

Universitäts- und Landesbibliothek Tirol

Komponenten der Schnellkraftleistungen im Dehnungs-Verkürzungs-Zyklus

Gollhofer, Albert

Erlensee, 1987

3.0 Neuromuskuläre Aktivierung

[urn:nbn:at:at-ubi:2-5079](https://nbn-resolving.org/urn:nbn:at:at-ubi:2-5079)

3.0 Neuromuskuläre Aktivierung

Aus der Vielschichtigkeit und Komplexität neuronaler Aktivierungsmöglichkeiten lassen sich stark vereinfachend und generalisierend zwei neuronale Prozesse bei der Aktivierung des Muskels unterscheiden:

1. Zentrale Prozesse
2. Periphere Prozesse.

Unter zentralen Prozessen versteht man solche Aktivierungsvorgänge, die durch das Zentralnervensystem, insbesondere durch den motorischen Kortex initiiert werden. Unter die peripheren Prozesse sind solche Aktivierungsvorgänge zu subsummieren, deren Auslösung auf der Basis der Propriozeptoren erfolgt (sog. "Tiefensensibilität") (SCHMIDT/THEWS 1980).

Beide neuronalen Aktivierungsprozesse stehen jedoch in enger Wechselbeziehung und können sich sowohl positiv als auch negativ beeinflussen. Die Frage nach ihrem prozentualen Anteil bei der Bewältigung von motorischen Bewegungsvollzügen ist seit Jahren Gegenstand zahlreicher Untersuchungen, ohne daß bis heute ein schlüssiges Konzept ihrer Interaktion vorgelegt werden konnte. Die Hauptschwierigkeit besteht hierbei im Problem der Übertragbarkeit von Untersuchungsergebnissen aus der experimentellen, hauptsächlich an Tieren durchgeführten Grundlagenforschung, auf das komplexe neuronale Zusammenspiel bei sportlichen Gesamtbewegungen des Menschen.

3.1 Die Vorinnervation und deren funktionelle Bedeutung

Bei der neuronalen Aktivierung der Beinextensoren, wie z. B. beim Laufen, ist schon vor Beginn der Bodenkontaktphase eine elektrische

Aktivität an den Extensoren Muskeln zu beobachten. Die Beobachtung, daß die Streckmuskulatur bei einigen Bewegungsaufgaben bereits vor Beginn ihrer motorischen Inanspruchnahme aktiviert ist, wird als Vorinnervation bezeichnet und muß in gewissem Sinne als Vorbereitung auf die motorische Beanspruchung angesehen werden.

Bereits in den 60'er Jahren wies KORNHUBER (KORNHUBER 1971) bei Ableitungen des Elektroenzephalogramms (EEG) nach, daß im Hirnpotential ca. 800 ms vor einer willkürlichen Bewegung das sog. 'Bereitschaftspotential' verteilt über den gesamten Schädel auftritt. Dieses Bereitschaftspotential kann mit jenen Prozessen in Verbindung gebracht werden, die der Aussendung eines Bewegungsprogramms aus dem Motorcortex vorausgehen (nach DEEKE et al. 1969).

Eine Reihe von Autoren (MELVILL-JONES/WATT 1971a,b; GREENWOOD/HOPKINS 1976 a,b; ANTONI et al. 1978; DIETZ/NOTH 1978a,b; DIETZ et al. 1979, 1981; HOUK/RHYMER 1981; HOUK et al. 1981; SCHMIDTBLEICHER/GOLLHOFFER 1982) interpretieren das Phänomen, dass hauptsächlich im DVZ die zur Bewältigung einer Belastungssituation benötigte Arbeitsmuskulatur vor der tatsächlichen Inanspruchnahme innerviert wird, als Bestandteil eines festen Bewegungsprogramms, das von supraspinalen Zentren ausgelöst wird.

Damit sind der Vorinnervation mindestens zwei funktionelle Bedeutungen zuordenbar:

- 1.) Betrachtet man die Längen-Spannungs-Kurven, wie sie in der Grundlagenforschung am isolierten Muskelpräparat abgeleitet werden, so muß der Voraktivität hauptsächlich ein rekrutierender Effekt zugesprochen werden. Um eine Belastungssituation bereits initial im SRES bewältigen zu können, baut der Muskel vor der Belastungssituation in einer be-

stimmten Gelenkstellung bzw. Muskellänge Spannung auf. Durch die Vorinnervation wird aufgrund der vom motorischen Programm assoziierten Querbrückeninformationen bereits vor der tatsächlichen Belastungssituation ein entsprechend hoher Stiffnessbetrag bereitgestellt. Unter extremen Belastungssituationen (Fallen in den Liegestütz (DIETZ et al. 1981) oder Tiefsprünge aus großer Absprunghöhe (SCHMIDTBLEICHER/GOLLEHOFER 1982)) kann die Voraktivitätsamplitude Werte erreichen, die im Bereich der maximalen Willküraktivität (Maximal voluntary contraction = MVC) liegen.

2.) Durch ein zentrales motorisches Programm werden nicht nur über die α -Aktivierung die Motoneurone der extrafusalen Muskelfasern aktiviert, sondern auch über die γ -Efferenz die Motoneurone der intrafusalen Muskelfasern (SCHMIDT/THEWS 1980; HAASE et al. 1976). In den klassischen Forschungsarbeiten von MATHEWS (1933) und LEKSELL (1945) wurde der Nachweis erbracht, daß die γ -Innervation eine Aktivierung der intrafusalen Fasern der Muskelspindeln bewirkt. Der fusimotorischen Innervation kommt insofern eine funktionelle Bedeutung zu, da durch Kontraktion der an den Spindelenden gelegenen intrafusalen Muskelfasern eine Veränderung in der Sensibilität der Muskelspindeln hervorgerufen werden kann. Die Hauptaufgabe der γ -Innervation besteht demzufolge in der spezifischen Sensibilisierung der Muskelspindeln und stellt somit einen Steuerungsmechanismus zur Regulierung der afferenten Innervationsbeiträge der Muskelspindeln dar (HAASE et al. 1976). Deshalb liegt die funktionelle Bedeutung der Voraktivierung zum einen in der Bereitstellung eines adäquaten Stiffnessbetrages, um initiale Längenveränderungen im SRES-Bereich zu "kompensieren" und zum anderen in der optimalen Sensibilisierung der Muskelspindeln über die γ -Efferenz.

Im folgenden Kapitel soll ausführlicher auf die Reflexsteuerung der Muskelaktivität eingegangen werden, um die Vielzahl von Modulations- und Beeinflussungsmöglichkeiten aufzuzeigen.

Darüber hinaus erfordert die besondere Bedeutung reflektorisch ausgelöster Aktivierungsprozesse für die inter- und intramuskuläre Koordination und deren zentrale Stellung für die Stiffnessregulation im tendomuskulären System eine solche Herausstellung.

3.2 Reflexsteuerung der Muskelaktivität

Bereits vor mehr als 200 Jahren wurde der Reflexbegriff von UNZER (nach SCHMIDT/THEWS 1980) auf der Basis von Beobachtungen am decapitierten Frosch formuliert. Besonders aber die Untersuchungen von SHERRINGTON (1910) über die integrativen Funktionen des Nervensystems legten den Grundstein zum heutigen Verständnis der Reflexfunktionen. Die Vielzahl und Komplexität der verschiedenen Reflexmechanismen scheint eine generalisierende Definition des Reflexbegriffes notwendig zu machen: Als Reflex bezeichnet man in der Physiologie "stereotype Reaktionen des Organismus auf sensible Reize" (SCHMIDT/THEWS 1980, S.80).

Generelle Bestandteile der Reflexbögen sind: Rezeptoren, die über afferente Nervenbahnen mit dem Zentralnervensystem (ZNS) in Verbindung stehen, welches wiederum über efferente Bahnen Impulse an einen Effektor (z. B. Skelettmuskulatur) sendet.



Abb. 3/1: Generelle Beschreibung der Anteile eines Reflexbogens (vgl. SCHMIDT/THEWS 1980)

In der Motorik kann das Steuerungssystem zur Regulation der Reflexaktivität grundsätzlich auf drei Ebenen lokalisiert werden:

- a) im Muskel
- b) im Rückenmark
- c) im Gehirn.

Zur Klassifizierung werden in der Neurophysiologie die verschiedenen Reflexmechanismen zunächst grob vereinfachend nach der Anzahl der synaptischen Übertragungsstellen zwischen afferenten und efferenten Nervenleitungen unterteilt.

- Der monosynaptische Reflex

Der einfachste der spinalen Reflexe ist der monosynaptische Dehnungsreflex, oder myotatische Reflex. Hier repräsentieren die Muskelspindeln das sensible Rezeptororgan, welches über afferente Nervenfasern (Ia- bzw. IIa-Fasern) monosynaptisch auf die homonymen Motoneurone im Rückenmark exzitatorisch (erregend) wirkt und die wiederum über ihre Axone (efferente Bahnen) die Skelettmuskelfasern (Effektoren) innervieren. (Abb. 3/2A). Da Rezeptor und Effektor im gleichen Organ liegen, wird der monosynaptische Reflex auch als Muskeigenreflex bezeichnet.

Im Inneren der parallel zur extrafusalen Skelettmuskelfaser (Abb. 3/2B) gelegenen Muskelspindeln können zwei spezifische Rezeptortypen unterschieden werden: a) die "nuclear bag"-Fasern mit primären annulospiralen Endigungen, die über primär sensible Ia-Fasern innervieren und b) die "nuclear chain"-Fasern mit ihren sekundären Endigungen, die über sekundär sensible IIa-Fasern innervieren. Beide Fasertypen haben als Rezeptoren ihre spezifischen Funktionen bei der Muskeldehnung. Die primäre Ia-Sensibilität dient mit ihrer niederen Erregungsschwelle als hochdynamisch reagierender Rezeptor, der schon bei kleinen Muskellängenveränderungen mit phasischer Innervation antwortet. Die sekundären IIa-Fasern mit ihrer höheren Erregungsschwelle dienen als Kontrollorgan bei Muskellängenveränderungen mit größerer

Amplitude und sind damit auch weniger dynamisch aktiv.

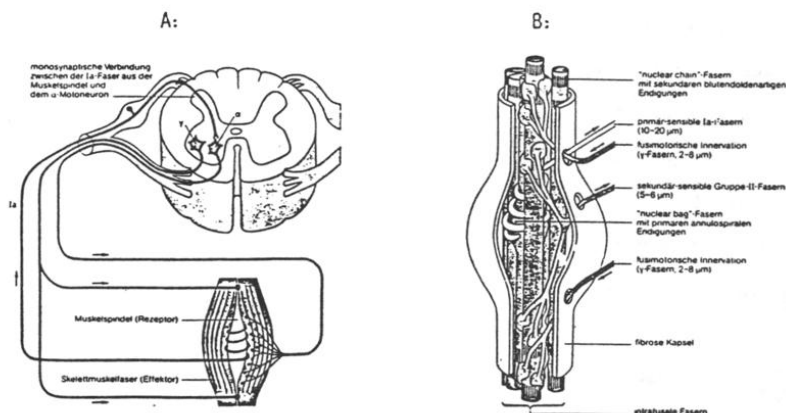


Abb. 3/2A: Schematische Darstellung der monosynaptischen Reflexver-
schaltung und Innervation der Ia-Aktivität (aus: LATASTE 1981)

Abb. 3/2B: Morphologischer Aufbau einer Muskelspindel (aus: LATASTE
1981)

Um das sensorische Verhalten von primärer und sekundärer Endigung zu charakterisieren, wird in der Literatur häufig ein Beispiel aus der Regeltechnik herangezogen. Demnach können die primären sensiblen Endigungen mit ihrem phasischen Entladungscharakter mit einem Proportional-Differential-Fühler und die sekundären sensiblen Endigungen mit ihrem eher statischen Entladungsverhalten mit einem Proportional-fühler in einem technischen Regelkreis verglichen werden.

Beide Rezeptorsysteme werden über die γ -Efferenz sensibilisiert, die an den Spindelpolen über die intrafusale Fasern fusimotorisch inner-
vieren. Der Innervationscharakter dieser γ -Efferenz kann wiederum sowohl statischer (via statisches γ -Motoneuron) als auch dyna-

mischer (via dynamisches γ -Motoneuron) Natur sein. Meist jedoch ist die Innervation des γ -Systems mit der des α -Systems korreliert (Alpha-Gamma-Koaktivierung) (HENATSCH 1975).

SCHMIDT/THEWS (1980) interpretieren die funktionelle Bedeutung der dynamischen γ -Innervation mit einer Erhöhung der Geschwindigkeitsempfindlichkeit bei nur gering erhöhter statischer Empfindlichkeit, während die statische fusimotorische Innervation vorwiegend "die Dauerentladung für eine gegebene Dehnung stark" anhebt und die Geschwindigkeitsempfindlichkeit senkt.

- Polysynaptische Reflexe

i) reziproke Hemmung

Neben der monosynaptischen Verbindung der Muskelspindelafferenzen zu den α -Motoneuronen bestehen, besonders bei den primären Afferenzen (Ia), auch über Kollaterale polysynaptische Verbindungen zu einem Pool von spinalen Interneuronen. Diese Interneurone haben exzitatorische (erregende) Wirkung auf synergistische Motoneurone und inhibitorische (hemmende) Wirkung auf Motoneurone, die die Antagonisten versorgen ("reziproke Hemmung").

ii) autogene Hemmung

Eine weitere Komponente in der Regulation der Reflexsteuerung stellt die autogene Hemmung dar. Rezeptororgane dieses polysynaptischen Reflexes sind die Golgi-Sehnen-Organen, die hauptsächlich am Muskel-Sehnen-Übergang lokalisiert und durch Ib-Afferenzen über hemmende Interneurone auf die synergistischen und über erregende Interneurone

auf die antagonistischen Motoneurone verschaltet sind. Dieses hauptsächlich auf Muskelspannung reagierende Reflexsystem, hat seine funktionelle Bedeutung zum einen in der integrativ koordinativen Wirkung an der Skelettmuskulatur und zum anderen dient es als Überlastungsschutz der Sehnen.

iii) Beuge- und Flexorreflex-Afferenzen

Unter den Begriff der Beuge- und Flexorreflex-Afferenzen (FRA) werden eine Reihe von Afferenzen von Haut-, Gelenk- und Muskelrezeptoren subsummiert. Mit diesen Afferenzen sind die Flexoren und Extensoren der Extremitäten verschaltet. Im Tierversuch, besonders beim spinalisierten Präparat, wirkt die Reizung dieser Rezeptoren auf die ipsilateralen Beuger einer Extremität fördernd und gleichzeitig auf die ipsilateralen Extensoren hemmend. Auf der kontralateralen Seite ist deren Wirkung gerade umgekehrt und wird deshalb in der Literatur auch als "gekreuzter Streckreflex" bezeichnet.

Allerdings scheint die Verschaltung der FRA komplizierter zu sein. Je nach Weichenstellung, die entweder von höheren motorischen Zentren oder segmentaler Steuerung ausgelöst wird (SCHOMBURG 1980; HENATSCH/LANGER 1983), kann die Wirkung der FRA entweder hemmend oder fördernd sein.

Eine funktionelle Bedeutung für das Bewegungsverhalten ist somit nicht nur in der Schutzfunktion dieser Komplexverschaltung zu sehen, sondern liegt auch im Fördermechanismus, der auf "spinaler Ebene die Bewegung der gleichsinnigen Extremität als ganzes" (SCHOMBURG 1980) beeinflusst.

3.2.1 Modulationsmechanismen der Reflexaktivität

3.2.1.1 Supraspinale Beeinflussungsmöglichkeiten

Die gesamte spinale Motorik steht ständig unter einem starken Einfluß supraspinaler Zentren. Im Tierversuch werden diese Einflüsse durch Elimination verschiedener Gehirnzentren klassifiziert und analysiert. Dabei ist eine Übertragung auf die tatsächlichen Einflüsse beim Menschen jedoch nur eingeschränkt möglich, da das Zentralnervensystem des Menschen mit seinen ausdifferenzierten Möglichkeiten der gegenseitigen Kontrolle einzigartig im Bereich der Lebewesen ist. Unter dem phylogenetischen Aspekt müssen wesentliche Bahnen, die mit den Motoneuronen und dem spinalen Interneuronenpool in Kontakt stehen, als existent angenommen werden:

- a) direkte kortiko-spinale Bahn (Pyramidenbahn)
- b) indirekte kortiko-spinale Bahn (Extrapiramidenbahn)
- c) retikulo-spinale Bahn
- d) supra-spinale Bahn
- e) tekto- und vestibulo-spinale Bahn.

Ihrer komplexen und integrativen Funktion zufolge soll hier nicht ausführlicher auf die Beschreibung dieser einzelnen Bahnen eingegangen werden (Einzelheiten siehe z.B. HAASE et al. 1976; SCHMIDT/THEWS 1980). Generalisierend soll jedoch ausgesagt werden, daß jede dieser Bahnen zur Ausübung erregender oder hemmender Einflüsse auf die segmentale Reflexaktivität fähig ist, womit eine äußerst flexible und integrative Wirkungsweise dieser, wenn sie isoliert betrachtet werden, starren Reflexbahnen erreicht wird.

3.2.2 Hemmungsmechanismen der Reflexaktivität

3.2.2.1 Rekurrente Hemmung

Kollaterale der α -Motoneurone erregen direkt eine Gruppe von Nervenzellen, die sog. Renshaw-Zellen, die ihrerseits über einen Rückkopplungsmechanismus die Aktivität der homonymen α -Motoneurone und der benachbarten synergistischen Motoneurone einschränken. Dieser Hemmungsmechanismus wirkt hauptsächlich auf die α -Motoneurone und weniger auf die μ -Motoneurone. Ein solcher Rückkopplungsschaltkreis wirkt wie ein Filter oder "Ausgangsbegrenzer" eines technischen Regelkreises.

HULTBORN (1976) erbrachte den Nachweis, daß die Renshaw-Zellen auch auf Ia-Interneurone im Reflexkreis der reziproken Hemmung wirken, wodurch ihr inhibitorischer Effekt teilweise reduziert oder gänzlich aufgehoben werden kann.

Da die Renshaw-Zellen ebenfalls supraspinalen Einflüssen unterliegen, kann der rekurrenten Hemmung eine Kontrollfunktion der gesamten motorischen Efferenz einer Extremität zugeordnet werden. Ihre "sportmotorische Relevanz dürfte besonders in der variablen Beeinflussung des Agonisten-Antagonisten-Spiels liegen" (HENATSCH/LANGER 1983, S.37).

3.2.2.2 Präsynaptische Hemmung

Ebenso wie die γ -Efferenz hauptsächlich durch die rekurrente Hemmung begrenzt wird, steht auf spinaler Ebene ein Kontrollsystem zur Verfügung, das hauptsächlich die primären Afferenzen untereinander über Interneurone hemmt.

Kollaterale der Ia-Afferenz sind über Interneurone verschaltet, die

ihrerseits präsynaptisch auf die Ia-Afferenz am Motoneuron projizieren. Diese Interneurone induzieren ein inhibitorisch präsynaptisches Potential, welches die Transmitterausschüttung der ankommenden Primärafferenzen regulieren kann. Ebenso wie die Interneurone der rekurrenten Hemmung, unterliegen auch die Interneurone der präsynaptischen Hemmung supraspinalen Einflüssen.

Die funktionelle Bedeutung dieses Hemmungsmechanismus' liegt in seiner variablen Kontrollfunktion als Limitator spinaler Afferenzen.

Zum Abschluß sollen anhand eines Komplexschaubildes (Abb. 3/3) exemplarisch die vorgestellten Verschaltungswege der in diesem Kapitel besprochenen Reflexmechanismen und deren Hemmungsmöglichkeiten auf segmentaler Ebene aufgezeigt werden. Diese Abbildung hat jedoch nur vereinfachenden Charakter, da wichtige Kontrollmechanismen wie intersegmentale Verbindungswege und supraspinale Steuerungsmechanismen außer acht gelassen sind.

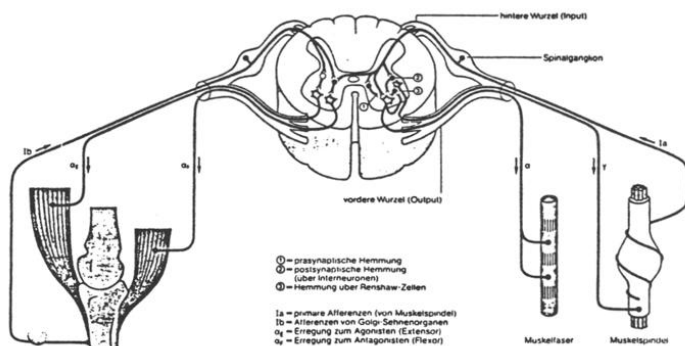


Abb. 3/3: Zusammenfassende Darstellung der segmentalen Steuerung der Reflexbahnen (aus: LATASTE 1983)

HENATSCH/LANGER (1983) bezeichnen die in diesem Kapitel angeführten Verschaltungsweisen der segmentalen Steuerung als die "Sieben Paragraphen der Grammatik des Rückenmarks":

§ 1. Homonymer Dehnungs- oder Eigenreflex: Muskelspindeln (Ia-Afferenz), mono- und polysynaptische Erregung homonymer Alpha-Motoneurone (+ unmittelbare Synergisten).

§ 2. Reziproke Antagonisten-Hemmung: Dieselbe Ia-Afferenz (A-inhibitorische Interneurone), Hemmung der direkten Antagonisten-Alpha-Motoneurone.

§ 3. Autogene Hemmung: Golgi-Sehnenorgane (Ib-Afferenz), Hemmung eigener und Erregung antagonistischer Motoneurone mit polysegmentaler Ausbreitung.

§ 4. Ipsilateraler Beugereflex, mit "gekreuztem Streckreflex": Häufigster Effekt der alternativen Schaltwege der sog. "Beugereflex-Afferenzen".

§ 5. Präsynaptische Hemmung als "Eingangs-Begrenzung": Selbsthemmung von Afferenzen aller Fasergruppen untereinander durch "primär-afferente Depolarisation".

§ 6. Rekurrente Renshaw-Hemmung als "Ausgangs-Begrenzung": Rückläufige Alpha-Axon-Kollaterale (Renshaw-Zellen); Hemmung von Agonisten-Motoneuronen, Aufhebung der Antagonisten-Hemmung.

§ 7. Alpha-Gamma-Koaktivierung: Supraspinale u. segmentale gleichsinnige Beeinflussung von Alpha- und zugehörigen Gamma-Motoneuronen (erregend/hemmend).

Bei der Realisierung sportmotorischer Bewegungsvollzüge spielen alle Komponenten zusammen, um ein harmonisch abgestimmtes Kontraktionsverhalten der beteiligten Muskulatur zu erzielen. Eine Interpretation der neuronalen Regulation solcher Bewegungsvollzüge muß demnach stets von der Gesamtheit dieser Mechanismen ausgehen. Nur in erster Näherung kann die Interpretation eines einzelnen Reflexmechanismus' Erklärungs-wert besitzen.

3.3. Zusammenhang von Vorinnervation und Reflexausbildung

In Kapitel 2.2.3.2 über den Wirkungsbereich und die Funktionsweise der SRES wurde aufgezeigt, daß der Bereich, in dem die SRES bei Muskellängenveränderung wirksam ist, nicht nur von der jeweiligen Muskelausgangslänge sondern auch von der entsprechenden Innervationsrate abhängt (siehe Abb. 2/3). Die in Abb. 3/4A,B dargestellten Längenspannungs-Diagramme wurden am deafferentierten M. Soleus der Katze abgeleitet, wobei efferent der Muskel mit konstanter Aktivität innerviert wurde (13,3 Imp./sec.). Die Dehnungsamplituden betrugen zwischen 0.20 mm und 3.4 mm, was einem Bereich von ungefähr 0.5% und 10 % der maximalen physiologischen Längenvariation entspricht (HOUK/RYMER 1981).

NICHOLS/HOUK (1976) applizierten diese Dehnungsamplituden am selben Muskelpräparat unter identischen Versuchsbedingungen einmal mit und einmal ohne Durchtrennung der afferenten Nervenbahnen (Ia-Deafferentierung). Mit Hilfe dieser experimentellen Anordnung konnten die Autorenen die rein mechanischen von den gekoppelten mechanischen und reflektorischen Spannungsantworten separieren. Wie aus Abb. 3/4B ("muscle") hervorgeht, ist der hohe initiale Spannungsanstieg in den Längen-

Spannungs-Diagrammen jedoch relativ unabhängig von der Dehnungsamplitude, sondern fällt vielmehr mit dem Längendehnungsbereich von assoziierten Akto-Myosinkomplexen zusammen (JOYCE et al. 1969; NICHOLS/HOUK 1976; HOUK/RYMER 1981).

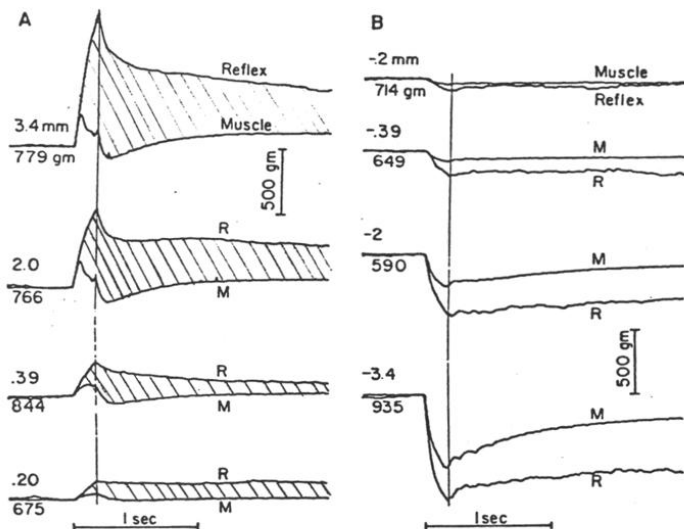


Abb. 3/4A,B: Spannungsantworten des M. Soleus (Katze) bei verschiedenen Dehnungsamplituden. Die Spannungsübergänge wurden einmal mit intaktem afferentem System ("reflex") und einmal nach Durchtrennung der afferenten Nervenbahnen im deafferentierten Zustand ("muscle") ermittelt. Die Zeitdauer der rampenförmigen Dehnungen (A) bzw. der dazu symmetrischen Entdehnungen (B) war bei allen Amplituden gleich lang (160ms). Der Unterschied zwischen beiden Untersuchungsbedingungen ("reflex" minus "muscle" (schraffierte Fläche)) zeigt den reflektorischen Beitrag an der Regulation der Muskelstiffness. (Aus: NICHOLS/HOUK 1976)

Betrachtet man jedoch den Spannungsverlauf beim intakten reflektorischen System, so fällt auf, daß der hohe Spannungsanstieg zu Beginn

der Dehnung nicht abbricht, sondern daß es wahrscheinlich durch die reflektorisch ausgelöste Zusatzaktivität zu einem weiteren Spannungsanstieg ("Reflex") kommt. Dieser Spannungsanstieg ist über die gesamte Dehnungsamplitude nahezu linear und stellt nach Ansicht der Autoren die Regelgröße dar, die der Organismus einer Dehnung entgegensetzt.

Während die rein muskelmechanische Spannungsantwort von der Dehnungsamplitude relativ unabhängig ist, ist beim intakten reflektorischen System das Spannungsverhalten reizabbildend und damit erst in der Lage, entlang der gesamten Dehnungsamplitude zu wirken.

Interessanterweise übersteigt die reflektorische Komponente auch bei Entdehnung die rein mechanische Antwort. Die Tatsache, daß die reflektorische Zusatzaktivität das asymmetrische Verhalten der reinen mechanischen Dehnungs- und Entdehnungsantwort kompensiert, unterstützt die These der Autoren, daß der Muskel nicht nur den Kraft-Output bestimmt, sondern daß der Dehnungsreflex die Stiffness regelt und damit der eigentliche Parameter bei vielen Bewegungen die Regulation der Stiffness ist.

Die Übertragbarkeit der aus den Versuchen am Tierpräparat gewonnenen Ergebnisse auf den menschlichen Organismus ist wiederum nur indirekt abgeschätzbar. Mit Hilfe von Aufzeichnungen der elektromyographischen Aktivität (EMG) über dem Muskel kann die Innervationscharakteristik den entsprechenden biomechanischen Signalen wie Winkel-Zeit-, Kraft-Zeit- bzw. Geschwindigkeits-Zeit-Verläufen zugeordnet werden.

Die Vorinnervation, die den Muskel nicht notwendigerweise vollständig aktiviert, stellt einerseits eine entsprechende Vorspannung bereit, bewirkt jedoch andererseits auch die Voraussetzung für das Auslösen reflektorischer Zusatzaktivität. Der Befund, daß die Größe der Reflexaktivität nicht nur vom Aktivierungsgrad der Muskulatur abhängt, son-

dern auch von der Dehnungsgeschwindigkeit (GOTTLIEB/AGARWAL 1979), würde die These HOUK's über die Stiffnessregulation zusätzlich unterstützen.

Eine zentrale Frage in diesem Zusammenhang ist, ob die im EMG beobachteten Aktivierungsmuster - Vorinnervation und/oder Reflexanteile - zentralen Aktivierungsprozessen zuzuordnen sind und damit als fester Bestandteil eines Bewegungsprogrammes aufgefaßt werden müssen, oder ob die Generierung zumindest teilweise auf peripheren, spinalen Prozessen beruht.

Hinsichtlich der Voraktivitätsphase besteht in der Literatur (siehe Kap. 3.2) weitgehend Einigkeit darin, daß sie als Teil des motorischen Programmes zentralen Ursprungs ist. Die Vorinnervation wirkt jedoch auch auf die späteren Aktivierungsprozesse, insbesondere auf die Reflexaktivität und gibt damit Anlaß zu einer ausgedehnten Diskussion über ihre vielfältigen Regelungseinflüsse.

3.4 Zentrale Reflexmodulation

Betrachtet man das in Abb. 3/5 dargestellte EMG, so ist deutlich eine Segmentierung im Aktivierungsmuster zu erkennen, die eine Aufteilung in einzelne EMG-Komponenten ermöglicht. Die funktionelle Regulation einzelner Komponenten reflektorisch ausgelöster Innervationsanteile bei Muskeldehnung wurde in den letzten Jahren bei einer Vielzahl motorischer Aufgabenstellungen (MELVILL-JONES/WATT 1971a,b; MELVILL-JONES 1973; LEE/TATTON 1978; MARSDEN et al. 1978a,b; BURKE et al. 1978; DIETZ/NOTH 1978a,b; DIETZ et al. 1979, 1981; GOTTLIEB/AGARWAL 1979, 1980a,b; SCHMIDTBLEICHER et al. 1978, 1981a,b) untersucht. Über die funktionelle Bedeutung der Dehnungsreflexe herrscht weitgehend Über-

einstimmung: als Feedback-Mechanismus sollen sie einer Muskellängen-Veränderung entgegenwirken. Uneinigkeit besteht jedoch hinsichtlich der Interpretation der einzelnen zeitlich aufeinanderfolgenden Reflexanteile. Die Palette möglicher Interpretationen reicht vom mehrfachen Durchlaufen ("Oscillation-Theory") starrer Reflexbahnen auf segmentaler Ebene bis hin zur Festlegung zentraler Anteile ("Long-Loop-Theory") im Reflexmuster.

Betrachtet man das EMG des M. Triceps brachii bei schnellen, kräftigen Muskeldehnungen am Ellbogengelenk, so sind mehrere Reflexzacken im elektronisch gemittelten und aufsummierten EMG zu erkennen.

LEE/TATTON (1978) bezeichneten die bei dieser Registriertechnik zu beobachtenden EMG-Spitzen in ihrer Reihenfolge mit M1, M2, M3, wobei M für "motor wave" steht (Abb. 3/5). Entsprechend sind die sogenannten A- bzw. B-Wellen von MARSDEN et al. (1976) der M2-Komponente zuzuordnen. Andere Autoren (ALLUM 1975; KWAN et al. 1980) bezeichnen die 1. Reflexzacke als "short-latency-component", die 2. Reflexzacke als "medium-latency-component" und die 3. Reflexkomponente als "long-latency-component".

Bezüglich der "short-latency-component" oder M1-Antwort besteht allgemein Übereinstimmung darin, daß es sich hierbei um eine monosynaptische Reflexantwort handelt. Die Frage, ob die "medium-latency-component" oder M2-Antwort polysynaptischen Reflexen zuzuordnen ist und ob hier schon über zentrale Prozesse Einfluß genommen werden kann, ist in der Literatur viel diskutiert. Ebenso scheint die "long-latency-component" bzw. M3-Antwort nach Interpretationen der Forschungsgruppe von MARSDEN et al. zumindest von zentralen Prozessen beeinflussbar zu sein. Der Frage, ob sie eventuell polysynaptischen Ursprungs ist, wird

in der Literatur große Bedeutung zugeordnet.

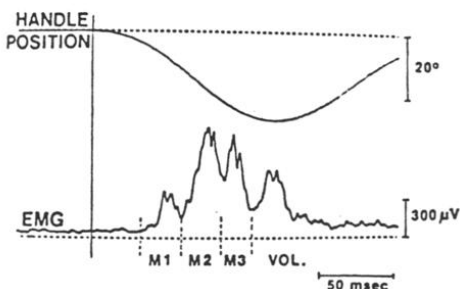


Abb. 3/5: Gemittelttes EMG der Handgelenksex tensoren bei unerwarteter Dehnung. Die als M1 (32 ms), M2 (59 ms) und M3 (85 ms) bezeichneten EMG-Spitzen bezieht sich auf die Latenzzeit, die zwischen dem Einsetzen des Drehmoments und dem ersten Auftreten der steilen Aktivierung berechnet wurde. (VOL) soll nach Ansicht der Autoren auch willkürlich ausgelöste EMG-Anteile einschliessen (aus: LEE/TATTON 1978)

Eine interessante Hypothese über den rhythmischen Charakter der Reflexausprägung wird von EKLUND et al. (1982a,b) aufgestellt. Sie fordern ebenso wie RACK (1981) weniger die "Long-Loop-Theory" als vielmehr die "Oscillation-" oder "Resonance-Theory".

3.4.1. Reflexmodulation und "Long-Loop"-Hypothese

Wie in Abb. 3/5 dargestellt, erscheinen die Reflexantworten an der Armmuskulatur M2 (59 ms) und M3 (85 ms) nach Einsetzen der Dehnung. HAMMOND (1960) brachte M2 mit supraspinalen Einflüssen in Verbindung und wies nach, daß die M2-Antwort durch vorherige Anweisungen modifiziert werden kann. In seinen Experimenten instruierte er die Versuchspersonen, sich der Dehnung zu widersetzen ("resist"-Bedingung) bzw.

sich der Dehnung nicht zu widersetzen ("let go"-Bedingung).

Bei der Interpretation seiner Untersuchungsergebnisse stieß er auf folgende Schwierigkeiten: 1.) Die Latenzzeit des späten Reflexbeitrages war für spinale Ursachen zu lang, 2.) für eine bewußte Einflußnahme war die Zeit jedoch aufgrund der motorischen Reaktionszeit zu kurz. Als Ausweg aus diesen Interpretationsschwierigkeiten schlägt er spinal generierte "long-loops" (Long-Loop-Reflexe) vor, die allerdings auf zentraler Ebene modifiziert werden können. Die HAMMOND'sche These wurde in einigen Arbeiten zu verifizieren versucht: PHILLIPS (1969) fand im motorischen Kortex Area 3a Neurone, die auf afferente (Ia-) Impulse exzitatorisch reagieren. Darüber hinaus berichtet EVARTS (1973) von einzelnen Pyramidenneuronen, die auf "short-latency"-Entladungen antworten. Die funktionelle Bedeutung solcher Verbindungen wird als "set" bezeichnet; hier kann vom Gehirn aus direkt eine Modulation der Reflexausprägung ausgeübt und damit der Reflexerfolg selbst geregelt werden. Auch die "triggered responses" von CRAGO et al. (1976) sowie mit Einschränkung die "gain"-Einstellung von RACK (1981) können in diese Richtung interpretiert werden.

Abb. 3/6 zeigt exemplarisch ein Untersuchungsergebnis von MARSDEN et al. (1978b), die die zentrale Beeinflussung der reflektorischen Zusatzaktivität nachzuweisen versuchten. 7 Vpn hielten den Daumen gebeugt (10°) mit 2 N Kraft als Vorspannung. Aufgezeigt sind die Dehnungsantworten auf verschiedene Instruktionsbefehle: a) P = der Dehnung so kräftig wie möglich zu widerstehen; b) N = versuchen, den Daumen in der selben Position zu belassen; c) L = der Dehnung keinen Widerstand entgegensetzen ("Let go").

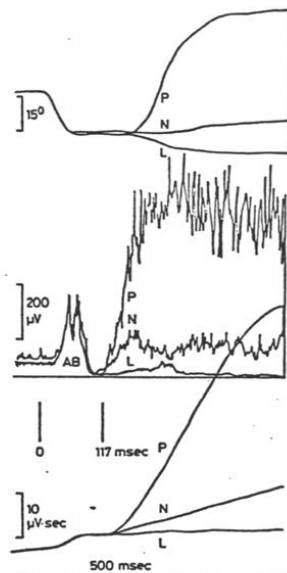


Abb. 3/6: EMG-Aktivität und Reflexmodulation (*M. Flexor pollicis*) auf Dehnungsreize in Abhängigkeit von verschiedenen Versuchsbedingungen:

P = der Dehnung so kräftig wie möglich zu widerstehen

N = zu versuchen, den Daumen in derselben Position zu belassen

L = der Dehnung keinen Widerstand entgegenzusetzen

Von oben nach unten: Winkelstellung des Daumens, gleichgerichtete EMG, integriertes EMG (aus: MARS DEN et al. 1978b)

Bei allen 3 Versuchsbedingungen beobachteten die Autoren die EMG-Wellen A und B 40 bzw. 55 ms nach Einsetzen der Dehnung. Die willkürliche Beeinflussung, durch Divergenz im integrierten EMG zu erkennen, erfolgte erst wesentlich später in der Dehnung (117 ms). Die mittleren Reaktionszeiten lagen bei 99 ± 3 ms und die schnellste gemessene Reaktion lag bei 85 ms. Daraus kann geschlossen werden, daß sowohl der Reflexbeitrag A als auch der Anteil B nicht willkürlich beeinflusste

Dehnungsantworten sind. Die Frage nach der Möglichkeit zentraler Reflexmodulation konnten die Autoren jedoch nicht einheitlich beantworten.

Aus der Literatur können weitere Argumente zur Stützung der "Long-Loop"-Hypothese angeführt werden:

- EVARTS (1973) konnte zeigen, daß einige Pyramidenzellen in der Laufzeit von 50 - 60 ms direkt, d.h. monosynaptisch, auf spinale Motoneurone projizieren.

- MARSDEN et al. (1976) führten an, daß die Reflexzeit mit dem Abstand des jeweiligen Muskels zum Gehirn zunimmt, was anhand von Laufzeitberechnungen supraspinaler Reflexwege nachgewiesen wurde.

- TATTON et al. (1978) zeigten beim Versuch mit Affen, daß ca. ein Drittel für das Handgelenk zuständigen Neurone im motorischen Kortexgebiet exzitatorische Potentiale als Antwort auf Bewegungen erzeugten, die zeitlich mit dem Anfang und dem Maximum von M2-Antworten zusammenfallen könnten.