

PFLÜGER^S ARCHIV
FÜR DIE GESAMTE
PHYSIOLOGIE

DES MENSCHEN UND DER TIERE

HERAUSGEGEBEN

VON

A. BETHE †
FRANKFURT a. M.

H. J. DEUTICKE
GÖTTINGEN

A. v. MURALT
BERN

M. SCHNEIDER
KÖLN

R. THAUER
BAD NAUHEIM-GIESSEN

260. BAND

MIT 205 TEXTABBILDUNGEN



BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
SPRINGER - VERLAG

1954/55

Aus dem Nobel-Institut für Neurophysiologie, Stockholm, Schweden.

Die Aktivierung der Muskelspindeln vom motorischen Cortex der Katze*.

Von

RAGNAR GRANIT.

Mit 1 Textabbildung.

(Eingegangen am 30. September 1954.)

Die Spezifität innerhalb des motorischen Rindenfeldes ist bei der Katze nicht besonders gut entwickelt. Bei der elektrischen Reizung erhält man meistens Kontraktionen in mehreren Muskeln. Zu den wenigen Ausnahmen von dieser Regel gehört der Tibialis anterior. Denerviert man das Bein unter Beibehaltung des Tibialisnerven, so ist es in der Tat möglich, mit Reizen von 2—4 msec sehr schöne Einzelzuckungen dieses Muskels zu erzeugen. Versucht man, den entsprechenden Versuch mit dem Gastrocnemius durchzuführen, so ist es schwierig, Mit-Kontraktionen im Rumpf oder im nichtdenervierten symmetrischen Bein zu vermeiden.

Man braucht für Muskelspindelversuche lange Dorsalwurzeln, um einzelne Spindelafferenten isolieren zu können, am besten L 6 bis S 1. Weiter ist es notwendig, eine besonders gute Fixierung der Skeletteile wie auch gute Isolierung des Muskels zu haben. Die Spindeln sind sensitive Organe, so daß Unterlassung dieser Kautelen leicht zu falschen Schlüssen führen können. Die erwähnten Umstände begünstigen alle die Wahl des M. tibialis anterior für Versuche über die Aktivierung der Muskelspindeln vom Cortex aus. Dabei wird das Bein am Becken, Knie und Fußgelenk fixiert.

GRANIT u. KAADA (1952) haben schon gezeigt, daß es prinzipiell möglich ist, eine Spindelaktivierung und Spindelhemmung vom motorischen Rindenfeld aus zu erzeugen. Die Fragestellung ihrer Arbeit, ob solche Effekte ohne Mitwirken der Muskelfasern zustande kommen können, konnte experimentell bestätigt werden, allerdings nicht in allen Präparaten. Die Spindelerregungen und Hemmungen waren somit aktive Prozesse, nicht passive Folgeerscheinungen einer Verlängerung oder Verkürzung der Muskelfasern. In der vorliegenden Arbeit fragen wir uns, was eintritt, wenn auch der Muskel mit aktiviert wird.

Indirekt schließt diese Fragestellung sich der HOFFMANNschen Entdeckung einer Hemmungsphase nach dem Reflex der sogenannten

* Prof. PAUL HOFFMANN, Freiburg i. Br., zum 70. Geburtstag gewidmet.

„silent period“, an (HOFFMANN, 1919/20). Diese ist bekanntlich eine Inaktivitätsphase im Elektromyogramm des sich kontrahierenden Muskels. Nun wurde von MATTHEWS (1933) gezeigt, daß die Muskelspindeln während der steigenden Phase der Kontraktion ihre Entladung momentan abbrechen, sie pausieren. Er bestätigte damit experimentell die Hypothese von FULTON und PI-SUÑER (1927/28), nach der die parallelgekoppelten Spindelfasern während der Kontraktion der umgebenden Muskelfasern entlastet werden müssen. Daraus entstand seinerzeit die gleichfalls bekannte Fragestellung, inwiefern diese Pause restlos die reflektorische Hemmungsphase von HOFFMANN erklären konnte. Heute wissen wir ziemlich genau, welche zentralen und peripheren Faktoren in die Hemmungsphase eingehen, worüber ich neulich in Einzelheiten berichtet habe (GRANIT, 1955).

Jetzt bleiben wir bei dem Problem der Pause. Neue Gesichtspunkte für dieses hat die Erforschung der efferenten Muskelspindelinnervation ergeben. Nachdem ROSSI (1927) zuerst auf die Rolle der Spindelinnervation bei der Reflexbahnung hingewiesen hatte, wurde derselbe Gedanke unabhängig von SOMMER (1940) in HOFFMANN'S Institut ausgesprochen. Die experimentelle Erforschung der motorischen γ -Fasern wurde mit der Arbeit von LEKSELL (1945) in unserem Institut begonnen. Die γ -Fasern sind die dünnen Fasern der Vorderwurzeln und sie innervieren allein die Muskelspindeln (KUFFLER, HUNT u. QUILLIAM, 1951). Bei Reizung der γ -Fasern ist nicht nur eine Entladung der Spindelafferenten herzustellen; diese kann auch genügend groß sein, um Spindelimpulse während des ganzen Kontraktionsverlaufes auszulösen (HUNT u. KUFFLER, 1951) und somit die Entlastungspause zum Verschwinden zu bringen. Es ist dies ein Zeichen besonders guter Spindelaktivierung. Können wir vom Cortex aus die Pause ausfüllen und wie soll man die γ -Fasern am besten cortical erregen?

Ergebnisse.

Die Ergebnisse waren eindeutig und zeigten, daß man mit Einzelreizen zwar die großen α -Fasern (die Motoneurone) vom motorischen Rindenfeld reizen konnte, daß aber unter solchen Umständen die γ -Erregung nicht genügend stark war, um sich eindeutig in der Impulsfrequenz der Spindeln durchzusetzen. Um gute Spindelerregungen zu erhalten, war es notwendig, *iterativ* zu reizen. Wie wir in Abb. 1 sehen werden, genügten schon geringe Frequenzen dazu. Natürlich müssen physiologische Reizstärken benutzt werden, nicht pathologische.

In Abb. 1 sind die Impulse der Indicatorspindel und des Myogramms rechts in jedem Bild auf dem einen Doppelstrahlrohr aufgezeichnet, links, auf dem anderen, das Elektromyogramm (niedrige Verstärkung) und die Zeit. Beide Bilder sind somit simultan registriert.

Abb. 1 zeigt die Wirkung der Reizung des motorischen Rindenfeldes mit einem Einzelreiz. Eine gute Kontraktion (vgl. Kalibrierung rechts unten) mit Synchrononelektromyogramm und typischer Spindelpause wurde erhalten. Mehr war nicht mit Einzelreizen, einmal pro Sekunde repetiert, zu erzielen. Dann folgte eine frequentere Reizung, 15mal pro Sekunde, für 3 sec. Während dieser wurde Abb. 2 aufgenommen. Die iterierte Reizung erzeugte eine tonische Kontraktion (Chloralose!) des

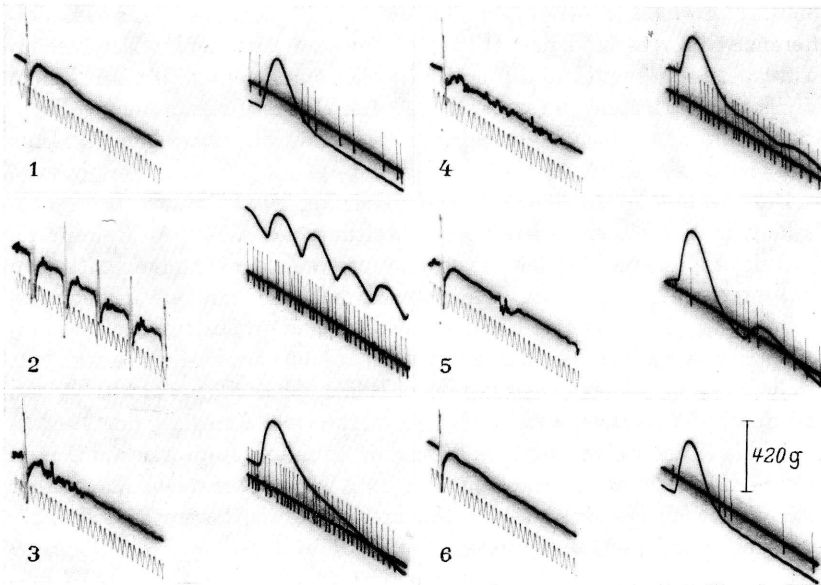


Abb. 1. Effekt der Reizung des motorischen Rindenfeldes der Katze auf Myogramm, Elektromyogramm und Entladungsfrequenz einer Muskelspindel (Tibialis anterior). 2 Paar Doppelstrahlröhren sind benutzt. Links: Elektromyogramm und Zeit 100 Hz; rechts: Myogramm und Muskelspindel. — 1 Einzelreize einmal pro Sekunde, 2 während Reizung von 3 sec 15mal pro Sekunde, 3—6 Frequenz der Reizung wiederum auf einmal pro Sekunde herabgesetzt.

Muskels, die sich in einer Erhebung der Grundlinie zu erkennen gibt, auf der die phasischen Zuckungen superponiert sind. Aber auch die Muskelspindeln sind tonisch erregt; andernfalls hätten sie wegen der Entlastung schweigen müssen. Eine Pause bei den phasischen Kontraktionen ist zu sehen. Die Erregung der Spindeln schwillt aber sehr langsam an und ist noch nicht abgeschlossen, wenn, in Abb. 3, die ursprüngliche Reizfrequenz von einmal pro Sekunde wiederhergestellt wird. In Abb. 3—6 bildet sich allmählich der Status quo ante wiederum heraus. Inzwischen war aber die Spindelpause ziemlich gut mit Entladungen ausgefüllt, am besten in Abb. 3, das mit 1 und 6 verglichen werden sollte.

Besprechung.

Die oben dargestellten Veränderungen sind typisch. *Iterative Reizung des motorischen Rindenfeldes bahnt den Weg zu den zentralen tonischen Mechanismen, zu denen die Muskelspindeln durch ihre γ -Efferenzen gehören.* Die letzteren sind in der Tat selbst wichtige Komponenten des Tonus. Die erhöhte Aktivität der Muskelspindeln wirkt auf die Vorderhornzellen des Rückenmarkes bahnend und trägt damit aktiv zur Unterhaltung des tonischen Kontraktionszustandes bei (ELDRED, GRANIT u. MERTON, 1953). Von einem bestimmten motorischen Punkt kann man Spindelafferenzen in verschiedenen Hinterbeinmuskeln aktivieren. Der Mechanismus ist in diesem Sinn diffus. Er ist aber stark genug im motorischen Rindenfeld vertreten, um unter geeigneten Umständen zu einer völligen Ausfüllung der sonst während der Kontraktion entstehenden Entladungspause zu führen.

Bekanntlich tritt bei wiederholter Reizung eines Punktes des motorischen Rindenfeldes auch eine Ausbreitung des Effektes zu weiteren Muskelgruppen ein. Dies ist die sogenannte „march of movement“ von HUGHLINGS JACKSON und wird gewöhnlich als zentrale Erregungsausbreitung gedeutet. Das Phänomen spielt eine große Rolle beim fokalepileptischen Anfall. Die Muskelspindeln werden aber auch, wie wir jetzt gesehen haben, bei derartiger iterativer Reizung besonders stark aktiviert, und durch sie folgt eine ziemlich weit verbreitete Erregung der Vorderhornzellen. Dieser eigentümliche Erregungskreis vom motorischen Cortex über γ -Efferenzen zu Muskelspindeln und Vorderhornzellen mag daher auch eine wichtige Rolle in der Ausbreitung des Zuckungsgebietes im fokalepileptischen Anfall spielen.

Zusammenfassung.

Es wurde gezeigt, daß die Erregung der Muskelspindeln vom motorischen Rindenfeld der Katze am besten mit iterativer Reizung gelingt und daß sie dabei stark genug wird, um die Pause der Spindelentladung während der Kontraktion beinahe vollständig ausfüllen zu können.

Literatur.

- ELDRED, E., R. GRANIT and P. A. MERTON: *J. of Physiol.* **122**, 498 (1953). — FULTON, J. F., and J. PR-SUÑER: *Amer. J. Physiol.* **83**, 554 (1927—28). — GRANIT, R.: *Receptors and sensory perception*. Yale Univ. Press, 1955. Im Druck. — GRANIT, R., and B. R. KAADA: *Acta physiol. scand.* (Stockh.) **27**, 130 (1952). — HOFFMANN, P.: *Z. Biol.* **70**, 515 (1919—20). — HUNT, C. C., and S. W. KUFFLER: *J. of Physiol.* **113**, 283 (1951). — KUFFLER, S. W., C. C. HUNT and J. P. QUILLIAM: *J. of Neurophysiol.* **14**, 29 (1950). — LEKSELL, L.: *Acta physiol. scand.* (Stockh.) **10**, Suppl. 31 (1945). — MATTHEWS, B. H. C.: *J. of Physiol.* **78**, 1 (1933). — ROSSI, G.: *Arch. di Fisiol.* **25**, 146 (1927). — SOMMER, J.: *Dtsch. Z. Nervenheilk.* **150**, 249 (1940).

Professor Dr. RAGNAR GRANIT, Nobel-Institut f. Neurophysiologie,
Stockholm 6J, Schweden.