

## Systemanalytische Untersuchung eines aufgeschnittenen Regelkreises, der die Beinstellung der Stabheuschrecke *Carausius morosus* kontrolliert: Kraftmessungen an den Antagonisten Flexor und Extensor tibiae\* \*\*

J. Storrer und H. Cruse

Fachbereich Biologie der Universität Kaiserslautern, BRD

### Open Loop Analysis of a Feedback Mechanism Controlling the Leg Position in the Stick Insect *Carausius morosus*: Measurements of the Forces Produced by the Flexor and Extensor Tibiae Muscles

**Abstract.** In the leg of the stick insect *Carausius morosus* there exists a feedback loop which controls the position of the femur-tibia joint (Bässler, 1965). This feedback mechanism is broken to investigate the open loop system. As output the forces of the two antagonistic muscles flexor tibiae and extensor tibiae are measured separately. As input the feedback transducer of the control mechanism, a chordotonal organ, is stimulated by different kinds of input functions: sine-, step-, delta-, rectangular- and ramp functions. As a qualitative result one can say, that both the "flexor-system" and the "extensor-system" have rectifying and high-pass filter properties. However, the comparison between responses to different input functions show that the quantitative properties of this high-pass filter change very strongly with the shape of the input function. Therefore the existence of different nonlinearities has to be assumed.

### 1. Einleitung

Für eine Reihe von Insekten liegen Untersuchungen über Regelsysteme vor, welche die Stellung von Beingelenken kontrollieren. In diesen Arbeiten wurden im wesentlichen qualitative Eigenschaften dieser Regelsysteme erfaßt. Quantitative Untersuchungen sind uns bisher jedoch nicht bekannt.

Die vorliegenden Untersuchungen sollen eine quantitative Beschreibung eines Regelsystems ermöglichen. Sie schließen sich an Arbeiten von Bässler an (1965, 1967, 1972a, b, 1974), der bei der Stabheuschrecke *Carausius morosus* ein Regelsystem unter-

suchte, das die Stellung des Femur-Tibia-Gelenkes kontrolliert. Der Fühler dieses Regelkreises stellt ein an der Basis des Femur sitzendes Chordotonalorgan dar. Dieses Sinnesorgan ist mit einer langen, kutikulären Rezeptorsehne so mit der Tibia verbunden, daß beim Abbiegen des Femur-Tibia-Gelenkes ein Zug auf das Chordotonalorgan ausgeübt wird (siehe Abb. 1). Auf die dadurch hervorgerufene Dehnung des Chordotonalorgans reagiert der Regelkreis mit einer Erhöhung der Kraft des Streckermuskels (Extensor tibiae). Umgekehrt bewirkt eine Entdehnung des Chordotonalorgans durch Strecken des Femur-Tibia-Gelenkes eine Aktivierung des Beugermuskels (Flexor tibiae). Die beiden Antagonisten Beuger und Strecker versuchen also einer von außen auf die Stellung des Femur-Tibia-Gelenkes einwirkenden Störung entgegenzuarbeiten.

Das Regelsystem kann sehr einfach aufgeschnitten werden, indem man die Rezeptorsehne durchtrennt. Künstliche Veränderungen der Stellung der Rezeptorsehne, die eine Bewegung des Femur-Tibia-Gelenkes vortäuschen, werden als Eingangsgröße für die Untersuchung des aufgeschnittenen Regelkreises verwandt. Eine Dehnung des Chordotonalorganes, also eine Bewegung der Rezeptorsehne nach distal, soll im folgenden mit „Zug“, eine Entdehnung, also eine Bewegung in proximaler Richtung, mit „Schub“ an der Rezeptorsehne bezeichnet werden.

Aus den Untersuchungen von Bässler geht bereits hervor, daß das Regelsystem nichtlineare Eigenschaften besitzt. Aus diesem Grund werden, um ein möglichst vollständiges Bild der Nichtlinearitäten zu erhalten, die Antworten des Systems auf unterschiedliche Eingangsfunktionen betrachtet. Als Ausgang des Systems werden nicht wie bei Bässler die Bewegungen der Tibia bzw. die von den beiden Muskeln auf die Tibia ausgeübte Gesamtkraft gemessen; vielmehr werden in der vorliegenden Arbeit, um das Zusammenwirken der beiden antagonistischen Muskeln beurteilen zu können, die von Strecker und Beuger erzeugten Kräfte getrennt gemessen.

\* Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft (Nr. Ba 578/1)

\*\* Die Arbeit enthält einen Teil der Dissertation von J. Storrer

Zur einfacheren Beschreibung des Regelsystems wird in der Arbeit eine begriffliche Aufteilung des Gesamtsystems in das „Beuger-System“ und das „Strecke-System“ vorgenommen. Jedes der beiden Teilsysteme beschreibt neben Eigenschaften des entsprechenden Muskels auch Eigenschaften des Chordotonalorgans und der dazwischenliegenden neuronalen Struktur.

## 2. Methode

Alle Versuche wurden an Mittel- und Hinterbeinen von inaktiven, d. h., sich nicht spontan bewegenden weiblichen Imagines der Stabheuschrecke *Carausius morosus* durchgeführt. Vorderbeine wurden nicht untersucht. Da die Resultate von Messungen an Mittel- bzw. Hinterbeinen keine Unterschiede ergaben, sind die entsprechenden Ergebnisse stets zusammengefaßt dargestellt. Eine schematische Darstellung der Versuchsanordnung zeigt die Abbildung 1. Der Femur des festgelegten Beines wird unter dem Binokular eröffnet und die zum Gelenk hin abgeschnittene Rezeptorsehne in die Pinzette 1 eingespannt. [Eine ausführliche Beschreibung der Methode findet man bei Bässler (1972a)].

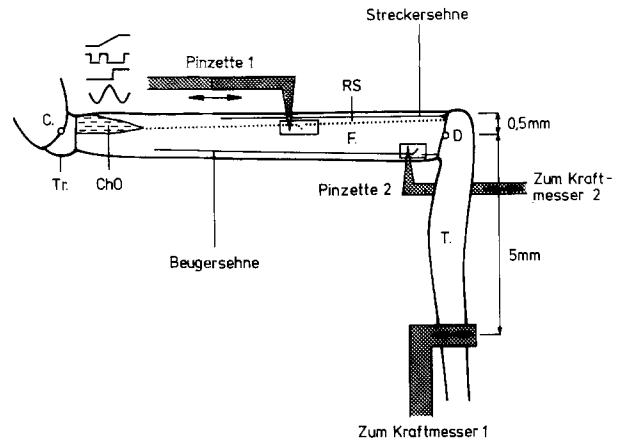
Zur Messung der vom Beugemuskel erzeugten Kräfte wird die Muskelsehne am Femur-Gelenk freipräpariert. Im wesentlichen wird dazu nur die weiche Gelenkhaut entfernt, um die an der Kutikula ansetzenden Muskelfasern nicht zu durchtrennen. Mit einem Mikromanipulator (Narashige MM 33) wird die an einem Kraftmesser (Hellige UL 100 p) befestigte Pinzette 2 (schräg zugespitzte Reißfeder) über die Muskelsehne gebracht. Das direkt am Gelenk abgetrennte Sehnenende wird in die Pinzette eingespannt. Es läßt sich dabei nicht verhindern, daß einige wenige Muskelfasern in Mitleidenschaft gezogen werden. Außerdem wird ein von Coillot und Boistel (1968) für *Schistocerca* beschriebener Gelenkrezeptor, der auch bei Stabheuschrecken vorhanden ist (Bässler, in Vorbereitung), zerstört. Eine Verletzung des Nervus cruris ist sehr unwahrscheinlich.

Die Kraft des Streckmuskels wird indirekt an der Tibia bestimmt. Dazu wird die Tibia an der Zunge eines zweiten Kraftmessers (Hellige UL 2 p) befestigt. Unter Berücksichtigung der entsprechenden Hebelarme läßt sich auf diese Weise die vom Streckere entwickelte Kraft bestimmen (siehe Abb. 1).

Sämtliche Kräfte sind in p ( $1 \text{ p} \approx 10 \text{ mN}$ ) angegeben. Bei beiden Kraftaufnehmern tritt bei den maximal erzeugten Kräften des Beugers (28 p) und des Streckers (8 p) eine Bewegung der Muskelsehnen um weniger als  $16 \mu\text{m}$  auf. Die Messung kann daher als nahezu isometrisch angesehen werden. Die Meßgenauigkeit beträgt für beide Teilsysteme  $\pm 100 \text{ mp}$  und ist hauptsächlich auf die Ablesegenauigkeit und die Strichbreite des Schreibers (Hellige He 18) zurückzuführen.

Die Eingangsfunktionen, die als Bewegungen der Pinzette 1 auf die Rezeptorsehne übertragen werden, werden entweder manuell (Stufen-, Rechteck- und Nadelfunktionen) oder durch einen Motor (Sinus- und Rampenfunktionen) erzeugt. Die Bewegungen dieser Pinzette werden über einen induktiven Wegaufnehmer (Hellige DS 246/L) registriert (Meßgenauigkeit  $\pm 10 \mu\text{m}$ ).

**Sinusfunktionen:** Die Frequenzen der sinusförmigen Eingangsfunktionen liegen zwischen 0,005 und 2,5 Hz. Bei allen diesen Frequenzen werden die gewählten Amplituden in voller Höhe auf das Chordotonalorgan übertragen (siehe auch Bässler, 1972a). Jeder Messung liegt folgendes Reizprogramm zugrunde: 1,0 Hz, 0,05 Hz, 0,5 Hz, 1,0 Hz, 2,5 Hz, 0,005 Hz, 0,05 Hz, 0,5 Hz, 2,5 Hz. Bei der Hälfte der Tiere wird das Reizprogramm in umgekehrter Reihenfolge durchgeführt. Durch dieses Meßverfahren kann ein systematischer Fehler, bedingt durch die im Laufe der Zeit abnehmende Kraftentwicklung beider Muskeln, weitgehend verhindert werden. Als Amplitudenwert wird die Differenz zwischen zwei Extremwerten angegeben.



**Abb. 1.** Schematische Darstellung der Versuchsanordnung. C: Coxa, ChO: Chordotonalorgan, D: Drehachse des Femur-Tibia-Gelenkes, F: Femur, RS: Rezeptorsehne (punktiert), T: Tibia, Tr: Trochanter. Die Eingangsfunktionen sind symbolisch dargestellt. Weitere Erklärungen im Text

**Stufenfunktionen:** Die stufenförmigen Eingangsfunktionen werden mit einer Apparatur ausgeführt, die es erlaubt, die Amplituden zwischen 0 und  $500 \mu\text{m}$  zu variieren. Die Bewegungen der Pinzette 1 werden von einer gespannten Feder erzeugt, die man mit der Hand über einen Kippschalter betätigt. Diese Konstruktion erlaubt schnelle, schwingungsarme Bewegungen der Pinzette mit einer Anstiegsgeschwindigkeit von ungefähr  $25 \text{ mm/s}$ . Neben diesen schnellen Bewegungen kann mit derselben Apparatur die Pinzette manuell auch mit geringeren Geschwindigkeiten bewegt werden.

**Nadelfunktionen:** Die Nadelfunktionen werden ebenfalls mit dem Kippschalter erzeugt, indem dieser von Hand so schnell wie möglich hin und her bewegt wird. Die zeitliche Dauer der auf diese Weise erhaltenen Nadelfunktionen liegt zwischen 50 ms und 100 ms und kommt somit in den Bereich der Totzeit der beiden Teilsysteme (s.u.). Eine ausreichende Näherung der erhaltenen Funktionen an eine Nadelfunktion — der Nullwert muß am Eingang wieder erreicht sein, bevor der Ausgang des Systems eine Wirkung auf die Funktion zu zeigen beginnt — ist somit erreicht.

**Rampenfunktionen:** Eine „Rampe“ besteht aus einer von einem zunächst konstanten Wert ausgehenden, dann mit konstanter Geschwindigkeit ansteigenden Funktion. Die gewählten Anstiegsgeschwindigkeiten der Rampe liegen zwischen  $0,6$  und  $0,0006 \text{ mm/s}$ . Jeder Messung liegt folgendes Reizprogramm zugrunde:  $0,6 \text{ mm/s}$ ,  $0,06 \text{ mm/s}$ ,  $0,006 \text{ mm/s}$ ,  $0,0006 \text{ mm/s}$ ,  $0,006 \text{ mm/s}$ ,  $0,06 \text{ mm/s}$ ,  $0,6 \text{ mm/s}$ ,  $0,0006 \text{ mm/s}$ . Bei jedem Tier wird wegen des oben bereits erwähnten Grundes das Reizprogramm an einer anderen Stelle, also mit einer anderen Geschwindigkeit begonnen. Jede Messung beginnt mit einem Zug an der Rezeptorsehne, nachdem der untere Grenzwert des Arbeitsbereiches eingestellt ist. Am Ende der rampenförmigen Bewegung der Rezeptorsehne um  $0,6 \text{ mm}$  (oberer Grenzwert des Arbeitsbereiches) wird 15 min lang in dieser Stellung gewartet. Danach wird die Rezeptorsehne mit derselben Amplitude und derselben Geschwindigkeit in proximaler Richtung bewegt (Schub). Nach einer erneuten Pause von 15 min wird mit der Messung der im Reizprogramm folgenden Geschwindigkeit begonnen. In einer zweiten Versuchsserie werden steilere Rampenfunktionen auf dieselbe Weise wie bei den oben geschilderten Stufen mit geringerer Anstiegsgeschwindigkeit erzeugt. Die Anstiegsgeschwindigkeiten bewegen sich dabei zwischen  $0,05 \text{ mm/s}$  und  $25 \text{ mm/s}$ . Die Amplitude beträgt in dieser Versuchsserie nur  $0,5 \text{ mm}$ .

Frühere Untersuchungen von Bässler haben gezeigt, daß die Verstärkung des Systems von der Vordehnung des Chordotonal-

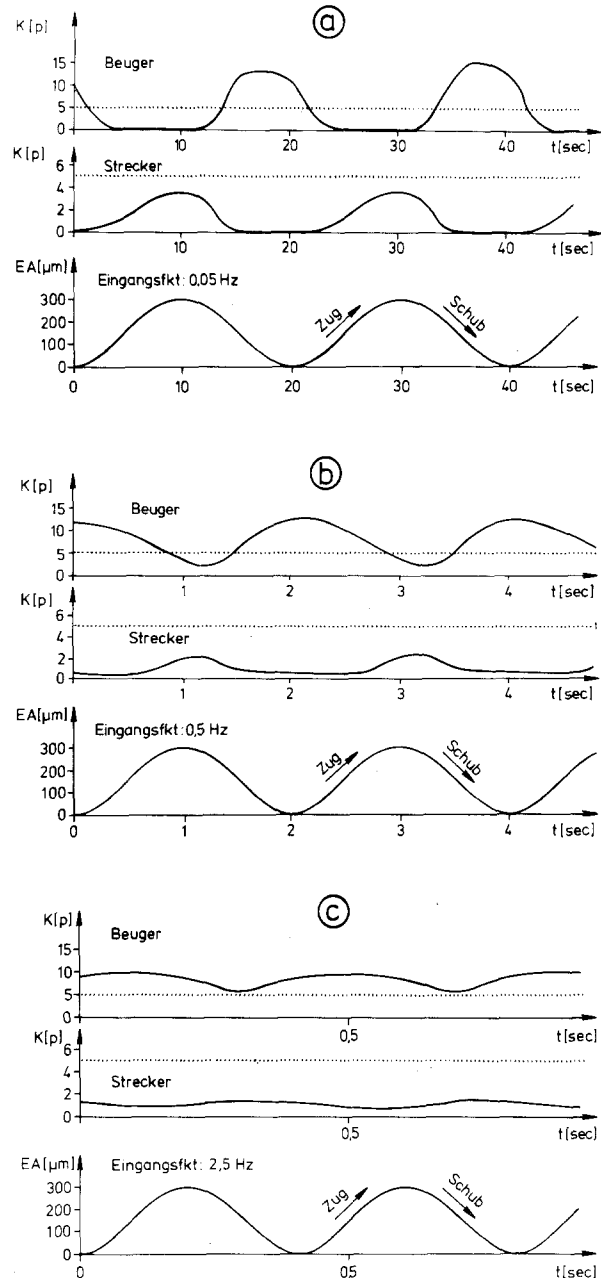
organs abhängt. Auf Grund dieser Nichtlinearität wird bei allen Messungen die Ausgangsvordehnung, d. h. der untere Wert des Arbeitsbereiches einheitlich gewählt. Als Ausgangsvordehnung hat sich die einer 90°-Gelenkstellung entsprechende Dehnung des Chordotonalorgans bewährt. Dazu wird die Tibia in einem rechten Winkel zum Femur befestigt. In dieser Stellung spannt man nach der Präparation die Rezeptorsehne in die Pinzette ein und trennt die Rezeptorsehne zum Gelenk hin durch. Die bei Bässler meistens benutzte Ausgangsvordehnung der Rezeptorsehne (Vordehnung 0,3 mm) entspricht ungefähr der Dehnung des Chordotonalorgans bei einer 90°-Winkelstellung. Daher können diese Ergebnisse in erster Näherung als im gleichen Arbeitsbereich gemessenen angesehen werden. Lediglich bei den Rampenfunktionen ist die untere Grenze des Arbeitsbereiches nicht als die Vordehnung der Rezeptorsehne definiert, die einem Femur-Tibia-Winkel von 90° entspricht. Es wird eine um 0,3 mm geringere Vordehnung gewählt (vor dem Beginn der ersten Messung wird die Rezeptorsehne proximal um 0,3 mm bewegt). Diese geringere Vordehnung zu Beginn eines Zuges an der Rezeptorsehne soll gewährleisten, daß trotz der großen Amplitude bei den Rampenfunktionen alle Messungen im physiologischen Bereich durchgeführt werden.

### 3. Ergebnisse

#### 3.1. Antworten auf Sinusfunktionen

Zur Untersuchung der Antworten des Systems auf Sinusfunktionen wurden je 10 Mittel- und Hinterbeine untersucht. Die Eingangsamplitude betrug 300  $\mu\text{m}$ . Abbildung 2a zeigt als Beispiel die Antwort des Systems auf eine Eingangsfunktion der Frequenz 0,05 Hz (untere Spur). Beuger (obere Spur) und Strecker (mittlere Spur) reagieren mit einer gewissen Phasenverschiebung alternierend auf Schub bzw. Zug an der Rezeptorsehne. Die Maximalkraft des Beugers war bei allen Tieren im Mittel etwa dreimal so groß wie die Maximalkraft des Streckers. In Abbildung 2b, c ist der Kraftverlauf für höhere Frequenzen der Eingangsfunktion in derselben Weise dargestellt. Bei diesen Frequenzen gehen die Kräfte nicht mehr auf den Nullwert zurück. Der Amplitudenfrequenzgang, also die Abhängigkeit der Ausgangsamplitude von der Eingangsfrequenz, ist in Abbildung 3a für das Beuger- (●) und das Streckersystem (▲) dargestellt. (Es sind nur Tiere mit relativ großer Kraftamplitude berücksichtigt, da sich Tiere mit geringer Kraftentwicklung schlechter auswerten lassen. Sie zeigen jedoch keine prinzipiellen Unterschiede.) Man erkennt bei beiden Teilsystemen einen deutlichen Abfall der Ausgangskraft oberhalb 0,5 Hz. Beim Beugersystem kommt noch ein geringer Abfall unterhalb 0,05 Hz hinzu. Für das Streckersystem ist dies nicht zu beobachten.

Die Absolutwerte der Kräfte schwanken von Tier zu Tier sehr stark. Diese großen Streuungen kommen nur unwesentlich durch morphologische Unterschiede zustande. Sie werden im wesentlichen durch spontane Variationen der Verstärkung des Regelsystems hervorgerufen (Bässler, 1972b). Neben den lang anhaltenden spontanen Verstärkungseinstellungen kann durch Beunruhigung des Tieres (z. B. Berührungsreize) eine meist kurzfristige Erhöhung der Verstärkung beider Teilsysteme erzielt werden. Eine Beziehung zwischen



**Abb. 2.** Verlauf der von beiden Muskeln erzeugten Kräfte bei sinusförmiger Eingangsfunktion verschiedener Frequenz. Die 5p-Linien sind jeweils punktiert eingezeichnet. EA: Eingangsamplitude

der Verstärkung und dem Aktivitätszustand eines Tieres ist wahrscheinlich (siehe auch Bässler, 1974). Um ein Maß für die Streuung der Meßwerte bei einem einzelnen Tier zu erhalten, ist aus den Standardabweichung der Einzeltiere die gewogene Standardabweichung berechnet und in Abbildung 3 angegeben worden. Diese erlaubt allerdings keine Abschätzung der Variationsbreite der Mittelwerte der einzelnen Tiere.

Die Bestimmung der Phasenverschiebung zwischen Eingangs- und Ausgangsfunktion ist in einfacher Weise nur möglich, wenn die Ausgangsfunktion ebenfalls sinusförmig ist. Dies trifft bei dem hier untersuchten

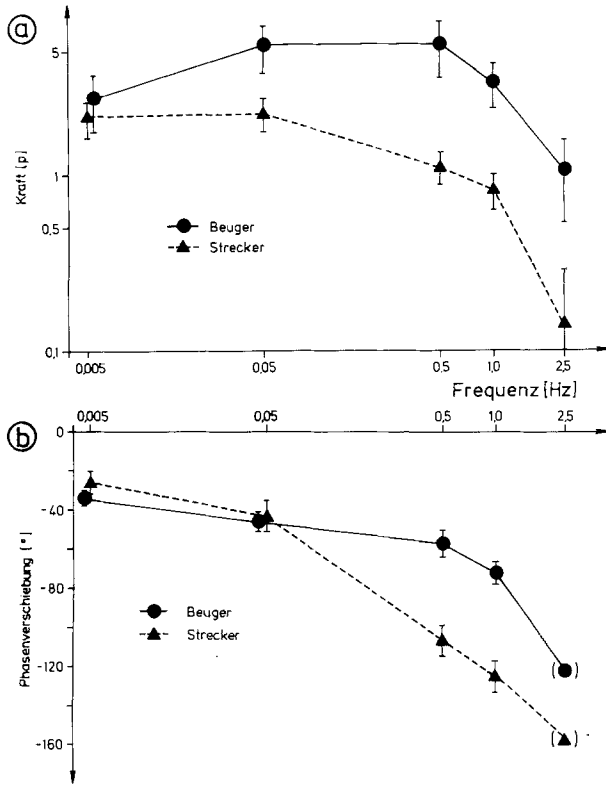


Abb. 3. a Amplitudenfrequenzgang, b Phasenfrequenzgang der beiden Teilsysteme

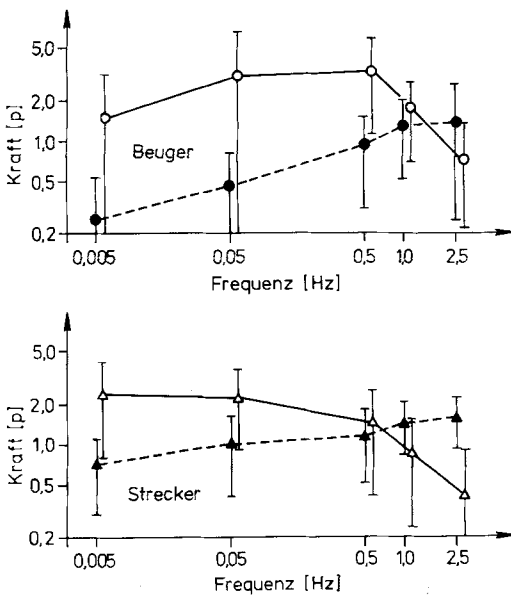


Abb. 4. Sinusantwort: Die Mittelwerte der Kraftminima (ausgefüllte Symbole) und der Kraftamplitude (offene Symbole) beider Teilsysteme in Abhängigkeit von der Frequenz der Eingangsfunktion. Die senkrechten Striche geben die Standardabweichung an

System nicht zu. Um dennoch ein quantitatives Maß zur Beschreibung der Phasenverschiebung zu erhalten, werden in Anlehnung an Bässler (1972a) als Bezugspunkte der Beginn von Schub und Zug an der Rezeptorsehne und der Beginn des Kraftanstieges von Beuger

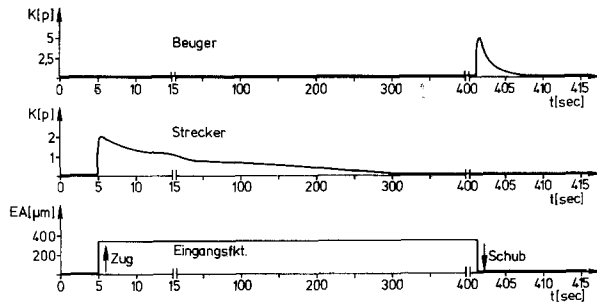
bzw. Strecker gewählt. Der so erhaltene Phasenfrequenzgang ist allerdings nicht ohne weiteres mit dem eines linearen Systems zu vergleichen. Der Phasenfrequenzgang vom Beuger- und Streckersystem ist in der Abbildung 3b dargestellt. Da ungefähr die Hälfte der Tiere bei einer Frequenz von 2,5 Hz beim Strecker bzw. beim Beuger keine meßbaren Reaktionsamplituden zeigen, kann bei diesen keine Phasenverschiebung ermittelt werden. Die aus den restlichen Messungen gebildeten Mittelwerte sind daher in Abbildung 3b eingeklammert. Dies gilt auch für entsprechende Fälle in späteren Abbildungen.

Wie schon oben erwähnt (Abb. 2b, c), zeigen beide Teilsysteme eine von der Eingangsfrequenz abhängige Mittelwertsverschiebung. In einer besonderen Versuchsreihe (7 Mittelbeine, 1 Hinterbein) wird deshalb die Mittelwertsverschiebung und der zugehörige Amplitudenfrequenzgang für eine Eingangsamplitude von 300 µm für Beuger und Strecker untersucht (Abb. 4). Als Maß für die Mittelwertsverschiebung wird der Wert der jeweiligen Minimalkraft verwandt. Beim Beuger zeigen die Einzelmesswerte für niedrige Frequenzen eine schiefe Verteilung (Kräfte kleiner als Null sind nicht möglich). Die in Abbildung 4 angegebenen Mittelwerte bei 0,05 und 0,005 Hz entsprechen deshalb nicht dem in diesen beiden Fällen bei Null liegenden Modalwert.

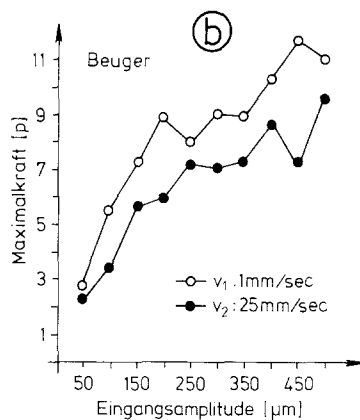
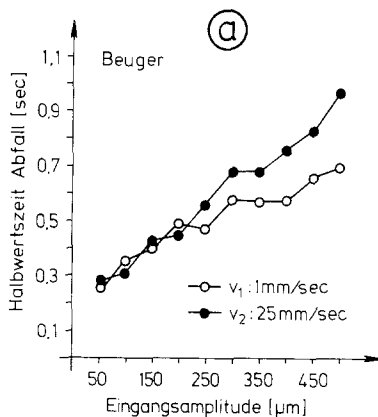
### 3.2. Antworten auf Stufenfunktionen

Die Stufenantworten wurden bei verschiedenen Amplituden (20 bis 500 µm) an 10 Tieren (7 Mittelbeine, 3 Hinterbeine) untersucht. Außer der Eingangsamplitude wurde auch die Anstiegsgeschwindigkeit der Stufe ( $v_1 = 1 \text{ mm/s}$ ,  $v_2 = 25 \text{ mm/s}$ ) variiert. Abbildung 5 zeigt für einen ausgewählten Fall ( $v = 25 \text{ mm/s}$ , Eingangsamplitude 350 µm) die Stufenantworten beider Teilsysteme. Auf Schub antwortet nur das Beugersystem, auf Zug nur das Streckersystem. Die vom Beuger entwickelte Kraft ist dabei wiederum ungefähr dreimal so groß wie die des Streckers. Wie aus Abbildung 5 hervorgeht, bleibt die bei Schub bzw. Zug an der Rezeptorsehne auftretende Kraft des Beugers bzw. Streckers nicht auf dem einmal erreichten Wert, sondern fällt mit der Zeit auf Null ab. Die Nullage ist beim Beuger früher erreicht als beim Strecker. Bei einigen Messungen fällt der Strecker auch nach sehr langer Zeit ( $t > 10 \text{ min}$ ) nicht auf den Nullwert ab, sondern stellt sich auf einen positiven, statischen Wert ein.

Zur quantitativen Erfassung dieser Stufenantworten werden vier Größen gemessen: a) die Totzeit, also die Zeit zwischen Beginn der Stufe und Beginn des Kraftanstieges; b) die Maximalkraft; c) die Halbwertszeit des ansteigenden Kurvenastes, also die Zeit, innerhalb der vom Beginn des Kraftanstieges an gerechnet



**Abb. 5.** Kraftverlauf bei stufenförmiger Reizung. (Man beachte den durch die Unterbrechung der Abszisse hervorgehobenen unterschiedlichen Zeitmaßstab in der Mitte der Abbildung)



**Abb. 6a und b.** Stufenantworten des Beugersystems. **a** Abfallshalbwegszeiten und **b** Maximalkraft bei verschiedenen Eingangsamplituden und zwei unterschiedlichen Anstiegsgeschwindigkeiten

der halbe Wert der Maximalkraft erreicht ist, sowie d) entsprechend definiert, die Halbwegszeit des abfallenden Kurvenastes. Während die Anstiegs- und die Abfallshalbwegszeit des Streckersystems sowie die Anstiegshalbwegszeit des Beugersystems unabhängig von der Größe der Eingangsamplitude sind, trifft dies für die Abfallshalbwegszeit des Beugersystems nicht zu. Abbildung 6a zeigt diese Abhängigkeit für Stufen niedriger ( $1 \text{ mm/s}$ ,  $\circ$ ) und höher ( $25 \text{ mm/s}$ ,  $\bullet$ ) Anstiegs-

geschwindigkeit. Mit zunehmender Eingangsamplitude nimmt die Abfallshalbwegszeit des Beugersystems in beiden Fällen zu. In Abbildung 6b ist für das Beugersystem in derselben Weise die Abhängigkeit der Maximalkraft von der Eingangsamplitude dargestellt. Erstaunlicherweise erhält man auf die stufenförmigen Eingangsfunktionen hoher Anstiegsgeschwindigkeit kleinere Maximalkräfte als auf die Stufen mit niedrigerer Anstiegsgeschwindigkeit. Aus Gründen der besseren Übersichtlichkeit sind in Abbildung 6 keine Streuungsmaße angegeben. Sie können jedoch einer späteren Arbeit (Cruse und Storrer, 1977) entnommen werden. Die Werte derjenigen Größen, die, wie oben erwähnt, nicht vom Wert der Eingangsamplitude abhängig sind, sind in Tabelle 1 dargestellt. Sie sind einer gesonderten Meßreihe (Eingangsamplitude  $350 \mu m$ ,  $v = 25 \text{ mm/s}$ ) entnommen. Der Vollständigkeit halber sind auch die zugehörigen Abfallshalbwegszeiten des Beugersystems angegeben.

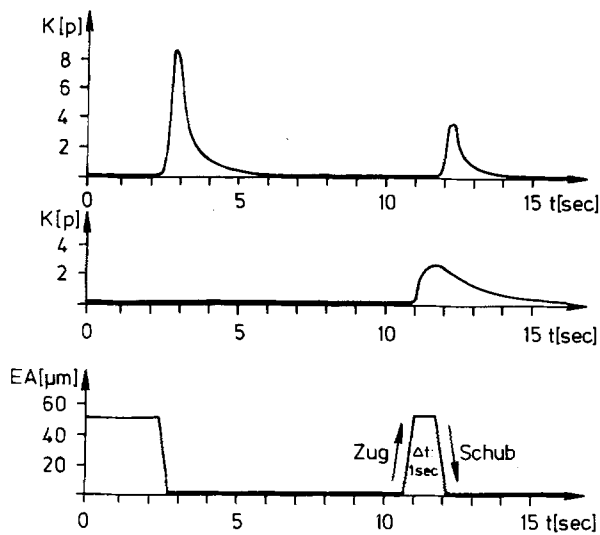
Abschließend soll noch erwähnt werden, daß bei einer stetigen Verminderung der Eingangsamplitude nahezu alle Tiere bei einer Stufe der Amplitude  $20 \mu m$  mit Kräften reagieren, die im Bereich der Meßgenauigkeit ( $\pm 100 \text{ mp}$ ) liegen.

### 3.3. Antworten auf Rechteck- und Nadelfunktionen

Eine Rechteckfunktion setzt sich aus zwei in einem bestimmten zeitlichen Abstand  $\Delta t$  aufeinanderfolgenden Stufenfunktionen mit verschiedener Richtung (Schub bzw. Zug) zusammen. Diese Zeit  $\Delta t$  wurde zwischen  $0,1 \text{ s}$  und  $30 \text{ s}$  variiert. Zur Untersuchung wurden 9 Mittelbeine und 5 Hinterbeine herangezogen. Bei einer mit Zug an der Rezeptorsehne beginnenden Rechteckfunktion antwortet das Streckersystem mit einer Stufenantwort. Auf den nachfolgenden Schub an der Rezeptorsehne reagieren beide Teilsysteme. Das Streckersystem antwortet mit einem schnellen Kraftabfall (siehe Abb. 7). Die Halbwegszeit des Abfalls beträgt im Mittel  $0,27 \text{ s}$  (Standardabweichung  $\pm 0,08 \text{ s}$ ) und ist somit wesentlich kleiner als die Abfallshalbwegszeit einer Stufenantwort. Das Beugersystem reagiert auf diesen Schubreiz mit einer Stufenantwort. Dabei zeigt sich, daß der Wert der Maximalkraft vom zeitlichen Abstand  $\Delta t$  zwischen Zug und Schub an der Rezeptorsehne abhängt. Diese Abhängigkeit wurde näher untersucht. In Abbildung 8a sind die Maximalkräfte der auf Schub erfolgten Beugerantwort einer typischen Messung (Eingangsamplitude:  $50 \mu m$ ;  $v = 1 \text{ mm/s}$ ) gegen die zwischen Zug und Schub an der Rezeptorsehne liegende Zeit aufgetragen. Aus der Abbildung ist ersichtlich, daß die Kraft des Beugers bei sehr geringen Zeiten zwischen Zug- und Schubreiz klein ist. Mit zunehmendem zeitlichem Abstand zwischen Zug und Schub an der Rezeptorsehne werden die

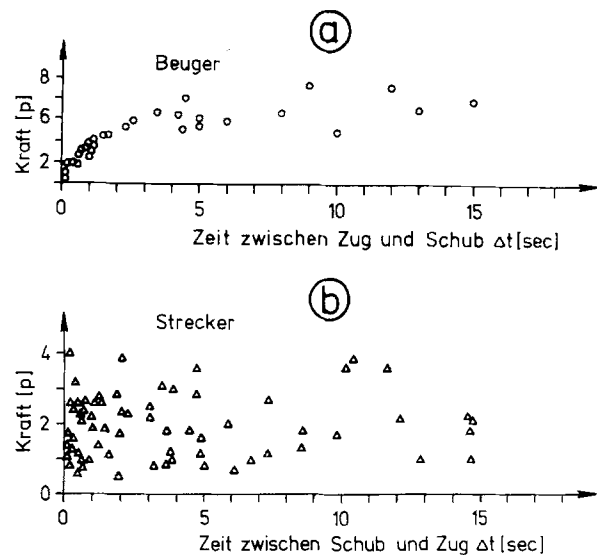
**Tabelle 1.** Die zur Beschreibung der Stufenantworten charakteristischen Werte (Eingangsamplitude 350  $\mu\text{m}$ )

	Beugersystem			Streckersystem		
	Mittelwert	Standardabweichung	Variationsbreite	Mittelwert	Standardabweichung	Variationsbreite
Totzeit (s)	0,053	$\pm 0,015$	0,03–0,09	0,044	$\pm 0,016$	0,02–0,07
Halbwertszeit	0,19	$\pm 0,08$	0,09–0,37	0,14	$\pm 0,09$	0,05–0,30
Anstieg (s)						
Maximalkraft (p)	8,3	$\pm 3,0$	3,0–17,5	2,4	$\pm 1,9$	0,5–7,2
Halbwertszeit	1,1	$\pm 0,9$	0,22–3,7	15,0	$\pm 14,5$	4,1–47,0
Abfall (s)						

**Abb. 7.** Die Antwort beider Teilsysteme auf eine Rechteckfunktion.  $\Delta t$ : Zeit zwischen Zug und Schub an der Rezeptorsehne

Beugerkräfte größer. Ist die Zeitdifferenz zwischen Zug und Schub größer als 5 s, so bleiben die Kräfte des Beugersystems konstant. Der Verlauf der Zunahme der Beugerkraft kann durch eine Exponentialfunktion angenähert werden. Die Halbwertszeit liegt bei diesem Tier bei etwa 1,0 s.

Um zu prüfen, ob die Antwort des Streckersystems eine entsprechende Abhängigkeit zeigt, wurden auch die Antworten auf mit Schub beginnende Rechteckfunktionen untersucht. Nach der Kraftentwicklung des Beugers auf Schub erfolgt auf Zug ein schneller Kraftabfall mit einer Halbwertszeit von 0,16 s (Standardabweichung  $\pm 0,06$  s). Gleichzeitig reagiert das Streckersystem mit einer Stufenantwort. Eine Abhängigkeit der Maximalkräfte dieser Streckerantwort von der Zeit zwischen Schub und Zug liegt, wie aus Abbildung 8b ersichtlich, im Rahmen der Meßgenauigkeit nicht vor.

**Abb. 8a und b.** Rechteckfunktionen: **a** Die Abhängigkeit der Maximalkraft des Beugers von der Zeit  $\Delta t$  zwischen Zug und Schub. **b** Die Abhängigkeit der Maximalkraft des Streckers von der Zeit  $\Delta t$  zwischen Schub und Zug

Ist die Zeit  $\Delta t$  sehr kurz, so kann man von einer Nadelfunktion sprechen (siehe Abschnitt 2). Die Antworten auf Nadelfunktionen der Amplitude 400  $\mu\text{m}$  wurden in einer gesonderten Meßreihe (8 Mittelbeine, 2 Hinterbeine) untersucht. Zur Darstellung dieser Ergebnisse ist in Abbildung 9 ein Tier mit relativ großer Verstärkung ausgewählt. Abbildung 9a zeigt die Antwort beider Teilsysteme auf mit Zug beginnende Nadelfunktionen. Das Streckersystem (mittlere Spur) zeigt eine kurzzeitige und sehr geringe Kraftentwicklung von maximal 1 p auf eine Nadelfunktion. Auch die in der oberen Spur dargestellte Antwort des Beugersystems läßt nur eine geringe Kraftentwicklung erkennen, die innerhalb einer halben Sekunde auf den Nullwert absinkt. Bei Nadelfunktionen, die mit einem Schub an der Rezeptorsehne beginnen (Abb. 9b), antworten Beuger und Strecker mit vergleichsweise große-

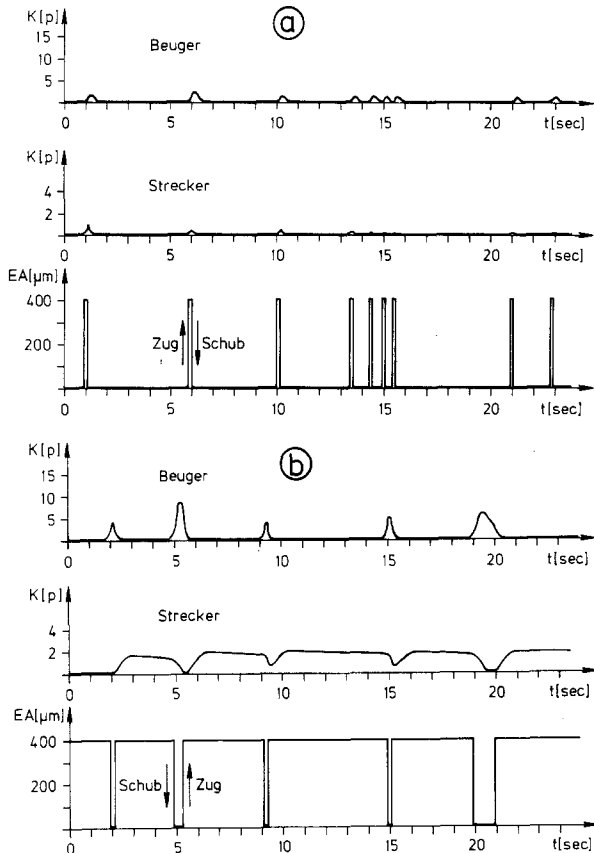


Abb. 9a und b. Antworten der beiden Teilsysteme auf Nadelfunktionen, die mit a Zug oder b Schub an der Rezeptorsehne beginnen

ren Kräften. Das Streckersystem (mittlere Spur) bleibt nach der ersten Nadelfunktion auf einem nahezu konstanten Niveau. Nur unmittelbar während der folgenden Nadelfunktionen erkennt man einen kurzen Abfall. Die Kraft steigt anschließend wieder auf den alten Wert an. Das Beugersystem (obere Spur) reagiert im Gegensatz dazu nur während und unmittelbar nach den Nadelfunktionen mit einer Kraftentwicklung.

### 3.4. Antworten auf Rampenfunktionen

Aus früheren Untersuchungen von Bässler (1972b) ergibt sich, daß das hier untersuchte System auch auf Eingangsfunktionen mit sehr geringer Steigung anspricht. Im folgenden sollen daher die Antworten auf Rampenfunktionen verschiedener Anstiegsgeschwindigkeit untersucht werden. Insgesamt wurden 3 Mittelbeine und 3 Hinterbeine untersucht. In Abbildung 10 ist der in einer typischen Messung erhaltene Kraftverlauf der beiden Muskeln in Abhängigkeit von der Stellung der Rezeptorsehne dargestellt. Bei einem Zug an der Rezeptorsehne reagiert nur das Streckersystem, bei einem Schub an der Rezeptorsehne nur das Beugersystem mit einer Kraftentwicklung. Nachdem die Eingangsfunktion ihren Extremwert erreicht hat, bleibt

die Rezeptorsehne 15 min in dieser Stellung stehen. Während dieser Zeit fallen die Kräfte wieder auf Null ab. Der Übersichtlichkeit halber sind diese abfallenden Kurvenäste in Abbildung 10 nicht eingezeichnet. Ähnlich wie bei der Stufenantwort werden vier Größen zur Beschreibung der Rampenantworten gemessen: die Totzeit, der Wert der Maximalkraft, die Halbwertszeit des ansteigenden Kurvenastes der Rampenantwort und die Halbwertszeit des nach Beendigung der Rampe abfallenden Kurvenastes.

Die Größe der Totzeit zeigt eine Abhängigkeit von der Geschwindigkeit der Eingangsfunktion. In Abbildung 11 sind die aus den Meßwerten berechneten Mittelwerte zusammen mit der Standardabweichung in Abhängigkeit von der Reizgeschwindigkeit doppelt logarithmisch aufgetragen. Man erkennt eine deutliche Abnahme der Totzeiten zu höheren Anstiegsgeschwindigkeiten. Die Werte des Beugersystems liegen dabei

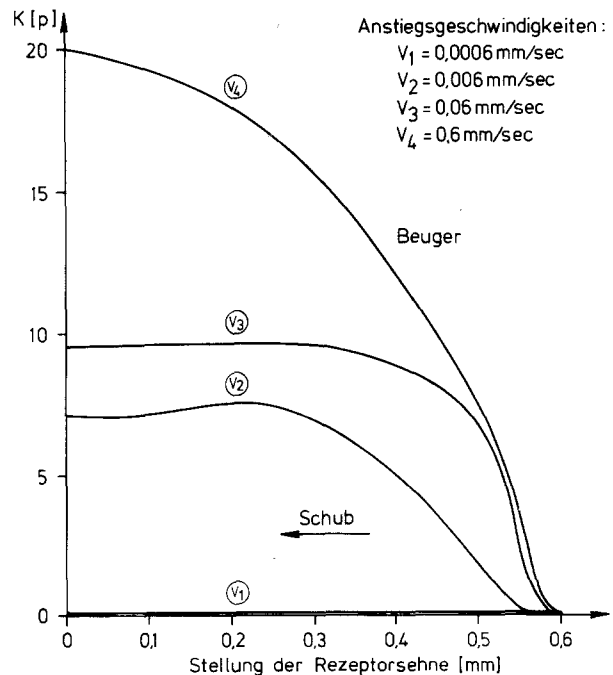
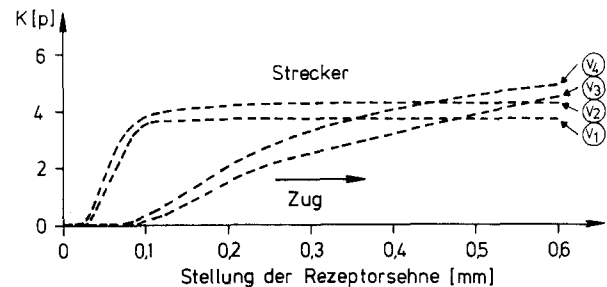


Abb. 10. Die erzeugten Kräfte des Beuger- (—) und des Streckersystems (---) in Abhängigkeit von der Stellung der Rezeptorsehne bei rampenförmigen Eingangsfunktionen unterschiedlicher Anstiegsgeschwindigkeit

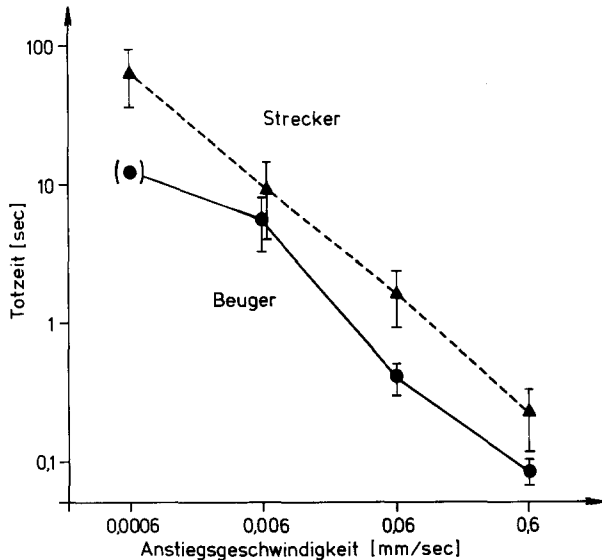


Abb. 11. Die Totzeit des Beuger- und des Streckersystems bei verschiedenen Anstiegsgeschwindigkeiten der Rampenfunktion. Die senkrechten Striche geben die Standardabweichung an

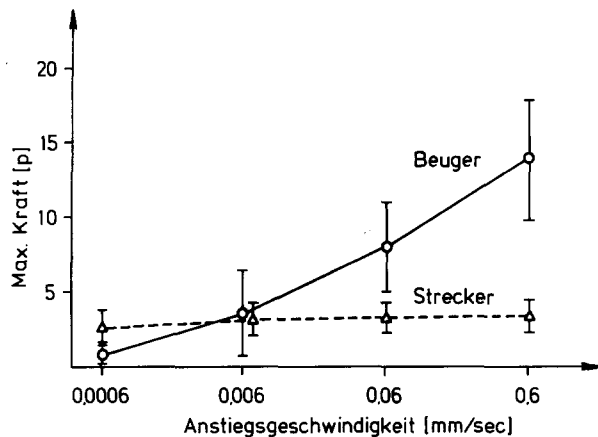


Abb. 12. Die Maximalkraft des Beuger- (○) und des Streckersystems (△) bei verschiedenen Anstiegsgeschwindigkeiten der Rampenfunktion. Die senkrechten Striche geben die Standardabweichung an

immer unter denen des Streckersystems. (Beim Beugersystem reagierte bei der Geschwindigkeit von 0,0006 mm/s nur ein Tier mit einer meßbaren Kraft. Der Wert ist deshalb in der Abbildung 11 eingeklammert.)

Wie der Abbildung 10 zu entnehmen ist, erreichen die Rampenantworten nur bei niederen Anstiegsgeschwindigkeiten ein Plateau. Bei höheren Geschwindigkeiten würden die Antworten der beiden Teilsysteme vermutlich ebenfalls ein Plateau erreichen, wenn die Rampendauer nicht aus morphologischen Gründen begrenzt wäre. Abbildung 12 zeigt die Werte der Maximalkräfte für das Beuger- und das Streckersystem. Während sie beim Streckersystem über den gesamten untersuchten Bereich etwa konstant sind,

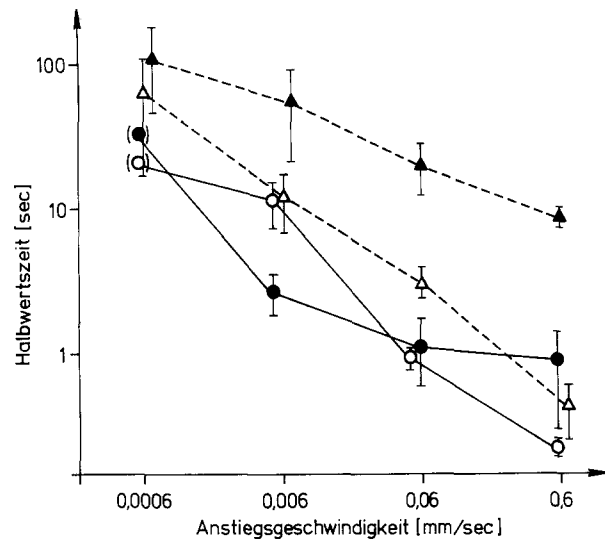


Abb. 13. Die Werte der Anstiegs- (○, △) und der Abfallhalbwegszeiten (●, ▲) des Beuger- (—) und des Streckersystems (---) bei verschiedenen Anstiegsgeschwindigkeiten der Rampenfunktion. Die senkrechten Striche geben die Standardabweichungen an

nehmen die Maximalkräfte beim Beugersystem zu kleineren Anstiegsgeschwindigkeiten hin ab.

Die Anstiegs- und Abfallhalbwegszeiten sind in Abbildung 13 zusammengefaßt dargestellt. Es zeigt sich, daß die Halbwegszeiten mit größer werdender Anstiegsgeschwindigkeit stark abnehmen. Bei der Anstiegshalbwegszeit könnte dies zum Teil daran liegen, daß wegen der begrenzten Rampendauer nicht alle Antworten ein Plateau erreicht haben. Für die Änderung der Werte der Abfallhalbwegszeiten kann dies nicht als Grund angeführt werden, da hier keine entsprechende Begrenzung vorliegt. Der Unterschied zwischen Anstiegs- und Abfallhalbwegszeit bei derselben Eingangsfunktion wäre damit jedoch wenigstens teilweise zu erklären.

Eine nähere Betrachtung der Stufenantworten unterschiedlicher Anstiegsgeschwindigkeit der Eingangsfunktion (siehe Abb. 6b) läßt vermuten, daß bei einer Erhöhung der Rampensteilheit die Maximalkraft der Rampenantwort abnimmt. Aus diesem Grund wurden in einer zusätzlichen Meßreihe die Antworten auf solche Rampen untersucht, deren Anstiegsgeschwindigkeit zwischen 0,1 mm/s und 25 mm/s liegt. Es wurden 5 Mittelbeine und 2 Hinterbeine verwandt. Abbildung 14 zeigt die dabei erhaltenen Maximalkräfte und die Totzeiten bei Beuger- und Streckersystem einer typischen Messung. Oberhalb von etwa 0,2 mm/s nimmt bei beiden Teilsystemen die Maximalkraft mit zunehmender Anstiegsgeschwindigkeit wieder ab. Wie aus den in Abbildung 11 dargestellten Werten schon zu erwarten war, nehmen auch die Totzeiten mit zunehmender Anstiegsgeschwindigkeit ab.



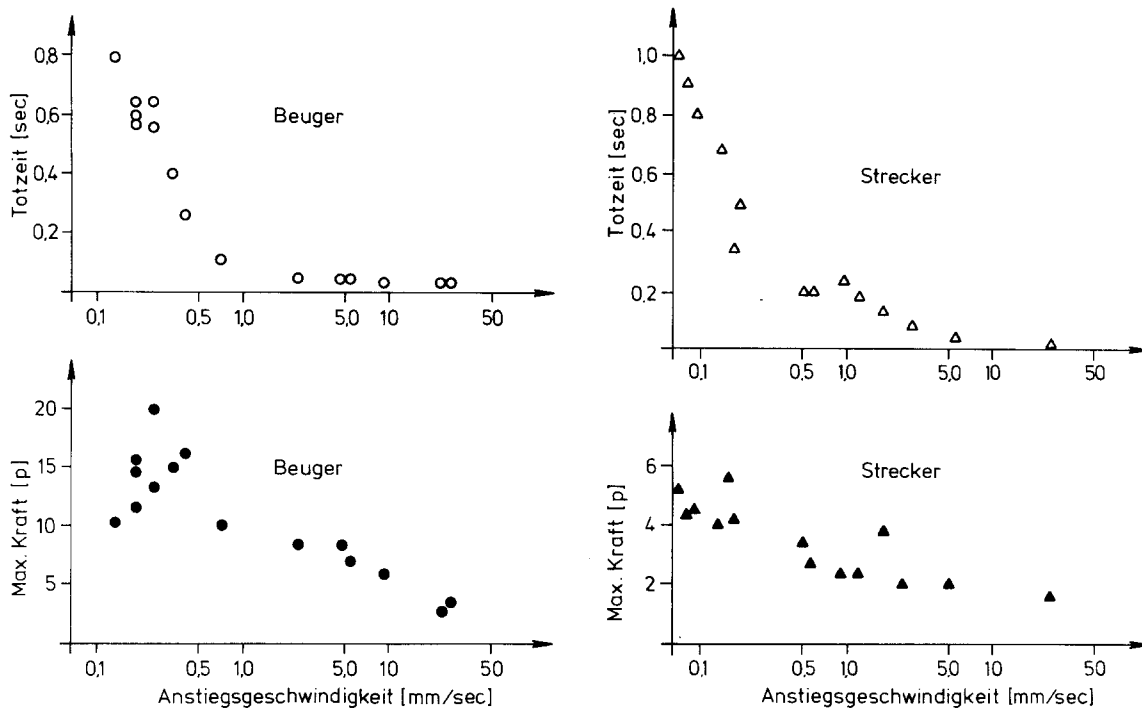


Abb. 14. Die Abhängigkeit der Totzeit und der Maximalkraft des Beuger- (○, ●) und des Streckersystems (△, ▲) von der Anstiegsgeschwindigkeit der rampenförmigen Eingangsfunktion

#### 4. Diskussion

Die Stufenantworten des Beuger- und Streckersystems (siehe Abb. 5) lassen sich durch die Exponentialfunktion

$$f(t) = f_0 \left( 1 - e^{-\frac{t}{\tau_1}} \right) e^{-\frac{t}{\tau_2}}$$

annähern. Mit den Begriffen der Systemtheorie können diese Stufenantworten daher als Antworten eines Systems beschrieben werden, das aus zwei hintereinandergeschalteten linearen Filtern erster Ordnung besteht. Die Zeitkonstante  $\tau_1$  beschreibt die Eigenschaft eines Tiefpaßfilters, die Zeitkonstante  $\tau_2$  die eines Hochpaßfilters. (Zusammen werden die Filter auch mit dem Begriff Bandpaßfilter bezeichnet.) Die Zeitkonstanten können aus den gemessenen Halbwertszeiten berechnet werden. Sie sind für die in Tabelle 1 dargestellten Werte in Tabelle 2 (Spalte 1) angegeben. Aus diesen Zeitkonstanten werden die für den jeweiligen Amplitudenfrequenzgang zu erwartenden Grenzfrequenzen berechnet (Tab. 2, Spalte 2). Die Grenzfrequenz ist definiert als die Frequenz, bei der sich die Asymptoten an den horizontalen und den abfallenden Ast des Amplitudenfrequenzganges schneiden. Vergleicht man die berechneten Werte mit den aus den Amplitudenfrequenzgängen abgeschätzten Werten (Tab. 2, Spalte 3), so zeigt sich, daß die oberen Grenz-

frequenzen (Tiefpaßfilter) für die beiden Teilsysteme im Rahmen der Meßgenauigkeit übereinstimmen. Die unteren Grenzfrequenzen (Hochpaßfilter) lassen sich aus den gemessenen Amplitudenfrequenzgängen der Abbildung 3a nicht ablesen, weil die Frequenzen der Eingangsfunktion nicht niedrig genug gewählt worden sind. (Niedrigere Frequenzen als 0,005 Hz waren aus versuchstechnischen Gründen nicht möglich.) Trotzdem stellt man zumindest für das Beugersystem einen deutlichen Widerspruch zwischen der aus der Stufenantwort berechneten und der aus dem Amplitudenfrequenzgang abgeschätzten unteren Grenzfrequenz fest.

Eine zumindest qualitative Aussage über das Verhalten beider Teilsysteme bei niedrigeren als den hier untersuchten Frequenzen kann man mit Hilfe der Rampenantworten machen. Eine Rampenfunktion läßt sich durch eine Sinusfunktion grob annähern, indem man auf den ansteigenden Ast einer Sinusfunktion eine Rampenfunktion gleicher Amplitude und gleicher Dauer legt. Mit dieser Methode wäre der langsamsten Rampe ( $v_1 = 0,0006$  mm/s) eine Frequenz von ungefähr 0,0005 Hz zugeordnet. Geht man davon aus, daß das System nicht auf Beschleunigung anspricht, so kann man aus der Rampenantwort (Abb. 12) entnehmen, daß beim Beugersystem der Amplitudenfrequenzgang spätestens bei einer Frequenz von 0,0005 Hz abfallen würde. Beim Streckersystem müßte dagegen bei Fre-

**Tabelle 2.** Vergleich der aus der Übergangsfunktion (Eingangsamplitude: 350  $\mu\text{m}$ ) berechneten mit den aus dem Amplitudenfrequenzgang (Eingangsamplitude: 300  $\mu\text{m}$ ) abgeschätzten Grenzfrequenzen

	Zeitkonstanten der Übergangsfunktion	Aus der Übergangsfunktion berechnete Grenzfrequenzen	Aus dem Amplitudenfrequenzgang geschätzte Grenzfrequenzen
Strecker: Anstieg	0,22 s	0,7 Hz	0,3–1,0 Hz
Beuger: Anstieg	0,4 s	0,4 Hz	0,3–1,0 Hz
Strecker: Abfall	22 s	0,007 Hz	$\leq 0,005$ Hz
Beuger: Abfall	1,5 s	0,1 Hz	$\leq 0,01$ Hz

quenzen dieser Größenordnung noch keine deutliche Verringerung zu erkennen sein. Demnach würde die untere Grenzfrequenz beim Beugersystem oberhalb 0,0005 Hz liegen, beim Streckersystem müßte sie vermutlich  $\leq 0,0005$  Hz sein. Dies bedeutet, daß bei beiden Systemen, wenn man die lineare Systemtheorie zu Grunde legt, die untere Grenzfrequenz im Widerspruch zu dem aus der Stufenantwort berechneten Wert steht.

Eine bessere Übereinstimmung der Systemantworten auf Sinus- und Stufenfunktionen läßt sich oft dann erreichen, wenn bei der Eingangsfunktion möglichst kleine Amplituden gewählt werden. Manche Nichtlinearität kann auf diese Weise eventuell umgangen werden. Solche Untersuchungen sind von Bässler et al. (1974) für sinusförmige Eingangsfunktionen durchgeführt worden. Die Ergebnisse bei kleinen Eingangsamplituden (100  $\mu\text{m}$ , 55  $\mu\text{m}$ , 15  $\mu\text{m}$ ) lassen beim Amplitudenfrequenzgang jedoch keine Veränderung der unteren Grenzfrequenz erkennen. Eigene Untersuchungen, bei denen mit einer Eingangsamplitude von 80  $\mu\text{m}$  der Amplitudenfrequenzgang bis zu einer Frequenz von 0,005 Hz ausgemessen wurde, bestätigen diese Ergebnisse. Der Unterschied zwischen den nach verschiedenen Methoden abgeschätzten unteren Grenzfrequenzen bleibt also auch bei Verwendung kleiner Eingangsamplituden bestehen. Die Diskrepanz zwischen der Stufenantwort und der unteren Grenzfrequenz des Amplitudenfrequenzganges beim Beugersystem könnte man auch dadurch umgehen, daß nicht die Sinusantworten, sondern umgekehrt die Stufenantworten für kleine Eingangsamplituden untersucht werden. Abbildung 6a zeigt, daß sich bei kleinen Amplituden der Eingangsstufe die Zeitkonstante des Hochpaßfilters verringert. Bei einer Eingangsamplitude von 50  $\mu\text{m}$  beträgt die Zeitkonstante  $\tau_2$  0,4 s. Die daraus berechnete untere Grenzfrequenz von 0,4 Hz weicht also noch mehr von dem aus dem Amplitudenfrequenzgang abgeschätzten Wert ab. Als Ursache für den Unterschied zwischen Stufenantworten und Ampli-

tudenfrequenzgang müssen somit nichtlineare Eigenschaften des Systems angenommen werden, die einer „Linearisierung“ durch Verwendung kleiner Eingangsamplituden nicht zugänglich sind. Auch die von der Frequenz abhängige Verschiebung der Mittelwerte der Sinusantworten (Abb. 2 und 4) läßt auf das Vorliegen nichtlinearer Eigenschaften im System schließen.

Eine grundlegende nichtlineare Eigenschaft ergibt sich auch aus den Stufenantworten. Beginnt man das Experiment in einem Zustand, in dem vom System keine Kraft erzeugt wird, so reagiert jedes Teilsystem nur auf Stufenfunktionen in einer Richtung. Das Beugersystem antwortet nur auf Schub, das Streckersystem nur auf Zug. Dies ist auf Grund der Tatsache, daß Muskeln durch Kontraktion Kräfte nur in einer Richtung erzeugen können, nicht anders zu erwarten. Die Muskeln wirken daher in beiden Teilsystemen wie Gleichrichter. Auf Grund dieser Eigenschaft können am Ausgang des Systems keine negativen Werte auftreten. (Im intakten Gesamtsystem, bei dem beide Muskeln mechanisch gekoppelt sind, ist die Wirkung der Gleichrichter aufgehoben.)

Die Gleichrichtereigenschaft wirkt sich auch auf die Form des Phasenfrequenzganges aus. Der Phasenfrequenzgang eines linearen Bandpaßfilters erster Ordnung müßte bei niedrigen Frequenzen eine Phasenverschiebung von  $+90^\circ$  (Hochpaßfilter), bei mittleren Frequenzen keine Phasenverschiebung und bei hohen Frequenzen eine Phasenverschiebung von  $-90^\circ$  (Tiefpaßfilter) besitzen. Die für die beiden Teilsysteme gefundenen Phasenfrequenzgänge der Abbildung 3b werden dieser Forderung jedoch nicht gerecht. Bei beiden Teilsystemen findet man bei allen Frequenzen negative Phasenverschiebungen. Diese Abweichung von der Form des Phasenfrequenzganges eines linearen Bandpaßfilters ist in erster Linie dadurch bedingt, daß wegen der Gleichrichtereigenschaften (aber auch wegen anderer Nichtlinearitäten) die Antwortfunktion starke Abweichungen von der sinusförmigen Eingangsfunktion zeigt. Wie schon erwähnt, lassen sich

deshalb die hier gemessenen Phasenbeziehungen nicht mit solchen vergleichen, die an linearen Systemen gemessen werden. Umgeht man aber die Gleichrichter-eigenschaft, indem man den Phasenfrequenzgang für die Summe der auf die Tibia einwirkenden Kräfte bestimmt, so stimmt dieser mit dem eines Bandpaßfilters überein (Cruse und Storrer, 1977).

Die eingangs diskutierte Diskrepanz zwischen den Stufenantworten einerseits und den Rampen- und Sinusantworten andererseits kann jedoch mit der Gleichrichterwirkung nicht erklärt werden. Sie könnte aber der Grund für die bei den Sinusantworten gefundene Mittelwertverschiebung sein. Ob diese Überlegungen auch quantitativ hinreichen, kann an dieser Stelle noch nicht entschieden werden.

Betrachtet man bei den Rampenantworten neben den bereits diskutierten Werten der Maximalkräfte auch die Halbwertszeiten, so zeigen sich hier weitere nichtlineare Eigenschaften. Bei linearen Systemen müßten die Anstiegs- und die Abfallhalbwertszeiten der Rampenantwort, sofern diese während der Dauer der Rampe ein Plateau erreicht hat, konstant sein und mit der Abfallhalbwertszeit der Stufenantworten übereinstimmen. Dies ist jedoch keineswegs der Fall. Vielmehr hängen beide Halbwertszeiten von der Anstiegsgeschwindigkeit der Rampen ab. Erstaunlich ist, daß die Abfallhalbwertszeiten ebenfalls eine Abhängigkeit von der Größe der Steigung der vorausgegangenen Rampe zeigen, obwohl die Eingangsfunktion während dieses Kraftabfalls in allen Fällen durch einen konstanten Wert dargestellt wird.

Eine weitere Nichtlinearität bewirkt, daß je nach Anstiegsgeschwindigkeit der Eingangsfunktion unterschiedliche Totzeiten auftreten (Abb. 11, 14). Als Antwort auf die langsamste Rampe wurde beim Streckersystem als Mittelwert eine Totzeit von 63 s gemessen. (Ob diese Werte ausschließlich auf Eigenschaften innerhalb des Systems zurückzuführen sind oder zum Teil auch dadurch bedingt sind, daß sehr geringe Kräfte nicht gemessen werden können, weil sie unterhalb der Genauigkeitsgrenze der Meßapparatur liegen, kann hier nicht entschieden werden.) Auch für diese Nichtlinearität kann die oben erwähnte Gleichrichtereigenschaft nicht verantwortlich sein.

Ebensowenig scheint die folgende Nichtlinearität sich auf bereits bekannte Eigenschaften des Systems zurückführen zu lassen: Die Maximalkraft der Rampenantwort nimmt mit steigender Anstiegsgeschwindigkeit der Eingangsfunktion zu, sofern die Antwort während der Dauer der Rampe ein Plateau erreichen kann (Abb. 12). Nach einer weiteren Erhöhung der Anstiegsgeschwindigkeit fällt die Maximalkraft oberhalb einer gewissen Anstiegsgeschwindigkeit trotz gleicher Eingangsamplitude wieder ab (Abb. 14). Ein solches Verhalten ist bei einem linearen System nicht zu erwarten. Hier würde vielmehr die Maximalkraft mit

der Anstiegsgeschwindigkeit zunehmen, auch wenn während der Dauer der Rampe kein Plateau erreicht wird.

Zusammenfassend kann über das hier untersuchte System folgendes gesagt werden: Die qualitativ dominierende Eigenschaft beider Teilsysteme ist ihre Hochpaßcharakteristik. Außerdem besitzen beide Teilsysteme Tiefpaßeigenschaften und Gleichrichterwirkung. Quantitative Vergleiche zeigen jedoch, daß der "Hochpaß" je nach Art der Eingangsfunktion stark variierende Eigenschaften aufweist. Für die Beschreibung der Systemantworten auf langsame Rampen und auf Sinusfunktionen niedriger Frequenz ist möglicherweise dieselbe nichtlineare Eigenschaft des Systems verantwortlich, während für die Antworten auf andere Eingangsfunktionen (Stufen verschiedener Anstiegsgeschwindigkeiten, Stufen verschiedener Amplitude) vermutlich andere Nichtlinearitäten angenommen werden müssen. Inwieweit die bei den unterschiedlichen Eingangsfunktionen zu Tage getretenen Systemeigenschaften durch ein geschlossenes Modell quantitativ beschrieben werden können soll in einer weiteren Arbeit (Cruse und Storrer, 1977) geklärt werden.

Bis jetzt wurde noch nicht diskutiert, ob sich die beiden bisher getrennt behandelten Teilsysteme gegenseitig beeinflussen. Die Antworten der beiden Teilsysteme auf Rechteck- und Nadelfunktionen haben gezeigt, daß ein Zug (Schub) an der Rezeptorsehne sich nicht allein auf das Streckersystem (Beugersystem) auswirkt. Auf eine Zugbewegung der Rezeptorsehne zu einem Zeitpunkt, bei dem die Kraft des Beugers noch nicht auf Null abgefallen ist, reagiert das Streckersystem erwartungsgemäß mit einer Stufenantwort. Das Beugersystem erfährt eine Beeinflussung, die zu einem schnellen Kraftabfall führt. Die Halbwertszeit des schnellen Abfalles der Beugerkraft (0,16 s) entspricht etwa dem Wert der Anstiegshalbwertszeit des Beugersystems (0,19 s). Im anderen Fall, also bei einem Schubreiz, bei dem das Streckersystem noch nicht auf Null abgefallen ist, erkennt man in der Abbildung 15 die entsprechende, umgekehrte Reaktion. Die Halbwertszeit des schnellen Kraftabfalls beim Streckersystem mißt im Mittel 0,27 s und ist somit fast doppelt so groß wie die Halbwertszeit dieses Systems beim Kraftanstieg. Hier zeigt sich also wieder ein nichtlineares Verhalten.

Weiterhin zeigt sich in Abbildung 15, daß sich die Maximalkraft des Beugers verringert, wenn man die Zeit  $\Delta t$  zwischen Zug und Schub an der Rezeptorsehne verkürzt. Diese Verminderung der Maximalkraft des Beugers bei kurz aufeinanderfolgenden Reizen (siehe auch Abb. 7 und 8a) könnte auf einen inhibitorischen Einfluß hindeuten. Damit ist gemeint, daß sich ein Zug an der Rezeptorsehne bei Rechteckfunktionen nicht nur in einem Kraftanstieg des Streckers, sondern auch in einer Verminderung der nachfolgenden Antwort des

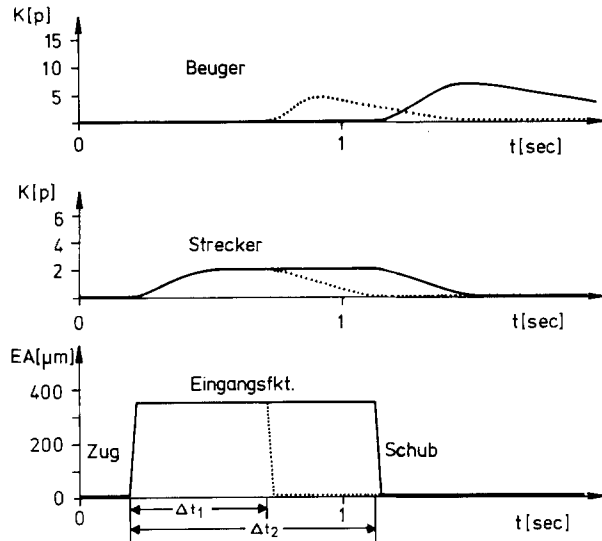


Abb. 15. Die Antworten der beiden Teilsysteme auf Rechteckfunktionen unterschiedlicher Zeit ( $\Delta t$ ) zwischen Zug und Schub (schematisch)

Beugersystems auf Schub an der Rezeptorsehne auswirkt. Es wäre denkbar, daß eine Hemmwirkung des Antagonisten in Form eines vom Strecker- zum Beugersystem führenden inhibitorischen Kanals vorliegt. Ein inhibitorischer Kanal in der anderen Richtung, also vom Beuger- zum Streckersystem, ist zum Verständnis der Antworten auf mit Schub beginnende Rechteckfunktionen nicht nötig. Wie aus der Abbildung 8b hervorgeht, ist hier kein entsprechender Einfluß gefunden worden. Dies wird durch die mit Schub an der Rezeptorsehne beginnenden Nadelfunktionen bestätigt (Abb. 9b), bei denen die Streckerkraft nach dem Zug an der Rezeptorsehne auf die auch bei Stufenfunktionen erreichten Werte ansteigt. Eine solche in Form von inhibitorischen Kanälen vermutete Hemmwirkung ist allerdings zur Erklärung des Verhaltens bei Rechteck- und Nadelfunktionen nicht unbedingt notwendig. Vielmehr können die erhaltenen Resultate auch ohne

entsprechende Querverbindungen allein durch die oben beschriebenen Eigenschaften der beiden Teilsysteme erklärt werden (Cruse and Storrer, 1977).

## Literatur

- Bässler, U.: Proprioceptoren am Subcoxal- und Femur-Tibia-Gelenk der Stabheuschrecke *Carausius morosus* und ihre Rolle bei der Wahrnehmung der Schwerkraftichtung. *Kybernetik* **2**, 168–193 (1965)
- Bässler, U.: Zur Regelung der Stellung des Femur-Tibia-Gelenkes bei der Stabheuschrecke *Carausius morosus* in der Ruhe und im Lauf. *Kybernetik* **4**, 18–26 (1967)
- Bässler, U.: Der „Kniesehnenreflex“ bei *Carausius morosus*: Übergangsfunktion und Frequenzgang. *Kybernetik* **11**, 32–50 (1972a)
- Bässler, U.: Der Regelkreis des Kniesehnenreflexes bei der Stabheuschrecke *Carausius morosus*: Reaktionen auf passive Bewegungen der Tibia. *Kybernetik* **12**, 8–20 (1972b)
- Bässler, U.: Vom femoralen Chordotonalorgan gesteuerte Reaktionen bei der Stabheuschrecke *Carausius morosus*: Messung der von der Tibia erzeugten Kraft im aktiven und inaktiven Tier. *Kybernetik* **16**, 213–226 (1974)
- Bässler, U.: Sensorische Innervation des Femur bei der Stabheuschrecke *Carausius morosus* (in Vorb.)
- Bässler, U., Cruse, H., Pflüger, H. J.: Der Regelkreis des Kniesehnenreflexes bei der Stabheuschrecke *Carausius morosus*: Untersuchungen zur Stabilität des Systems im inaktiven Tier. *Kybernetik* **15**, 117–125 (1974)
- Coillot, J. P., Boistel, J.: Localisation et description de récepteurs à l'étirement au niveau de l'articulation tibio-fémorale de la patte sauteuse du Criquet *Schistocerca gregaria*. *J. Insect Physiol.* **14**, 1661–1667 (1968)
- Cruse, H., Storrer, J.: Open loop analysis of a feedback mechanism controlling the leg position in the stick insect *Carausius morosus*: Comparison between experiment and simulation. *Biol. Cybernetics* **25**, 143–153 (1977)
- Storrer, J., Cruse, H.: Zur Regelung der Femur-Tibia-Stellung bei *Carausius morosus*. Kraftmessung am Flexor und am Extensor tibialis. In: *Proceedings of the Jurema 1975*, I. pp. 59–67, Muljevic, V. (ed.): Zagreb 1975

Eingegangen am 21. August 1976

Dr. J. Storrer  
 Prof. Dr. H. Cruse  
 FB Biologie der Universität Kaiserslautern  
 Postfach 3049  
 D-6750 Kaiserslautern  
 Bundesrepublik Deutschland