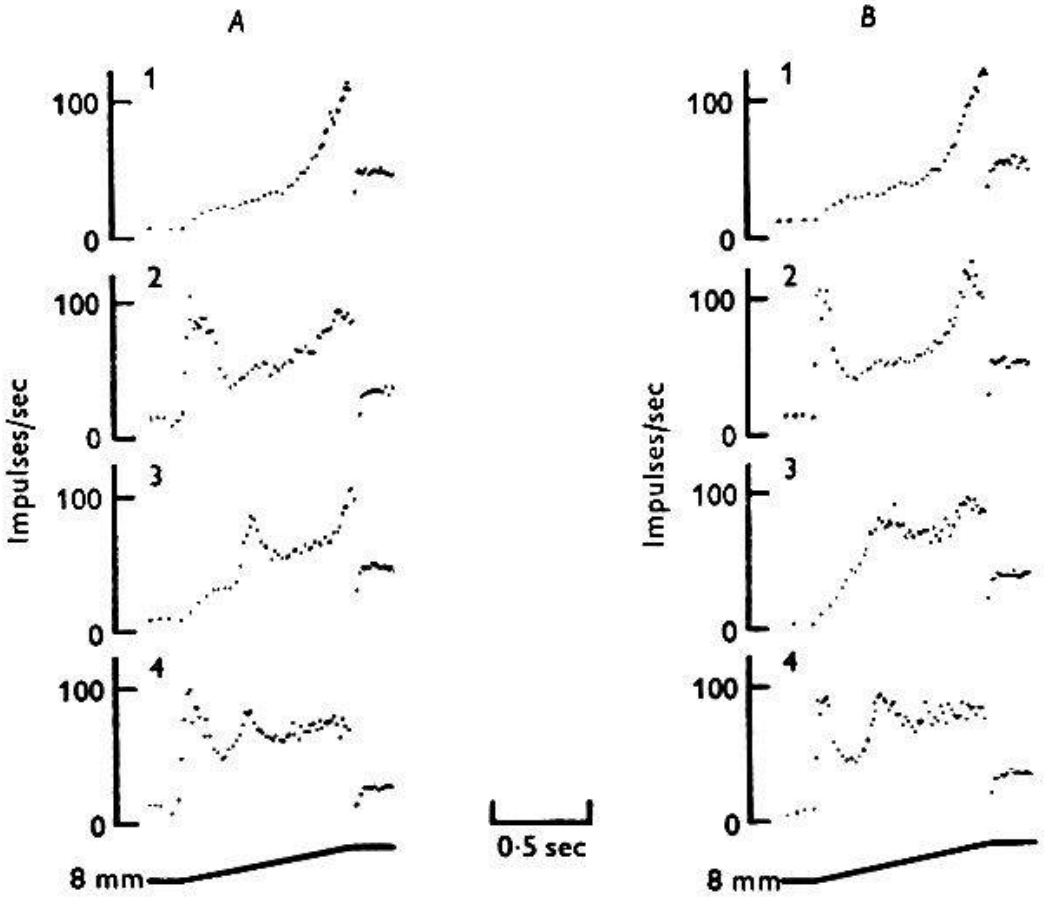

Abb. 11. Auslösung von «bursts» in der Spindelantwort (primäre Endigung) bei Rampendehnung nach vorheriger fusimotorischer Reizung. – Bild 1 in Reihen A und B: Kontrollen ohne fusimotorische Reizung: kein «initial burst» in der Spindelantwort. – Bild 2: in A nach tetanischer Reizung einer statischen, in B nach tetanischer Reizung einer dynamischen fusimotorischen Faser, bei ruhender Ausgangslänge des Muskels: es erscheinen «initial bursts» am Rampenanfang. – Bild 3: in A nach tetanischer Reizung der dynamischen, in B nach tetanischer Reizung der statischen fusimotorischen Faser, bei um 3 mm vorgedehntem Muskel. Vor der Testdehnung wurde der Muskel wieder auf Ausgangslänge gebracht: es erscheinen «bursts» in späterer Zeitlage während der Rampe. – Bild 4: beide fusimotorischen Fasern wurden nacheinander tetanisch gereizt, jede bei der vorher (in 2 und 3) gewählten Muskellänge. Danach Rückkehr zur Ausgangslänge, anschliessend Testdehnung: es erscheinen beide «bursts» unabhängig in gleicher Zeitlage wie zuvor bei den individuellen fusimotorischen Reizungen (M. C. Brown u. Mitarb. 1969).

Diese Art der Beschleunigungsanzeige, welche die Muskelspindel liefert, zeigt allerdings bemerkenswerte Besonderheiten: sie erfasst in erster Linie stärkere *Anfangs*beschleunigungen nach längerer Muskelruhe, da dann genügend viele aktive Querbrücken in der Intrafusalmuskulatur spontan restituiert sind; sie unterbleibt weitgehend bei kurz aufeinanderfolgenden weiteren Beschleunigungen, wenn nach dem ersten «Abriss» nicht genügend Zeit für neue Brückenbindungen blieb, und sie hängt stark von der zentralen fusimotorischen Innervation ab, indem sie *während* derselben (insbesondere bei Aktivierung statischer Fasern) gedrosselt ist, *danach* aber sogleich besonders stark wirksam wird. Sie ist also sehr flexibel einsetzbar – und zwar

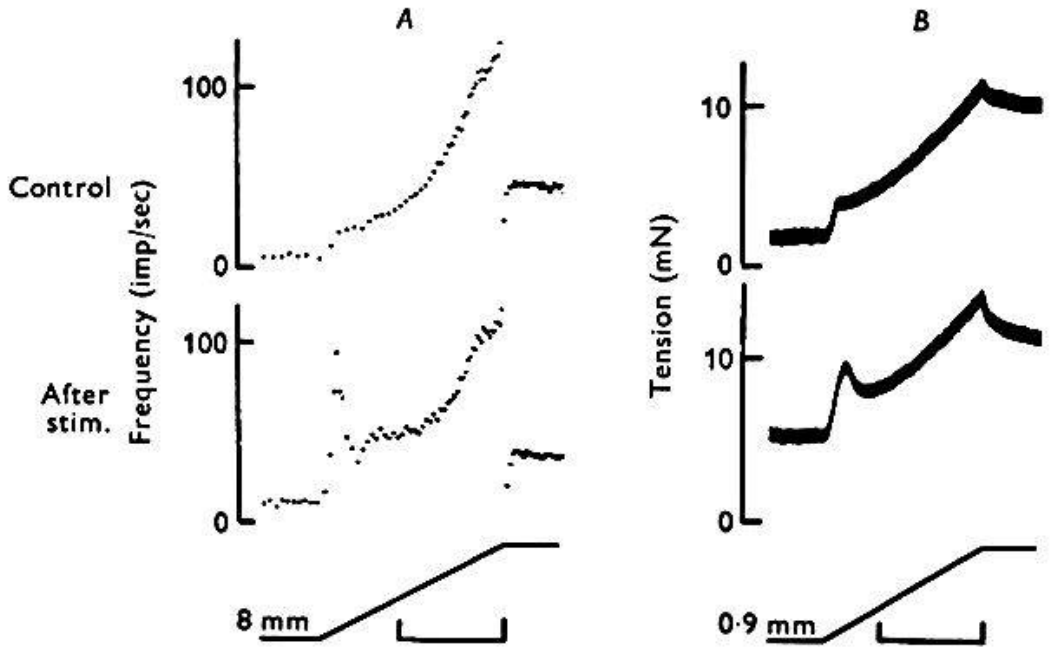

Abb. 12. Vergleich der Antworten einer primären Spindelendigung (A, Punktkurve der reziproken Impulsintervalle) und eines «slow-fibre»-Froschmuskels (B, Spannungskurve des M. iliofibularis) bei Rampendehnung. – Obere Bilder: ohne vorherige Reizung; untere Bilder: nach vorausgegangener tetanischer fusimotorischer (A) bzw. skeletomotorischer (B) Reizung. Nur in letzteren Fällen erscheinen deutliche Initialgipfel der Antworten (M. C. Brown u. Mitarb. 1970).

in solcher Weise, dass in vivo einerseits ein weitgehend ungestörter Ablauf zentral induzierter «servo-aided movements» gewährleistet wird, bei dem eine übermässige dynamische Geschwindigkeits- und Beschleunigungsreaktion nur störend sein würde. Andererseits ist dafür gesorgt, dass sofort anschliessend eine optimale Ausregelung externer Störungen erfolgen kann. Dies im strengeren kybernetischen Sinne darzulegen, würde aber mehr Zeit erfordern, als mir hier zur Verfügung steht.

Zusammenfassung

Die Kontroverse um die Frage, ob die Muskelspindeln ausser der Längen- und Geschwindigkeitsempfindlichkeit auch eine Beschleunigungsempfindlichkeit besitzen, beginnt sich aufzulösen. Ursprünglich gegensätzliche Forschergruppen haben neuerdings eine weitgehende Annäherung ihrer Auffassungen erreicht.

Die Antwort primärer Muskelspindelendigungen zeigt sowohl bei rampenförmiger als auch bei sinusförmiger Muskeldehnung typische Merkmale, die formal nur durch ein Übertragungsmodell 2. Ordnung (Rudjord) beschreibbar sind. Das Modell entspricht unserer (Schäfer, Henatsch) früheren Grundannahme, dass eine doppelte Differenzierung der aufgezwungenen Längenänderung durch hintereinandergeschaltete Übertragungsglieder mit unterschiedlichen viskoelastischen Eigenschaften zustande kommt. Es be-

nötigt allein die mechanischen Eigenschaften der Intrafusalmuskulatur, die Mitwirkung extrafusaler Eigenschaften erscheint entbehrlich.

Grundsätzlich vereinbar mit dem RUDJORDschen Modell ist die experimentell gut gestützte Hypothese der MATTHEWS-Gruppe, dass sich in den Intrafusalfasern aktive Querbrückenbindungen zwischen Aktin- und Myosinfilamenten temporär bilden. Sie liefert eine plausible Erklärungsbasis für den «initial burst» bei Rampendehnung, mit dem die Spindel die Anfangsbeschleunigung anzeigt.

Die funktionelle Bedeutung dieser in vivo flexibel einsetzbaren Beschleunigungsanzeige wird kurz diskutiert.

Résumé

La question de savoir si les fuseaux musculaires possèdent en plus d'une sensibilité à l'élongation et à la vitesse de celle-ci aussi une sensibilité à l'accélération semble trouver sa solution. En effet, des groupes de chercheurs, qui auparavant avaient d'opinions opposées, semblent rapprocher leurs points de vue.

Les terminaisons des fuseaux musculaires primaires donnent aussi bien à une élongation rampique qu'à une élongation sinusoïdale une réponse typique, qui ne peut être décrite que selon un modèle de transmission de 2e ordre (RUDJORD). Ce modèle correspond à notre hypothèse (SCHÄFER, HENATSCH) ancienne, selon laquelle il y aurait une différenciation double des modifications de longueur grâce à des chaînons enclenchés en série avec des caractères de visco-élasticité différents. Et seuls les caractères mécaniques propres des fibres musculaires intrafusales sont nécessaires; l'intervention de facteurs extrafuseaux semble superflue.

L'hypothèse du groupe MATTHEWS, solidement étayée par l'expérimentation, selon laquelle dans les fibres intrafusales il se forme des jonctions temporaires actives entre les filaments d'actine et de myosine, peut bien s'appliquer au modèle de RUDJORD. Cette hypothèse donne une explication plausible pour le «initial burst» pendant l'élongation rampique, et dans laquelle le fuseau montre le début de l'accélération du mouvement.

L'auteur discute brièvement la signification fonctionnelle de ce signal de l'accélération qui in vivo peut être appliqué de manière très flexible.

Riassunto

La controversia sulla questione, se i fusi muscolari posseggano oltre ad una sensibilità di lunghezza e di velocità anche una sensibilità di accelerazione, comincia a risolversi. Gruppi di scienzati che inizialmente avevano dei pareri divergenti, hanno recentemente ravvicinato in gran parte le loro opinioni.

La risposta delle terminazioni primarie dei fusi muscolari all'estensione muscolare a forma di rampa o a forma sinusoidale ha delle caratteristiche

tipiche, che possono essere descritte formalmente soltanto con un modello di terminazione di secondo ordine (RUDJORD). Il modello corrisponde alla nostra ipotesi primaria (SCHÄFER, HENATSCH) che una doppia differenziazione dei cambiamenti di lunghezza imposti è possibile, grazie a degli elementi di trasmissione intercalati l'uno dietro l'altro e che posseggono delle proprietà visco-elastiche differenti. Sono necessarie soltanto le proprietà meccaniche della muscolatura intrafusale, mentre sembra superflua la collaborazione di proprietà extrafusali.

Compatibile con il modello di RUDJORD è l'ipotesi del gruppo di MATTHEWS, d'altronde ben provata sperimentalmente, e che sostiene che nelle fibre intrafusali si formino temporaneamente dei ponti di congiunzione trasversali fra i filamenti di actina e di miosina. Tale ipotesi ci offre una spiegazione di base plausibile per il cosidetto «initial burst» nell'estensione a forma di rampa, mediante la quale il fuso indica l'accelerazione iniziale.

Si discute brevemente l'importanza funzionale di questo segnale d'accelerazione, applicabile in vivo flessibilmente.

Summary

The controversy on the question of whether the muscle spindles possess sensitivity for acceleration as well as length and speed sensitivity, is beginning to be solved. The originally opposed groups of research workers have recently arrived at a considerable degree of agreement in their attitudes.

The response of primary muscle spindle endings shows typical characteristics, both with ramp-form and sinus-form muscle stretching, which can be formally described only by a model of the second order (RUDJORD). The model corresponds to our (SCHÄFER, HENATSCH) earlier assumption that a double differentiation of the changes in length results from the serial arrangement of transmission units with different visco-elastic properties. For this, only the mechanical properties of the intrafusal musculature are necessary; the part played by the extrafusal properties appears dispensable.

Basically the RUDJORD model is in agreement with the experimentally well-founded hypothesis of the MATTHEWS group that active cross linkages are temporarily built between actin and myosin filaments. It provides a plausible explanation for the initial burst in ramp stretching with which the spindle indicates the initial acceleration.

The functional significance of this in vivo flexibly inducible acceleration signal is briefly discussed.

BROWN M. C., GOODWIN G. M. und MATTHEWS P. B. C.: After-effects of fusimotor stimulation of the response of muscle spindle primary afferent endings. J. Physiol. (Lond.) *205*, 677–694 (1969).

BROWN M. C., GOODWIN G. M. und MATTHEWS P. B. C.: The persistence of stable bonds between actin and myosin filaments of intrafusal muscle fibres following their activation. J. Physiol. (Lond.) *210*, 9P–10P (1970).

BOYD I. A.: Persönliche Mitteilung (1970).

CROWE A. und MATTHEWS P. B. C.: The effects of stimulation of static and dynamic fusimotor fibres on the response to stretching of the primary endings of muscle spindles. J. Physiol. (Lond.) *174*, 109–131 (1964).

GRÜSSER O.-J. und THIELE B.: Reaktionen primärer und sekundärer Muskelspindelafferenzen auf sinusförmige mechanische Reizung. Pflügers Arch. ges. Physiol. *300*, 161–184 (1968).

HENATSCH H.-D.: Instability of the proprioceptive length servo: its possible role in tremor phenomena, in: Neurophysiological Basis of Normal and Abnormal Motor Activities (hrsg. von M. D. YAHR und D. P. PURPURA), S. 75–90. Raven Press, New York 1967.

HILL D. K.: Tension due to interaction between the sliding filaments in resting striated muscle. The effect of stimulation. J. Physiol. (Lond.) *199*, 637–684 (1968).

HOFFMANN S. und SCHÄFER S. S.: Die Form der Beschleunigungsantwort primärer Muskelspindel-Endigungen und ihre Änderung bei Erhöhung der Ausgangslage des extrafusalen Muskels. Pflügers Arch. ges. Physiol. *307*, R 107 (1969).

INBAR G. F., HSIA T. C. und BASKIN R. J.: Parameter identification analysis of muscle dynamics. Mathemat. Biosci. *7*, 71–79 (1970).

JANSEN J. K. S. und MATTHEWS P. B. C.: The central control of the dynamic response of muscle spindle receptors. J. Physiol. (Lond.) *161*, 357–378 (1962).

LENNERSTRAND G.: Dynamic analysis of muscle spindles in the cat. Brogenhardt Tryckeri AB, Lidingö, Stockholm 1968.

LENNERSTRAND G. und THODEN U.: Dynamic analysis of muscle spindle endings in the cat using length changes of different length-time relations. Acta physiol. scand. *73*, 234–250 (1968).

MATTHEWS P. B. C.: The response of de-efferented muscle spindle receptors to stretching at different velocities. J. Physiol. (Lond.) *168*, 660–678 (1963).

MATTHEWS P. B. C. und STEIN R. B.: The sensitivity of muscle spindle afferents to small sinusoidal changes of length. J. Physiol. (Lond.) *200*, 723–743 (1969).

POPPELE R. E.: The system approach to the function of the nervous system, in: Excitatory Synaptic Mechanisms (hrsg. von P. ANDERSEN und J. K. S. JANSEN), S. 259–268. Universitetsforlaget, Oslo/Bergen/Tromsö 1970.

POPPELE R. E. und BOWMAN R. J.: Quantitative description of linear behavior of mammalian muscle spindles. J. Neurophysiol. *33*, 59–72 (1970).

RUDJORD T.: A second order mechanical model of muscle spindle primary endings. Kybernetik *6*, 205–213 (1970).

SCHÄFER S. S.: The acceleration response of a primary muscle spindle ending to ramp stretch of the extrafusal muscle. Experientia (Basel) *23*, 1026 (1967).

SCHÄFER S. S.: Kennlinien der Messempfindlichkeiten primärer Muskelspindelafferenzen beim Kältezittern. Pflügers Arch. ges. Physiol. *309*, 128–144 (1969).

SCHÄFER S. S. und HENATSCH H.-D.: Die Übergangsfunktion der Muskelspindel bei rampenförmiger Muskeldehnung. Pflügers Arch. ges. Physiol. *291*, 2 (1966).

SCHÄFER S. S. und HENATSCH H.-D.: Dehnungsantworten der primären Muskelspindel-Afferenz bei elektrischer Reizung und natürlicher Innervation der beiden fusimotorischen Fasertypen. Exp. Brain Res. *4*, 275–291 (1968).

SCHÄFER S. S. und SCHÄFER S.: Die Eigenschaften einer primären Muskelspindelafferenz bei rampenförmiger Dehnung und ihre mathematische Beschreibung. Pflügers Arch. ges. Physiol. *310*, 206–228 (1969).

SHEPHARD G. M. und OTTOSON D.: Response of the isolated muscle spindle to different rates of stretching. Cold Spr. Harb. Sympos. quant. Biol. *30*, 95–103 (1965).

Adresse des Autors: Prof. Dr. H.-D. Henatsch, Lehrstuhl II, Physiologisches Institut der Universität, Humboldtallee 7, D-34 Göttingen, BRD.