universität innsbruck
Universitäts- und Landesbibliothek Tirol

Universitäts- und Landesbibliothek Tirol

Komponenten der Schnellkraftleistungen im Dehnungs-Verkürzungs-Zyklus

Gollhofer, Albert

Erlensee, 1987

2.0 Elastizität

urn:nbn:at:at-ubi:2-5079

2.0 Elastizität

Im Kapitel über die Elastizitätstheorie sollen die notwendigen physikalischen Grundbegriffe und -gesetze vorgestellt werden. Wegen des inhaltlich begrenzten Rahmens dieses Kapitels innerhalb der gesamten Arbeit, können die im folgenden angeführten Beispiele und Begriffsformulierungen keinen Anspruch auf Vollständigkeit und Generalität besitzen. Der interessierte Leser sei an dieser Stelle auf YAMADA (1970), GERTHSEN et al. (1974), FUNG (1981) verwiesen.

2.1. Physikalische Begriffsdefinitionen

- Spannung und Dehnung

Jede Zug- und Druckbelastung auf einen Gegenstand mit der Länge l_0 und dem Querschnitt q bewirkt eine Längenveränderung in Richtung der angreifenden Kraft. Die Längenänderung Δl ist dabei proportional zur angreifenden Kraft und zur Ausgangslänge l_0. Zwischen der Längenänderung Δl und dem Querschnitt q besteht ein reziprokes Verhältnis.

Dieser Zusammenhang kann folgendermaßen formuliert werden:

$$\sigma = E * \varepsilon \qquad (2.1.01)$$

wobei σ das Verhältnis von Kraft (K) und Querschnittsfläche (q) (K/q) und ε das Verhältnis von Längenänderung (Δl) und Ausgangslänge (l_0) ($\Delta l/l_0$) bezeichnet. Die Größe σ beschreibt den Spannungszustand (engl. stress) eines Körpers und ε die daraus resultierende Dehnung (engl. strain). Der Proportionalitätsfaktor E, der das Verhältnis von Spannung und Dehnung angibt, ist eine Stoffkonstante und wird 'Elasti-

zitätsmodul' genannt.

Die Deformation eines physikalischen Körpers infolge von Spannungseinwirkungen wird üblicherweise durch die daraus resultierende Dehnung beschrieben. So bewirkt z.B. der Zug auf eine Sehne deren Verlängerung; die entsprechenden Dehnungsraten können gegen die angelegten Spannungswerte aufgetragen werden. Die damit erhaltene Beziehung wird als Spannungs-Dehnungs-Kurve bezeichnet und hat für jedes verwendete Material einen charakteristischen Verlauf. Innerhalb bestimmter Randbedingungen -sehr kleine Spannungsveränderungen und eindimensionale Krafteinwirkung- ist die Beziehung zwischen Spannung und resultierender Dehnung quasi-linear, d.h. der Proportionalitätsfaktor wird durch eine Konstante approximiert (FUNG 1981). Unter dieser Voraussetzung beschreibt die Gleichung (2.1.01) das HOOK'sche Gesetz und Materialien mit diesem Spannungs-Dehnungs-Verhalten werden häufig als "HOOK'sches Material" bezeichnet.

Die Linearität von Spannung und resultierender Dehnung dient bei einer Vielzahl physikalischer Körper zur Beschreibung ihrer elastischen Eigenschaften. Bei einer Feder z.B. ist die Auslenkung $(\vec{x})$ direkt proportional zur angreifenden Kraft $(\vec{K})$:

$$\vec{K} = D * \vec{x} \qquad (2.1.02)$$

D ist die 'Federkonstante' und dient als Maß zur Beschreibung der Härte einer Feder.

- Elastische Wechselwirkung

Die Linearität von Spannung und resultierender Dehnung, die einen HOOK'schen Körper definiert, gilt bei allen Materialien nur innerhalb bestimmter Grenzen. Jenseits dieser Grenzen wird der Körper irreversi-

bel plastisch verändert und kann bei Entdehnung seinen Ursprungszustand nicht mehr einnehmen.

Dehnungs-Entdehnungs-Prozesse der reversiblen Art werden als elastische Wechselwirkungsprozesse bezeichnet. Nichtlineare Systeme und teilelastische Wechselwirkungsprozesse, wie sie z.B. bei plastischer Verformung auftreten, sind durch das HOOK'sche Gesetz nicht beschreibbar, sie bedürfen komplizierterer mathematischer und physikalischer Betrachtungsweisen. (Näheres dazu siehe FUNG 1981, S.41ff.).

-Elastische Hysterese und Energiebilanz

Durchläuft ein Körper einen Dehnungs-Entdehnungs-Zyklus innerhalb des Gültigkeitsbereiches des HOOK'schen Gesetzes, weist das Spannungs-Dehnungs-Diagramm in der Dehnungsphase eine Gerade mit der Steigung des entsprechenden Elastizitätsmoduls E auf. In der Entdehnungsphase wird das identische Diagramm reversibel durchlaufen, bis die anliegende Spannung wieder auf Null absinkt. Dabei ist die Kurvenform weitgehend unabhängig von der Zeit, in der die Dehnung bzw. Entdehnug stattfindet (Abb. 2/1).

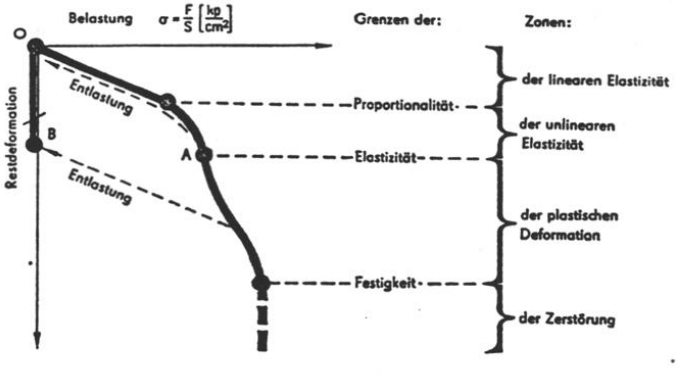

Abb. 2/1: Grenzen und Zonen von Deformationsprozessen eines Stahls (aus: DONSKOI 1975)

Plastische Gegenstände, die bei Dehnung bzw. Entdehnung ihre Form irreversibel verändern, zeigen ein solches Verhalten nicht. Wird nach der ersten Dehnungsphase die anliegende Spannung wieder auf Null reduziert, bleibt ein gewisser Dehnungsbetrag (Restdeformation) bestehen. Bei repetitiver Auslenkung um eine Ausgangslage L_0 zeigen solche Körper ein Hystereseverhalten auf.

Zur Quantifizierung dieser Wechselwirkungsprozesse sind energetische Betrachtungen von Dehnungs-Entdehnungs-Vorgängen bei elastischen und unelastischen Systemen notwendig:

Als Modellrechnung diene ein Zylinder mit der Grundfläche A und der Ausgangslänge l_0. Dieser Zylinder (Volumen = $A * l_0$) wird um eine Länge Δl gedehnt.

Die hierbei aufzubringende Arbeit W ist:

$$\Delta W = \text{Kraft} * \text{Weg}$$

$$\Delta W = \int_0^{\Delta l} A * \sigma \, dl \qquad (2.1.03)$$

Die Definition der Dehnung $\varepsilon = \Delta l / l_0$ (2.1.04)

liefert $\Delta l = \varepsilon * l_0$ (2.1.05)

Um diesen Ansatz auf infinitesimale Längenveränderungen anwenden zu können, muß der Übergang

$\Delta l \dashrightarrow dl$ formuliert werden.

Hieraus resultiert aus (2.1.05)

$$dl = d\varepsilon * l_0 \qquad (2.1.06)$$

(2.1.06) in (2.1.03) eingesetzt liefert:

$$\Delta W = \int_{\bullet}^{l} A * l * \sigma \, d\varepsilon = V \int_{\bullet}^{\varepsilon} \sigma * d\varepsilon \qquad (2.1.07)$$

woraus folgt: $$\Delta W/V = \int_{\bullet}^{\varepsilon} \sigma * d\varepsilon \qquad (2.1.08).$$

Die Dehnungsarbeit pro Volumeneinheit entspricht folglich dem Integral unter der Spannungs-Dehnungs-Kurve, wobei diese Überlegung unabhängig ist vom Grad der Linearität des Systems.

Bei der Entdehnung des Zylinders wird im rein elastischen Fall das Spannungs-Dehnungs-Diagramm reversibel durchlaufen, der Betrag des Integrals ändert also nur sein Vorzeichen. Betrachtet man den Netto-Energieaufwand eines gesamten Dehnungs-Entdehnungs-Vorgangs, so muß festgestellt werden, daß im Fall der rein elastischen Wechselwirkung die während der Dehnungsarbeit aufgewandte Energie in der Entdehnungsphase wieder vollständig frei wird, der Netto-Energieaufwand also verschwindet.

Die meisten biologischen Systeme dagegen zeigen Hystereseeigenschaften bei Dehnungs-Entdehnungs-Vorgängen. Die Fläche in der Hystereseschleife beschreibt den Betrag der vom System absorbierten Energie, die in Form von Wärme, Strukturdeformationen, Reibung usw. während eines Zyklus' verloren geht. Das Maß dieser Absorptionsenergie kann für solche Prozesse direkt errechnet werden und "gibt wichtige Aufschlüsse über das "anelastische Verhalten" (GERTHSEN et al. 1974, S.139) des Materials.

Häufig ist bei biologischen Materialien (Sehne, Muskel, Knochen usw.) ein zusätzlicher Effekt bei Dehnungs-Entdehnungs-Vorgängen zu beobachten:

Nach der Entlastung geht die Dehnung nicht sofort zurück, sondern die

ursprüngliche Form wird nur langsam wieder erreicht. In der Literatur wird dieses Verhalten "elastische Nachwirkung" (engl. creeping) genannt. (Mehr dazu siehe FUNG 1981).

2.2 Elastizitätsverständnis in der Muskelphysiologie

Der Muskel per se, besonders aber der Muskel in vivo, zeigt in vieler Hinsicht ein Verhalten, das sehr schwierig und dann nur unter künstlich vereinfachten Versuchsbedingungen mit physikalischen Elastizitätsbegriffen erfasst werden kann. Trotzdem hat sich der Begriff der Muskelelastizität in der physiologischen und sportwissenschaftlichen Terminologie des deutschsprachigen Raumes durchgesetzt. Er wird meist jedoch weniger im physikalischen Sinne benützt als vielmehr zur Beschreibung des Rigiditätsverhaltens des Band-Muskel-Apparates bei unterschiedlichen Bedingungen. In der englischsprachigen Literatur hat sich, bedingt durch die fehlende Übereinstimmung von physikalischer und physiologischer Terminologie weniger der Begriff der "elasticity" durchgesetzt, sondern allgemein der weniger physikalisch besetzte Begriff der "muscle stiffness" oder allgemein der "stiffness". Diese "Muskelsteifigkeit" stellt eine deskriptive Größe dar und ist unabhängig von der Struktur und der Art der entsprechenden Kräfte, die der Muskel plus Sehne einer Längenveränderung entgegensetzt. In einigen Arbeiten wird auch der Begriff der "compliance" benützt, der jedoch lediglich aus unterschiedlichen experimentellen Vorgehensweisen herrührt und als Kehrwert (1/stiffness) zur "muscle stiffness" zu verstehen ist.

Das komplizierte Dehnungs-Entdehnungs-Verhalten von biologischen Geweben in exakten physikalisch-mathematischen Gleichungen zu erfassen,

wirft allerdings Probleme auf, die FUNG (1981, S.238) näher beschreibt:

"We have shown that the mechanical properties of soft tissues such as arteries, muscle, skin, lung, ureter, mesentery, etc., are qualitatively similar. They are inelastic. They do not meet the definition of an elastic body, which requires that there be a single-valued relationship between stress and strain. These tissues show hysteresis when they are subjected to cyclic loading and unloading. When held at a constant strain, they show stress relaxation. When held at a constant stress, they show creep. They are anisotropic. Their stress-strain-history relationships are nonlinear."

Im Folgenden soll deshalb, analog der angelsächsischen Literatur, der Begriff "stiffness" verwendet werden, um die elastischen Eigenheiten bzw. Eigenschaften des Muskel-Band-Apparates zu beschreiben.

-Definition der Stiffness

Im allgemeinsten Sinne beschreibt der Begriff der Stiffness eine Kraft-Längen-Relation.

Postuliert man einen Stiffness-Operator S, der eine Längenvariable x in eine Kraftvariable K transformiert, lautet diese Beziehung (vgl. HOUK/RYMER 1981):

$$K = S\ (x) \qquad (2.2.01)$$

Ist der Operator (S) längenunabhängig, ergibt sich das in Abschnitt 2.1. beschriebene Federgesetz, wobei S dann die Federkonstante repräsentiert.

Aus den unterschiedlichen Versuchsbedingungen heraus, in denen die

Kraft-Längen-Relation am Muskel untersucht werden kann, haben sich verschiedene Stiffnessbezeichnungen durchgesetzt.

Ein aktivierter Muskel kann in Abhängigkeit von der jeweiligen Muskellänge eine ganz bestimmte Kraft entfalten. Durchfährt man den gesamten physiologischen Längenbereich, so muß jeder Muskellänge ein unter statischen (isometrischen) Bedingungen gemessener Kraftbetrag zugeordnet werden. Da es sich bei dieser Art der Versuchsanordnung um die Messung von statischem Kraftverhalten handelt, definiert diese Art der Kraft-Längen-Relation die statische Stiffness.

Die dynamische Stiffness bezeichnet den Kraft-Längen-Zusammenhang, wenn ein aktivierter Muskel gedehnt bzw. entdehnt wird. Während der Versuchsdurchführung wird hier die Muskellänge nicht konstant gehalten, sondern sie ändert sich dynamisch.

Im physikalisch elastischen Fall (HOOK'scher Körper) erübrigt sich eine solche Differenzierung, da die Spannungs-Dehnungs-Charakteristik von statischen und dynamischen Bedingungen unabhängig ist. Im physiologischen Präparat bestehen jedoch, wie in den nächsten Kapiteln erläutert werden wird, grundlegende Unterschiede.

2.2.1 Statisches Elastizitätsverhalten

Grundlegende Untersuchungen zur Kraft-Längen-Beziehung des Skelettmuskels wurden u.a. von MATTHEWS (1959) und RACK/WESTBURY (1969) am M. Soleus der Katze durchgeführt. Um rückkopplungsfreie Systeme untersuchen zu können, genügt es nicht, die jeweilige Efferenz des Muskels durch Decerebrierung auszuschalten, sondern durch Deafferentierung müssen auch die afferenten Rückmeldungen zum Rückenmark eliminiert werden. Der auf diese Weise vorbehandelte Muskel ist dadurch voll-

ständig von seinen neuronalen Versorgungswegen abgetrennt und kann zur Messung der mechanischen Kraftkomponenten im Muskel herangezogen werden.

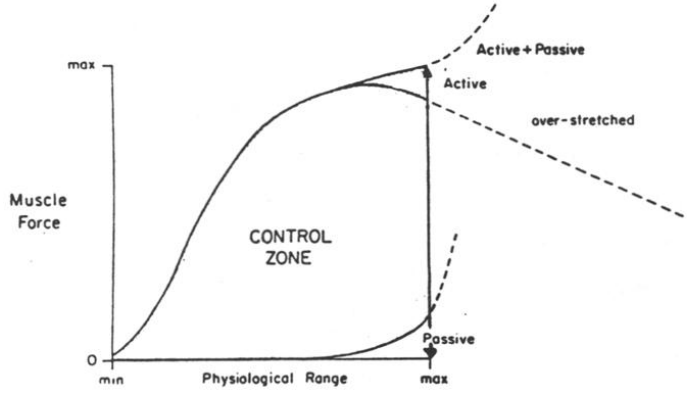

Abb. 2/2: Aktive und passive Kraft/Längen-Charakteristik. Die passive Kurvenform wird bei vollständig relaxiertem Muskel erhalten, während der passive und aktive Spannungsverlauf die maximal mögliche Kraft bei einer bestimmten Muskellänge anzeigt. (Aus: HOUK/RYMER 1981)

Wird ein vollständig denervierter Muskel über seinen gesamten physiologischen Längenbereich gedehnt, kann das passive Längen-Spannungs-Diagramm aufgezeichnet werden. Wie aus Abb. 2/2 hervorgeht, sind die passiven Kräfte für nahezu den gesamten Bereich, bis auf sehr große Muskellängen, vernachlässigbar klein. Das bedeutet: Ein passiver, nicht elektrisch versorgter Muskel setzt seiner Dehnung praktisch keinen Widerstand entgegen.

Soll die aktive Längen-Spannungs-Charakteristik ermittelt werden, so muß der Muskel extern mit Hilfe eines Reizgerätes stimuliert werden.

Da die aktiv entwickelbare Muskelkraft zum einem von der Anzahl der aktivierten motorischen Einheiten und zum anderen von der Reizfrequenz abhängt, muß in solchen Experimenten mit entsprechend hohen Reizintensitäten gearbeitet werden, um alle motorischen Einheiten erfassen zu können. Mit Hilfe hoher Reizfrequenzen wird eine schnelle Entladungscharakteristik erzielt.

Die Kontrollzone in Abb. 2/2 repräsentiert die aktiven Kraftwerte bei den entsprechenden Winkelstellungen bzw. Muskellängen. Da der maximale Tetanus bei vorwiegend phasischen Muskeln nur kurze Zeit aufrecht erhalten werden kann, muß bei jeder Muskellänge eine Messung durchgeführt werden.

Das bei kleinen Muskellängen zunächst linear ansteigende "aktive" Längen-Spannungs-Diagramm erreicht bei großen Muskellängen ein Maximum, um gegen Ende des physiologischen Bereiches wieder abzusinken. Hier wirken jedoch die passiven Spannungskräfte, so daß es in der Summation von aktiven und passiven Spannungsbeiträgen zu einem weiteren Anstieg im Diagramm kommt.

Die Kontrollzone repräsentiert den Spielraum, in der die Muskelkraft zum einen durch Rekrutierung von zusätzlichen Motoneuronen, zum anderen durch Frequenzerhöhung ihrer Entladungsraten variiert werden kann.

2.2.1.1 Rekrutierungs- und Frequenzabhängigkeit

Mit Hilfe elektrischer Stimulationsversuche wurde die Abhängigkeit der statischen Stiffness von der Anzahl der bei der Kraftentfaltung beteiligten motorischen Einheiten untersucht (NICHOLS 1974; HENNEMAN et al. 1965a,b; DESMEDT 1981). Die Autoren stimmen in ihren Unter-

suchungsergebnissen darin überein, daß innerhalb des Anfangsbereiches der Kraftentwicklung die Rekrutierung von Motoneuronen nach einem bestimmten Prinzip (HENNEMAN'sches Rekrutierungsprinzip) erfolgt. Dieses Prinzip besagt, daß bei der Kraftentfaltung die Motoneurone entsprechend ihrer Erregungsschwelle rekrutiert werden, d.h. daß zuerst die tonischeren Motoneurone aufgrund ihrer niederen Erregungsschwelle und erst später, bei höheren Intensitäten, die phasischeren Motoneurone aktiviert werden.

Betrachtet man an einer Einzelzuckung die unterschiedlichen Zeiträume vom Beginn des Spannungsanstiegs bis zum Kontraktionsmaximum (time-to-peak-Zeiten) einzelner motorischer Einheiten, muß dieses Prinzip besonders bei ballistischen Kontraktionsformen hinsichtlich der mechanischen Wirkungsweise in der Rekrutierungsreihenfolge modifiziert betrachtet werden. Es wäre ohne eine Verletzung des HENNEMAN'schen Rekrutierungsprinzips vorzustellen, daß die Spannungsbeiträge kleiner tonischer Einheiten erst später im Kontraktionsverlauf mechanisch wirksam werden, allein aufgrund ihrer wesentlich längeren time-to-peak-Zeiten, während die phasischen Einheiten, die über schneller leitende Nervenfasern, kürzere Kontraktionszeiten und wesentlich höhere Kontraktionsfähigkeiten (BURKE/EDGERTON 1975) verfügen, bereits mechanisch aktiver sind.

Das vom Muskel erzeugte Kraftverhalten ist neben der Muskelausgangslänge und dem Rekrutierungsgrad entscheidend von der Innervationsfrequenz abhängig, mit der der Muskel aktiviert wird. Hierzu liegen neben Reizuntersuchungen am physiologischen Präparat (DIETZ/NOTH 1978a; DIETZ et al. 1979) auch grundlagenorientierte Experimente an isolierten Muskelpräparaten vor, bei denen der Muskel von außen mit konstan-

ter Reizfrequenz stimuliert wurde (GRANIT et al. 1957; MATTHEWS 1959; JOYCE et al. 1969; RACK/WESTBURY 1969; NICHOLS/HOUK 1976).

Grundlegende Arbeiten, die den Zusammenhang von Innervationsfrequenz und Kraftverhalten untersuchten, wurden von JOYCE et al. (1969) und von RACK/WESTBURY (1969) vorgestellt. JOYCE et al. analysierten das Spannungsverhalten des M. Soleus an der decerebrierten Katze bei unterschiedlichen Innervationsfrequenzen (passive Dehnungskurve, 5 Imp/sec, 10 Imp/sec, 35 Imp/sec) und registrierten die Spannungs-Längen-Diagramme (Abb. 2/3) unter statischen Versuchsbedingungen in Abhängigkeit von verschiedenen Muskelausgangslängen (bzw. Fußgelenkwinkeln des M. Soleus).

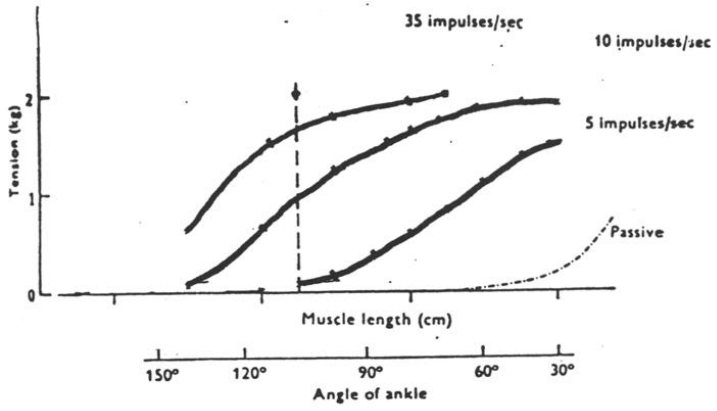

Abb. 2/3: Abhängigkeit der erreichbaren Spannung von der Muskelausgangslänge am M. Soleus der Katze. Die Kreuze repräsentieren das isometrische Kraftmaximum bei einer bestimmten Muskellänge. Die Reizung erfolgte mit 35, 10 und 5 Impulsen pro Sekunde. Eingezeichnet ist ebenfalls die passive Spannungsentwicklung. (Modifiziert nach: JOYCE et al. 1969)

Mit der Vorgabe der Reizfrequenzen ist es somit möglich, die entwickelte isometrische Spannung gegen die entsprechende Muskel-

länge (bzw. den Fußgelenkwinkel) aufzutragen.

Aus ihren Untersuchungen sind folgende Ergebnisse hervorzuheben:

1.) Eine Erhöhung der Reizfrequenz bewirkt eine Linksverschiebung des Spannungs-Längen-Diagramms, d.h. mit zunehmender Reizfrequenz werden auch bei kleineren Muskellängen Spannungswerte erzeugt.

2.) Es gibt eine der Frequenz entsprechende minimale Muskellänge, ab der erst Spannungswerte gemessen werden können.

3.) Für jede Reizfrequenz ist der jeweilige Stiffnessbetrag entscheidend von der Muskellänge abhängig.

4.) Bei identischer Muskellänge ist der Stiffnessbetrag von der Reizfrequenz abhängig (siehe senkrechte Linie bei 105 °)

5.) Bei sehr großen Muskellängen ist ein passiver Spannungsbeitrag mit zu berücksichtigen.

2.2.2. Dynamisches Elastizitätsverhalten

JOYCE et al. (1969) überlagerten das Spannungsverhalten des M. Soleus bei konstanter Muskellänge mit einer dynamischen Versuchsbedingung. Nach der isometrischen Periode (-statische Versuchsbedingung) wurde der Muskel mit konstanter Geschwindigkeit (7,2 mm/sec) rampenförmig gedehnt. Wie aus Abb. 2/4 hervorgeht, hängt die Dehnungsantwort und damit das dynamische Stiffnessverhalten sowohl von der Muskelausgangslänge, als auch von der jeweiligen Reizfrequenz ab.

Betrachtet man die Dehnungsantworten in Abhängigkeit von der Muskelausgangslänge und der Reizfrequenz, so fällt auf:

1.) Das Spannungssignal steigt bei nahezu allen Versuchsbedingungen zu

Beginn steil an, sinkt dann jedoch wieder ab.

2.) Ist die Dehnungsamplitude groß, so steigt auch die Spannung wieder an.

3.) Besonders bei niederen Innervationsraten und relativ kleinen Muskellängen liegen die erzeugten Spannungswerte deutlich unter den Kennwerten, die unter statischen Bedingungen erreicht werden.

4.) Wird die Dehnung bei relativ großen Muskellängen appliziert, ist auch der entsprechende initiale Spannungsanstieg unter Berücksichtigung der jeweiligen Innervationsfrequenz groß.

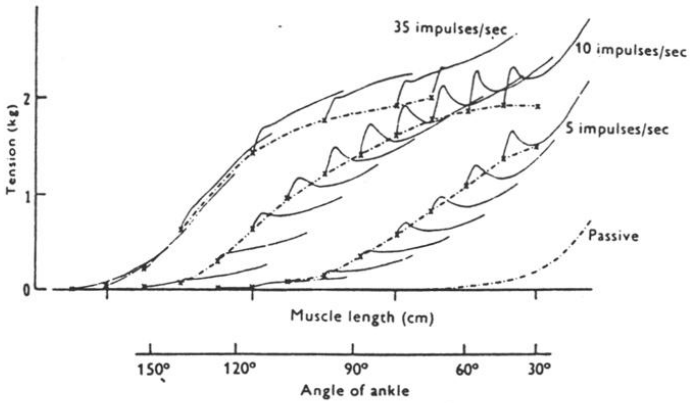

Abb. 2/4: Basisabbildung zu Abb. 2/3.
Der Muskel wurde bei unterschiedlicher Reizfrequenz und Ausgangslänge zunächst isometrisch kontrahiert. Danach wurde der Muskel mit konstanter Geschwindigkeit (7.2 mm/sec) gedehnt. Die durchgezogenen Linien repräsentieren die dynamischen Spannungsantworten (aus: JOYCE et al. 1969)

Die Tatsache, daß ein vorkontrahierter Muskel auf eine Dehnung mit einem steilen, zu Beginn der Dehnung wirkenden, Spannungsanstieg antwortet, wird in der angelsächsischen Literatur mit dem Begriff der

"short-range-elastic-stiffness" (SRES) bezeichnet (JOYCE et al. 1969; LÄNNERGREN 1971; HUXLEY/SIMMONS 1971 a,b; HUXLEY 1974; RACK/WESTBURY 1974; NICHOLS/HOUK 1976; FLITNEY/HIRST 1978a,b; FORD et al. 1981;). Bevor eine Erläuterung der oben angeführten Gesichtpunkte erfolgen wird, soll im folgenden Abschnitt zunächst die Entwicklung und die daraus abgeleiteten Funktionsweisen des mechanischen Muskelmodells vorgestellt werden.

2.2.3. Das mechanische Muskelmodell und die "short-range-elastic-stiffness"

2.2.3.1 Mechanismen der Kontraktion

In der Modellvorstellung über die Mechanik der Muskelkontraktion wird in der Literatur allgemein die sog. "sliding-filament-theory" akzeptiert. Diese Theorie beschreibt das Ineinandergleiten von Aktin- und Myosinfilamenten eines Sarkomers bei der Muskelkontraktion. Die Myosinmoleküle verfügen über spezifische Strukturen: die leichten (light) Meromyosin- (elastischer Halsteil) und die schweren (heavy) Meromyosin-Strukturen (Kopfteil). Über elektrochemische Prozesse, deren Einzelheiten bis heute nicht exakt in allen Details erklärt werden können, sind die Querbrücken (Kopf- und Halsteil der Myosinmoleküle) in der Lage, mit den benachbarten Aktinmolekülen in Wechselwirkung zu treten (Abb. 2/5).

Durch die Fähigkeit der Myosinköpfe, bei Erregung in schnell aufeinanderfolgenden "Greif-Loslaß"-Zyklen mit bestimmten Stellen im Aktinmolekül interagieren zu können, entsteht ein relatives Gleiten

der beiden Filamente gegeneinander. Die bipolare Anordnung der Myosinmoleküle im Sarkomer bedingt ihr gegenseitiges Gleiten und damit ein Aufeinanderzubewegen der Z-Bänder.

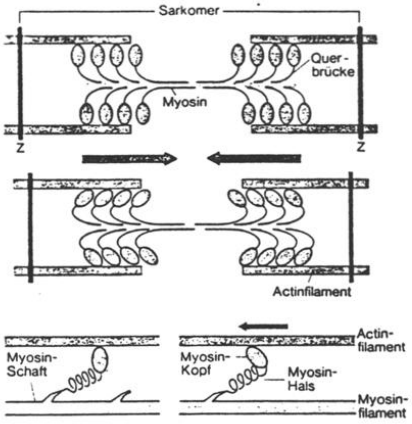

Abb. 2/5: Vereinfachte Darstellung des Querbrückenmodells zur Erklärung der Kontraktionsvorgänge mit der 'sliding-filament-theory' (aus: SCHMIDT/THEWS (1980))

2.2.3.2. Das mechanische Muskelmodell

Die Muskelphysiologie hat sich in den letzten Jahren sehr intensiv bemüht, ein Erklärungsmodell für die Entstehung der "short-range-elastic-stiffness" (SRES) und deren funktionelle Bedeutung für die Muskelmechanik zu erstellen.

Ausgangspunkt aller Überlegungen waren die von HILL (1938) durchgeführten thermodynamischen Versuche, die je nach Arbeitsweise unterschiedliche Ergebnisse bezüglich der entwickelten Wärmeproduktion im Muskel ergaben. Ausgehend von den von REICHEL (1952), PODOLSKY (1960) und später auch von HILL (1964) überarbeiteten Vorstellungen über die Muskelmechanik, erklärten hinreichend und umfassend erst HUXLEY/SIMMONS (1971a,b) mit dem visko-elastischen Muskelmodell die Vorgänge bei konzentrischer (dynamisch überwindender), isometrischer (statischer) und exzentrischer (dynamisch nachgebender) Muskelarbeit. HUXLEY/SIMMONS (1971 a,b) beschreiben das Spannungsverhalten eines isolierten Froschmuskels (M. Semitendinosus), der aus der isometrischen Aktivierung plötzlich um 1,5% der Muskellänge entdehnt wird. Abb. 2/6 zeigt die Entdehnungscharakteristk und das Spannungsverhalten des Muskels (Sarkomerlänge 2,2 µm).

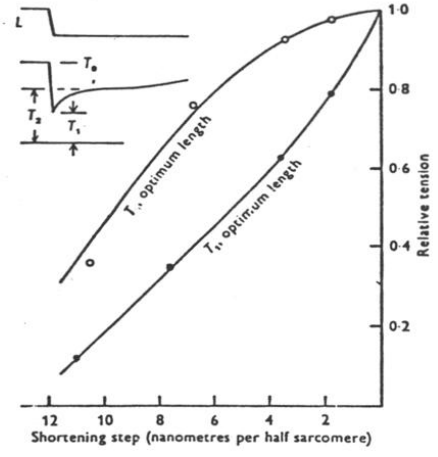

Abb. 2/6: Spannungsverauf bei dynamischer Untersuchungsbedingung (rampenförmige Entdehnung aus isometrischer Vorspannung). To, T1, T2 repräsentieren die charakteristischen Spannungswerte bei Entdehnungsvorgängen (modifiziert nach: HUXLEY/SIMMONS 1971a)

Parallel zur rampenförmigen Entdehnung reduziert sich die isometrische Spannung T0 sehr schnell auf den Wert T1, der in der 'Erholungsphase' (recovery phase) nach wenigen Millisekunden auf den Wert T2 ansteigt, um dann asymptotisch in einen konstanten Spannungswert überzugehen. Dieses Spannungsverhalten des isolierten Muskelsystems ist physikalisch in erster Näherung mit einer Kombination aus elastischen, gedämpften und ungedämpften Elementen modellierbar.

Die Autoren erhielten in ihren Ableitungen eine proportionale Beziehung zwischen dem Überlappungsgrad von Aktin- und Myosinfilamenten einerseits und den erzielten Spannungsparametern andererseits. Gestützt auf ihre Beobachtungen formulierten sie die Hypothese, daß sowohl das gedämpfte, als auch das ungedämpfte elastische Element den Querbrücken des Akto-Myosinkomplexes zuzuordnen sei.

Diese Hypothese wurde in einer Reihe von Untersuchungen (z.B. HUXLEY 1974; RACK/WESTBURY 1974; FORD et al. 1978, 1981; FLITNEY/HIRST 1978a,b; JULIAN/MORGAN 1981a,b) zu verifizieren versucht. FORD et al. (1981) analysierten in den Jahren 1973 - 1974 in einer Untersuchungsserie die Spannungsübergänge ("tension transients") des Muskels bei unterschiedlichen Sarkomerlängen, sowie den Verlauf der von HUXLEY/SIMMONS (1971b) vorgestellten Spannungsparameter bei unterschiedlichen Sarkomerlängen (2.0µm --> 3.2µm) am tetanisierten M. Tibialis anterior des Frosches. In ihren Untersuchungen applizierten sie sowohl schnelle Dehnungen als auch schnelle Entdehnungen bei unterschiedlichen Ausgangsspannungen auf den Muskel. Die bei solchen Dehnungs- bzw. Entdehnungs-Vorgängen aufgezeichneten Spannungs-Zeit-Verläufe sind im wesentlichen durch zwei entscheidende Resultate charakterisiert, die die Hypothese der Querbrückenkinetik als Spannungsgenerator bestäti-

gen:

Erstens verändert sich der Zeitverlauf der Spannung nur wenig mit der unterschiedlichen Ausgangslänge und zweitens ist die Spannungsamplitude bei den Übergängen direkt proportional zur jeweiligen isometrischen Spannung und zum Überlappungsgrad der Filamente. Die Autoren schließen zwar ein geringes elastisches Verhalten der Filamentstrukturen selbst nicht aus, erwarten jedoch mit hoher Wahrscheinlichkeit (85% - 100%), daß die von ihnen beobachteten Spannungsübergänge auf die Querbrückeneigenschaften des Akto-Myosinkomplexes zurückzuführen sind.

Weitere Untersuchungen, die auf der Basis des HUXLEY/SIMMONS'schen Querbrückenmodells bei der Muskelkontraktion durchgeführt wurden, erhärten die These, daß das elastische Verhalten der Muskelkontraktion in den Querbrücken des Akto-Myosinkomplexes liegt (STIENEN et al. 1978; STIENEN/BLANGE 1985).

2.2.3.3. Die "Short-range-elastic-stiffness" (SRES)

Die Beobachtung, daß ein isometrisch vorkontrahierter Muskel bei Dehnung mit einer über dem isometrischen Wert liegenden Spannungsantwort reagiert, war Gegenstand einer Reihe von Untersuchungen. FLITNEY/HIRST (1978a,b) analysierten das Dehnungsverhalten des aktivierten Froschmuskels in Abhängigkeit von der Dehnungsamplitude und der Dehnungsgeschwindigkeit rampenförmiger Längenveränderungen. Aufgrund ihrer Längen-Spannungs-Diagramme kann die Dehnungsantwort in mindestens zwei Phasen eingeteilt werden, deren Übergänge durch den Punkt S2 in Abb. 2/7 gekennzeichnet sind. In ihren Experimenten betrug die Amplitude

der Dehnung 1 mm, was auf die Muskellänge bezogen ca 4 % Längenveränderung bedeutet.

Die Geschwindigkeiten der Dehnungen waren 4,24 mm/s (A) bzw. 11,5 mm/s (B); als Sarkomerlänge vor der Dehnung wählten die Autoren 2,34 µm (A), bzw. 2,48 µm (B). In ihren Analysen errechneten sie, daß der erste steile Spannungsanstieg nach Dehnung um 1,16 - 1,34 % der Muskelausgangslänge abbricht und sogar einen Wert unterhalb der Ausgangslänge annehmen kann. Aufgrund spektroskopischer Untersuchungsmethoden wiesen die Autoren nach, daß die bei S2 erreichte Amplitude mit einer plötzlichen Längenveränderung des Sarkomers zusammenfällt.

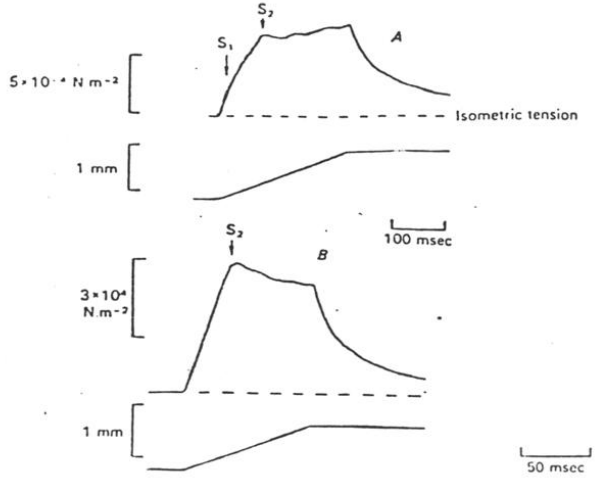

Abb. 2/7: Längen-Spannungs-Diagramm bei rampenförmiger Dehnung eines vorkontrahierten Muskels (M. Sartorius (Frosch)). Die Dehnungsantwort kann in mindestens zwei Phasen aufgeteilt werden:
1.) Von Beginn der Dehnung bis S2 verläuft der Spannungsanstieg sehr steil
2.) Ab S2 ist der Spannungsverlauf langsamer ansteigend (A), bei höherer Dehnungsgeschwindigkeit noch in der Dehnungsphase leicht abnehmend (B) (aus: FLITNEY/HIRST 1978)

Gestützt auf die Untersuchungsergebnisse von LÄNNERGREN (1971), RACK/WESTBURY (1974), EDMAN et al. (1978a,b), und HUXLEY (1978) schließen die Autoren, daß bis zum Erreichen des Spannungsüberganges S2 die momentan im isometrischen Gleichgewicht assoziierten Querbrückenformationen des Akto-Myosinkomplexes gedehnt und nach Überschreiten einer bestimmten Dehnungs-Amplitude gewaltsam auseinandergerissen werden. In ihren Experimenten betrug diese Amplitude 12 nm oder 1,2 % bezogen auf die Länge eines Halbsarkomers. Die auseinandergerissenen Querbrücken können dann erst nach erneuter Bindung am Aktinfilament zur weiteren Spannungsentwicklung beitragen. In der Literatur werden, je nach untersuchtem Muskel und Versuchsanordnung, für das Auseinanderreißen der Querbrücken stark differierende Werte angegeben. RACK/WESTBURY (1974) geben für den aktivierten M. Soleus der Katze 25 - 35 nm pro Halbsarkomer , HUXLEY/SIMMONS (1971 a,b) ca. 13 nm pro Halbsarkomer beim isolierten Froschmuskel und EDMAN et al. (1978) ca. 12 nm beim M. Semitendinosus und M. Tibialis a. des Froschmuskels an. Die angezeigten Längenbereiche für das Auseinanderreißen der Querbrücken sind meistens auf das Halbsarkomer bezogen, um vergleichende Analysen bei unterschiedlichen Muskeln vornehmen zu können. In der Literatur werden allgemein prozentuale Längenangaben für das Wirken der SRES von 1 % - 4 % Muskellänge angegeben (RACK 1981; EDMAN et al. 1981; RACK et al. 1983).

Auf der Basis des HUXLEY/SIMMONS'schen mechanischen Muskelmodells und der daraus abgeleiteten Querbrückentheorie soll nun der Versuch einer Interpretation der in Abb. 2/4 dargestellten Längen-Spannungsverläufe vorgenommen werden:

1. Betrachtet man die Spannungsübergänge bei hohem Impulseinstrom und

kleinen Muskellängen, so fällt auf, daß das Absinken der Spannung nach dem initialen steilen Anstieg kaum oder nur sehr schwach ausgeprägt ist. Der hohe Impulseinstrom und die günstige Sarkomerlänge (hoher Überlappungsgrad von Aktin- und Myosinfilamenten) dürften dafür sorgen, daß nach evtl. Abrissen assoziierter Querbrücken momentan nicht gebundene Formationen genügend schnell "nachgreifen" können. Bei niederen Stimulationsfrequenzen und großen Sarkomerausgangslängen ist zum einen die Anzahl der Querbrückenbindungen deutlich erniedrigt (EDMAN et al. 1978), zum anderen ist infolge des geringen Überlappungsgrades die Anzahl möglicher Bindungsstellen am Aktinfilament reduziert (SCHMIDT/THEWS 1980), so daß insgesamt die Wahrscheinlichkeit zur Kompensation von Querbrückenabrissen reduziert sein dürfte.

2. und 3. Die Befunde 2 und 3 müssen aufgrund ihrer gemeinsamen physiologischen Ursachen kombiniert betrachtet werden. Nach dem zu Beginn der Dehnung steilen Anstieg erfolgt ein Abfall im Spannungsverlauf, der sogar den isometrisch gehaltenen Kraftwert unterschreiten kann. Erst spät in der Dehnungsamplitude steigt die Spannung wieder an. Diese Spannungscharakteristik wurde von einer Vielzahl von Autoren (NICHOLS/HOUK 1976; MORGAN 1977; SUGI 1978) mit unterschiedlichen Untersuchungsmethoden analysiert. Übereinstimmend interpretieren sie, daß der initiale steile Spannungsanstieg aus dem elastischen Verhalten der assoziierten Querbrücken resultiert. Die Abhängigkeit des Spannungsanstieges von der jeweiligen Muskelausgangslänge und der Innervationsfrequenz unterstützt diese Interpretation. Nach Durchlaufen des SRES-Bereiches fällt die Spannung steil ab, was auf das gewaltsame Auseinanderreißen der Querbrücken zurückzuführen ist (FLITNEY/HIRST 1978a; HUXLEY 1978). Einen indirekten Beweis für diese These legte HUXLEY (1978) anhand von Interferenzdaten spektrosko-

pischer Untersuchungen über die Massenverteilung im Sarkomer vor. Der durch Querbrückenabrisse entstehende mechanische Defekt wird erst später in der Dehnungsamplitude durch erneute Bindung nicht assoziierter Querbrücken kompensiert (HOUK 1978).

Die erst langsam wieder ansteigende Spannungsentwicklung ist jedoch entscheidend von der Aktivierungsfrequenz abhängig, was HOUK (1978) mit einer forcierten Querbrückenformation infolge eines erhöhten Calcium-Umsatzes begründet.

4. Allerdings scheint der ansteigende Verlauf dieser Spannungsentwicklung nicht nur von der Innervationsfrequenz, sondern auch von der relativen Muskellänge abhängig zu sein. Nach JOYCE et al. (1969) muß dies mit einer Überlagerung aktiver Querbrückenformationen und passiver Spannungsbeiträge erklärt werden. Die passiven Anteile sind, wie aus Abb. 2/2 hervorgeht, jedoch nur bei sehr großen Muskellängen relevant.

Die Abhängigkeit der SRES von der Dehnungsgeschwindigkeit wurde von EDMAN et al. (1978a) und NICHOLS/HOUK (1976) eingehend untersucht. Ihre Ergebnisse unterstützen die These, daß der initial wirkende Spannungsanstieg elastischer (HOOK'scher) Natur ist. Für Amplituden innerhalb der SRES ergibt sich daraus als Konsequenz, daß die vom Muskel während der Dehnungsphase absorbierte Energie vollständig in der anschließenden Verkürzungsphase freigesetzt wird, d.h. daß der gesamte Energieaufwand für einen vollständigen DVZ verschwindet (Kap. 2/1). Da sich jedoch einige Querbrücken während eines solchen Zyklus' lösen bzw. wiederanheften, andere Querbrücken infolge der Dehnung auseinanderreißen und sich erst später im Zyklus wieder anheften, wird in der realen Situation immer ein gewisser Energiebetrag notwendig

sein. FLITNEY/HIRST (1978b) und RACK/WESTBURY (1974) stellten dementsprechend einen zunehmenden Energieverbrauch in Abhängigkeit von der Dehnungsamplitude und der Zykluszeit fest.

Unter der Voraussetzung, daß die Dehnungsantwort bei Amplituden im SRES-Bereich HOOK'scher Art ist, diskutieren eine Reihe von Autoren (u.a. RACK/WESTBURY 1974; KOMI 1983b, 1984a; NOTH 1985) die Möglichkeit, bei Bewegungsformen, in denen die Muskulatur im DVZ arbeitet, elastische Energie während der Dehnungsphase (exzentrische Kontraktionsphase) in den Querbrücken zu speichern, um sie in der anschließenden Verkürzungsphase (konzentrische Kontraktionsform) wieder freisetzen zu können. Eine solche Arbeitsweise der Muskulatur würde eine Ökonomisierung im Sinne des metabolischen Energieverbrauchs bedeuten.

Wie bereits erwähnt, sind die von den Autoren angegebenen Dehnungsamplituden, in denen die SRES wirkt, als Dehnungslänge pro Halbsarkomer definiert. Um diese Längenangaben auf den Gesamtmuskel beziehen zu können, müssen Angaben über die relative Lage der Sarkomerlängsachse zur Muskellängsachse, über das Bindegewebe des Muskels, sowie über die Aponeurosenstruktur herangezogen werden. Als einheitliches Maß für die Mehrzahl der Skelettmuskeln wird in der Literatur ein Bereich von 1 - 4 % bezogen auf die Muskelruhelänge angegeben. Der Bereich der SRES würde auf die Dimensionen des menschlichen M. Gastrocnemius ca. 3 mm und des M. Quadriceps f. ca. 4 - 5 mm betragen. Für die kurzen Körpermuskeln liegt dieser Wert allerdings deutlich unter 1 mm.

Die Frage, inwiefern diese geringen Möglichkeiten der Längenvariation zur Nutzung der SRES-Effekte überhaupt auf physiologische Bewegungsvorgänge oder gar auf sportliche Gesamtbewegungen beim Menschen über-

tragbar sind, ist Gegenstand intensiver Diskussion (RACK/WESTBURY 1969; KOMI 1983b, 1984, 1985; NOTH 1985; SCHMIDTBLEICHER/GOLLHOFER 1985).

2.3. Der Einfluß der Sehne auf das Elastizitätsverhalten des Sehnen-Muskel-Systems

Im bisherigen Verlauf der Darstellung der Forschungsergebnisse stand das Spannungsverhalten des Muskels, insbesondere des kontraktilen Apparates, bei Dehnungs- und Entdehnungsprozessen im Vordergrund. Die vorgestellten Untersuchungsbefunde, die sich auf das elastische Verhalten des Muskels beziehen, legen eine Unterteilung der Spannungs-Längen-Kurve bei dynamischen Längenveränderungen in mindestens drei Phasen nahe. Für energetische Betrachtungen im Sinne einer Speicherung elastischer Verformungsenergie kommt nach übereinstimmenden Aussagen in der Literatur (NICHOLS/HOUK 1976; EDMAN et al. 1978a; FLITNEY/HIRST 1978b; HAUGEN 1983) hauptsächlich die im physikalischen Sinne elastisch wirkende SRES in Frage. Hält die Dehnung über den Bereich der SRES hinaus an, werden zunehmend metabolische Prozesse im kontraktilen Mechanismus wirksam. Durch Neuformationen der Querbrücken geht der in ihnen gespeicherte Dehnungsenergiebetrag verloren. Aufgrund ihres nichtlinearen Spannungs-Längen-Verlaufes sind deshalb Amplituden, die über den SRES-Bereich hinausgehen, energetisch weniger effizient als Dehnungs-Entdehnungs-Prozesse innerhalb dieses elastischen Bereiches. Die bisher vorgestellten Untersuchungsergebnisse können jedoch nur auf der Basis des muskulären Spannungsverhaltens interpretiert werden, da die Befunde entweder am isolierten

Eigentum des
Institutes für Sportwissenschaften

Muskel ohne Sehne gewonnen wurden oder der Einfluß der Sehne nicht berücksichtigt wurde.

Das System "Sehne-Muskel-Knochen" wird beim realen und besonders beim sportlichen Bewegungsvollzug immer als Ganzheit zu betrachen sein (NOTH 1985). Hierbei kommt der Sehne, in Serie mit der Arbeitsmuskulatur verbunden, aufgrund ihrer anatomischen Struktur und den daraus resultierenden physikalischen Elastizitätskennwerten besondere Bedeutung bei der Interpretation des Elastizitätsverhaltens des Sehnen-Muskel-Systems zu.

Die Sehnen bestehen zu 70 - 80 % aus Protein-Collagen-Fasern (ALEXANDER 1981), die in Sehnenlängsachse angeordnet sind. Ihre Bruchfestigkeit beträgt 10 %, d.h. sie können um 10 % ihrer Ruhelänge gedehnt werden, bevor sie zerreißen (YAMADA 1970; ALEXANDER/BENNET-CLARK 1977). Aufgrund ihres hohen Elastizitätsmoduls (ALEXANDER 1981) können die Sehnen während der Dehnung hohen Spannungen widerstehen, ohne daß starke Längenveränderungen zu erwarten sind. Auf die Achillessehne des Menschen bezogen, liegt die maximale Zugfestigkeit bei ca. 65 N/mm^2 bei einer maximalen prozentualen Ausdehnung von ca. 10 % Ruhelänge (YAMADA 1970). Unter der Annahme eines durchschnittlichen Achillessehnenquerschnittes von ca. 80 mm^2, ergibt sich daraus eine in Unterschenkelrichtung wirkende Maximalbelastung von annähernd 5000 N.

Der Verlauf der Spannungs-Dehnungs-Kurve (Abb. 2/8), der nach Ansicht YAMADA's eine gewisse Abhängigkeit vom Lebensalter aufweist, kann in erster Näherung in zwei Steigungsbereiche eingeteilt werden. Bis zu einer Dehnung um 4 % der Ausgangslänge ist die Steigung und damit der Elastizitätskoeffizient deutlich geringer als im Dehnungsbereich von 6-10 % der Ruhe- bzw. Ausgangslänge.

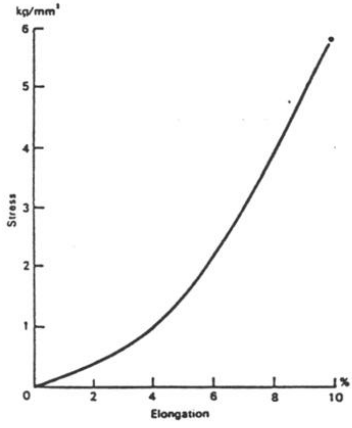

Abb. 2/8: Spannungs-Dehnungs-Diagramm der Achillessehne in Abhängigkeit der prozentualen Längenveränderung (aus: YAMADA 1970)

Die Veränderung des Elastizitätsverhaltens, die sich im Bereich zwischen 4 und 6 % der Längendehnung bewegt, ist auf die interne Molekularstruktur von Collagenmaterial zurückzuführen (dazu siehe FUNG 1981, S. 203ff). Auf der Basis dieser Kennwerte formulierten eine Reihe von Autoren (DAWSON/TAYLOR 1973; MORGAN 1977; ALEXANDER/BENNET-CLARK 1977; MORGAN et al. 1978; ALEXANDER 1981) die Hypothese, daß nicht primär der Muskel mit seinen elastischen Querbrückeneigenschaften die Funktion der Speicherung elastischer Energie innehat, sondern daß vielmehr die elastischen Eigenschaften der Sehne dieses Verhalten determinieren.

ALEXANDER/BENNET-CLARK (1977) versuchten eine vereinfachte quantitative Abschätzung dieser Hypothese auf der Grundlage anatomischer Gegebenheiten:

Auf eine Muskelfaser der Länge l und der Sarkomerlänge K wird eine Kraft F ausgeübt. Dadurch wird jede assoziierte Querbrücke um den Betrag s gedehnt, das gesamte Sarkomer also um 2 s.
Die Längenveränderung, die auf die gesamte Faserlänge wirkt, beträgt somit

$$X = \frac{2s*l}{K} \qquad (2.3.01)$$

Da zu Beginn der Dehnung das Elastizitätsverhalten in erster Näherung dem einer Feder entspricht, folgt für die Dehnungsarbeit:

$$W = \int_0^x F\,dx = D\,x\,dx = 1/2\,D\,x^2 = 1/2\,F\,x \qquad (2.3.02)$$

wobei mit : $F = D\,x$ das HOOK'sche Gesetz gelten soll.

Mit (2.3.01) als Längenparameter folgt aus (2.3.02) für die gesamte Dehnungsarbeit:

$$W = \frac{F\,2\,s\,l}{2\,K} = \frac{F\,s\,l}{K} \qquad (2.3.03)$$

Die Muskelfaser habe die Masse m und eine mittlere Dichte ϱ, damit bestimmt sich ihr Volumen:

$$V = \frac{m}{\varrho} \qquad (2.3.04)$$

Unter der Annahme eines zylindrischen Volumens gilt für ihre Querschnittsfläche:

$$Q = \frac{m}{\varrho\,l} \qquad (2.3.05)$$

Für die Spannung σ in der Muskelfaser gilt unter dieser Annahme:

$$\sigma = \frac{F\,\varrho\,l}{m} \qquad (2.3.06)$$

Aus (2.3.02) und (2.3.06) ergibt sich für die aufzubringende Dehnungsenergie pro Muskeleinheitsmasse :

$$\frac{W}{m} = \frac{s*\sigma}{K*\rho} \qquad (2.3.07a)$$

Mit Gleichnung (2.3.07a) läßt sich der Energiebetrag errechnen, der pro Muskeleinheitsmasse bei Dehnung aufgebracht werden muß. Zu beachten ist allerdings, daß als Längenparameter nur der SRES-Bereich der assoziierten Querbrücken vorausgesetzt ist. Der Quotient (W/m) drückt die maximale Dehnungsenergie pro Muskeleinheitsmasse bei einer isometrischen Kontraktion aus.

Aus den Untersuchungsergebnissen von ALEXANDER/VERNON (1975), die an verschiedenen Muskeln von Wirbeltieren gewonnen wurden, ergibt sich mit $K = 2.1\ \mu m$, $\sigma_o = 350\ kN/m^2$, $s = 15$ nm (FLITNEY/HIRST 1978a) bzw. 30 nm (RACK/WESTBURY 1974), $\rho = 1{,}06\ 10^{3}\ kg/m^{-3}$ für den isometrisch erreichbaren Energiebetrag:

$$\frac{W_o}{m} = 2{,}4 \text{ bzw. } 4{,}7\ J/kg \qquad (2.3.07b)$$

Für die Dehnungsenergie, die benötigt wird, um eine Sehne der Länge L um dl zu dehnen, gilt mit (2.3.02)

$$W_s = 1/2\ F\ dl \qquad (2.3.08)$$

Der Quotient aus (2.3.03) und (2.3.08) ergibt das Verhältnis, in welchem Maß elastische Dehnungsenergie einerseits in der Sehne und andererseits im Muskel gespeichert werden kann:

$$\frac{W_s}{W} = \frac{K\ dl}{2\ s\ l} \qquad (2.3.09)$$

Da die Sehnen um maximal 10 % ihrer Ausgangslänge gedehnt werden können (Abb. 2/8), muß aus Gleichung (2.3.09) auf der Basis der in dieser Kalkulation vorgenommenen Vereinfachungen geschlossen werden, daß nur Muskeln mit langen Sehnen in Relation zur Muskellänge und/oder Muskeln mit sehr kurzen Faserlängen geeignet sind, elastische Energie bei Dehnung zu speichern.

Auf der Grundlage der von ALEXANDER/BENNET-CLARK (1977) vorgestellten mathematischen Modellvorstellung wurde eine Reihe von Untersuchungen durchgeführt, um diese Aussagen am physiologischen Präparat zu überprüfen. Wegen der günstigen anatomischen Voraussetzungen wurde die Mehrzahl der Untersuchungen am Känguruh mit seiner zur Muskellänge (speziell dem M. Gastrocnemius) relativ langen Sehne (Achillessehne) vorgenommen. MORGAN et al. (1978) analysierten das Elastizitäts- und Energieverhalten des M. Gastrocnemius am australischen Känguruh (Thylogale) zum einen mit vollständiger Sehne und zum anderen mit einer künstlich verkürzten Sehne. In ihrer Studie untersuchten die Autoren die Dehnungs- und Entdehnungsantworten des Sehnen-Muskel-Apparates in vivo. Dabei wurde die freigelegte Sehne zusammen mit einem Stück des Knochenansatzes (Insertionsstelle am Kalkaneus) mit einer Dehnungsapparatur verbunden. Die Dehnungsamplituden betrugen zwischen 0.5 und 5 mm. In Abhängigkeit von den applizierten elektrischen Reizintensitäten war es möglich, den M. Gastrocnemius aus unterschiedlichen tetanischen Spannungszuständen heraus zu dehnen. Abb. 2/9 zeigt das Dehnungs- und Entdehnungsverhalten des Sehnen-Muskelsystems mit vollständiger (A) und verkürzter Sehne (B) bei jeweils identischen Dehnungsamplituden.

In der Studie war die Achillessehne um ca. 43 % des Ausgangswertes verkürzt worden. Die Fläche innerhalb der dargestellten Dehnungs-

Entdehnungs-Zyklen stellt ein Maß für die vom System absorbierten Energie (Kapitel 2.2.) dar.

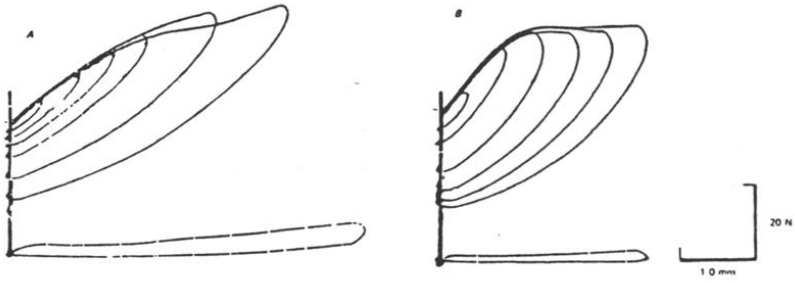

Abb. 2/9: Längen-Spannungs-Antworten des Sehnen- und Muskel-Systems mit vollständiger (A) und verkürzter (B) Sehne (Känguruh (Thylogale)). Die einzelnen Schleifen wurden bei unterschiedlichen Dehnungs-Entdehnungs-Amplituden (eingezeichnet: 0.5 - 3mm) erzielt, wobei die Ausgangsspannung in (A) und (B) nahezu identisch war und die relative Lage der Schleifen sich auf identische Dehnungsamplituden bezieht. Die abgesetzte Schleife (unten) wurde unter passiven Untersuchungsbedingungen ermittelt. (aus: MORGAN et al. 1978)

Bezieht man diese Daten auf den Prozentsatz der Energieersparnis innerhalb eines DVZ (Abb. 2/10), so wird ein Unterschied zwischen Zyklen mit vollständiger und Zyklen mit verkürzter Sehne deutlich. Die Energieabsorption bei Dehnungs-Entdehnungs-Prozessen mit verkürzter Sehne ist gegenüber der identischen Versuchsanordnung mit physiologischer Sehnenlänge vergrößert, woraus die Autoren auf eine erhöhte metabolische Muskelarbeit in der Versuchsbedingung A schließen.

Die von MORGAN et al. (1978) vorgestellten Untersuchungsergebnisse können somit als experimenteller Teilbeweis der von ALEXANDER/BENNET-CLARK (1977) formulierten mathematisch-physikalischen Modellrechnung gewertet werden. Dies ist jedoch nur als Teilbeweis deshalb zu werten, weil in den Studien von MORGAN stets mit konstanter Innervationsfrequenz gearbeitet und somit die variable Muskelaktivierung durch das Zentralnervensystem außer Acht gelassen wurde.

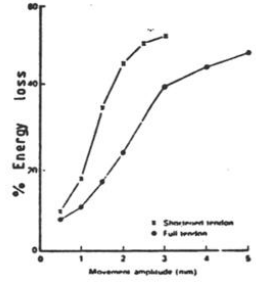

Abb. 2/10: Zusammenhang zwischen absorbierter Energie während eines Zyklus' und der Amplitude des Dehnungs-Verkürzungs-Zyklus'. Der prozentuale Energieverlust bezieht sich auf den Quotienten der Dehnungs- bzw. Entdehnungsarbeit aus Abb. 2/9 (aus MORGAN et al. 1978)

Ein Transfer dieser Untersuchungen auf das Verhalten des menschlichen Bewegungsapparates im DVZ muß daher sehr sorgfältig vorgenommen werden.

Zusammenfassend ist von Bedeutung, daß die Analyse der Strukturen des Sehnen-Muskel-Apparates nach ihren elastischen Eigenschaften im wesentlichen die Unterteilung in zwei Komponenten mit sich bringt.

Die parallelelastische Komponente, repräsentiert durch den kontraktilen Apparat im Muskel, hat aufgrund ihres geringen Wirkungsbereiches - nur 1 - 4 % der Längenvariation können in den assoziierten Querbrücken aufgenommen werden - bei bestimmten sportlichen Bewegungen nur eine eingeschränkte Bedeutung als elastisches Speicherelement. Jenseits dieses Grenzbereiches erfolgt das sog. "Filamentgleiten" ("Sarcomer-Give" FLITNEY/HIRST 1978a,b) und damit verbunden ein Verlust ihres elastischen Speicherpotentials.

Der seriellen Komponente, hauptsächlich durch die Sehne und das Bindegewebe repräsentiert, muß wegen ihrer physikalischen Dehnungseigenschaften die Funktion eines elastischen Speicherelements zugeschrieben werden.

Beide Komponenten sind jedoch in Serie geschaltet, so daß eine einwirkende Kraftkomponente stets in gleichem Umfang sowohl auf den kontraktilen muskulären Teil als auch auf die Sehne wirkt.

Das Stiffnessverhalten und damit die Elastizität des Muskel-Sehnen-Systems hängt jedoch vom Grad der Muskelaktivierung ab und gerade die große Variabilität von Aktivierungsmöglichkeiten und -mechanismen sollte als Instrument zur graduellen Bewältigung von Bewegungsvorgängen dienen können.