

einzutreten, daß der Verkümmerng des „Menschlichen“ an den Universitäten Einhalt geboten werde, da durch sie auf dem Umwege über Fakultäts- und Senatswahlen, Habilitationen und Berufungen auch das wissenschaftliche Niveau der Universitäten in erschreckendem Maße reduziert werde. Da diese Niveausenkung sich ihrerseits wieder auf Habilitationen und Berufungen auswirke, sei die Verzweiflung der jüngeren Generation nur allzu verständlich. Er, der Vorsitzende, richte deshalb einen dringenden Appell an die ältere Generation, alles zu tun, um das Vertrauen des Nachwuchses wiederzugewinnen, von dem das Schicksal der deutschen Universitäten abhängen — stellt jedoch auch an die jüngere Generation die Forderung, nicht ihrerseits schuldig zu werden, nicht zu hoffen, den Triumph des „Menschlichen“ zu erleben, ohne selbst bereit zu sein, für die Erhaltung der menschlichen Substanz auch in den eigenen Reihen einzutreten.

#### **R. GRANIT (Stockholm): Zusammenwirken der verschiedenen Steuerungskreise der Tonusregulierung**

Streckt man an der decerebrierten Katze einen roten, tonischen Muskel, so ist — wie sich gezeigt hat — seine statische reflektorische Spannung direkt proportional der Muskellänge (GRANIT 1958; MATTHEWS 1958). Die Proportionalitätskonstante, ausgedrückt in Gramm/Millimeter, kann als konstanter „Verstärkungsfaktor“ des Systems betrachtet werden. Bisweilen besitzt die graphisch dargestellte Kurve einen Knick, so daß sie dann aus zwei Geraden zusammengesetzt erscheint.

Eine der Voraussetzungen für optimale tonische Streckreflexe ist die intakte Innervation durch das  $\gamma$ -System, d.h. die tonische Anspannung der intrafusalen Eigenmuskulatur der Muskelspindeln, die ihrerseits wiederum dem Rückenmark tonische afferente Impulse liefern.

In diesem System kann man — am bequemsten am Soleus der Katze — einige Größen als Funktion der Muskellänge messend verfolgen: 1. den Mittelwert der Impulsfrequenz einer Anzahl von Muskelspindeln (als „Eingangsgröße“); 2. etwaige Frequenzvariationen der Motoneuron-Entladungen; 3. die isometrisch registrierte reflektorische Muskelspannung (als „Ausgangsgröße“). Ihre Gesamtintegration zu verstehen, ist das Ziel solcher Untersuchungen.

Am Verhalten von 20 Soleus-Spindeln fand sich, daß ihre mittlere Impulsfrequenz der Muskellänge direkt proportional ist. Aus der Steilheit der Geraden ergibt sich als Proportionalitätskonstante ein Frequenzwert von 3,5 Imp./sec/mm. Die Kurve liegt aber hoch im Koordinatensystem, was eine Folge der tonischen  $\gamma$ -Innervation ist (GRANIT 1958). Die  $\gamma$ -Fasern können durch Cocain selektiv blockiert werden (MATTHEWS u. RUSHWORTH 1957). Während sich diese  $\gamma$ -Paralyse entwickelt, erweist sich der Verstärkungsfaktor des Streckreflexes praktisch als unbeeinflußt:

die Kurve des Längen-Reflexspannungs-Diagramms verschiebt sich, ohne ihre Steilheit zu ändern, mit dem allmählichen Schwellenanstieg des Streckreflexes lediglich nach rechts (MATTHEWS 1958).

Man könnte nun annehmen, daß die lineare Beziehung zwischen Länge und Spannung einfach eine Folge der entsprechenden Beziehung zwischen Länge und Eingangs-Impulsfrequenz ist. Die Ausgangsseite des Systems hat jedoch ihre eigenen Komplikationen. Betrachten wir zunächst die in Frage kommenden Freiheitsgrade der Motoneurone, so gibt es drei Möglichkeiten: 1. zunehmende Impulsfrequenz der einzelnen Motoneurone, 2. konstante Impulsfrequenz dieser Neurone, 3. zunehmende Anzahl, d. h. Rekrutierung neuer antwortender Motoneurone. Schließlich ist mit Mischformen zu rechnen.

*Zu 1.* Von DENNY-BROWN (1929) und mir (1958) wurde gefunden, daß der Frequenzfaktor eigentümlicherweise ziemlich bedeutungslos ist, was den (hier allein besprochenen) statischen Reflexonus betrifft. Die efferenten Entladungsfrequenzen sind sehr niedrig und weitgehend längenunabhängig. Um die afferente Impulszunahme ausgangsseitig abzufangen, stehen zwei wirksame Mechanismen zur Verfügung: einmal die langen positiven Nachpotentiale der tonischen Motoneurone (ECCLES, ECCLES u. LUNDBERG 1958), zum anderen die kumulative Hemmung seitens der rückläufigen Golgi-Kollateralen der Motoneurone („Renshaw-Rückkoppelung“), die parallel zur Zunahme der Motoneuronen-Aktivität wächst (GRANIT, PASCOE u. STEG 1957). Das Resultat ist daher:

2. Eine konstante Entladung der Motoneurone, die als brauchbarer Freiheitsgrad verwirklicht ist. Nun muß jedoch auch der Muskel mitberücksichtigt werden. Um für ihn die natürlichen Verhältnisse nachzuahmen, zumindest in guter Näherung, kann man den durchtrennten Muskelnerv elektrisch mit langsamer, konstanter Impulsfrequenz reizen. Auch hierbei zeigt sich, daß die aktive Spannung des tonischen Muskels direkt proportional seiner Länge wächst (GRANIT 1958). Angenommen, daß in vivo eine konstante Anzahl von Motoneuronen mit konstanten Frequenzen entlädt, wird also eine Proportionalität zwischen Spannung und Länge des Muskels, d. h. eine konstante Verstärkung, resultieren. Wir werden somit aufrecht stehen können, sobald wir die  $\gamma$ -Motoneurone aktiviert und hierdurch für einen genügend starken Einstrom von Spindel-Afferenzen gesorgt haben. Alles Übrige kann dem tonischen Muskel selbst überlassen werden.

*Zu 3.* Bei Spastikern und an decerebrierten Katzen kann man häufig echte Rekrutierungen neuer Motoneurone sehen. Bei derartigen abnormen Zuständen wird also dieser Freiheitsgrad verwirklicht. Dennoch findet sich im Tierversuch auch jetzt vielfach Linearität zwischen Spannung und Länge (GRANIT 1958; MATTHEWS 1958). Daneben gibt es Fälle, bei denen die Kurve mit deutlichem Knick steiler verläuft, sobald im

Elektromyogramm starke Rekrutierung sichtbar wird. Wie das System trotz Rekrutierung mit konstanter Verstärkung zu arbeiten vermag, verstehen wir noch nicht. Möglicherweise wird ein entsprechender Teil der Motoneurone von Spannungsrezeptoren gehemmt, vielleicht werden die  $\gamma$ -Motoneurone stärker gehemmt, oder aber die Hemmung seitens der rückläufigen Kollateralen nimmt zu, wenn der Muskel gedehnt ist. Schließlich könnte die lineare Zunahme der Eingangs-Impulsfrequenzen auch linear neue Motoneurone rekrutieren, und zwar derart, daß wieder die Beziehung zwischen Länge und Spannung, von einem Kurvenknick ab, annähernd konstant verbliebe. Vorläufig wissen wir jedoch noch nicht genau, wie die Rekrutierung gesteuert wird. Man findet in der Natur ja häufig einfache Gesetze als Endresultat komplizierter Anordnungen. In unserem Fall leuchtet es ein, daß der konstante Verstärkungsfaktor des myotatischen Systems eine gute Grundlage für reflexologische Analysen mit Hilfe von Längen-Reflexspannungs-Diagrammen darbietet. Ich sehe in diesem Befund einen wertvollen Ausgangspunkt für weitere Entwicklungen. Vielleicht sieht der Regeltheoretiker in dieser Gesetzmäßigkeit seinen Sollwert des Systems. Der Muskel soll statische Spannung liefern, die seiner Dehnung proportional ist.

#### *Literatur*

DENNY-BROWN, D.: Proc. roy. Soc. B **104**, 252—301 (1929). — ECCLES, J. C., R. M. ECCLES and A. LUNDBERG: J. Physiol. (Lond.) **142**, 275—291 (1958). — GRANIT, R.: J. Physiol. (Lond.) **143**, 387—402 (1958). — GRANIT, R., J. E. PASCOE and G. STEG: J. Physiol. (Lond.) **138**, 381—400 (1957). — MATTHEWS, P. B. C.: J. Physiol. (Lond.) **140**, 54—55 P (1958). — MATTHEWS, P. B. C., and G. RUSHWORTH: J. Physiol. (Lond.) **135**, 245—262 (1957).

#### **F. J. SCHULTE, H.-D. HENATSCH und G. BUSCH (Göttingen): Über den Einfluß der Carotissinus-Sensibilität auf die spinalmotorischen Systeme**

An Presuren-narkotisierten Katzen wurden einzelne  $\gamma$ - bzw.  $\alpha$ -Motoneurone des Wadenmuskels in feinen Filamenten der Vorderwurzel L 7 abgeleitet. Beide Carotissinus waren isoliert und an ein Windkesselsystem angeschlossen.

Die  $\gamma$ -Motoneurone zeigten bei Drucksteigerung in den Carotissinus-Präparaten nach einer kurzen Initialphase gesteigerter Aktivität eine minutenlange Hemmung. Nach Durchschneidung des eigentlichen Carotissinus-Nerven blieb diese Hemmung aus, dagegen war die initiale, kurzdauernde Impulsfrequenzzunahme noch vorhanden. Diese  $\gamma$ -Aktivierung ist also wahrscheinlich durch Erregung unspezifischer Rezeptoren in der Arterienwand der Carotis bedingt, und erst die spätere Hemmung ist der Aktivierung depressorischer Rezeptoren des Carotissinus zuzuschreiben. Nach Durchschneidung der Vorderwurzeln L 5 bis S 2 waren die Aktivitäten von eigenreflektorisch erregten  $\alpha$ -Motoneuronen (Zug an der