

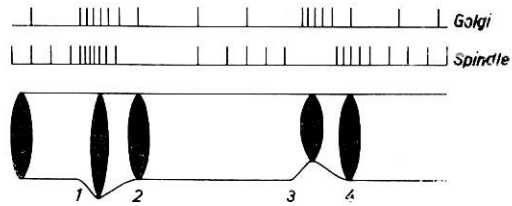
# Fjärrstyrning och återkoppling i muskelspolarnas kontroll av motoriken

Av RAGNAR GRANIT, Nobelinstitutet för neurofysiologi,  
Karolinska institutet, Stockholm

Redogörelsen omfattar begynnelsefasen av ett arbetsprogram utfört 1949—1955 med bidrag av statens medicinska forskningsråd och vars utgångspunkt var de kända primäregenskaperna hos tvenne sinnesorgan i muskeln (Matthews, 1933), muskelspolen och Goldi senspolen, jämte den omständigheten, klart bevisad av Leksell (1945) i hans doktorsavhandling från nobelinstitutet, att ett särskilt system av fina trådar i ryggmärgens motoriska s. k. ventralrötter, de s. k. gammatrådarna, sysslar med att kontrollera muskelspolarnas känslighet. Själva sinnesorganet var bekant och Matthews' försök av år 1933 hade klargjort att sådana fina trådar med stor sannolikhet innerverade spolarna, men de avgörande bevisen lämnades på institutet av Leksell, vars arbeten bekräftats och utbyggt av Kuffler och Hunt i Baltimore. Resultatet av det arbete som skall skildras visade, huruledes detta sinnesorgan kontrolleras av hjärnan och vilken roll det har sig tilldelat i hållnings- och ställningsreflexer. Det är alltså frågan om det system av reflexer med vilkas tillhjälp kroppen bl. a. vidmakthåller sitt upprätta läge genom att ställa om sin muskelinnervation, ett även ur klinisk synpunkt fundamentalt problem.

Sinnesorganen alstrar som bekant impulser, som kan förstärkas och registreras på elektrisk väg, och fig. 1 visar schematiskt hur de två nyssnämnda sinnesorganen i muskeln reagerar, när deras budskap upptas från enskilda trådar (= enskilda sinnesorgan) i de inkommande s. k. dorsalrötterna, medan muskeln i övrigt är isolerad både nervöst och mekaniskt så att den kan sträckas och kontraheras ensam för sig. Golgi-organet är en ren tensionsmätare, som ligger i serie med muskeltrådarna, närmast senan, men spolen är anordnad parallellt med muskeltrådarna och till sin natur en slags omformad muskeltråd bestående av s. k. intrafusala trådar. Spolen sträcker med muskeln men slappnar av när muskeltrådarna kontraheras för sig. I figuren tänker vi oss att muskeln (svart) är uppspänd mellan de två parallella (undre) linjerna och har en viss initialspänning, till vilken båda organen svarar med viss impulsfrekvens. Vid 1 sträcker muskeln och båda organen urladdar sig med ökad impuls-

Fig. 1. Diagram avbildande impulsurladdningen hos ett Golgi senorgan och en muskelspole vid sträckning och kontraktion av muskeln såsom närmare förklarats i texten. (Granit, *Receptors and sensory perception*, Yale Univ. Press, 1955.)



frekvens; vid 2 återgår muskeln till sitt tidigare läge och båda organen tystnar för ett ögonblick, när spänningen avlastas och innan de ännu hunnit adjustera sig till detta läge. Vid 3 åstadkommes en muskelkontraktion genom att reta muskeln nervtrådar, de grova s. k. alfatrådarna i ventralrötterna. Därvid registrerar det seriekopplade senorganet ånyo spänning och urladdar sig men den parallellkopplade muskelspolen tystnar på grund av att den avlastas. Vid 4 återgår muskeln efter kontraktionen till sitt tidigare läge, d. v. s. den slappnar och sträcks ut av mätinstrumentet. Senorganet tystnar nu på grund av att spänningen avlastas och det dröjer en stund innan det adjusterat sig. Muskelspolen blir däremot sträckt av den dragning som mätinstrumentet utövar på muskeln med inneliggande spolar och urladdar sig igen. Här föreligger alltså ett differentierat signalsystem som ger oss de upplysningar om muskeln verksamhet vilka behövs för att adjustera våra rörelser och kroppens hållning. Vi behöver blott erinra oss att tyngdkraften permanent strävar till att böja knäna för att förstå att denna sträckning av extensorerna utövar en motsvarande retning, som ger information i form av impulser. I hållningsreflexerna är det extensorerna som gör huvudarbetet.

När våra undersökningar började visste man, att antingen senorganet eller muskelspolen i en given sträckmuskel (antityngdkraftsmuskel) ger upphov till de impulser, som direkt genom ryggmärgen verkar på alfa motorcellerna i ventralroten och genom dem kontraherar samma muskel så att tyngdkraften kompenseras. Det är således en återkopplingsslinga. Muskelns sträckning reglerar själv den kontraktion varmed sträckningen skall motverkas och förhindra lemmen att vika sig. Sådan återkoppling imiteras i ingenjörsvetenskapen: ett rum skall hållas vid konstant temperatur. Följaktligen förses det med en termometer, som, när temperaturen underskrides, sjunker och utlöser en kontakt, vilken i sin tur sätter igång ett relä, som tillför värme från en värmekälla. Likaledes, om rummet blir för varmt så stiger termometern och sluter en kontakt, som avbryter tillförseln av värme. Här är en återkoppling som bildar en sluten orsakskedja: rumstemperaturen reglerar sinnesorganet, d. v. s. termometern, som i sin tur reglerar rumstemperaturen, i vårt fall muskeln kontraktion.

Den första frågan var om det var senorganet eller muskelspolen, som svarade för den spinala återkopplingslingan i sträckreflexen. Vi fann att det var muskelspolen (Granit, 1950). Men vad gjorde då senorganet? Det visade sig att det var hämmande på den egna muskeln. En sträckning sätter således samtidigt upp retande impulser för reflexer på den egna muskeln (plus dess synergister) genom den nyssnämnda återkopplingslingan men även hämmande impulser genom senorganet vilka förhindrar samma muskel att kontrahera sig. Hur kan detta gå ihop? Det experimentella svaret på frågan (Granit, 1950; Hagbarth och Naess, 1951; Granit och Ström, 1951) var att senorganet, tensionsmätaren, kräver mycket starkare spänningar i muskeln för att göra sig gällande. Det verkar som en broms. Muskeln arbetar tack vare sina ryggmärgskopplingar med självregulation; den gynnar sin egen start genom muskelspolen och den upprätthåller på samma sätt antityngdkraftskontraktion, men när spänningen stegras för mycket tar hämningen från senorganen överhand och muskeln bromsar upp sig.

Så långt är alltså maskineriet vackert planlagt. När vi nu skrider till att syna det i detaljerna finns där emellertid uppenbara svagheter. Vi tar också genom sinnesorganen upp information för högre nivåer i centrala nervsystemet. Då muskelspolen är parallellkopplad (fig. 1) innebär detta att, när på reflektorisk väg eller från hjärnan alfatrådarna mobiliseras till att ge en kontraktion, så avlastas spolen och impulstrafiken blir noll. Det betyder att muskelspolen upphör att ge information, förutsatt att spolen är passiv. Det finns snabba kontraktioner där allt går enligt det angivna formuläret. Men just på denna punkt kompliceras problemet av gammatrådarna som specialinververar muskelspolarna. Huru och under vilka omständigheter mobiliseras gammatrådarna till att kontrahera muskelspolen? När är spolarna aktiva? Följden av utgående eller nedstigande impulstrafik genom gammatrådarna blir en spolkontraktion. Båda ändarna av spolen förkortas och en dragning utövas på mitten, där själva sinnesorganet sitter. Det svarar då med att urladda sig. Teoretiskt är det klart att centrala nervsystemet har möjligheter att bevara muskelspolen såsom mätorgan även under muskelarbetet, om det påpassligt utnyttjar gamma-systemet.

I syfte att förstå den principiella anordningen av de experiment, som anställdes för att belysa sådana frågor, är det nödvändigt att granska diagrammet i fig. 2. Det visar schematiskt muskeln (vit) och den därmed parallella muskelspolen (streckad). Upp till är muskeln fixerad vid sin insertionsyta, ned till vid det isometriska registreringsinstrumentet, en töjningsmätare (strain gauge) vars utslag efter förstärkning avläses på en katodstråle. Vi ser muskeln innerverad av sina alfa motortrådar och spolen innerverad av gamma efferenter (streckad). Från muskelspolen går de afferenta trådarna upp till spinalgangliet för att inträda i ryggmärgens dorsalrot. Själva ryggmärgen är avbil-

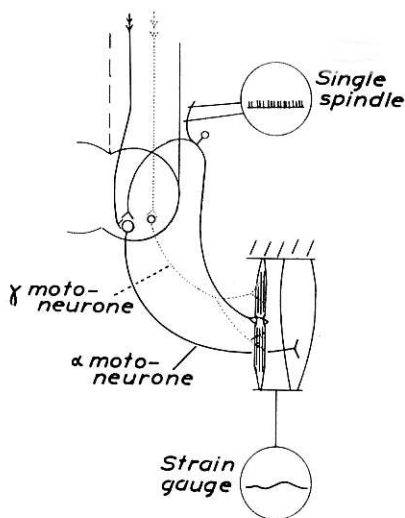


Fig. 2. Diagram avbildande anordningen i experiment över reflexer med samtidig spolkontroll. Muskeln (vit) med sin parallella s. k. intrafusala spoltråd (streckad) är nedtill frilagd och fixerad vid en töjningsmätare som skriver på en katodstråle. Alfa- och gamma-banorna är schematiskt inlagda i bilden, likaså registreringen av spolfrekvensen (single spindle) på en katodstråle. (Granit, *Receptors and sensory perception*, Yale Univ. Press, 1955.)

dad i schematiskt tvärsnitt. En afferent tråd är isolerad och uttagen till förstärkare och katodstråle på vars yta en impulsurladdning är införd. Spolimpulserna går vidare genom ryggmärgen och avsätter en direkt synaps på ventrala horncellerna varifrån de efferenta impulserna genom ventralroten går till muskeln och åstadkommer kontraktion. Detta är den faciliterande återkopplingslingan, varmed muskeln, såsom här ovan skildrats, svarar genom kontraktion på sin egen sträckning och därvid avlastar det parallellkopplade sinnesorganet. Genom de fina gammatrådarna kan emellertid spolen kontraheras, därvid kommer sinnesorganet att bli sträckt och exciteras till impulsurladdning. Vi vet att muskelns alfatrådar ligger under kontroll från hjärnan och frågar oss om detta också är fallet med sinnesorganet.

Svaret presenteras i fig. 3. Överst är M en kontraktion i muskeln utlöst genom en enstaka chock till alfatrådarna. Vi ser att spolurladdningen (den övre katodstrålen) tystnar under kontraktionen och har därmed bevisat att det är fråga om en muskelspole, icke ett senorgan. Så flyttar vi myografen M till att skriva i filmens längdriktning med en känslighet sådan att avståndet MB motsvarar 10 gram. Varannan sekund tas så en kontroll (1—4) av spolurladdningen, d. v. s. katodstrålen får göra ett test-svep. Mellan svepen 5 och 11 retar vi iterativt i hjärnstammens s. k. retikulära substans (formatio reticularis i tegmentum). Detta markeras av chockartefakt under svepen. Vi ser vidare hur muskelspolen småningom börjar urladda sig allt intensivare, d. v. s. med ökande frekvens och, när retningen slutar, pågår effekten ännu till svep 25, d. v. s. i 50 sekunder. Under hela denna tid ligger myografen stilla (av-

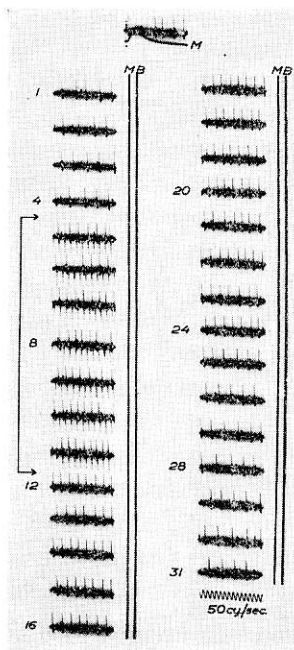
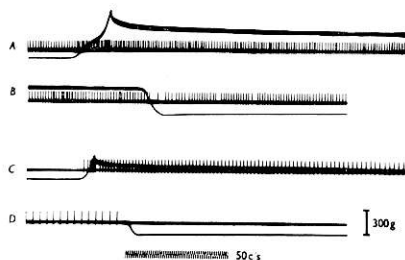


Fig. 3. Effekten av retning i hjärnans tegmentala formatio reticularis (mellan svepen 4 och 12) på en gastrocnemius muskelspole såsom i bild 2. Upptill: ren alfa-kontraktion av muskeln vid låg myografkänslighet (kontraktionen = 134 g) för att demonstrera pausen i spolurladdningen på toppen av kontraktionen. Initiala muskelspänningen genom försöket är 52 g. Djuret i dial-kloralos narkos. Myografen *M* flyttad vertikalt i resten av försöket och avståndet till baslinjen *B* anger känsligheten vilken är 10 g. 1–4, kontroller av spolfrekvensen; 5–11, retning i hjärnstammen med frekvensen 37 per sek; 12–31, efter retningen. Svepintervall 2 sek. (Granit och Kaada, *Acta physiol. scand.*, 1952, 27:130.)

ståndet MB konstant) och därmed har det bevisats att muskelspolen selektivt kan drivas från denna del av hjärnan. Det är en intressant hjärndel så tillvida som därifrån utgår allmänna aktiveringseffekter (Magoun och medarbetare), vilka ger upphov till specifika förändringar i hjärnans elektroencefalogram, benämnda »arousal» — eller väckningsreaktioner. Sådana uppträder när djuret väckes från sömn eller annorledes. Det ter sig rimligt att muskelsinnet skall »väckas» när djuret vaknar. Spolen, som är organismens mätinstrument, skall då komma igång och vara med i det livligare muskelspelet. Vi har gjort motsvarande experiment direkt med enskilda gammatrådare, men framställningen är kanske enklare att följa om den helt lägges på muskelspolen såsom det uttryck för gammatrådarnas effekt där mekaniska och nervösa element är integrerade.

Det finns också centra i hjärnan som hämmar det allmänna spänningstillståndet i musklerna som kallas tonus, bl. a. i lilla hjärnan. Genom retning i lillhjärnan har vi kunnat hämma gammatrådarnas urladdning och därmed muskelspolens urladdning. Sådana försök är inte utan sitt mått av dramatik när — såsom alltid — högtalaren samtidigt är i gång och registrerar den permanenta toniska spolurladdningen såsom ett ojämnt knatter. Elektroder anbringas på den frilagda lillhjärnans yta, man retar en stund, knattret förlång-

Fig. 4. Effekten av gamma-aktivitet vid fasisk muskelsträckning. Impulserna hänför sig till gastrocnemius spole. A, muskeln från början slapp och sedan sträckt 10 mm. B, fortsättning av A med 10 sek utskurna. C, samma sträckning som ovan men efter det de ventrala rötterna avskurits. Myografekursionen blir då mindre på grund av bortfall av återkopplingslingans sträckreflex. D, fortsättning av C, sedan 32 sek utskurits. (Eldred, Granit och Merton, *J. Physiol.*, 1953, 122:498.)



sammas och tystnar småningom helt under inflytandet av fjärrkontrollen ovanifrån. Hela tiden ligger djuret stilla i lätt narkos (eller, bättre decerebrerat), inte en muskel rör sig men effekten är dramatisk.

Sålunda kan muskelspolarna styras i både positiv och negativ riktning från hjärnan. Det må förslå med dessa demonstrationer på det principiella planet. Självfallet har i detta sammanhang olika partier av hjärnan undersökts, speciellt sådana som är kända för vissa effekter på de motoriska alfatrådarna, av oss (Granit, Kaada, Eldred, Merton) och även senare av Eldred och många fler.

Till de principiella synpunkterna hör också en jämförelse mellan muskelspolens beteendemönster under innervation och sedan den denerverats genom avskärning av ventralrötterna. Sådana försök ger en föreställning om vad gamma-innervationen kan betyda i jämförelse med ett innervationsfritt 0-läge. I fig. 4 visar C och i fortsättningen därav D sträckning av en denerverad muskel, d. v. s. en muskel i 0-läget för spolarna. Spolen är tyst och svarar på muskelsträckningen med en typisk regelbunden och lågfrekvent impulsserie, som småningom avtar i frekvens. I den övre, A, med B som fortsättning, är samma experiment utförd innan spolen denerverades. Vi ser den höga beredskapsfrekvensen som visar att spolen står under permanent spänning och den betydligt kraftigare urladdningen på dragning. Sträckningen är som sådan lika stor som i jämförelsefallet C, men till den faktiska dragningen adderar sig nu en sträckreflex, d. v. s. en kontraktion i muskeln, som spänner myografen så att utslaget i gram (se kalibration till h.) blir större. Det är muskelspolarnas urladdning som alstrar reflexen. Den avbildade sträckreflexen är ingenting annat än effekten av den faciliterande återkopplingslingan från fig. 2, här experimentellt avbildad i full verksamhet. Men när vi nu ser hur aktiv den innerverade spolen är jämförd med 0-läget och vet att spolen driver de motoriska horncellerna för sin egen muskel och dess synergister, så förstår vi också klarare än hittills en annan sak: spolinnervationen ger oss inte enbart ett *sensoriskt* mätinstrument som känsligt kan följa muskelns fluktuationer i längd och spänning, utan också ett andra *motoriskt* system. Muskelnerna kan antingen

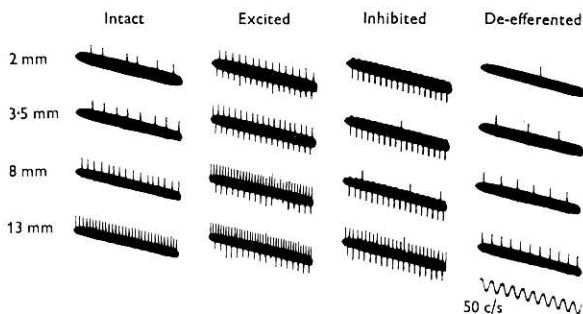


Fig. 5. Katt i dial-kloralos narkos. Impulsfrekvensen i en soleus-spole vid de till vänster i bilden angivna muskellängderna och initiala tensionen 55 gram. Fyra situationer undersökta. Intact, spolfrekvensen vid normalinnervation. Excited, maximalvärdena vid retning av en exciterande punkt i kontralaterala, colliculus inf. Inhibited, minimivärdena vid retning av inhiberande ort mellan capsula interna och nucleus caudatus. De-efferented, normalvärdena hos den denerverade spolen. Dessa visar hur den rena perifera mekanismen betar sig i avsaknad av gammakontroll. Jfr med Intact. (Eldred, Granit och Merton, *J. Physiol.*, 1953, 122:498.)

drivas direkt genom sina alfa motortrådar eller indirekt genom gammaspolslingan.

Denna insikt var basen för nya frågeställningar berörande betydelsen och omfånget av den indirekta motoriska kontrollen genom slingan. Vi kan t. ex. fråga oss hur stort register den centrala kontrollen av muskelspolarna genom hjärnan förfogar över. Experimentellt innebär denna frågeställning att man lyckas finna tvenne orter i hjärnan, varav den ena ger maximal hämning av gammasystemet (och sålunda indirekt på muskelspolarnas urladdning) och den andra maximal retning. Effekterna från dessa två orter i hjärnan måste hålla sig konstanta flera timmar, ity att experimentet kräver undersökning av frekvensen i en test-spole vid olika grad av längd (sträckning) av muskeln, först i det intakta normaltillståndet, sedan vid maximal retning, vid maximal hämning och slutligen efter denervation av slingan för att få 0-läget. Ett sådant experiment är illustrerat i fig. 5, vari de fyra ovannämnda fallen finns undersökta för 4 olika längder på muskeln. Vid 8 mm sträckning är skillnaden störst mellan maximalt hämrad och maximalt exciterad spole, i själva verket 160 impulser per sekund (för försökets detaljer, se Eldred, Granit och Merton, 1953). Hjärnan kontrollerar sålunda slingan från 0 till maximum, enär det är diskutabelt om i det levande livet urladdningsfrekvenser på 160 impulser per sekund överskridas för mer än själva sträckningsögonblicket. Vid små tensioner (längder) är den primära effekten av hämningen så stark att 0-läget underskrides, men detta är blott en följd av muskelfibrillernas viskositet som gör att inställningsakten vid plötslig inhibitorisk avslappning blir effektivare

## FJÄRRSTYRNING OCH ÅTERKOPPLING I MUSKELPOLARNA

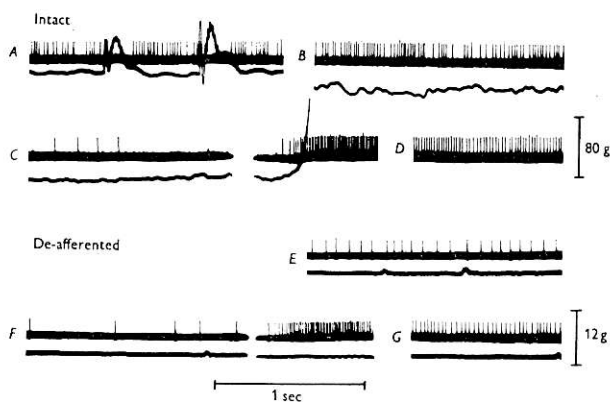


Fig. 6. Reflektorisk aktivering av alfa- och gamma-systemen genom huvudrörelser i vertikallplanet, s. k. Magnus-reflexer. Rigid, decerebrerad katt med den typiska höga spolaktiviteten hos sådana preparat. Två slag på senan i A syns i myografen och efterföljes av senreflex med paus i spolurladdningen på toppen av kontraktionen. B visar ånyo baslinjen för gamma och alfa, den sistnämnda i myografen som vid denna känslighet avbildar rigiditeten som ett permanent mönster av små kontraktioner. Vid C böjes huvudet uppåt. Följden därav alfa- och gamma-hämning. Därpå böjes huvudet nedåt och hålles kvar (vid D) i denna ställning. Våldsam aktivitet i både alfa- och gamma-systemen. Sedan de-afferenteras soleus-muskeln genom avskärning av dorsalsrötterna från L5 till ändan av ryggmärgen. E, F och G avbildar samma försök som ovan i vilket gamma-systemet reagerar som förut medan alfa-systemet är stumt. Initiala muskelspänningen var 85 g genom försöket (Eldred, Granit och Merton, *J. Physiol.*, 1953, 122: 498.)

än det permanenta 0-läget. Den varaktiga hämningen underskrider icke 0-läget. Slutsatsen är sålunda att gamma-maskineriet i praktiskt taget hela sin utsträckning potentiellt står till förfogande för fjärrkontroll från hjärnan.

När vi sedan frågar oss om spolen verkligen deltar i hållnings- och ställningsreflexer eller om till äventyrs muskeln är aktiv och spolen passiv, så är det experimentella problemet följande: vad som kräves är spolstudier medan muskeln arbetar reflektoriskt. Några försök av Hunt tydde på att samarbete skulle föreligga mellan muskeln och spolen. Ett stort antal försök från vår sida gav till resultat att gamma-systemet icke blott *kan* samarbeta med muskeln motoriska alfa-system vid hållnings- och ställningsreflexer utan att detta regelbundet är fallet (ett undantag här nedan) och att därvid spolen ofta anticipatoriskt inleder sin aktivitet innan musklerna ännu hunnit börja kontrahera sig. Ofta inträder spolaktiviteten och muskelkontraktionen samtidigt. Vi förde emellertid försöken vidare enligt den modell som experimentet i fig. 6 visar. Överst i A är en innerverad spole med den typiska irreguljära aktiviteten och vi ger två slag på senan för att utlösa en senreflex i syfte att bevisa att det verkligen är fråga om en spole. Den skall då tystna vid den kontraktion som

följer på slaget på senan, avbildad på myografen under spolens baslinje. Bilden visar två slag på senan med paus i spolaktiviteten. Sedan fattar försöksledaren om djurets huvud i B. De ständiga små rörelserna i myografkurvan visar att djuret har en permanent sträcktonus. När huvudet böjes uppåt (C) hämmas denna tonus, spolens aktivitet hämmas samtidigt och muskeln blir slapp. Båda processerna är parallella. Därpå böjes djurets huvud neråt och hålles i detta läge. En kraftig s. k. Magnus-reflex av stegrat muskeltonus utlöses och denna återspeglar sig i ett så stort kontraktionsutslag att myografen slår ut över katodstrålens registrerande område. Samtidigt eller t. o. m. något tidigare går spolen i våldsamt aktivitet synlig ännu medan (D) läget på huvudet bibehålles.

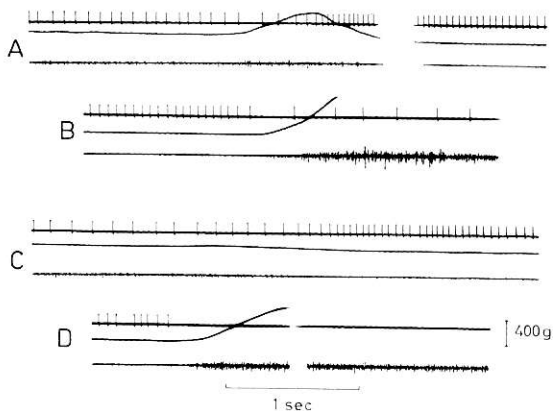
Om nu denna spolkomponent spelade en aktiv roll vid utlösandet av de två undersökta hållningsreflexerna på huvudets läge, så bör dessa reflexer försvinna, om de dorsala rötterna avskäras ty endast genom dem kan spolaktiviteten nå ryggmärgen. Följaktligen göres i E, F och G samma experiment om, men efter de-afferentering. Vi ser spolen bete sig som i B, C och D, men muskeln är nu stum. Tolkningen av detta försök kan populärt sägas vara att spolen även denna gång gör sitt bästa att utlösa en kontraktion men spolimpulserna kan icke nå fram på grund av de-afferenteringen. Kontraktionen uteblir därför.

Dessa och liknande experiment ledde oss sålunda till uppfattningen att den indirekt genom gamma-spolslingan kontrollerade motoriken i dessa reflexer är av fundamental betydelse för att vidmakthålla normal tonuskontroll.

I själva verket har icke blott vår grupp i flera arbeten utan dessutom några japanska forskare, Kobayashi, Oshima och Tasaki (1952) ävensom Kuffler och Hunt (1951—52) gjort den allmänna iakttagelsen att när man i ventralrötterna isolerar gamma- och alfa-trådar, så är aktiviteten låg eller saknas i alfa-trådarna medan gamma-trådarna alltid visar hög spontanaktivitet. Med andra ord, en viktig komponent i proprioceptivt (genom muskelsinnet betingat) tonus är till sin natur gamma-tonus genom slingan. Experimentet i fig. 6 är emellertid det första experimentella beviset för att gamma-tonus har reell betydelse i hållnings- och ställningsreflexer. Kroppens motorik spelar samtidigt på två system, alfa och gamma, av vilka det senare dessutom dirigerar sensorisk information från muskelsinnet.

Sådant alfa—gamma-samarbete är basen för våra normala rörelser med mindre det gäller mycket snabba akter. Det är samtidigt basen för vår normala metrik i den mån denna grundas på muskelsinnet. Man frågar sig hur det är möjligt för supraspinala förlopp att hinna gå lika snabbt genom gamma-spolslingan som den direkta vägen. Vi har (Granit och Holmgren, 1955) uppmätt minimitiderna för gamma- och spolimpulser utlösta från hjärnstammen och funnit ett snabbt specialsystem av grova retikulo- eller rubrospinala trådar, vars hastighet förslår för det angivna ändamålet.

Fig. 7. Samma typ av experiment som i bild 6 men utförd på ett djur hos vilket genom anämisk decerebration främre delen av lillhjärnan avlägsnats. Soleus-muskel, tiden i 1/5 sek. Observera att spolen tystnar eller förlångsammats till sin frekvens vid muskelkontraktionen, medan spolen i den översta och näst nedersta bilden accelererar sin frekvens när tensionen minskar. Detta är typiskt för passiv spole i avsaknad av ko ordinerad gamma-innervation (jfr bild 1). (Granit, Holmgren och Merton, *J. Physiol.*, 1955, 130:213.)



Av praktisk-medicinsk betydelse synes i första hand vara tonuskontrollen genom spolslingan och alfa—gamma-kopplingen. Vi har frågat oss om det på något sätt vore möjligt att framställa ett patologiskt tillstånd i vilket alfa—gamma-kopplingen skulle vara störd. Hos decerebrerade djur är den fortfarande välutvecklad och högt automatiserad. Men om man hos sådana djur gör ingrepp i lilla hjärnan så händer det ofta att alfa—gamma-kopplingen så att säga spricker och man får ett preparat, som har patologiskt stegrade toniska reflexer på grund av bortfall av den permanenta hämningen från främre lillhjärnan på alfa-systemet, medan spolarna beter sig passivt såsom om muskeln hade denerverats. De skulle tystna i ett experiment sådant som i fig. 6 när muskeln kontraherar sig. Fig. 7 är en pendang till fig. 6, men i detta fall utförd på ett djur hos vilket genom s. k. anemisk decerebrering främre delen av lillhjärnan (spino-cerebellum) förstörts. Granskning av bilden visar att Magnus-reflexerna på alfa-systemet hos detta djur leder till att spolens frekvens förlångsammats eller helt avstannat när muskeln kontraherat sig. I den översta bilden har spolen reagerat på upphörandet av kontraktion såsom är typiskt för passiva eller icke-innerverade spolar (se fig. 1).

Som nämndes, var muskelns normala metrik grundad på alfa—gamma-koppling, d. v. s. de båda motoriska systemens samverkan. Här skulle man alltså i kliniken vänta sig att ingreppet i lillhjärnan lett till dysmetri och i själva verket är dysmetri ett fundamentalt symptom vid lillhjärnsskada.

I inledningen gjordes en jämförelse med temperaturreglering i en termostat. Låt oss anta att samma termostat skall användas för att kontrollera en långsam kemisk process där man vill hålla noggrannheten vid en tusendedels grad i stället för vid en à två grader uppåt och nedåt på skalan. Instrumentets återkopplingsringa skulle för detta ändamål ha för låg tröskelkänslighet och det

bleve nödvändigt att träffa komplexa nya anordningar, eventuellt begagna sig av förstärkare som skulle förstora de små förändringarna i mätinstrumentet till den storleksordning som reläerna för värmekontrollen behövde.

Tillämpad på gamma-spolslingen innebär vår jämförelse att mätinstrumentet, d. v. s. spolen, håller sig med en central kontroll som automatiskt kan ställa in det på den för ögonblicket nödvändiga känsligheten. Om vi skall lyfta en mjölsäck på 40 kg eller sköta tangenterna på ett piano eller en skrivmaskin, så krävs för dessa och många andra olikartade uppgifter helt olika inställningar av mätinstrumentets känslighet. Dem åstadkommer vi genom att spänna spolen till den rätta graden av känslighet, varefter muskeln genom återkopplingslingen över sträckreflexen blir tvungen att följa efter och leverera nödig kvantitet kontraktionsenergi. För inställning av längdmätaren, d. v. s. muskelspolen, står — såsom vi sett — till buds både central retning och hämning av gamma-systemet. Som nämnades är spolen i första hand en längdmätare medan senorganet är en spänningsmätare. Blott längdmätaren kan påtvinga muskeln sina egna längdvariationer i form av reflektorisk kontraktion. Spänningsmätaren, som ligger i serie med muskeltrådarna, reagerar alltid blott på den förhandenvarande tensionen och saknar oavhängig central kontroll på sig själv.

Det skulle föra för långt att skildra den fortsatta utvecklingen av forskningen över muskelspolar och gammatrådar, som härifrån spritt sig till en rad andra laboratorier och lett till ett flertal nya resultat. Våra arbeten inslog småningom en annan riktning, men vid nobelinstitutet återupptogs gamma-spolsystemet senare av Curt von Euler, som i omfattande undersökningar påvisat dess viktiga roll i andningsrörelserna.