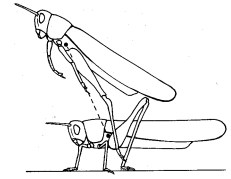


# Versuch M: Muskelphysiologie am Beispiel des Sprungmuskels der Heuschrecke (*Locusta migratoria L*)



Betreuer: v.Campenhausen  
Raum: 703

## 1. Versuchsziel

Das Ziel dieses Versuches ist es, praktische Erfahrungen zur Muskelphysiologie zu sammeln. Wir arbeiten am Nerv-Muskel-Präparat eines Arthropoden. Sie sollen in diesem Versuch:

- Muskelkontraktionen auslösen und die tetanischen Eigenschaften eines Muskels praktisch erfahren;
- eine Präparationstechnik kennenlernen. Es wird ein Nerv-Muskel-Präparat hergestellt, also Nerven frei präpariert und in situ elektrisch zur Auslösung von Muskelkontraktionen gereizt.
- den Umgang mit Dehnungsmeßstreifen zur Registrierung der Muskelspannung kennenlernen; und
- die Unterschiede der Innervation eines Insektenmuskels und eines Wirbeltiermuskels verstehen.

## 2. Theoretische Vorbereitung

### a) allgemein

Um einen Vergleich zwischen Arthropoden und Wirbeltiermuskeln vornehmen und die Versuchsergebnisse deuten zu können, bereiten Sie bitte folgenden Lehrbuch- und Vorlesungsstoff vor und machen Sie sich insbesondere mit folgenden Begriffen vertraut:

- Aufbau des Muskels: Muskelfasern, Muskelzellen, Myofibrillen, Sarkomere, Organisation der kontraktile Elemente, sarkoplasmatisches Retikulum
- Neuromuskuläre Wechselwirkungen: mono- und polyneuronalen Innervation, 'slow' und 'fast' Motoneurone, motorische Einheiten, Aktionspotentiale, Synapsen, motorische Endplatten, Transmitter, erregende und hemmende synaptische Potentiale
- Erregungsausbreitung: mono- und polyterminale Innervation, transversales tubuläres System, elektromechanische Kopplung
- Mechanik der Muskelkontraktion: Isotonische bzw. isometrische Kontraktion, Einzelzuckung, vollständiger und unvollständiger Tetanus, aktiver Zustand

In den Tabellen 1 und 2 im Anhang sind einige Eigenschaften der Muskeln zusammengefaßt.

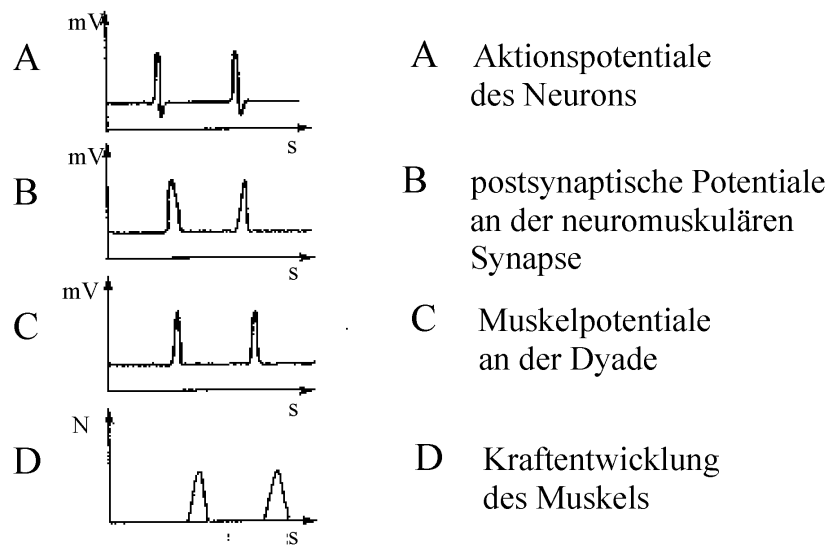
### b) speziell

#### b1) Nerv-Muskel-Präparat der Wanderheuschrecke

Der Sprungmuskel im Hinterbein (M. extensor tibiae=Strecker der Tibia) ist der größte und kräftigste Muskel der Wanderheuschrecke. Wie für Arthropodenmuskeln typisch wird er von zwei motorischen Neuronen (kurz: Motoneuronen) erregend innerviert: einem sogenannten 'schnellen' Motoneuron, dem FETi (= 'Fast' Extensor Tibiae Motoneuron) und einem sogenannten 'langsamen' Motoneuron, dem SETi (= 'Slow' Extensor Tibiae Motoneuron). Die Begriffe 'slow' und 'fast' besagen, daß sich der Muskel bei Erregung des einen Motoneurons **langsam** und stetig kontrahiert, während Aktivität des anderen Motoneurons **schnelle** Zuckungskontraktionen bewirkt (Abb. 1). Die Begriffe sagen nichts über die Leitungsgeschwindigkeit der Aktionspotentiale der beiden motorischen Neuronen im

peripheren Nerven aus! Ist nur das „fast“-System aktiv, so ist die Zuckungsamplitude des Muskels nur grob abstufbar, während bei Aktivität des „slow“-Systems eine Feinabstimmung möglich ist.

### FAST



### SLOW

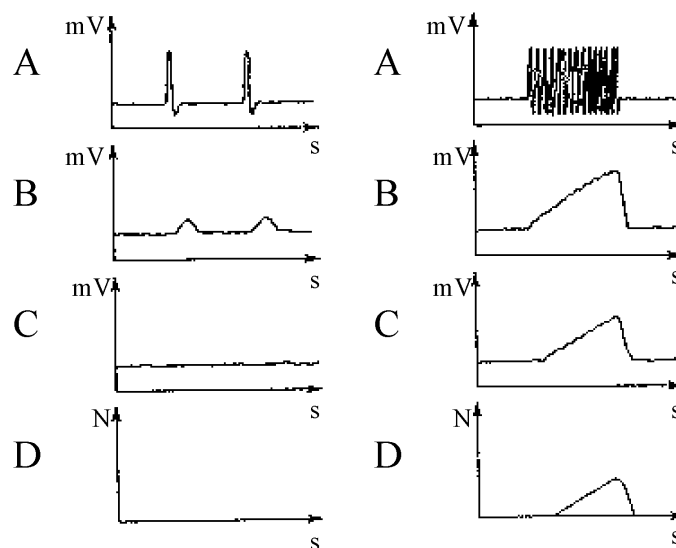


Abb. 1: Schematische Darstellung der Reaktion einer Muskelfaser auf die Reizung eines „fast“- bzw. eines „slow“-Neurons

Die Axone der beiden Motoneuronen verlaufen vom Metathorakal-Ganglion (hier liegen die Zellkörper) in zwei verschiedenen Nerven in die Peripherie zum Muskel. Das Axon des SETi-Neurons verläuft in Nerv 3b, das von FETi in Nerv 5. Dies macht es möglich, beide Nerven und damit beide Motoneuronen, getrennt zu stimulieren und so ihre unterschiedlichen Wirkungen auf den Extensormuskel zu beobachten und zu messen. Bei anderen Arthropodenmuskeln ist eine getrennte Reizung nicht so leicht möglich, da dort im allgemeinen 'fast' und 'slow' Axone in ein und demselben Nerven zum Muskel ziehen. Der Sprungmuskel wird außerdem noch von zwei modulatorischen Neuronen innerviert. Da diese jedoch für den Versuch keine Rolle spielen, soll hier nicht näher auf sie eingegangen werden.

Für die Art der Kontraktion des Extensor-Muskels ist entscheidend, welches der beiden Motoneuronen aktiv ist und in welchem zeitlichen Abstand einzelne Nervenimpulse

aufeinanderfolgen, d.h. mit welcher **Frequenz** die Neuronen aktiv sind. Deshalb sollen in diesem Versuch eines oder beide Motoneuronen künstlich durch Stimulation des jeweiligen Nerven (5 oder 3b) mit verschiedenen Reizfrequenzen erregt, und die sich dabei entwickelnde Muskelkontraktion gemessen werden. Zur Stimulation dient dabei eine bipolare Reizelektrode, die Reizpulse liefert ein Stimulator. Die Kontraktion wird mit Hilfe eines DMS-Transducers gemessen.

### **b2) Funktionsweise eines Dehnungsmeßstreifens (DMS-Transducer)**

Ein **Dehnungs-Meß-Streifen- Transducer** (DMS-Transducer) überträgt mechanische Veränderungen wie Kraft- oder Längenänderungen mit Hilfe eines Widerstandsdrahtes in elektrische Signale. Das Prinzip der Messung ist einfach: wird ein Widerstandsdraht gedehnt, dann wird er dünner und länger, und damit wird sein Widerstandswert größer. Nimmt der Draht seine ursprüngliche Länge und Form wieder an, so stellt sich auch der ursprüngliche Widerstandswert wieder ein. Häufig bestehen Dehnungsmeßstreifen aus auf Papier oder Pappe aufgeklebtem mäandrierendem Widerstandsdraht. Diese Anordnung wird dann auf einen sich dehnenden Körper aufgeklebt. Mit einem DMS-Transducer können sowohl Kräfte gemessen (isometrische Messung) als auch Längenänderungen aufgenommen werden (isotonische Messung). Im letzteren Fall wird ein sehr langer Dehnungsmeßstreifen verwendet, oder es wird ein Stab verwendet, der eine Längenänderung aufnimmt und den Meßstreifen dehnt.

### **c) Literatur:**

Allgemeine Literatur:

Eckert R, Randall D, Augustine G (1993) Tierphysiologie, 2. Aufl., Thieme-Verlag: Kapitel 10 Muskel und Bewegung (ganzes Kapitel), spezifisch aber S. 369-374, S. 390-405 und S. 407-412.

*oder besser:*

Eckert (2000) Tierphysiologie, 3. Aufl., Thieme-Verlag: Kapitel 10 Muskel und Bewegung Seiten 382-414

Für die, die es genauer wissen wollen: Spezielle Literatur:

Hoyle, G. 1978, Distribution of nerve and muscle fiber type in locus jumping muscle, J. Experimental Biol. 73, 205-233

### **3) Benötigte Materialien und Geräte**

- Stimulator, 2-Kanal-Schreiber (incl. 2 Schreiber-Anschlußkabel, 1 Adapter BNC-2xBanane, 1 BNC-Kabel (50 cm oder 100 cm), 1 Bananenkabel (50 oder 100 cm), Schreiberpapier)
- DMS-Transducer mit Verstärker
- Binokular mit Lampe
- Präparierschale mit Magnetklebeband, Beinklemmen
- 1 Paar Reizelektroden, Mikromanipulator
- Plastilin, Vaseline
- Becherglas, 2 Pasteurpipetten mit Gummihütchen, Fließpapier
- 2 feine Pinzetten, 1 Federstahlpinzette, 1 kleine Schere, Skalpell, Glashaken
- Heuschrecken-Ringerlösung
- Behälter für Glas- und Rasierklingenabfall
- Behälter für Eis
- Lineal

## Versuchstiere

Für den Versuch werden Wanderheuschrecken (*Locusta migratoria*) verwendet. Jede Gruppe sollte bemüht sein, den Versuch mit nur einem Tier durchzuführen. Falls bei der Präparation etwas schiefgeht, bitte die Betreuer zu Rate ziehen, wie weiterzufahren ist. Im Ausnahmefall kann dann ein zweites Tier zur Verfügung gestellt werden.

## 4) Versuchsaufbau

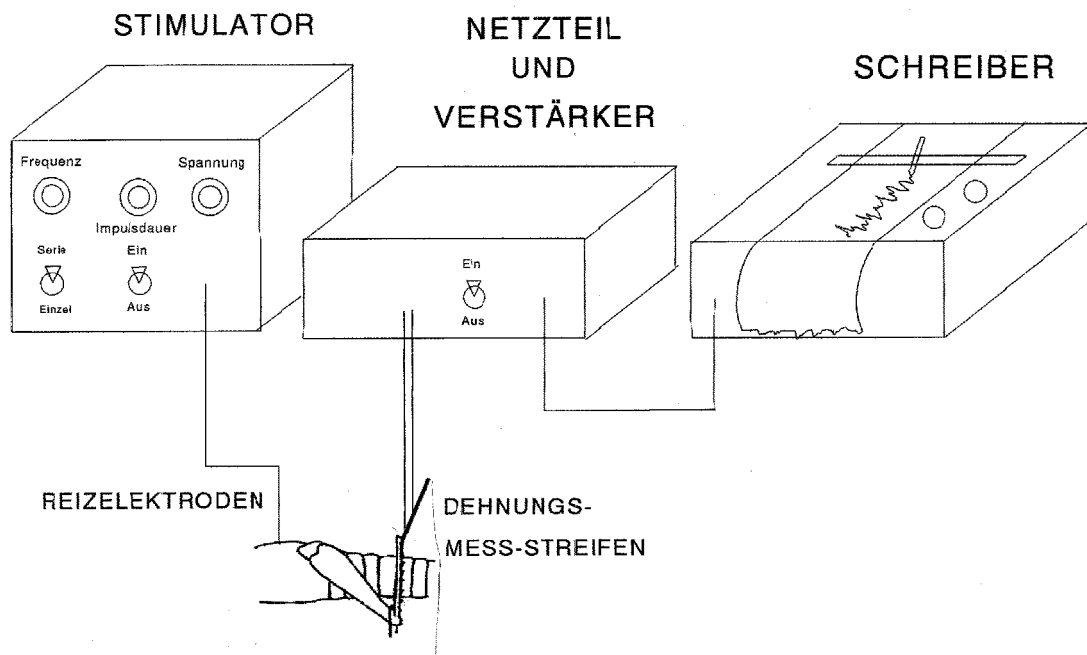


Abb. 2 Versuchsaufbau Insektenmuskulatur; BITTE BEACHTEN SIE: Schalten Sie zuerst das Gerät mit Netzteil und Verstärker ein und erst danach den Schreiber! Beim Abschalten der Geräte am Ende des Versuchs verfahren Sie bitte in umgekehrter Reihenfolge.

## 5) Präparation

### ACHTUNG!

Während des gesamten Versuchs ist darauf zu achten, daß das Präparat nicht austrocknet. Geben Sie ab und zu einige Tröpfchen Ringerlösung in die Operationsöffnung!

Die Präparation ist schwierig, aber auch für Anfänger durchaus machbar. Lassen Sie sich bei der Präparation Zeit! Gehen Sie vor, wie in den Punkten 1-13 beschrieben! Sie können sowohl durch zu vorsichtiges als auch durch zu forsches Präparieren ihren Erfolg beeinträchtigen.

1. Aus der Heuschreckenkolonie des Instituts wird zu Beginn des Versuchs ein adultes Tier entnommen.
2. Die Heuschrecke wird durch Kühlung betäubt. Dafür wird das Tier in einem verschlossenen Plastikröhrchen zu Beginn der Vorbesprechung in ein Kühlschrank auf Eis gelegt.

3. Das betäubte Tier wird aus dem Kühlschrank genommen und mit dem Rücken nach unten zwischen zwei Plastilinwülste in der Präparierschale geklemmt. Vorder- und Mittelbeine werden seitlich weggestreckt und mit Drahtspangen festgelegt.
4. Anschließend wird das Tier dekapitiert, indem man mit einer Schere die Verbindung zwischen Kopf und Thorax durchtrennt. Die Schnittwunde wird mit Vaseline abgedichtet. Außerdem werden nach Dekapitation die hinteren Abdomensegmente abgetrennt und der Darm mit einer Pinzette entfernt. Auch diese Schnittwunde wird mit Vaseline abgedichtet. Die Dekapitation wird aus zwei Gründen durchgeführt: a) Können nun die höheren Nervenzentren die folgenden Präparationsschritte nicht mehr wahrnehmen. b) Die Dekapitation beeinflusst die Funktion des Nerv-Muskel-Präparates nicht. Allerdings wird der Einfluß der Kopfganglien ausgeschaltet, welche durch Ansteuerung der metathorakalen Motoneuronen Willkürbewegungen auslösen können.
5. In die Plastilin-Wülste werden im Winkel von etwa 30 Grad zur Längsachse des Tieres passende Furchen gedrückt, in die die Hinterbeine eingepaßt werden. Die Femora müssen gut mit Plastilin und Drahtspangen festgelegt werden, das Femur-Tibia-Gelenk muß dabei allerdings frei bleiben. Die Drahtspangen dürfen nicht zu fest angedrückt werden, weil sonst eine Autotomie der Hinterbeine ausgelöst werden kann.
6. Der Metathorax wird durch Entfernen der sternalen Cuticula eröffnet (s. Abb.3). Man schneidet die Cuticula mit einer feinen Schere oder einem Skalpell. Bitte achten Sie auf eine flache Schnittführung!
7. Betrachten Sie das Körperinnere und identifizieren Sie Luftsäcke und Speicheldrüse. Diese Organe werden mit Pinzetten entfernt, um die Nerven freizulegen. Lassen Sie sich dabei Zeit! Wenn Sie nicht weiter wissen, lassen Sie sich die Einzelheiten von der Kursassistentin am Diskussionsbinokular erklären! Orientieren Sie sich anhand der im Kursraum hängenden Schaubilder! Nehmen Sie den Glashaken und orientieren Sie sich. Spülen sie immer wieder mit Ringer durch. Sie sehen entweder gleich oder nach einiger Zeit das Meso- und Metathorakalganglion als weißlich-beige, rundliche Masse in der Öffnung liegen. Von den Ganglien entspringen 5 Nerven. Versuchen Sie die 5 Nerven zu identifizieren. Die Nerven erkennen Sie an Ihrem Ursprungsort, dem Ganglion, und ihrem röhrenförmigen Verlauf. Die Nerven erscheinen glasig, durchsichtig. Ähnliches gilt für die Tracheen. Prüfen Sie genau, was Nerv und was Trachee ist. Sie können z.B. Nerven und Tracheen dadurch unterscheiden, daß die Nerven am Ganglion entspringen, die Tracheen aber nicht. Suchen sie spezifisch Nerv 5, den größten nach hinten wegziehenden Nerven (Abb. 3). Heben Sie diesen Nerven leicht mit dem Glashaken an (Vorsicht! nicht abreißen!!).

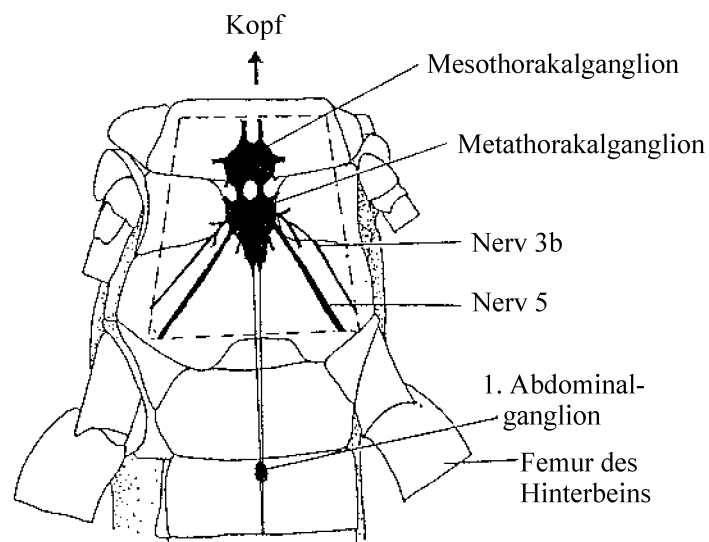


Abb. 3 Halbschematische Ventralansicht des Thorax einer Wanderheuschrecke. Die gestrichelte Linie gibt die Präparationsöffnung an. Die relative Lage der Ganglien sowie die metathorakalen Nerven 3b und 5 sind eingezeichnet.

8. Kontrollieren Sie, ob die Hakenelektroden einen Spitzenabstand von ca. 1 mm haben. Nun bringen Sie das am Mikromanipulator angebrachte Reizelektrodenpaar unter optischer Kontrolle in eine Position nahe des Nerven 5.

9. Mit Hilfe eines Glashakens wird der Nerv vorsichtig über beide Elektrodenhaken gelegt.

10. Zur Reizung sollte der Nerv mit den Elektroden etwas aus der Hämolymphe gehoben werden, damit nicht gleichzeitig andere Nerven und Muskeln gereizt werden. Er muß regelmäßig mit Ringer gespült werden oder in den Ringer eingetaucht werden, damit er nicht austrocknet. Stimulieren Sie Nerv 5 mit Einzelreizen von 1-2 ms Länge und für den Anfang 0.5 V. Sie sollten beobachten, daß sich die Tibia kurz und schnell streckt. Wenn nicht, Reizspannung in 0.5 V Schritten erhöhen und erneut probieren. Nicht über 5 V gehen!! Falls es nicht klappt, Kursassistenten zu Rate ziehen.

Machen Sie weitere qualitative Beobachtungen: reizen Sie repetitiv und beobachten Sie die Änderungen der Kontraktionsamplitude in Abhängigkeit von der Reizfrequenz. Sie können sehen, wie der Muskel tetanisiert.

11. Nach diesen Beobachtungen platzieren Sie den DMS-Transducer so, daß das distale Ende der Tibia dem unteren Ende des Transducer-Arms leicht aufliegt. Befestigen Sie ggf. den Transducerarm mit einem Faden an der Tibia.

12. Geben Sie jetzt zur Probe ein paar Reize und stellen Sie eine für den Schreiber sinnvolle Verstärkung der Kontraktionsstärke ein (bei niedriger Verstärkung beginnen!!).

13. Jetzt können die Messungen beginnen!

## 6. Versuchsdurchführung

### 6.1. Stimulation des FETi-Axons in Nerv 5

1) Bestimmen Sie zunächst unter Verwendung einer Reizfrequenz von 1 Hz und einer Reizdauer von 2 ms die Reizschwelle des Motoneurons, indem Sie die Reizamplitude von 0.5V ausgehend langsam erhöhen. Wie hoch ist die Reizschwelle?

Registrieren Sie die Kontraktionen mit dem Schreiber bei einer geeigneten Vorschubgeschwindigkeit.

2) Erhöhen Sie die Reizamplitude über die Reizschwelle hinaus. Gehen Sie aber nicht höher als 5V. Eine zu hohe Reizamplitude kann zu einer Autotomie des Beines führen! Wie hängt die Kontraktionsamplitude bei Reizung des FETi von der Reizamplitude ab und wieso?

3) Reizen Sie Nerv 5 nun repetitiv, d.h. mit Impulsfolgen verschiedener Frequenz. Wählen Sie dazu eine deutlich überschwellige Reizamplitude und eine Reizdauer von 2ms. Testen Sie mit 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 12, 15, 20, 25, 30, 40, 50, 60, 70, 80, ... Hz. Jeweils nur so lange stimulieren, bis die Spannung ein Plateau erreicht hat (einige Sekunden!). **Vorsicht:** je größer die Reizfrequenz und die Ermüdungserscheinungen während der Kontraktion sind, um so längere Pausen sind zwischen den Reizen erforderlich: ca. 30s-3min.

Registrieren Sie die Kontraktionen mit dem Schreiber bei einer geeigneten Vorschubgeschwindigkeit. Stoppen Sie den Papiervorschub zwischen den einzelnen Reizserien.

Was passiert mit den Einzelkontraktionen, wenn Sie die Reizfrequenz erhöhen? Bei welchen Frequenzen verschmelzen sie zum unvollständigen Tetanus (Papiervorschubgeschwindigkeit beim Schreiber wenn nötig erhöhen)? Ab wann bewirkt eine Steigerung der Frequenz keine Steigerung der maximalen Spannung mehr? Beenden Sie die Versuchsreihe, wenn sich die Kontraktionsamplitude trotz genügend langer Pausen über drei Frequenzwerte nicht mehr erhöht. Stellen Sie die Abhängigkeit der Kontraktionsamplitude von der Reizfrequenz graphisch dar. Beschriften und interpretieren Sie Ihre Ergebnisse.

4) Testen Sie nun, ob die Kontraktionsamplitude bei gegebener Reizamplitude auch von der Reizdauer abhängt. Verwenden Sie dazu eine relativ hohe Reizamplitude und Reizdauern von 2ms, 4ms, 6ms, 10ms und 12ms. Falls Sie keine Änderung sehen, erhöhen Sie die Reizamplitude und wiederholen Sie den Teilversuch. Warum wird eine Erhöhung der Kontraktionsamplitude mit längerer Reizdauer erwartet?

Wenn dieser Versuchsteil abgeschlossen ist und Sie noch Zeit und Interesse haben, können Sie noch folgenden Versuchsteil anschließen:

## **6.2. Stimulation des SETi-Axons in Nerv 3B**

HINWEIS: Aus zeitlichen Gründen wird es nicht möglich sein, daß diese Stimulation durchgeführt wird; dennoch bleibt es Voraussetzung für das Praktikum, daß auch die Theorie für diesen Teilversuch vorbereitet wird. Sie ist eine wichtige Grundlage für das Verständnis der Muskelfunktion.

Der Transducer wird wieder entfernt. Nerv 5 wird von den Reizelektroden heruntergehoben und die Elektroden werden zurückgefahren. Durchtrennen Sie Nerv 5 mit einer Schere.

Identifizieren Sie nun Nerv 3b (Abb. 3). Nerv 3 entspringt vor Nerv 5 seitlich am Metathorakalganglion und spaltet sich in 3 Äste (3 a, b und c). Der mittlere Ast zieht deutlich in Richtung Coxa. Dies ist 3b. Plazieren Sie Nerv 3b auf die Reizelektroden. Falls Sie Nerv 3b nicht finden, können Sie auch den gesamten Nerv 3 auf die Reizelektroden legen. In diesem Versuchsteil ist es eventuell nötig, Nerv und Elektroden mit Vaseline vom Rest des Tieres zu isolieren! Ziehen Sie im Zweifelsfalle die Kursassistenten zu Rate.

Plazieren Sie jetzt den Transducer wieder so wie in der Präparationsanleitung (Punkt 11) beschrieben. Nun können Sie mit den Messungen beginnen.

1) Verwenden Sie Einzelreize wie im ersten Teilversuch. Können Sie bei Einzelreizung eine Muskelspannung messen?

2) Stellen Sie nun eine Reizfrequenz von 50Hz und eine Pulsbreite von 2ms ein. Bestimmen Sie die Reizschwelle in Abhängigkeit von der Reizstärke. Wie bewegt sich die Tibia im Vergleich zu Versuchsteil 6.1?

3) Reizen Sie nun den SETi überschwellig und variieren Sie die Reizfrequenz zuerst in absteigender Richtung (20, 15, 10, 9, 8,... Hz) und anschließend in aufsteigender Richtung (20, 25, 30, 40, 50, 70, 100, 200, 300 Hz). Achten Sie hier bitte unbedingt darauf, daß Sie genügend Pausen zwischen den einzelnen Reizfrequenzen einlegen

## **7. Auswertung und Protokoll**

1. Zeichnen Sie ein Blockdiagramm des Versuchsaufbaus

2. Beantworten Sie die im Teil 6 gestellten und hier teilweise wiederholten Fragen.

- Wovon hängt die Reizschwelle bei Reizung des FETi bzw. des SETi ab?
- Erhöht sich die Kontraktionsamplitude bei Erhöhung der Reizamplitude wenn Sie den FETi oder den SETi reizen? Begründen Sie Ihren Befund.
- Stellen Sie in einem Diagramm die Abhängigkeit der Kontraktionsamplitude von der Reizfrequenz bei Reizung von FETi und bei Reizung von SETi dar. Beschriften und interpretieren Sie Ihre Ergebnisse
- Bei welcher Frequenz tritt bei Reizung des FETi unvollständiger Tetanus (Dauerkontraktion und Einzelzuckungen überlagert) bzw. vollständiger Tetanus (keine Einzelzuckungen mehr zu erkennen) auf?
- Warum sind Einzelreize bei Reizung des SETi ineffektiv?
- Welche Unterschiede treten in den Reaktionen bei Reizung des Nerven 5 bzw. 3b hinsichtlich der Einzelreizung, der Tetanus, der Kontraktionsgeschwindigkeit und der Kontraktionsstärke auf?

3. Diskussion: Diskutieren Sie Ihre Ergebnisse (ca. eine Seite). Gehen Sie nach dem unter 1.5 beschriebenen Muster vor. Nehmen Sie dabei insbesondere Bezug auf die im Teil 'Versuchsdurchführung' gestellten Fragen.

Falls Sie den Teilversuch 6.2. durchgeführt haben, erklären Sie mit Hilfe Ihrer Ergebnisse, warum die Heuschrecke mit dem SETi-Motoneuron die vom Extensormuskel entwickelte Kraft viel differenzierter steuern kann als mit dem FETi-Neuron. Bei welchen Verhaltensweisen wird Ihrer Meinung nach daher eher das eine oder das andere Motoneuron eingesetzt? Ist es denkbar, daß auch beide gleichzeitig aktiviert werden, und wenn ja, warum?

## **8) Übungsfragen**

1. Vergleichen Sie die unterschiedlichen Mechanismen der neuromuskulären Feinkontrolle bei Invertebraten und Vertebraten. Welche wichtigen Unterschiede gibt es?

2. Welche Gründe gibt es dafür, daß Insekten und andere Invertebraten keine aus vielen motorischen Einheiten aufgebaute Muskeln haben können wie Wirbeltiere?

3. Was ist ein mechanoelektrischer Transducer und wie funktioniert er?

4. Welche Ereignisse laufen bei der elektrischen Stimulation eines Nerven ab? Wieso kann man auf diese Weise überhaupt Axone erregen?

5. Welche Ereigniskette läuft nach der Stimulation des Nerven bis zur Kontraktion des Muskels ab? Wieso vergeht Zeit zwischen dem Stimulationspuls und dem Beginn bzw. dem Maximum der Kontraktion?



Tab. 1                    **Vergleich von quergestreiftem ("phasischem") Vertebraten- und Arthropodenmuskel**

MERKMAL	VERTEBRATA	ARTHROPODA
Innervierung eines Muskels	viele Motoneuronen (MN)	wenige Motoneuronen
Innervierung einer Muskelfaser	1 erregendes Motoneuron ("mononeuronal")	1 - 9 erregende Motoneurone 0 - 3 hemmende Motoneurone ("polyneuronal")
Motoneuron-Soma	zentral im Rückenmark, mit Dendriten	peripher in den Ganglien, ohne Dendriten
Synapsen pro MN	eine Synapse (=motorische Endplatte)	viele Synapsen ("multiterminal")
Transmitter	Acetylcholin (ACh)	L-Glutamat (Erregung) GABA (Hemmung)
Ionenkanäle in subsynaptischer Membran	Acetylcholin: $\text{Na}^+$ ( $\text{K}^+$ )	Glutamat: $\text{Na}^+$ ( $\text{K}^+$ )
Potentialfortleitung	aktiv	aktiv - passiv (Fast) passiv (Slow)
Ionen für Potentialfortleitung	$\text{Na}^+$	$\text{Ca}^{++}$ + ( $\text{Na}^+$ )
Übergang t-Tubuli zum SR	Triaden	Dynaden

Tab. 2                    **Vergleich Arthropodenmuskulatur mit Fast-Slow-Innervation**  
(Zahlenangaben für Sprungmuskel Locusta)

MERKMAL	FAST	SLOW
Mitochondrien	wenige kleine, außer	viele große
Muskelfaser	dick (90-145 $\mu\text{m}$ )	dünn (35-40 $\mu\text{m}$ )
transversale Tubuli	viele	wenig
Sarcoplasmatisches Reticulum (SR)	weit verzweigtes SR mit vielen Dyaden	sehr wenig SR und Dyaden
exzitatorische synaptische Vesikel	größer	kleiner (ca. 60%)
Membranpotential	negativer (z.B. -80mV)	weniger negativ (-65mV)
Antwort auf 1 MN-AP	großes EPSP (unterschwellig)	kleines EPSP
Facilitation (Bahnung)	gering oder fehlend	stark
Ermüdung	schnell	kaum
Enzyme	glykolytisch (außer Flugmuskeln) gering aerob	glykolytisch bis lipolytisch stark aerob
Kontraktion	kurz, kräftig (Anstieg und Abfall)	langsam