

Melnyk M, Gross S, Gollhofer A

# Unterschiede im Erholungsverhalten von M. gastrocnemius und M. soleus – eine Untersuchung mittels peripherer Nervenstimulation

*Differences in Regeneration Behavior of M. Gastrocnemius and M. Soleus – an Investigation using Peripheral Nerve Stimulation*

Institut für Sport und Sportwissenschaften, Albert-Ludwigs-Universität Freiburg

## ZUSAMMENFASSUNG

Muskuläre Ermüdung ist ein leistungslimitierender Faktor und kann darüber hinaus das intermuskuläre Zusammenspiel negativ beeinflussen und somit ein Grund für auftretende Sportverletzungen sein. Bisher gibt es kaum Studien, die mögliche intermuskuläre Unterschiede im Ermüdungs- und Regenerationsverhalten bestimmt haben. Daher war es das Ziel der Studie, den Einfluss muskulärer Ermüdung auf die Erregbarkeit des Motoneuronenpools des M. soleus (SOL) und M. gastrocnemius (GAS) mittels peripherer Nervenstimulation bei 14 gesunden Probanden ( $23 \pm 6,5$  J,  $172 \pm 5,5$  cm,  $71 \pm 3,2$  kg) zu untersuchen. Nach einer maximalen, isometrischen Ermüdung wurden die Reduktion der motorischen Aktivität und die Dauer der Regeneration in beiden Muskeln simultan eruiert. Die Bestimmung der Erregbarkeit des Motoneuronenpools beider Muskeln erfolgte anhand der H/M – Rekrutierungskurve des SOL. Ermüdungsspezifische Veränderungen wurden bei einer H-Reflexamplitude von 20%  $M_{\max}$  des SOL quantifiziert. In beiden Muskeln konnte eine signifikante Reduktion der H-Reflexamplitude nach der Ermüdung gemessen werden (SOL:  $67 \pm 15\%$ ; GAS  $61 \pm 21\%$ ). Im intermuskulären Vergleich zeigte sich kein signifikanter Unterschied ( $p = 0,136$ ). Im Gegensatz dazu fand sich für die Dauer der Regeneration eine signifikante Differenz zwischen beiden Muskeln. Während die Erregbarkeit des Motoneuronenpools des GAS bereits nach  $129 \pm 22$  Sek. wiederhergestellt war, erreichte der SOL erst nach  $167 \pm 34$  Sek. seinen Ausgangswert ( $p < 0,01$ ). Die vorliegenden Ergebnisse legen den Schluss nahe, dass beide Muskeln des M. triceps surae ein unterschiedliches Erholungspotential besitzen. Möglicherweise ist diese Divergenz auf das differente Muskelfaserspektrum des aus einer Mehrzahl von Typ I Muskelfasern bestehenden SOL und des GAS mit überwiegender Anteilen von Typ II Muskelfasern zurückzuführen.

**Schlüsselwörter:** H-Reflex, Muskelermüdung, Regeneration, M. soleus, M. gastrocnemius

## SUMMARY

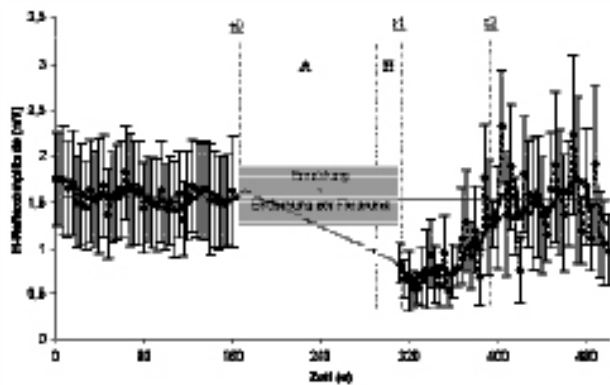
Muscle fatigue is a limiting factor for exercise performance which can adversely affect muscular interaction and may be a reason for sports injury. So far there is not sufficient knowledge about possible differences in fatigue resistance and regeneration behaviour between muscle groups. Therefore, the aim of the study was to compare the fatigue resistance and regeneration potential of different muscles using peripheral nerve stimulation. The effect of maximal isometric fatigue on the aforementioned parameters of the m. soleus (SOL) and m. gastrocnemius (GAS) was investigated in 14 subjects ( $23 \pm 6,5$  yrs,  $172 \pm 5,5$  cm,  $71 \pm 3,2$  kg). H-reflex measurements were made before and after muscle fatigue by performing isometric plantar flexion of the feet. Stimulus intensity of 20% of  $M_{\max}$  of the SOL was applied before fatigue in order to get the mean H-reflex amplitude of both the SOL and GAS muscle as control value. After the maximum isometric fatigue procedure, H-reflexes were elicited for several minutes by the same stimulus intensity used prior to fatigue. Maximum isometric fatigue resulted in significant reduction of the excitability of both motoneuron pools (SOL:  $67 \pm 15\%$ ; GAS  $61 \pm 21\%$ ). A comparison between SOL and GAS showed no statistical significance ( $p = 0,136$ ). The comparison of regeneration time revealed highly-significant differences between the SOL and the GAS muscles. Whereas the SOL H-reflex was recovered after  $167 \pm 34$  sec., the excitability of the GAS motoneuron pool was already restored after  $129 \pm 22$  sec. compared to control level ( $p < 0,01$ ). The present results provide evidence that there are major differences in the regeneration potential between the SOL and the GAS muscles. It is likely that the muscle fiber composition in both muscles may be responsible for the different regeneration capacity due to fact that the SOL contains type I muscle fibers to a great extent whereas the GAS has more type II fibers than type I fibers.

**Key words:** h-reflex, muscle fatigue, regeneration, m. soleus, m. gastrocnemius

## EINLEITUNG

Körperliche Leistungsfähigkeit ist in hohem Maße von der Ermüdungsresistenz der arbeitenden Muskulatur abhängig und stellt damit einen leistungslimitierenden Faktor für den Sport treibenden Menschen dar (1, 44). Dabei scheinen die Ermüdungstoleranz und das Erholungspotential eines Muskels erheblich von der Muskelfaserzusammensetzung beeinflusst zu werden (17, 42). Diese spezifische Muskelfaserstruktur kann durch spezielle Trainingsinterventionen in ihrer Zusammensetzung verändert wer-

den (3, 4). Ferner ruft die muskuläre Ermüdung eine Störung der Gelenkpropriozeption (41), eine Veränderung muskulärer Aktivitätsmuster bei komplexen Bewegungen (27) und ein Missverhältnis des Zusammenspiels zwischen Agonist und Antagonist (36) hervor, die im Wesentlichen für ligamentäre Verletzungen verantwortlich gemacht werden (24, 32). Abhängig von der Art und Dauer der sportartspezifischen Belastung (13, 30) werden zwei Arten der neuromuskulären Ermüdung genannt (13). Funktionsveränderungen an den motorischen Endplatten werden als periphere Ermüdung charakterisiert (43). Die zentrale Ermüdung



**Abbildung 1:** Zur Durchführung des isometrischen Ermüdungsprotokolls und der peripheren Nervenstimulation wurden die Probanden in der Messapparatur platziert. Sprung-, Knie- und Hüftgelenk befanden sich in dieser Versuchsanordnung in 90°-Stellung. Die Fußfixierung erfolgte über eine Snowboardbindung (a), während die Knieposition mit einer Stempelvorrichtung gesichert wurde (b).

wird hingegen auf die verminderte, willkürliche Aktivierung des Motoneuronenpools durch modulierenden Zugriff spinaler und supraspinaler Zentren zurückgeführt (10, 13). Diese zweite Form der Muskelermüdung tritt vor allem bei isometrischen Kontraktionsformen auf (6, 9, 10, 12, 22, 35) und kann durch die verringerte Erregbarkeit des Motoneuronenpools eines Muskels bei willentlicher Aktivierung mittels der peripheren Nervenstimulation quantifiziert werden (46).

Die Bestimmung der Erregbarkeit des Motoneuronenpools als Ausdruck der willkürlichen muskulären Aktivierung erlaubt eine fundierte Betrachtung des einzelnen Muskels hinsichtlich seiner funktionellen Leistungsfähigkeit (30). Unterschiede in der Leistungsfähigkeit hinsichtlich der Ermüdungsresistenz und des Erholungspotenzials zwischen synergistisch und/oder antagonistisch arbeitenden Muskeln könnte einen Erklärungsansatz für muskulär induzierte Leistungsunterschieden bei Sportlern erbringen. Daher war es das Ziel der Studie, das Ermüdungsverhalten und das Erholungspotenzial des M. soleus (SOL) und des M. gastrocnemius (GAS) als zwei synergistisch arbeitenden Vortriebsmuskeln vor und nach muskulärer Ermüdung mit Hilfe der peripheren Nervenstimulation zu bestimmen. Wir vermuten, dass Unterschiede im Erholungsverhalten zwischen dem SOL und GAS bestehen.

## STUDIENDESIGN

### Probanden

Die Untersuchungsgruppe setzte sich aus 14 männlichen Probanden zusammen ( $23 \pm 6,5$  J,  $172 \pm 5,5$  cm,  $71 \pm 3,2$  kg). Keiner der Probanden wies in der Vergangenheit orthopädische und/oder neurologische Erkrankungen auf. Zum Zeitpunkt der Messung waren alle Studienteilnehmer schmerzfrei, ausgeruht und standen unter keiner medikamentösen Therapie. Nach Aufklärung über die möglichen Risiken des Versuchs gaben alle Probanden ihre schriftliche Einverständniserklärung zum Versuchsprotokoll. Die Studie entsprach den Richtlinien der Deklaration von Helsinki und war von der Ethikkommission der Universität Freiburg genehmigt worden.

### Versuchsaufbau

Zur Messung nahmen die Probanden eine aufrechte Sitzposition ein. Beide Füße wurden mit einer Snowboard-Bindung auf einer Wippe fixiert und der Messstuhl so positioniert, dass das Sprung-, Knie- und Hüftgelenk einen 90° Winkel aufwies. Axial zur Verlaufsrichtung des Unterschenkels wurde das Knie durch einen Stempel von proximal fixiert, um während und nach der maximalen, isometrischen Ermüdung identische Gelenkpositionen des Knies, des Sprung- und Hüftgelenks zu gewährleisten (Abb. 1). Gleichzeitig diente diese rigide Vorrichtung der Reliabilität der H-Reflexmessung, da hierdurch ein bewegungsinduzierter Einfluss auf die H-Reflexmessungen durch etwaiges Verwackeln der Reizelektrode minimiert werden konnte.

### Muskuläre Ermüdung

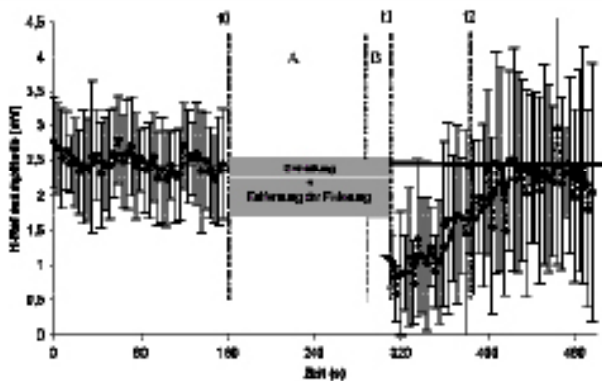
Zur Ermittlung des Erholungspotenzials des SOL und des GAS wurde ein maximales, isometrisches Ermüdungsprotokoll verwendet. Dazu saßen die Probanden in der Messvorrichtung und wurden aufgefordert, ihr individuelles, maximales Drehmoment über einen Zeitraum von 2 Minuten aufrecht zu erhalten. Zur besseren Belastungssteuerung wurde der Verlauf der Kraftkurve online aufgezeichnet und konnte somit den Probanden ein visuelles Feedback über die aufgebrachte Kraft geben. Die Kraft wurde mittels eines Drehmomentenaufnehmers detektiert, der in der Fußwippe implantiert war. Um eine maximale, isometrische Ermüdung des M. triceps surae zu generieren, wurde die Fußwippe von extern fixiert. Die Entfernung dieser Wippenfixierung nach der durchgeführten muskulären Ermüdung nahm bei jedem Probanden 30 Sekunden in Anspruch.

### Elektromyographie (EMG)

Die elektromyographischen Signale des SOL und des GAS wurden mit Hilfe einer bipolaren Elektrodenpositionierung (Inter-elektrodenabstand 2 cm; Ambu, Medicotest A/S, Dänemark) abgeleitet. Diese Anordnung war auf dem Muskelbauch im longitudinalen Verlauf der Muskelfasern aufgeklebt, während die Referenzelektrode mittig auf der ossären Struktur der Tibia platziert war. Vor der EMG-Messung wurden die betreffenden Hautstellen rasiert, aufgeraut und mit Alkohol entfettet. Eine resultierende Hautimpedanz von  $< 5$  k $\Omega$  wurde als ausreichend akzeptiert. Um mögliche Bewegungsartefakte zu verhindern, wurden zudem die EMG-Kabel mit Klebestreifen am Untersuchungsbein fixiert.

### Periphere Nervenstimulation

Mit Hilfe eines elektrischen Stimulators (Digitimer DS7, Herfordshire, Großbritannien) wurden die H-Reflexe durch eine auf dem N. tibialis in der Fossa poplitea platzierte Kathode (Stimulationselektrode, 2 cm Durchmesser) evoziert. Um ein Verrutschen der Reizelektrode zu vermeiden, war die Reizelektrode in eine speziell für diese Reizapplikation gebaute Styroporhalterung eingepasst. Die Anode (10,5 cm Durchmesser) war unterhalb des distalen Patellarandes positioniert. Die Reizkonfiguration entsprach einem Rechteckimpuls mit einer Reizdauer von einer Millisekunde. Der Interstimulusabstand betrug 4 Sekunden, um den Einfluss einer möglichen „post activation depression“ (13,46) auf die Messergebnisse zu verhindern. Die Dauer des Stimulationsprogramms erstreckte sich über einen Zeitraum von 6 Minuten und wurde vor und nach der muskulären Ermüdung durchgeführt.



**Abbildung 2:** Dargestellt sind die Veränderungen der H-Reflexamplitude des M. soleus (SOL) (a) und des M. gastrocnemius (GAS) (b) über den Messverlauf entsprechend der Kontrollbedingung, des Ermüdungszeitraum über 2 Minuten (A) und Entfernung der Fixierung (B; Dauer: 30 Sekunden) sowie des Erholungszeitraums. Jeder Messpunkt zeigt den Mittelwert mit der jeweiligen Standardabweichung der gesamten Probandengruppe. Die schwarze horizontal verlaufende Gerade zeigt die Mittelwerte vor der Ermüdung. Der Kurvenverlauf innerhalb der Mittelwertsdarstellung repräsentiert den gleitenden Durchschnitt über vier Messzeitpunkte.

### Messablauf

Der Messablauf bestand aus drei Messungen und dem o. g. Ermüdungsprotokoll. In der ersten Messung wurde die individuelle H/M-Rekrutierungskurve für den SOL der Probanden ermittelt. Durch die mittels der elektrischen Stimulation hergestellte Depolarisation der Ia-Nervenfaser zeigte sich im EMG eine biphasische Reflexantwort, die aus der motorischen Antwort (M-Welle) und dem H-Reflex besteht. Dabei ist die M-Welle das neuromuskuläre Korrelat der direkten Stimulation des Muskels über sein Motoneuron und tritt 5-10 ms nach der Stimulation auf (34). Dagegen zeigt sich der H-Reflex erst nach 30-40 ms und repräsentiert somit den monosynaptischen (spinale) Reflexbogen. Mittels der H/M-Rekrutierungskurve wurde die individuelle Reizstärke von 20% von  $M_{max}$  (46) des SOL für die sich anschließenden H-Reflexmessungen bestimmt. Danach folgte die zweite Messung, in der mit der festgelegten Reizstärke 20% von  $M_{max}$  des SOL die H-Reflexgröße des SOL und des GAS vor der Ermüdung simultan eruiert wurde. Nach durchgeführter muskulärer Ermüdung wurde mit gleicher Reizstärke erneut die H-Reflexgröße des SOL und des GAS ermittelt (3. Messung).

### Datenanalyse

Die H-Reflexe des SOL und GAS wurden mittels einer selbstentwickelten Analysesoftware (IMAGO, Labview basiert) aufgezeichnet und analysiert. Vor der Datenanalyse wurden die Muskelsignale bei einer Aufnahme Frequenz von 4 kHz vorverstärkt (SOL: 100fach; GAS: 200fach). Zur Bestimmung der Reduktion des Motoneuronenpools und des anschließenden zeitlichen Verlaufs der Regeneration wurde die H-Reflexamplitude beider Muskeln (peak to peak Abstand) als Kriterium für die Erregbarkeit des jeweiligen Motoneuronenpools analysiert.

### Statistische Analyse

Alle Daten sind als Mittelwert und Standardabweichung von 14 Probanden dargestellt. Für die Testung auf statistische Signifikanz hinsichtlich der H-Reflexveränderung wurde eine multivariate Varianzanalyse (MANOVA; 2 Muskeln · 3 Messzeitpunkte) durch-

geführt. Die Messzeitpunkte waren wie folgt definiert: vor Ermüdung ( $t_0$ ), nach Ermüdung ( $t_1$ , nach 30 Sekunden) und Erholung nach 2 Minuten ( $t_2$ ). Mittelwerte hinsichtlich der Veränderungen der Reflexamplitude sind auf das Ausgangsniveau normiert. Der Zeitpunkt der vollständigen Erholung war erreicht, wenn sich die Größe der Reflexamplitude nicht mehr signifikant von der Reflexamplitude des Ausgangsniveaus unterschied. Dieser Zeitpunkt wurde aus 4 Messzeitpunkten als gleitender Mittelwert berechnet. Der Vergleich der zeitlichen Erholung wurde mittels gepaartem t-Test eruiert. Das Signifikanzniveau wurde auf  $p < 0,05$  festgelegt.

### ERGEBNISSE

Im SOL sowie im GAS (Abb.2) wurden ähnliche Verläufe (vor Ermüdung ( $t_0$ ) – Ermüdung ( $t_1$ ) – Erholung nach 2 Minuten ( $t_2$ )) für die H-Reflexamplitude innerhalb des Messablaufs gefunden. In den Absolutwerten zeigten sich für alle getesteten Parameter signifikante Unterschiede ( $p < 0,001$ ). Bei der relativen Betrachtung zeigte sich im Zeitraum 30 Sekunden nach der maximalen isometrischen Ermüdung ( $t_1$ ) in beiden Muskeln eine signifikante Reduktion in der H-Reflexamplitude. Der SOL war um  $67 \pm 15\%$  ( $p < 0,01$ ) und der GAS um  $61 \pm 21\%$  ( $p < 0,01$ ) im Vergleich zum Ausgangsniveau ( $t_0$ ) reduziert. Im intermuskulären Vergleich fand sich jedoch keine statistische Differenz ( $p = 0,136$ ). Im Gegensatz dazu war jedoch die vollständige Wiederherstellung in beiden Muskeln unterschiedlich schnell ausgeprägt. Der SOL erreichte seinen Ausgangswert nach  $167 \pm 4$  Sek. während die Erregbarkeit des Motoneuronenpools vom GAS bereits nach  $129 \pm 22$  Sek. wiederhergestellt war. Damit zeigte der GAS eine signifikant schnellere Regeneration nach maximaler, isometrischer Ermüdung als der SOL ( $p < 0,01$ ).

### DISKUSSION

Die Ergebnisse der vorliegenden Studie weisen auf einen signifikanten Unterschied im Erholungsverlauf zwischen dem SOL und GAS hin. Während der SOL erst nach 167 Sekunden seinen Ausgangswert erreicht, ist die Regeneration des GAS um 38 Sekunden kürzer. Dagegen ist das Ausmaß der Reduktion nach der Ermüdung im intermuskulären Vergleich nicht divergent.

### Ermüdungsinduzierte Veränderungen

Die Höhe der signifikanten Reduktion der Erregbarkeit des SOL korrespondiert mit den Ergebnissen früherer Studien. So zeigten Kato et al. (22) eine 70-%ige Reduktion im Soleusmuskel nach einem maximalen Ermüdungsprotokoll. Ferner fanden Duchateau et al. (9) und Walton et al. (45) für den SOL eine um die Hälfte verkleinerte H-Reflexamplitude nach einer submaximalen isometrischen Belastung. Während der H-Reflex des SOL aufgrund seiner Funktion für das aufrechte Stehen und für die Lokomotion zu dem meist untersuchten Muskel zählt, finden sich sehr wenige Hinweise auf das Ermüdungsverhalten des GAS als weiteren Muskel des M. triceps surae in der Literatur.

Nur Moritani et al. (25) verglichen bisher gleichzeitig die Ermüdungsresistenz des GAS und des SOL. Sie wiesen eine größere Abnahme im GAS als im SOL nach maximalen Willküraktionen nach. Als Erklärung der Autoren (25) für diese Unterschiede wurde die unterschiedliche Muskelfaserzusammensetzung mit einer hö-

heren Anzahl von Typ II Fasern im GAS als im SOL als Ausdruck der unterschiedlichen Muskelmorphologie (33) und des damit divergenten Metabolismus (19) genannt.

Unsere Ergebnisse können die Befunde von Moritani et al. (25) mit dem Hinweis auf einen Zusammenhang zwischen Muskelfaserzusammensetzung und Ermüdungstoleranz nicht bestätigen. Neben einem differentiellen Ermüdungsprogramm könnte als ein weiterer möglicher Grund die Positionierung des Sprunggelenks angeführt werden (15,16), da in 90°-Stellung der GAS weniger ermüdet werden kann als der SOL (39). Darüber hinaus ist zu berücksichtigen, dass aus methodischen Gründen der Ermüdungsgrad beider Muskeln in unserer Studie erst nach 30 Sekunden gemessen werden konnte und somit keine exakte Aussage über den tatsächlichen Grad der Ermüdung gegeben werden kann. Dagegen kann der Einfluss einer trainingsinduzierten Veränderung des Muskelfaserspektrums (3,4) auf die ermüdungsbedingte Reduktion der H-Reflexamplitude weitgehend ausgeschlossen werden, da keiner der Probanden sportartspezifischen Leistungssport betrieb.

### Erholungszeit

Hinsichtlich des zeitlichen Verlaufs der Regeneration legen die vorliegenden Ergebnisse den Schluss nahe, dass sich der SOL signifikant langsamer erholt als der GAS. Dieser zeitliche Unterschied ist bisher ungeschrieben. Während für die Erholungszeit für den GAS keine Hinweise existieren, bewegt sich die Erholungsdauer des SOL im Bereich der bisherigen Literatur. Während Kato et al. (22) von einem Zeitfenster von 90-110 Sekunden berichten, fanden Duchateau et al. (9) und Abbruzzese et al. (2) eine Erholungszeit von fünf Minuten. Diese Unterschiede in Hinblick auf den zeitlichen Verlauf der Regeneration sind möglicherweise auf die unterschiedliche Qualität des Ermüdungsprotokolls zurückzuführen, wobei wahrscheinlich nicht die Intensität (% von MVC), sondern eher die Dauer der induzierten Ermüdung eine entscheidende Rolle spielt (10). Die schnellere Erholung des GAS gegenüber dem SOL war nicht zu erwarten. Basierend auf den Hinweisen bisheriger Studien, die im GAS einen signifikant höheren Gehalt an Typ II Muskelfasern als im SOL nachweisen konnten (8,12,33), wurde aufgrund der physiologischen Eigenschaften der Typ II Muskelfasern (1,7,42) eine längere Erholungszeit angenommen.

Eine dezidierte Erklärung für die schnellere Erholung des GAS gegenüber dem SOL kann aufgrund der in dieser Studie gewählten methodischen Zugangsweise nicht erbracht werden. Insbesondere die Beantwortung der Frage, ob die Ursache für die beobachteten differentiellen Erholungsprofile auf der neuronalen (6, 10, 13) oder eher auf der metabolischen Ebene (12,17,26,36,38) vor allem im Hinblick auf das unterschiedliche Muskelfaserspektrum zu finden ist, kann nicht beantwortet werden. Dieses Forschungsdefizit sollte in zukünftigen Studien bearbeitet werden.

### ZUSAMMENFASSUNG

Die vorliegenden Ergebnisse belegen, dass intermuskuläre Unterschiede hinsichtlich der Regenerationsfähigkeit nach einer muskulären Ermüdung bestehen. Basierend auf den vorliegenden Ergebnissen sind die intermuskulären Unterschiede möglicherweise auf eine differente Muskelfaserzusammensetzung zurückzuführen.

Darüber hinaus zeigt die Studie, dass die periphere Nervenstimulation eine wirkungsvolle Untersuchungsmethode für die Beur-

teilung von ermüdungsinduzierten Veränderungen des Motoneuronenpools darstellt. Dabei sollte jedoch nicht nur der metabolische Aspekt, sondern auch der Einfluss neuronaler Mechanismen wie die präsynaptische Inhibition (8,9,12,36,42,45), die reflektorische Hemmung der Motoneurone (6,14,30) sowie Einflüsse von höher gelegenen motorischen Zentren auf die Erregbarkeit des jeweiligen Motoneuronenpools berücksichtigt werden (5,18,23,28). Aufgrund der geringen Anzahl an Probanden und der Betrachtung von ausschließlich zweier Muskeln der unteren Extremität ist es jedoch nicht möglich eine allgemeine Betrachtung zu unterschiedlichen Erholungspotentialen von Muskeln abzuleiten.

*Angaben zu finanziellen Interessen und Beziehungen, wie Patente, Honorare oder Unterstützung durch Firmen: Keine.*

### LITERATUR

1. **ABERNETHY PJ, THAYER R, TAYLOR AW:** Acute and chronic responses of skeletal muscle to endurance and sprint exercise. A review. *Sports Med* 10 (1990) 365-389.
2. **ABRUZZESE M, MINATEL C, FAGA D, FAVALE E:** Testing for pre-synaptic and post-synaptic changes in the soleus H reflex pathway following selective muscle vibration in humans. *Neurosci Lett* 231 (1997) 99-102.
3. **ANDERSEN JL, KLITGAARD H, BANGSBO J, SALTIN B:** Myosin heavy chain isoforms in single fibres from m. vastus lateralis of soccer players: effects of strength-training. *Acta Physiol Scand* 150 (1994) 21-26.
4. **ANDERSEN JL, KLITGAARD H, SALTIN B:** Myosin heavy chain isoforms in single fibres from m. vastus lateralis of sprinters: influence of training. *Acta Physiol Scand* 151 (1994) 135-142.
5. **ANGULO-KINZLER RM, MYNARK RG, KOCEJA DM:** Soleus H-reflex gain in elderly and young adults: modulation due to body position. *J Gerontol A Biol Sci Med Sci* 53 (1998) 120-125.
6. **BALESTRA C, DUCHATEAU J, HAINAUT K:** Effects of fatigue on the stretch reflex in human muscle. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 85 (1992) 46-52.
7. **BIGLAND-RITCHIE BR, DAWSON NJ, JOHANSSON RS, LIPPOLD OC:** Reflex origin for the slowing of motoneurone firing rates in fatigue of human voluntary contractions. *J Physiol* 379 (1986) 451-459.
8. **BURKE RE, TSAIRIS P:** Anatomy and innervation ratios in motor units of cat gastrocnemius. *J Physiol* 234 (1973) 749-765.
9. **DUCHATEAU J, BALESTRA C, CARPENTIER A, HAINAUT K:** Reflex regulation during sustained and intermittent submaximal contractions in humans. *J Physiol* 541 (2002) 959-967.
10. **DUCHATEAU J, HAINAUT K:** Behaviour of short and long latency reflexes in fatigued human muscles. *J Physiol* 471 (1993) 787-799.
11. **DUCHATEAU J, LE BOZEC S, HAINAUT K:** Contributions of slow and fast muscles of triceps surae to a cyclic movement. *Eur J Appl Physiol* 55 (1986) 476-481.
12. **ESSEN B, JANSSON E, HENRIKSSON J, TAYLOR AW, SALTIN B:** Metabolic characteristics of fibre types in human skeletal muscle. *Acta Physiol Scand* 95 (1975) 153-165.
13. **GANDEVIA SC:** Spinal and supraspinal factors in human muscle fatigue. *Physiol Rev* 81 (2001) 1725-1789.
14. **GARLAND SJ, MCCOMAS AJ:** Reflex inhibition of human soleus muscle during fatigue. *J Physiol* 429 (1990) 17-27.
15. **GARLAND SJ, GARNER SH, MCCOMAS AJ:** Reduced voluntary electromyographic activity after fatiguing stimulation of human muscle. *J Physiol* 401 (1988) 547-556.
16. **GARNETT RA, O'DONOVAN MJ, STEPHENS JA, TAYLOR A:** Motor unit organization of human medial gastrocnemius. *J Physiol* 287 (1979) 33-43.
17. **GOLLNICK PD, KARLSSON J, PIEHL K, SALTIN B:** Selective glycogen depletion in skeletal muscle fibres of man following sustained

- contractions. *J Physiol* 241 (1974) 59-67.
18. GOULART F, VALLS-SOLE J, ALVAREZ R: Posture-related changes of soleus H-reflex excitability. *Muscle Nerve* 23 (2000) 925-932.
  19. GREENHAFF PL, SODERLUND K, REN JM, HULTMAN E: Energy metabolism in single human muscle fibres during intermittent contraction with occluded circulation. *J Physiol* 460 (1993) 443-453.
  20. HENNEMAN E, SOMJEN G, CARPENTER DO: Excitability and inhibability of motoneurons of different sizes. *J Neurophysiol* 28 (1965) 599-620.
  21. HUIJING PA, ADELERHOF AS, GIESBERGEN R, WOITTEZ RD, RIJNSBURGER WH: Triceps surae E.M.G. power spectrum changes during sustained submaximal isometric contractions at different muscle lengths. *Electromyogr Clin Neurophysiol* 26 (1986) 181-192.
  22. KATO T, TAKEDA Y, TSUJI T, KASAI T: Further insights into post-exercise effects on H-reflexes and motor evoked potentials of the flexor carpi radialis muscles. *Motor Control* 7 (2003) 82-99.
  23. KOCEJA DM, MARKUS CA, TRIMPLE MH: Postural modulation of the soleus H-reflex in young and old subjects. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 97 (1995) 387-393.
  24. MELNYK M, GOLLHOFER A: Submaximal fatigue of the hamstrings impairs specific reflex components and knee stability. *Knee Surg Sports Traumatol Arthrosc* 15 (2007) 525-532.
  25. MORITANI T, MURO M, KIJIMA A, GAFFNEY FA, PARSONS D: Electromechanical changes during electrically induced and maximal voluntary contractions: surface and intramuscular EMG responses during sustained maximal voluntary contraction. *Exp Neurol* 88 (1985) 484-499.
  26. MILLEDGE JS, HALLIDAY D, POPE C, WARD P, WARD MP, WILLIAMS ES: The effect of hypoxia on muscle glycogen resynthesis in man. *Q J Exp Physiol Cogn Med Sci* 62 (1977) 237-245.
  27. MOORE BD, DROUIN J, GANSNEDER BM, SHULTZ SJ: The differential effects of fatigue on reflex response timing and amplitude in males and females. *J Electromyogr Kinesiol* 12 (2002) 351-360.
  28. MYNARK RG, KOCEJA DM, LEWIS CA: Heteronymous monosynaptic Ia facilitation from supine to standing and its relationship to the soleus H-reflex. *Int J Neurosci* 92 (1997) 171-186.
  29. NARDONE A, ROMANO C, SCHIEPPATI M: Selective recruitment of high-threshold human motor units during voluntary isotonic lengthening of active muscles. *J Physiol* 409 (1989) 451-471.
  30. NICOL C, AVELA J, KOMI PV: The stretch-shortening cycle: a model to study naturally occurring neuromuscular fatigue. *Sport Med* 36 (2006) 977-999.
  31. NORDLUND MM, THORSTENSSON A, CRESSWELL AG: Central and peripheral contributions to fatigue in relation to level of activation during repeated maximal voluntary isometric plantar flexions. *J Appl Physiol* 96 (2004) 218-225.
  32. NYLAND JA, SHAPIRO R, STINE RL, HORN TS, IRELAND ML: Relationship of fatigued run and rapid stop to ground reaction forces, lower extremities kinematics, and muscle activation. *J Orthop Sports Phys Ther* 20 (1994) 132-137.
  33. OCHS RM, SMITH JL, EDGERTON VR: Fatigue characteristics of human gastrocnemius and soleus muscles. *Electromyogr Clin Neurophysiol* 17 (1977) 297-306.
  34. PALMIERI R, INGERSOLL C, HOFFMAN M: The Hoffmann reflex: Methodologic considerations and applications for use in sports medicine and athletic training research. *J Athl Train* (2004) 268-277.
  35. PATIKAS DA, BASSA H, KOTZAMANIDIS C: Changes in the reflex excitability during and after a sustained, low-intensity muscle contraction. *Int J Sports Med* 27 (2006) 124-130.
  36. PETERSEN N, MORITA H, NIELSEN J: Modulation of reciprocal inhibition between ankle extensors and flexors during walking in man. *J Physiol* 15 (1999) 605-619.
  37. PETTOROSSO VE DELLA TORRE G, BORTOLAMI R, AND BRUNETTI O: The role of capsaicin-sensitive muscle afferents in fatigue-induced modulation of the monosynaptic reflex in the rat. *J Physiol* 515 (1999) 599-607.
  38. PIEHL K: Glycogen storage and depletion in human skeletal muscle fibres. *Acta Physiol Scand Suppl* 402 (1974) 1-32.
  39. RATKEVICIUS A, MIZUNO M, POVILONIS E, QUISTORFF B: Energy metabolism of the gastrocnemius and soleus muscles during isometric voluntary and electrically induced contractions in man. *J Physiol* 507 (1998) 593-602.
  40. SALTIN B, HENRIKSSON J, NYGAARD E, ANDERSEN P, JANSSON E: Fiber types and metabolic potentials of skeletal muscles in sedentary man and endurance runners. *Ann N Y Acad Sci* 301 (1977) 3-29.
  41. SKINNER HB, WYATT MP, HODGDON JA, CONARD DW, BARRACK RL: Effect of fatigue on joint position sense of the knee. *J Orthop Res* 4 (1986) 112-118.
  42. STIENEN GJ, KIERS JL, BOTTINELLI R, REGGIANI C: Myofibrillar ATPase activity in skinned human skeletal muscle fibres: fibre type and temperature dependence. *J Physiol* 493 (1996) 299-307.
  43. TAYLOR JL, BUTLER JE, GANDEVIA SC: Changes in muscle afferents, motoneurons and motor drive during muscle fatigue. *Eur J Appl Physiol* 83 (2000) 106-115.
  44. TODD G, TAYLOR JL, GANDEVIA SC: Measurement of voluntary activation of fresh and fatigued human muscles using transcranial magnetic stimulation. *J Physiol* 551 (2003) 661-667.
  45. WALTON DM, KUCHINAD RA, IVANOVA TD, GARLAND SJ: Reflex inhibition during muscle fatigue in endurance-trained and sedentary individuals. *Eur J Appl Physiol* 87 (2002) 462-468.
  46. ZEHR P: Considerations for use of the Hoffmann reflex in exercise studies. *Eur J Appl Physiol* 86 (2002) 455-468.

**Korrespondenzadresse:****Dr. Mark Melnyk****Institut für Sport und Sportwissenschaften****Albert-Ludwigs Universität Freiburg****Schwarzwaldstraße 175****79117 Freiburg****E-Mail: mark.melnyk@sport.uni-freiburg.de**