

Martin Sust

Hillsche Gleichung und die Sportwissenschaft – 70 Jahre Hillsche Gleichung

HILL'S EQUATION AND SPORTS SCIENCE – 70 YEARS OF HILL'S EQUATION

Zusammenfassung

Die Geschichte der 1938 von Hill angegebenen Beziehung wird verfolgt. Diese Beziehung wird als ein Kraftgesetz im Sinne der Mechanik erklärt. Damit kann sie ein Teil Newtonscher Bewegungsgleichungen werden. Es wird möglich, ihren Gültigkeitsbereich besser einzuschätzen, Muskeln mit verschiedenen Faserzusammensetzungen zu beschreiben und die Muskelarbeit mit nervalen Prozessen zu koppeln. Dies sind Voraussetzungen, um sie in der Sportwissenschaft anzuwenden. Darüber hinaus liefert die Theorie noch Aussagen über die Auswirkungen verschiedener Fasertypen auf die Bewegung sowie die Änderung der Hillschen Größen in Abhängigkeit von der Temperatur.

Schlagworte: Hillsche Gleichung – Kraftgesetz – Muskelkraft

Abstract

We track the development of Hill's relation, postulated in 1938. This relation is interpreted as a force law in the mechanical sense. Thus, it can be used as a part of the Newtonian equations of motion. This enables us to better assess its range of validity, to describe muscles of different fibre type distribution, and to combine muscle mechanics with nervous processes. These are essential prerequisites for applying Hill's equation in sports science. Furthermore, the theory leads to information about the effect of different fibre types on movements and the variation of Hill's parameters against temperature.

Key words: Hill's equation – strength law – muscle strength

1 Vorbemerkungen

Aus der heutigen Sportwissenschaft ist die Hillsche Gleichung nicht mehr wegzudenken. Sie wird zur Analyse, Beschreibung und Optimierung von Bewegungen und Trainingsmethoden genutzt. Sie ist Gegenstand vieler Publikationen, wird in Vorlesungen gelehrt und in Praktika angewandt, ist in sportwissenschaftlichen Lehrbüchern zu finden und ist Bestandteil vieler Modelle. Dies war nicht immer so. Die Hillsche Gleichung – 1938 publiziert – ist erst in den siebziger, achtziger Jahren des vorigen Jahrhunderts in verschiedenen Versionen in die Sportwissenschaft eingezogen, vorher war sie fast ausschließlich Gegenstand physiologischer Betrachtungen und Publikationen. In dieser Zeit war sie eine heiß umstrittene Beziehung; es gab fast ebenso viele experimentelle Arbeiten, die sie zu bestätigen bzw. zu widerlegen schienen. Später haben sich im Bereich der Physiologie Schulen gebildet, die die

Entwicklung um die Hillsche Gleichung längerfristig mit nennenswerten personellen Ressourcen förderten (z. B. Amsterdam, Calgary). Im Bereich der Sportwissenschaft ist die Entwicklung anders verlaufen. Die Thematik der „Hillschen Gleichung“ wurde im Wesentlichen von Einzelpersonen bearbeitet. Die Entwicklung des Wissens um die Hillsche Gleichung in groben Zügen nachzuvollziehen und dabei die Entwicklung ihres Gültigkeitsbereiches, aber auch ihrer Einschränkungen klarer werden zu lassen, ist eine Absicht dieser Arbeit. Darüber hinaus sollen aber auch ihre möglichen Anwendungsfelder in der Sportwissenschaft deutlich gemacht und es soll zu deren Ausbau angeregt werden.

2 Vorgeschichte der Hillschen Gleichung

Die Arbeitsmethoden und die Fragestellungen der Muskelphysiologie des ausklingenden 19. und beginnenden 20. Jahrhunderts waren stark durch die 1836 und 1882 erschienenen Bücher „Mechanik der menschlichen Gehwerkzeuge“ der Gebrüder Weber (Weber & Weber, 1836) und „Mechanische Arbeit und Wärmeentwicklung bei der Muskelthätigkeit“ von A. Fick (Fick, 1882) beeinflusst. Die Physiologen suchten nach geeigneten Größen, mit denen die Kontraktionen von Muskeln beschrieben werden konnten, und nach Zusammenhängen zwischen diesen Größen. Zum Beispiel stellte Laulanié 1905 (Laulanié, 1913) die Geschwindigkeitsabhängigkeit des Wirkungsgrades fest, Gasser und Hill vermuteten 1923 einen Zusammenhang zwischen Kontraktionsgeschwindigkeit und entwickelter Muskelkraft (Gasser & Hill, 1923). Der 1922 vergebene „Nobelpreis für Physiologie oder Medizin“ ging zu gleichen Teilen an Otto Fritz Meyerhof „für seine Entdeckungen energetisch wichtiger Zyklen in biologischen Reaktionsketten (Verhältnis zwischen Sauerstoffverbrauch und Milchsäureproduktion im Muskel)“ und an Archibald Vivian Hill „für seine Entdeckungen auf dem Gebiet der Wärmezeugung der Muskeln“. Fenn und Marsh veröffentlichten 1935 einen Zusammenhang zwischen Kontraktionsgeschwindigkeit und Muskelkraft (Fenn & Marsh, 1935). Dieser oder die dazu gehörige experimentelle Absicherung scheinen Hill nicht überzeugt zu haben, denn er arbeitete intensiv weiter an diesem Problem. Seine Arbeitsmittel waren neben den damals üblichen (z. B. Kymographen) selbst entwickelte Temperaturmessverfahren mit bis dahin nicht erreichten Genauigkeiten. Es gelang ihm 1938 einen Zusammenhang zwischen der von einem Muskel bewegten Last L und der Kontraktionsgeschwindigkeit v zu finden und zu publizieren (Hill, 1938, S. 161). Diese Beziehung

$$(1) \quad (L + a) * (v + b) = (f_{iso} + a) * b$$

wird heute im Allgemeinen Hillsche Gleichung genannt. Dabei sind f_{iso} , a und b muskelspezifische positive Konstanten.

3 Ableitung der Gleichung in der Hillschen Arbeit von 1938

Am 3. August 1938 akzeptierte die naturwissenschaftliche Reihe der renommierten englischen Zeitschrift „Proceedings of the Royal Society“ die Arbeit von A. V. Hill „The heat of shortening and the dynamic constants of muscle“ (Hill, 1938). Die

Publikation erfolgte auf 29 Seiten im Band 126. Die Arbeit ist in drei Abschnitte geteilt. Der erste beschreibt die entwickelten Messverfahren, im zweiten wird die Beziehung abgeleitet, die heute die Hillsche Gleichung genannt wird, und im dritten werden die viskösen und die elastischen Eigenschaften gereizter Muskeln beschrieben. Die im ersten Abschnitt angegebene Versuchsanordnung (Hill, 1938, S. 141) lässt klar erkennen, dass der Froschmuskel *m* so in einem Dewargefäß gelagert wurde, dass er sein Eigengewicht nicht gegen das Erdschwerefeld bewegt (siehe Abb. 1). An einem Ende war er noch mit dem Knochen *P* in Verbindung, am anderen Ende wirkte die Kraft der Last *L* über *h* und *k* auf den Muskel. Der Reiz wurde über die Klemme *q* eingeleitet. Die Elektroden zur Temperaturmessung sind mit *n* bezeichnet.

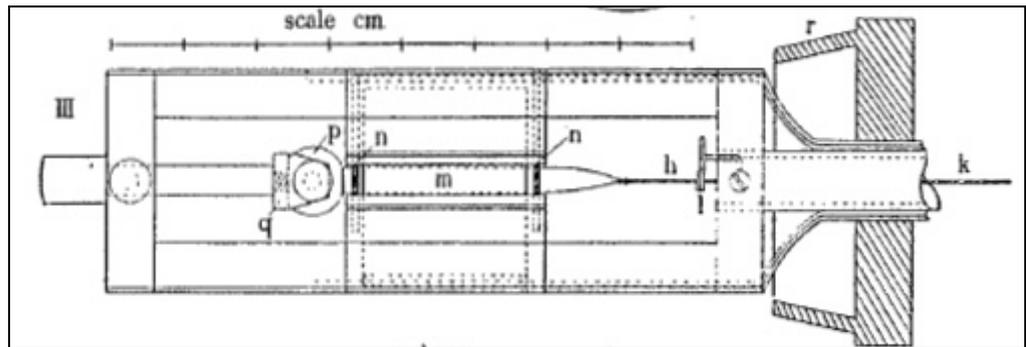


Abb. 1: Kopie der Darstellung der Hillschen Versuchsanordnung

Für die Sportwissenschaft ist der zweite Abschnitt besonders wichtig. In der Sprache der heutigen Schulphysik lassen sich die Details wie folgt beschreiben: Zum Ersten stellte Hill die Energiebilanz eines gereizten Muskels auf. Er stellte fest, dass nach Reizung des Muskels nicht sofort eine Kontraktion einsetzte, sondern eine gewisse Zeit verging, in der der Muskel eine „Aktivierungswärme“ *A* entwickelte. Diese Wärme war nach den Hillschen Messungen durch eine konstante Zahl zu beschreiben. Des Weiteren fand Hill, dass während der konzentrischen Muskelkontraktion eine zusätzliche Wärme W_{kon} freigesetzt wurde, die proportional zur bewegten Strecke *x* der Last *L* war. Durch Einführen eines Proportionalitätsfaktors *a* ergab sich daraus $W_{kon} = ax$. Außer diesen beiden thermodynamischen Energien berücksichtigte Hill noch eine mechanische Energie, die potentielle $E_{pot} = Lx$, die der Last *L* als Folge der Muskelkontraktion zugeführt wurde. Deswegen notierte Hill als Energiebilanz:

$$(2) \quad E_{\text{gesamt}} = E_{\text{thermodyn}} + E_{\text{mechanisch}} = A + a * x + L * x .$$

Darüber hinaus entging Hill ein wichtiger Zusammenhang beim Experimentieren nicht: Die Leistung *P*, die ein Muskel freisetzt, erweist sich proportional zur Differenz

zwischen der isometrischen Maximalkraft f_{iso} und der Last L . Damit konnte ein Proportionalitätsfaktor b eingeführt werden, sodass die Beziehung

$$(3) \quad P = b * (f_{iso} - L)$$

für die Leistungsabgabe P eines Muskels formuliert werden konnte. Hill berücksichtigte nun noch die Definition der Leistung

$$(4) \quad P = \frac{dE}{dt} ,$$

sodass aus den durch Messungen gewonnenen Beziehungen unter Verwendung der Definition der Geschwindigkeit V als Ableitung des Weges nach der Zeit die Gleichungskette

$$(5) \quad \frac{dE}{dt} = a * V + L * V = b (f_{iso} - L) = P$$

und damit eine der Originalformen der Hillschen Gleichung folgte

$$(6) \quad (L + a) * (V + b) = (f_{iso} + a) * b .$$

Da die rechte Seite dieser Beziehung sich ausschließlich aus Konstanten zusammensetzte, konnte eine neue Konstante c eingeführt werden

$$(7) \quad c = (f_{iso} + a) * b$$

und damit konnte die Hillsche Gleichung in der Form geschrieben werden, wie sie Sportstudierende heute häufig kennen lernen:

$$(8) \quad (L + a) * (V + b) = c .$$

Die Ergebnisse von Untersuchungen an einem Muskel mit sieben verschiedenen Lasten L_1, \dots, L_7 hat Hill in der folgenden Abbildung (Abb. 2) durch $^\circ$ dargestellt.

Die durchgezogene Linie hat er als Hyperbel bestmöglicher Anpassung gefunden.

Die in den letzten Beziehungen aufgetretenen Konstanten a , b und c beschreiben die Hyperbel nach Gleichung (8) und damit auch die Eigenschaften des untersuchten Muskels.

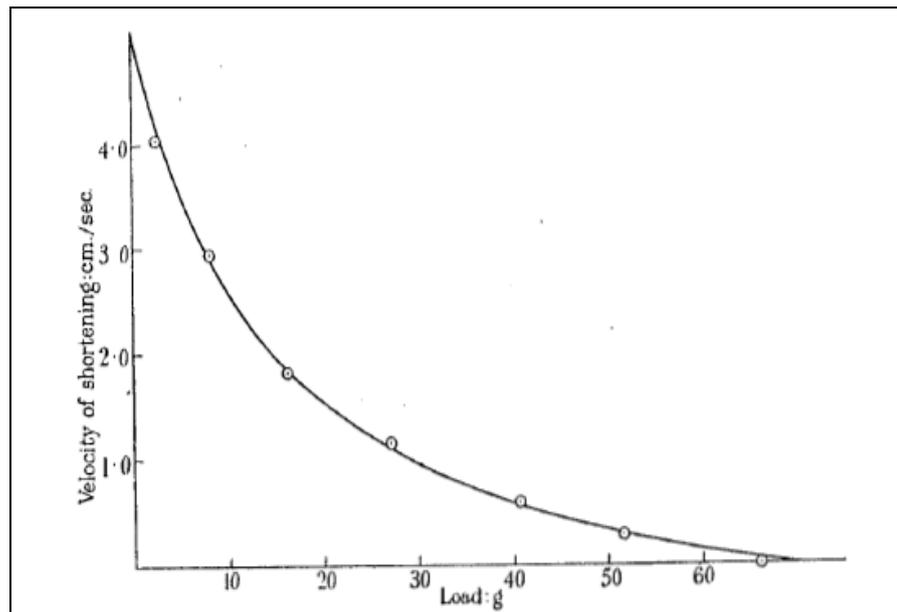


Abb. 2: Ergebnisse von sieben Hillschen Untersuchungen (°) mit angepasster Hyperbel (entnommen aus Hill, 1938, S. 177)

4 Probleme mit der 1938er Hillschen Gleichung

4.1 ... aus experimenteller Sicht

Experimentelle und theoretische Aussagen zum Zusammenhang zwischen Kraft und Geschwindigkeit von Kontraktionen sind in der Folgezeit beginnend mit einer Arbeit von Katz im Jahre 1939 (Katz, 1939) bis zu Hills letztem Werk 1970 „First and last experiments in muscle mechanics“ (Hill, 1970) unter verschiedenen speziellen Arbeitsbedingungen zu unterschiedlichen muskulären Strukturen gemacht worden:

- *verschiedene Lebewesen:*

Frosch, z. B. Hill, 1938
 Kröte, z. B. Hill, 1949
 Ratte, z. B. Ritchie, 1954
 Katze, z. B. Close & Hoh, 1967

- *verschiedene Muskeln:*

Extremitätenmuskulatur, z. B. Wilkie, 1950
 Zwerchfell, z. B. Ritchie, 1954
 Herz, z. B. Sonnenblick, 1962

- *verschiedene Strukturen:*

Sarkomere, z. B. Hill, 1970
 Muskelfasern, z. B. Gordon, Huxley & Julian, 1966
 isolierte Muskeln, z. B. Hill, 1938

- *verschiedene Reizschemata, die zu:*

Einzelzuckung, z. B. Hill, 1949
 Tetanus, z. B. Hill, 1938
 führen

- | | |
|--|---|
| <ul style="list-style-type: none"> - <i>verschiedene Arbeitsweisen:</i> isometrische, z. B. Hill, 1970 isotonische, z. B. Buchthal & Kaiser, 1951 exzentrische, z. B. Komi, 1973 auxotonische, z. B. Wilkie, 1950 | <ul style="list-style-type: none"> - <i>verschiedene Temperaturen:</i> Null Grad Celsius, z. B. Hill, 1938 Körpertemperatur, z. B. Close, 1964 |
|--|---|

Die Fülle solcher experimentellen Arbeiten bestätigte zwar das große Interesse an der Hillschen Gleichung, sicherte aber nicht ihre Gültigkeit. Die Hillsche Gleichung wurde in diesen und auch anderen Arbeiten vielfach experimentell bestätigt, aber auch widerlegt, kritisch diskutiert, verallgemeinert oder aus mikroskopischen Sachverhalten abzuleiten versucht und ging in Lehrbücher der Medizin, der Physiologie und des Sports ein (z. B. Abbott & Ritchie, 1951; Abbott & Wilkie, 1953; Bigland & Lippold, 1954; Buchthal & Kaiser, 1951; Close, 1964; Close & Hoh, 1967; Edman, 1988; Edman, Mulieri & Scubon-Mulieri, 1976; Gutewort & Sust, 1989; Gutewort, Schmalz, Wank & Weiß, 1992; Hatze, 1981; Herzog, 1999; Hill, 1938, 1940, 1949, 1964a, 1964b, 1970; Julien, 1971; Komi, 1973; de Marées, 1989; MacPherson, 1953; Mitsui & Ohshima, 1988; Pedotti, 1980; Podolsky, 1960; Ranatunga, 1984; Ritchie, 1954; Rumberger, 1982; Schmidt & Tews, 1990; Sonnenblick, 1962; Sust, 1978, 1996; Thorstensson, Grimby & Karlsson, 1976; Wagner, Siebert, Ellerby, Marsh & Blickhan, 2005; Wendebourg & Ungerechts, 1993; Wilkie, 1950). Arbeiten, die sich zusammenfassend mit den Diskussionen – insbesondere den Diskrepanzen – um die Hillsche Gleichung befassen, sind dem Autor aus dieser Zeit nicht bekannt.

4.2 ... aus theoretischer Sicht

4.2.1 Problem: Ungenauigkeiten in der Begriffsbildung

Alle in der Literatur auffindbaren Formen der Hillschen Gleichungen sind in die Struktur der Gleichung (8) $(L+a)(V+b)=c$ zu bringen. Die Bedeutung und die Eigenschaften der Größen variieren jedoch beträchtlich. So bedeutet

die Größe L :

- Last ($L=mg$), z. B. Hill, 1970, S. 28,
- Kraft zu einem bestimmten Zeitpunkt, z. B. Hill, 1938,
- Funktion der Kraft, z. B. Hill, 1970, S. 33

und die Größe V :

- maximale Geschwindigkeit während der Kontraktion, z. B. Hill, 1938,
- Durchschnittsgeschwindigkeit in einem Intervall, z. B. Hill, 1970, S. 28,
- Geschwindigkeit an einer bestimmten Stelle, z. B. Hill, 1970, S. 33.

In den meisten Arbeiten benutzen die Autoren den Begriff „Kontraktionsgeschwindigkeit“. Ob in einer konkreten Arbeit damit eine maximale Geschwindigkeit in einem Intervall, eine Durchschnittsgeschwindigkeit, eine Geschwindigkeit an einem bestimmten Ort oder Zeitpunkt oder gar abwechselnd Unterschiedliches gemeint ist, kann der Leser erst durch Analyse der gegebenenfalls beschriebenen Messverfahren und des Kontextes erfahren. Darüber hinaus ist festzustellen, dass die Bilanzgleichung (2) keine kinetische Energie enthält, also eigentlich nur für Zustände $v=0$ gültig ist.

Aussagen darüber, in welchem Verhältnis die verschiedenen Formen der Hillschen Gleichungen zueinander stehen, waren damals in der Literatur nicht zu finden.

4.2.2 Folgen der Begriffsungenauigkeiten

Die verschiedenen Formen der Hillschen Gleichung sind offenbar nicht problemlos miteinander vergleichbar, weil – wie eben in 4.2.1 gezeigt – die Symbole unterschiedliche Bedeutung haben. Da die verschiedenen Inhalte, die sich hinter den Symbolen L und v verbergen, bei Muskelkontraktionen sich nicht um Größenordnungen unterscheiden und durch die Gesetze der klassischen Mechanik miteinander verbunden sind (und bei manchen Versuchsbedingungen im Rahmen der Messgenauigkeit nicht unterscheidbar sind), ist es verständlich, dass trotz dieser inhaltlichen Unterschiede (nahezu) gleiche Strukturen von verschiedenen Autoren festgestellt wurden.

In der physiologischen und sportwissenschaftlichen Literatur wird der Begriff „Kraft“ zuweilen unbewusst (z. B. Hill, 1970, S. 28) oder auch bewusst (z. B. Hollmann & Hettinger, 1990, S. 176) unterschiedlich vom Kraftbegriff der Physik verwendet. Nutzt man dagegen das Begriffssystem der Physik, kann man den Symbolen in der Hillschen Gleichung eine andere – der Interpretation angemessene – Bedeutung beilegen. So kann man folgende Zuordnung treffen (Sust, 1978):

(9) $L \Rightarrow f_k(t)$ Funktion der Kraft der betrachteten kontraktilen Einheit und

(10) $V \Rightarrow v_k(t)$ Funktion der Kontraktionsgeschwindigkeit der gleichen kontraktilen Einheit

Aus dieser Zuordnung folgt eine Beziehung, die als verallgemeinerte Hillsche Gleichung bezeichnet werden kann

$$(11) \quad [f_k(t) + a] * [v_k(t) + b] = c .$$

Diese Form der Hillschen Gleichung wurde schon von Hill selbst 1940 (Hill, 1940) und von Wilkie 1950 (Wilkie, 1950) benutzt, jedoch ohne zu erkennen, dass aus dieser Form andere Formen als Spezialfall oder Näherungen ableitbar sind. Die Zuordnungen (9) und (10) haben weitreichende Folgen:

1. Aus der ursprünglichen Beziehung, die eine Relation zwischen Zahlen war, ist ein Zusammenhang zwischen Funktionen geworden.
2. Die Beziehung kann nach der Kraft f_k der kontraktilen Einheit aufgelöst werden und diese lässt sich dann als additiver Teil in den Kraftterm der Newtonschen Gleichung aufnehmen.

Damit ergab sich für die ursprüngliche Hillsche Versuchsanordnung bei geeigneter Wahl des Koordinatensystems eine Muskelkraft f_M

$$(12) \quad f_M = \frac{c}{v_M + b} - a$$

und im Weiteren die Newtonsche Gleichung für die Bewegung der Last $L=mg$ (mit m -Masse und g -Gravitationsbeschleunigung) und damit für das freie Ende des Muskels

$$(13) \quad f = m \frac{dv}{dt} = -L + \frac{c}{v_M + b} - a .$$

Aus dieser Differentialgleichung wurden problemlos die Lösungen $v(t)$ und $x(t)$ gewonnen (Sust, 1978), d. h. die Bewegung konnte bei Kenntnis der Muskeleigenschaften a , b und c im Voraus berechnet werden! Dies war zwar ein prinzipieller und wesentlicher Fortschritt für mögliche Anwendungen der Hillschen Gleichung, soll aber hier nicht weiter diskutiert werden. Hier geht es um das historische Verständnis, dass die Hillsche Gleichung scheinbar experimentell bestätigt *und* widerlegt werden konnte. Aus der Bewegungsgleichung (13) ist abzulesen, was zu erwarten ist, wenn die Symbole L und v_M bestimmte Bedeutungen besitzen:

1. Nehmen wir an, dass das Symbol v_M die maximale, während der Kontraktion auftretende Geschwindigkeit V_{max} bedeutet. Dann muss die Beschleunigung bei Erreichen dieser Geschwindigkeit den Wert „Null“ haben. Damit folgt aus der Bewegungsgleichung die ursprüngliche Form der Hillschen Gleichung $(L+a)(V_{max}+b)=c$. Es ist zu erwarten, dass bei einer solchen Zuordnung sich die ursprüngliche Hillsche Gleichung experimentell bestätigen lässt.
2. Nehmen wir an, dass das Symbol v_M eine mittlere Geschwindigkeit V_{mittel} bedeutet, etwa berechnet aus der Hubhöhe der Last dividiert durch die dazugehörige Zeit, dann wird eine Gleichung der Form $(L+a)(V_{mittel}+b)=c$ nur dann näherungsweise folgen, wenn die Beschleunigungen hinreichend klein sind, also wenn große Lasten bewegt werden.
3. Werden L und v_M mit anderen Bedeutungen belegt, ist es nicht zwingend, dass die ursprüngliche Form der Hillschen Gleichung experimentell bestätigt werden kann.

Mit diesem Wissen wird es verständlich, warum die experimentellen Wiederholungen zur Bestätigung der Hillschen Gleichungen so unterschiedlich ausgefallen sind. Neben diesen diskutierten Gründen unterscheiden sich die Versuchsaufbauten der verschiedenen Autoren auch darin, ob die Muskelmasse gegen das Erdschwerefeld bewegt werden muss oder nicht.

4.2.3 Problem: Ungenauigkeiten bei der Festlegung des Gültigkeitsbereichs

Die Hillsche Gleichung wurde bei verschiedenen Arbeitsbedingungen der Muskulatur untersucht (siehe Abschnitt 4.1). Es ist verwunderlich, dass zu Lebzeiten Hills keine zusammenfassenden Aussagen über den Gültigkeitsbereich der verschiede-

nen Formen der Hillschen Gleichungen (z. B. bezüglich der Muskellängenänderung, der Anwendung auf den Prozess *einer* Kontraktion, der bewegten Last, des erlaubten Reizschemas) zu finden sind. Interessant ist in diesem Zusammenhang, dass auch Hill selbst erst nach heftigen Angriffen auf die in seiner grundlegenden Arbeit von 1938 publizierte Beziehung den Gültigkeitsbereichs unter dem Aspekt der Muskellängenänderung 1964 (Hill, 1964a, S. 307) einschränkte. Könnte es noch weitere Einschränkungen geben? Diese Frage lässt sich unter Verwendung von Erkenntnissen von Bernstein (Bernstein, 1967, S. 15-21) beantworten. Bernstein stellte 1935 fest, dass die Abhängigkeiten der Drehmomente der Gelenke bei menschlichen Bewegungen bestimmten mathematischen Strukturen genügen müssen (Bernstein, 1935), nämlich

$$(14) \quad M = M(R(t, \alpha, \omega), \alpha, \omega)$$

mit t -die Zeit, R -der Reiz, α -der Winkel und ω -die Winkelgeschwindigkeit. In dieser Beziehung sind anatomische und physiologische Effekte miteinander verwoben. Es ist deshalb nicht trivial, dass auch für die Kraft f_M , die ein Muskel während der Kontraktion entwickelt, einer ähnlichen Beziehung folgt (vergl. Sust, 1989):

$$(15) \quad f_M = f_M(R, l, v_M),$$

d. h. die Muskelkraft muss von der Muskellänge l , der Kontraktionsgeschwindigkeit v_M und dem den Muskel erreichenden Reiz R abhängig sein. Dabei muss der Reiz R im Allgemeinen eine Funktion von der Zeit t , der Muskellänge l und der Kontraktionsgeschwindigkeit v_M sein

$$(16) \quad R = R(t, l, v_M),$$

sodass die Struktur

$$(17) \quad f_M = f_M(R(t, l, v_M), l, v_M)$$

die einfachste Möglichkeit ist, die Muskelkraft während menschlicher Bewegungen zu beschreiben (Sust, 1989). Explizite Gesetzmäßigkeiten von der Struktur der Gleichungen (17) sind in der medizinischen, physiologischen und sportwissenschaftlichen Literatur nicht zu finden. Wohl aber können aus dieser Beziehung Aussagen über den Gültigkeitsbereich der Hillschen Gleichung getroffen werden.

4.2.4 Teillösung des Problems „Gültigkeitsbereich“

Durch Vergleiche mit Gleichungen (17) können Aussagen über den Gültigkeitsbereich von zu untersuchenden Kraftgesetzen gewonnen werden. Beispielsweise ist für Beziehungen der Struktur

$$(18) \quad f_M = f_M(v_M)$$

zu folgen, dass sie nur für

1. kleine Reizänderungen *und*
2. kleine Muskellängenänderungen

näherungsweise gültig sein können. Der Gültigkeitsbereich der Hillschen Gleichung muss deswegen auf kleine Änderungen des Reizes und der Muskellänge während der Kontraktion eingeschränkt werden. Es ist also nicht zu erwarten, dass durch Versuche an isolierten kontraktile Einheiten, die zu großen Änderungen der Muskel­länge führen, die Hillsche Gleichung experimentell bestätigt werden kann. Ebenso ist im Allgemeinen wegen der neuralen Ansteuerung von Muskeln im menschlichen Körper nicht zu erwarten, dass Kräfte und Kontraktionsgeschwindigkeiten in einer Hillschen Relation zueinander stehen.

4.3 Folgen der Verallgemeinerung zum Kraftgesetz

4.3.1 ... für die Einschätzung der Diskrepanzen um die Hillschen Gleichungen

Wendet man die in den Abschnitten 4.2 dargestellten theoretischen Überlegungen auf die in Abschnitt 4.1 aufgelisteten experimentellen Arbeiten zur Überprüfung der Hillschen Gleichung an, klären sich viele der historischen Streitfragen über diese Gleichung auf: Die ungenaue Begriffsbildung und die Überdehnung des Gültigkeitsbereiches sind Ursachen für die experimentell gefundenen Abweichungen zwischen den verschiedenen Formen der Hillschen Gleichung. Mit der Aufklärung der historischen Widersprüche könnte die Diskussion als abgeschlossen betrachtet werden. Um einen solchen Abschluss bemühte sich auch Hill in seinem 1970 erschienenen Buch „First and last experiments in muscle mechanics“ (Hill, 1970). In diesem Buch wird die Hillsche Gleichung jedoch (fast) ausschließlich als Kraft-Geschwindigkeits-Relation betrachtet.

Die Leistungsfähigkeit der Hillschen Gleichung für die Sportwissenschaft wird aber deutlich erhöht, wenn sie nicht vordergründig als eine aus Wärmemessungen gewonnene Kraft-Geschwindigkeitsrelation gesehen wird, sondern als Kraftgesetz im Sinne der klassischen Mechanik.

4.3.2 ... für die Leistungsfähigkeit der Hillschen Gleichungen

Die im Abschnitt 3.2 durch willkürlich festgelegte Zuordnung der Inhalte zu den Symbolen erzeugte neue Form der Hillschen Gleichung hat im Vergleich zu den üblichen Formen der Hillschen Gleichung neue Eigenschaften:

1. Sie ist problemlos mit der Mechanik koppelbar. Dadurch können
2. konkrete Bedingungen mit in die Beschreibung aufgenommen werden und
3. ist sie für alle Zeitpunkte eines stationären Kontraktionsprozesses gültig. Das punktweise Zusammensetzen aus den Ergebnissen mehrerer Kontraktionen kann entfallen.

Damit eröffnen sich neue große Anwendungsfelder für die Hillsche Gleichung in der Biomechanik und in der Trainingswissenschaft.

4.3.3 ... für weitere Verallgemeinerungen der Hillschen Gleichungen

Da die Hillsche Gleichung – wie gezeigt – nur eingeschränkt gültig sein kann, muss vor ihrer Anwendung in der Sportwissenschaft geklärt werden, unter welchen Be-

dingungen sie zur Lösung welcher Aufgaben benutzt werden darf. Die Sportwissenschaft hat zwei mögliche Wege gefunden:

1. Sie überprüft die Änderungen der Muskellängen und der Innervation während der untersuchten sportlichen (Teil-)Bewegung und sichert, dass diese klein genug sind, um interessierende Aussagen im gewünschten Genauigkeitsrahmen zu erhalten.
2. Sie versucht, weitere Verallgemeinerungen der Hillschen Gleichungen zu finden, die den Gültigkeitsbereich erweitern.

5 Lösen von Einschränkungen des Gültigkeitsbereichs

5.1 ... bezüglich kleiner Änderungen von Muskellängen

Bezüglich der Änderung der Muskellänge haben sich beide in Abschnitt 4.3.3 genannten Wege als gangbar herausgestellt:

- Es wird nachgewiesen, dass die Längenänderungen während der betrachteten Bewegung hinreichend klein sind, um im Rahmen einer vorgegebenen Genauigkeit vernachlässigt werden zu können (z. B. Rüstenberg & Witt, 1990).
- In die Beschreibung der Muskelkraft werden explizit Terme aufgenommen, die die Längenabhängigkeit erfassen, z. B. Kraftgesetze für elastische Eigenschaften der Muskulatur (z. B. Bobbert, 2001; Epstein & Herzog, 1999; Wagner, Siebert, Ellerby, Marsh & Blickhan, 2005).

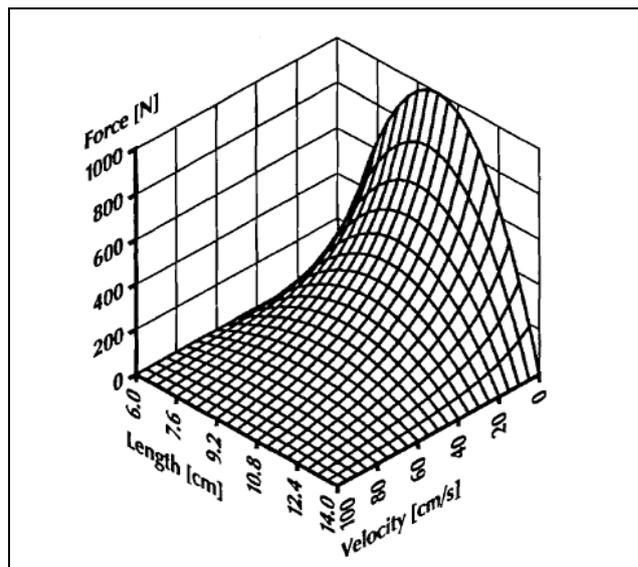


Abb. 3: Kraft-Längen-Geschwindigkeitsrelation (entnommen aus Epstein & Herzog, 1999, S. 63; siehe auch Winter, 1990, S. 180)

Im zweiten Fall kann die Kombination „Hillsche Gleichung“ und „elastische Kraftgesetze“ in einem dreidimensionalen Zusammenhang dargestellt werden. Solche Zusammenhänge sind in den achtziger Jahren des vergangenen Jahrhunderts gefunden worden (z. B. Epstein & Herzog, 1999; Winter, 1990, S. 180).

5.2 ... bezüglich kleiner Änderungen von Reizen

Differenziert man die Bewegungsgleichung (13) nach der Zeit, so folgt die Proportionalität

$$(19) \quad \frac{df}{dt} \sim f$$

Dies bedeutet, wenn die Kraft zu Beginn null ist, muss auch die Änderung der Kraft null sein, d. h. die Kraft bleibt null. Die Hillsche Gleichung kann also keine Schaltprozesse (z. B. Rekrutierung) beschreiben. Da sie sowohl für Muskeln als auch für Muskelfasern experimentell bestätigt wurde, bietet sich folgender Ausweg an:

Es wird angenommen, dass die Kraft des Gesamtmuskels sich aus der Summe der Kräfte der Muskelfasern ergibt:

$$(20) \quad f_{Muskel} = \sum_{aktiv} f_{Faser} \cdot$$

Nimmt man nun noch an, dass eine Faser entweder nicht gereizt, also ausgeschaltet, ist und deswegen nicht in die Summenbildung eingeht oder dass sie gereizt, also bereits eingeschaltet, ist und deswegen der Hillschen Gleichung genügt, so kann der Einschaltprozess des Muskels durch

$$(21) \quad f_{Muskel}(t) = n(t) f_{Faser}$$

beschrieben werden. Dabei gibt n die Anzahl der aktivierten Muskelfasern an. Häufig werden Einschaltprozesse durch eine Differentialgleichung beschrieben

$$(22) \quad \frac{dn}{dt} = S_p (n_{max} - n),$$

wobei n_{max} die maximal mögliche Anzahl zu aktivierender Fasern ist und S_p ein Schaltparameter, der die Geschwindigkeit des Einschaltens beschreibt. Diese Gleichung hat die Lösung

$$(23) \quad n(t) = n_{max} \{1 - \exp[-S_p(t - t_0)]\} \cdot$$

Diese Beziehung kann in (21) eingesetzt werden:

$$(24) \quad f_{Muskel}(t) = n_{\max} \{1 - \exp[-S_p(t - t_0)]\} f_{Faser} .$$

Daraus folgt unter Verwendung der Zusammenhänge $f_{Faser} = c_{Faser} [v + b_{Faser}]^{-1} - a_{Faser}$ und $a_{Muskel} = n_{\max} a_{Faser}$, $b_{Muskel} = b_{Faser}$ und $c_{Muskel} = n_{\max} c_{Faser}$ die Beziehung

$$(25) \quad f_{Muskel} = S(t) \frac{c_{Muskel}}{v_{Muskel} + b_{Muskel}} - a_{Muskel}$$

Dabei ist $S(t) = 1 - \exp[-S_p(t - t_0)]$ die Schaltfunktion, die den Einschaltprozess beschreibt (Sust et al., 1991). Ähnliche Überlegungen können auch für den Ausschaltprozess gemacht werden, sodass Gleichungen dieser Art auch die Ansteuerung von menschlicher Muskulatur durch sich ändernde Reize beschrieben werden kann. Neben dieser Funktion sind in der Literatur auch komplizierte zu finden (z. B. Bobbert & van Zandwijk, 1999; Schmalz, 1993; Thaller & Tilp, 2004; van Soest & Bobbert, 1993).

6 Anpassungen der Begriffsbildungen

6.1 ... an die Sportwissenschaft

Die in der verallgemeinerten Hillschen Gleichung auftretenden Größen a , b und c beschreiben Eigenschaften der betrachteten kontraktilen Einheit:

- a hat die Dimension einer Kraft und kann als die Zusammenfassung aller in der kontraktilen Einheit auftretenden „Reibungskräfte“ angesehen werden,
- b hat die Dimension einer Geschwindigkeit und hängt nach Podolsky (1960) mit der Reaktionskonstanten der führenden chemischen Reaktion zusammen und
- c hat die Dimension einer Leistung und beschreibt den Differentialquotienten des Gesamtenergieumsatzes nach der Zeit. Das zeitliche Integral über diese Größe sollte deshalb bis auf eine additive Konstante ein Maß für den Verbrauch an chemischer Energie während des Integrationsintervalls sein.

Diese Größen sind während der Kontraktion konstant. Sie werden deshalb *Invarianten der Bewegung* genannt und bestimmen als Bestandteil der Newtonschen Gleichung den Bewegungsablauf mit. Die Größen a , b und c beschreiben Eigenschaften der Muskulatur. Aus diesen Eigenschaften ergeben sich unter Berücksichtigung der konkreten Bedingungen (z. B. Anfangsbedingungen oder Widerstände) die Funktionen der Kraft, der Beschleunigung, der Geschwindigkeit, des Weges und der Leistung während der Kontraktion. Diese zuletzt genannten Größen sind keine Eigenschaften der betrachteten kontraktilen Einheit, sondern ergeben sich aus der komplizierten Wechselwirkung zwischen den Eigenschaften und den Bedingungen, unter denen diese zum Tragen kommen.

Für die Sportwissenschaft ist es wichtig, dass sich aus diesen von der Muskelphysiologie eingeführten Größen a , b und c auch solche Größen ableiten lassen, die

für Sportwissenschaftler(innen) und Trainer(innen) eine anschauliche Bedeutung besitzen, z. B.

- (26) $v_{max} = ca^{-1} - b$ - die maximal mögliche Kontraktionsgeschwindigkeit,
 (27) $f_{max} = cb^{-1} - a$ - die unter isometrischen Bedingungen maximal mögliche Kraft,
 (28) $p_{max} = c + ab - 2(abc)^{1/2}$ - die maximal mögliche mechanische Leistung,
 (29) $v_{opt} = -b + (bca^{-1})^{1/2}$ - die Geschwindigkeit, bei der die maximale mechanische Leistung freigesetzt wird, auch optimale Geschwindigkeit genannt,
 (30) $f_{opt} = -a + (acb^{-1})^{1/2}$ - die Kraft, bei der die maximale mechanische Leistung freigesetzt wird, auch optimale Kraft genannt.

Es sind auch andere Parameter denkbar (Thaller & Wagner, 2004), die Eigenschaften der Muskulatur beschreiben. Auch wenn unter vorgegebenen Bedingungen eine kontraktile Einheit keine Geschwindigkeit vom Wert v_{max} oder keine Kraft vom Wert f_{max} erreicht, besitzt sie dennoch diese Eigenschaften. Auch für diese Größen gilt: Aus den Eigenschaften ergeben sich unter Berücksichtigung der konkreten Versuchsbedingungen (z. B. Anfangsbedingungen, bewegte Last) die Funktionen der Kraft, der Beschleunigung und der Geschwindigkeit während der Kontraktion. Diese Größen sind selbst keine Eigenschaften der kontraktilen Einheit, sondern ein „Gemisch“ aus Eigenschaften und Bedingungen.

Die zur Beschreibung genutzten Eigenschaften können ineinander umgerechnet werden. So folgen aus (26) bis (28) die Beziehungen

$$(31) \quad a = \frac{\sqrt{f_{max} \cdot p_{max}}}{\sqrt{f_{max} \cdot v_{max}} - 2\sqrt{p_{max} \cdot v_{max}}},$$

$$(32) \quad b = \frac{\sqrt{v_{max} \cdot p_{max}}}{\sqrt{v_{max} \cdot f_{max}} - 2\sqrt{p_{max} \cdot f_{max}}},$$

$$(33) \quad c = \frac{p_{max} \cdot (\sqrt{p_{max}} - \sqrt{f_{max} \cdot v_{max}})^2}{(2\sqrt{p_{max}} - \sqrt{f_{max} \cdot v_{max}})^2}.$$

Die Hillsche Gleichung kann anstatt mit den Parametern a , b und c auch mit den Parametern f_{max} , v_{max} und p_{max} aufgeschrieben werden:

$$(34) \quad f_k(t) = \frac{f_{\max} p_{\max} \left(1 - \frac{v_k(t)}{v_{\max}} \right)}{p_{\max} + f_{\max} \left[1 - 2 \left(\frac{p_{\max}}{f_{\max} v_{\max}} \right)^{-\frac{1}{2}} \right] v_k(t)}$$

Diese Beziehung ist inhaltlich völlig gleichwertig mit der einfachen Form der Hillschen Gleichung $f_k(t) = c/(v_k(t)+b) - a$. Ähnlich komplizierte Strukturen ergeben sich, wenn andere Kombinationen von Eigenschaften (z. B. unter Einschluss von v_{opt} , f_{opt} , a/f_{max} oder anderer Parameter) genutzt werden. Diese Strukturen lassen aber verstehen, warum die Verbesserung einer Eigenschaft durch Training (z. B. f_{max}) bei einem Sportler/einer Sportlerin zur Verbesserung der sportlichen Leistung führt und bei einem anderen Sportler/einer anderen Sportlerin nicht. Die Auswirkungen der Veränderungen eines Parameters sind davon abhängig, welche konkreten Zahlenwerte die anderen Parameter haben. Es erscheint nahezu unmöglich, ohne mathematische Hilfsmittel zu diskutieren, wie sich die Kraft-Zeit-Funktion (und damit die Bewegung eines Sportlers/einer Sportlerin) ändert, wenn sich eine der Größen f_{max} , v_{max} oder p_{max} ändert oder gar mehrere durch Training oder Krankheit verändern. Mit dieser Feststellung ergaben sich für die Trainingswissenschaften neue Entwicklungsrichtungen.

6.2 ... in der Sportwissenschaft

Früher wurde in der Sportwissenschaft häufig von „Schnellkraft“, „Explosivkraft“ und anderen „Kräften“ (z. B. Bühle, 1985; Müller, 1987; Schmidtbleicher, 1984) gesprochen, die nicht immer mit dem Kraftbegriff der Physik konsistent waren. Eine genauere Untersuchung (Sust, 1978) zeigte, dass keiner dieser Begriffe geeignet war, Eigenschaften von Sportler(inne)n zu erfassen. Alle in der Literatur zu findenden Definitionen waren in sich widersprüchlich oder ein Gemisch aus Eigenschaften und Bedingungen, unter denen sich die Eigenschaften entfalteten.

Nachdem die Sportwissenschaft die Hillsche Gleichung und ihre Verallgemeinerung akzeptiert hatte, konnten mittels geeigneter Modelle Bewegungsabläufe aus Eigenschaften der Athlet(inn)en und Bedingungen, unter denen die Bewegungen abliefen, berechnet werden (z. B. Thaller, 2003; Thaller & Tilp, 2003). Damit wurden oben genannte Begriffe der Sportwissenschaft entbehrlich oder auf sportartspezifische Tests reduziert.

Definiert man η als Maß für den mechanischen Wirkungsgrad eines Muskels, das im Allgemeinen durch eine Zahl bzw. ein Intervall angegeben wird (z. B. Davies, 1965: 0,35-0,50; Gaesser & Brooks, 1975: 0,41-0,57; Whipp & Wassermann, 1989: 0,49) durch den Quotienten aus der abgegebenen mechanischen Leistung und c , so ergibt sich η als Funktion der Kontraktionsgeschwindigkeit v

$$(35) \quad \eta_{Muskel}(v) = v[(v+b)^{-1} - ac^{-1}]$$

mit dem Maximum

$$(36) \quad \eta_{MAX} = 1 + abc^{-1} - 2(abc^{-1})^{1/2}.$$

Die sich aus personenspezifischen Hillschen Konstanten ergebenden maximalen Wirkungsgrade liegen in der gleichen Größenordnung wie bei obigen Autoren.

7 Ein philosophisches (Schein-)Problem

Verwendet man die Hillsche Gleichung zur Beschreibung der Muskelkräfte während menschlicher Bewegungen, ergibt sich ein *scheinbarer* Widerspruch.

1. Nutzt man die Newtonsche Gleichung zur Berechnung von Bewegungsabläufen und beschreibt die Muskelkräfte durch Hillsche Gleichungen, so entsteht auch bei noch so komplexer Widerspiegelung der anatomischen Verhältnisse eine Differentialgleichung oder ein Differentialgleichungssystem derart, dass die Lösung deterministisch ist.
2. Es wird aber angenommen, dass sich in den Bewegungen eines Menschen sein freier Wille dokumentiert.

Dieser Widerspruch wurde vor zehn Jahren in Zusammenarbeit zwischen Neurologen, Physiologen, Physikern und Sportwissenschaftlern untersucht (Sust et al., 1997). Die Lösung scheint darin zu liegen, dass wir Menschen uns möglicherweise frei entscheiden können, ob und wie wir eine bestimmte Bewegung ausführen. Wenn wir uns aber einmal entschieden haben, eine sportliche Bewegung unter Aufbietung bzw. Ausnutzung all unserer Möglichkeiten auszuführen, haben wir nur noch wenige Freiheitsgrade: Die Bewegung kann (solange wir zu dieser Entscheidung stehen) durch deterministische Gleichungen beschrieben werden.

8 Beschreibung der Faserzusammensetzung von Muskeln

8.1 Zusammenschalten von unterschiedlichen kontraktile Einheiten

Die Literatur weist aus, dass verschiedene auseinander hervorgehende Strukturen sich entsprechend der Hillschen Gleichung verhalten, beispielsweise Sarkomere (Hill, 1970), Muskelfasern (Gordon, Huxley & Julian, 1966) und isolierte Einzelmuskeln (Hill, 1938). Im allgemeinen Fall kann dies jedoch nicht erwartet werden. Dieser Widerspruch wird im Folgenden geklärt.

Die Kräfte und Kontraktionsgeschwindigkeiten seien f_1 und f_2 bzw. v_1 und v_2 , die zugehörigen Konstanten seien a_1, b_1, c_1 und a_2, b_2, c_2 . Es folgen dann die beiden Beziehungen

$$(37) \quad f_1 = c_1 (v_1 + b_1)^{-1} - a_1,$$

$$(38) \quad f_2 = c_2 (v_2 + b_2)^{-1} - a_2.$$

Für die sich ergebenden Einheiten ist zu fordern (siehe Abb. 4 und Abb. 5):

$$(39) \quad f_{parallel} = f_1 + f_2 \quad \text{und} \quad f_{serie} = f_1 = f_2$$

$$(40) \quad v_{parallel} = v_1 = v_2 \quad \quad \quad v_{serie} = v_1 + v_2$$

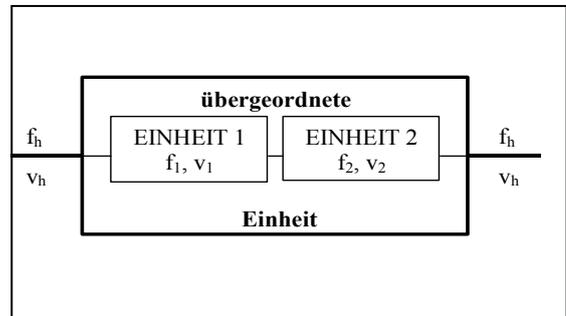
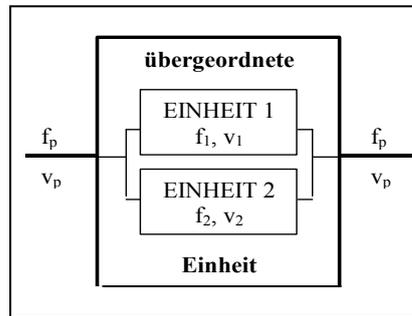


Abb. 4: Parallel geschaltete Einheiten **Abb. 5: Hintereinander geschaltete Einheiten**

Diese übergeordneten Einheiten können nur dann wieder in Strenge einer Gleichung von der Hillschen Struktur genügen, wenn $b_1=b_2$ (im Fall der Parallelanordnung) bzw. $a_1=a_2$ (im Fall der seriellen Anordnung) gilt, denn nur dann folgt

$$(41) \quad f_{parallel} = C (v_{parallel} + B)^{-1} - A \quad \text{mit}$$

$$(42) \quad A = a_1 + a_2, B = b_1 = b_2 \quad \text{und} \quad C = c_1 + c_2 .$$

Für das Hintereinanderschalten von zwei kontraktile Einheiten gilt Analoges, nämlich

$$(43) \quad f_{serie} = C (v_{serie} + B)^{-1} - A \quad \text{mit}$$

$$(44) \quad A = a_1 = a_2, B = b_1 + b_2 \quad \text{und} \quad C = c_1 + c_2 .$$

Entsprechende Formeln für das Zusammenschalten von n kontraktile Einheiten lassen sich aus den Gleichungen (41) bis (44) einfach ableiten.

Dies führte beim Zusammenschalten von i Fasern des einen und j Fasern eines anderen Typs zu folgenden Überlegungen und Widersprüchen:

- Da die Hillsche Gleichung für isolierte Einzelfasern und isolierte Einzelmuskeln experimentell bestätigt ist, sollte entsprechend der dabei erreichten Messgenauigkeit für die Einzelfasern $b_i = b_j = B (i + j = n)$ gelten.
- Die Existenz langsamer und schneller Muskelfasern in einem Muskel lässt erwarten, dass auch die Konstanten a, b und c unterschiedlich sind. Dies gilt insbesondere für die Konstanten b_i und b_j , die nach Podolsky (1960) die Reaktionsgeschwindigkeit der führenden chemischen Reaktionen beschreiben. Deswegen sollte für diese Fasern nicht $b_i = b_j$ gelten.

Aus diesen beiden entgegengesetzten Feststellungen ergeben sich folgende Probleme:

- Bei welcher Messgenauigkeit müssten Abweichungen von der Hillschen Gleichung für die übergeordnete Einheit (z. B. Muskel) feststellbar sein, wenn für die untergeordneten Einheiten (z. B. Fasern) nicht $b_1 = b_2$ gilt?
- Wie können unterschiedliche Fasertypen durch die Hillsche Gleichung beschrieben werden?

Diese Fragen konnten durch Entwicklungen in geeignete Taylorreihen (Sust, Schmalz & Linnenbecker, 1997) geklärt werden. Es ergab sich, dass im Falle der Parallelschaltung unterschiedlicher Fasern, die aber einzeln der Hillschen Gleichung genügten, für den Gesamtmuskel eine Kraft

$$(45) \quad f_M = f_{Hill} + R_p$$

folgt. Dabei ist

$$(46) \quad f_{Hill} = C (v_p + B)^{-1} - A$$

mit $A=a_1+a_2$, $B=(b_1+b_2)/2$ und $C=c_1+c_2$ der Hillsche Anteil und R_p die Summe der Restglieder der Taylor-Reihenentwicklung. Der Vergleich mit dem Hillschen Anteil zeigt, dass R_p für kleine Abweichungen zwischen b_1 und b_2 zu vernachlässigen ist. Konkret ergeben sich die in Tabelle 1 angegebenen Zahlenwerte. Dabei ist b_{Delta} der prozentuale Unterschied zwischen den Konstanten b_1 und b_2 und H_{Delta} die maximalmögliche Abweichung der „Hillschen Kraft“ f_{Hill} von der Gesamtkraft f_M .

Tab. 1: Maximale Abweichung von der Hillschen Gleichung im Fall der Parallelschaltung von kontraktilen Einheiten unterschiedlicher Eigenschaften

| b_{Delta} [%] | H_{Delta} [%] |
|-----------------|-----------------|
| 0 | 0 |
| 20 | 1,3 |
| 30 | 2,6 |
| 50 | 6,2 |
| 100 | 18,8 |

Nimmt man an, dass die Geschwindigkeitsmessung absolut fehlerfrei und die Kraftmessung mit einer Genauigkeit von 2,6 % vorgenommen werden könnte, so dürften sich die kontraktilen Einheiten des Untersystems bei Parallelschaltung in den Konstanten b (und bei Hintereinanderschaltung in den Konstanten a) um 30 % unterscheiden, ohne dass eine Abweichung des betrachteten zusammengesetzten Systems von der Hillschen Gleichung festgestellt werden könnte. Unter realen Versuchsbedingungen sind natürlich die Geschwindigkeitsmessungen ebenfalls mit Fehlern behaftet, sodass sich die jeweiligen Konstanten nochmals um etwa die gleiche Größenordnung unterscheiden können, ohne dass eine Abweichung von der Hillschen Gleichung feststellbar wäre. Die jeweils nicht genannten Konstanten

dürfen beliebige Unterschiede zwischen den verschiedenen Untereinheiten aufweisen, weil sie nicht die Struktur der Gleichung beeinflussen.

Berücksichtigt man nun noch, dass die Hillsche Gleichung nur näherungsweise gültig ist (z. B. als Näherung für kleine Muskellängenänderungen), so sind durch Messungen festgestellte kleine (etwa $< 5\%$) Abweichungen von der Idealstruktur eher als Bestätigung der Hillschen Gleichung denn als Abweichung zu interpretieren. Die dargestellten Ergebnisse dürfen auf die Zusammenschaltung von Sarkomeren zu einer Muskelfaser und von Muskelfasern zu einem Muskel übertragen werden. Die Unterschiede der Hillschen Konstanten a hintereinander geschalteter Sarkomere und der Hillschen Konstanten b parallel geschalteter Muskelfasern sind dem Autor nicht bekannt. Es ist jedoch anzunehmen, dass diese Unterschiede kleiner als im betrachteten Beispiel sind. Damit wird verständlich, warum in der Literatur Formen der Hillschen Gleichung für auseinander hervorgehende kontraktile Einheiten als gültig angesehen werden. Das Zusammenwirken von Untersystemen unterschiedlicher Eigenschaften (ausgedrückt durch die Zugehörigen a_i , b_i und c_i) wird durch die Größen A , B und C des übergeordneten Systems erfasst (Sust, Schmalz & Linnenbecker, 1997).

8.2 Beschreibung von unterschiedlichen Fasertypen

Da Muskeln aus unterschiedlichen Fasertypen bestehen, kann das in 8.2.1 Dargestellte genutzt werden, um Zusammenhänge zwischen den Faseranteilen und den Hillschen Konstanten zu suchen. Theoretisch ist nach Gleichung (46) ein linearer Zusammenhang zwischen der Faserzusammensetzung und der Hillschen Konstante b zu erwarten. Experimentell wurde ein signifikanter linearer Zusammenhang zwischen dem prozentualen Anteil von Fast-twitch-Fasern FT (%) – bestimmt durch Biopsie – und der Hillschen Konstante normiert auf die Muskelruhelänge B_{norm} gefunden (Schmalz, 1993; Sust, Schmalz & Linnenbecker, 1997). Verwendet man die von Schmalz angegebenen Werte für die Ergebnisse der Biopsie (Schmalz, 1993, S. 48) und Hillsche Konstanten (Schmalz, 1993, S. 47), so ergibt sich der in der folgenden Abbildung 6 dargestellte Zusammenhang.

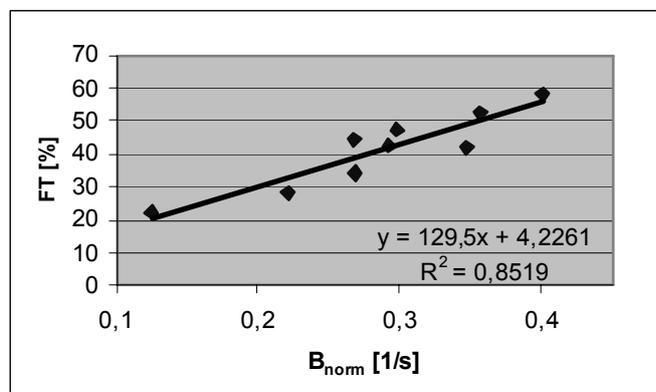


Abb. 6: Zusammenhang zwischen normierter Hillscher Konstante B_{norm} und Anteil an Fast-twitch-Fasern

Damit ist es gelungen, einen Zusammenhang zwischen den Hillschen Konstanten in einem Kraftgesetz für Muskeln und der Zusammensetzung von Muskeln sowohl theoretisch und als auch experimentell herzustellen.

9 Bestimmen der Hillschen Konstanten

Für die Anwendung im Sport ist es wichtig, die Konstanten der Hillschen Gleichung aus Experimenten bestimmen zu können. Dann ist es möglich, Athlet(inn)en oder deren Trainingszustände miteinander zu vergleichen. Um solche Berechnungen durchführen zu können, ist es notwendig, die Kraft und die Kontraktionsgeschwindigkeit des interessierenden Muskels zu kennen. Diese Werte können (näherungsweise) aus geeigneten Modellen durch inverse Dynamik ermittelt werden. Dies soll hier nicht Gegenstand der Darstellung sein. Geht man davon aus, dass zu i [$i=1, \dots, n$] Zeitpunkten t_i die Muskelkraft f_i und die Kontraktionsgeschwindigkeit v_i ($v_i > 0$) bekannt sind, kann man durch das von C. F. Gauß entwickelte Verfahren der „Minimierung der Summe der quadratischen Abweichungen“ die Werte der Hillschen Konstanten ermitteln. Für diese Werte f_i und v_i gilt

$$(47) \quad (f_i + a)(v_i + b) - c = \varepsilon_i \text{ mit } a, b, c > 0.$$

Bei der Bestimmung der Hillschen Konstanten empfiehlt es sich je nach Wissen über die Messungen gegebenenfalls noch eine Wichtung w_i einzuführen, sodass

$$(48) \quad \sum_{i=1}^n (\sqrt{w_i} \varepsilon_i)^2 \Rightarrow \text{Minimum}$$

gelten soll. Setzt man die drei zu bildenden partiellen Ableitungen nach den Hillschen Konstanten gleich null, ergeben sich unter Verwendung folgender Abkürzungen

$$(49) \quad V = \sum_{i=1}^n w_i v_i, \quad F = \sum_{i=1}^n w_i f_i, \quad FV = \sum_{i=1}^n w_i v_i f_i, \quad W = \sum_{i=1}^n w_i,$$

$$(50) \quad VQ = \sum_{i=1}^n w_i v_i^2 \text{ und } FQ = \sum_{i=1}^n w_i f_i^2,$$

$$(51) \quad FVQ = \sum_{i=1}^n w_i f_i v_i^2 \text{ und } VFQ = \sum_{i=1}^n w_i f_i^2 v_i,$$

$$(52) \quad T_1 = \frac{V \cdot F - W \cdot FV}{W \cdot FQ - F^2}, \quad T_2 = \frac{FV \cdot F - W \cdot VFQ}{W \cdot FQ - F^2}, \quad T_3 = \frac{V \cdot F - W \cdot FV}{W \cdot VQ - V^2}, \quad T_4 = \frac{FV \cdot V - W \cdot FVQ}{W \cdot VQ - V^2}$$

die Beziehungen

$$(53) \quad a = \frac{T_2 T_3 + T_4}{1 - T_1 T_3}, \quad b = a T_1 + T_2 \quad \text{und} \quad c = W^{-1} (FV + a V + b F + a b W).$$

Mit diesen Formeln ist es möglich, die Hillschen Konstanten a , b und c zu bestimmen. Durch Anwendung der Gleichungen (26) bis (30) (oder auch noch anderer Beziehungen, z. B. Thaller & Wagner, 2004) können damit in den jeweiligen Sportarten interessierende Größen berechnet werden.

Einfacher wird die Bestimmung der Hillschen Konstanten durch Anpassung, wenn eine Konstante bekannt ist. Beispielsweise kann die maximale isometrische Kraft f_{max} gemessen oder der Quotient a/f_{max} vorgegeben (meist mit 0,25) (Herzog, 1999) werden.

10 Ableitungen der Hillschen Gleichung aus Muskelmodellen

Die Hillsche Gleichung machte keinerlei Voraussetzungen über die kontrahierende Struktur. Sie kann verwendet werden, ohne dass der Nutzer/die Nutzerin irgendetwas über die Mechanismen der Kontraktion weiß. Andererseits ist es wünschenswert, wenn Querverbindungen zwischen dem Wissen über die Kontraktion und der Hillschen Gleichung hergestellt werden können. Die Wechselwirkungen zwischen Arbeiten zur Hillschen Gleichung und Publikationen über Details der Kontraktionsvorgänge zu beschreiben, übersteigt das Anliegen dieser Arbeit. Es wird hier nur auf zwei Querverbindungen hingewiesen: die zur Cross-Bridge-Theorie von Huxley (1957) und dem Versuch Mitsuis (Mitsui & Ohshima, 1988) ein Kraftgesetz aus den Vorgängen im Muskel abzuleiten.

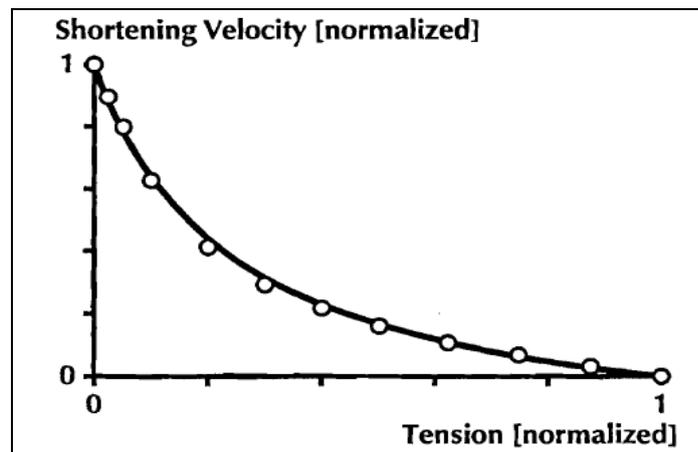


Abb. 7: Vergleich der aus Hill 1938 folgenden Spannung-Geschwindigkeits-Kurve (Hollmann & Hettinger, 1990) mit Ergebnissen nach Huxley's 1957er „Cross-Bridge-Modell“ (°) (Hill, 1970), entnommen aus Edman, Mulieri & Scubon-Mulieri, 1976, S. 73

10.1 Hillsche Gleichung und Huxley's „Cross-Bridge-Theorie“ von 1957

1957 publizierte Huxley seine fundamentale Arbeit zur Muskelkontraktion (Huxley, 1957). In dieser Arbeit testet Huxley die Leistungsfähigkeit der von ihm entwickelten Theorie u. a. daraufhin, ob sie mit der Hillschen Gleichung korrespondiert. Das Ergebnis ist in der Abbildung 7 dargestellt.

10.2 Hillsche Gleichung und Kraftgesetz nach Mitsui und Ohshima 1988

Im Jahr 1988 veröffentlichten Mitsui und Ohshima eine Arbeit (Mitsui & Ohshima, 1988), in der sie von mikroskopischen Vorstellungen ausgehend eine Beziehung zwischen der Kraft f eines Muskels und seiner Kontraktionsgeschwindigkeit v ableiteten:

$$(54) \quad v(t) = v_{\max} \left[e^{\left(1 - \frac{f(t)}{f_{\max}}\right) \frac{A}{T}} - e^{-\left(1 - \frac{f(t)}{f_{\max}}\right) \frac{B}{T}} \right] \left[e^{\frac{A}{T}} - e^{-\frac{B}{T}} \right]^{-1}.$$

Dabei haben die Größen f_{\max} und v_{\max} die gleiche Bedeutung wie bei der Nutzung der Hillschen Gleichung (26) und (27), A und B sind für diese Gleichung charakteristische zusätzliche Konstanten und T ist die Temperatur. Diese Beziehung kann nicht nach $f(t)$ aufgelöst werden. Durch geeignete Reihenentwicklung lässt sich zeigen, dass die Hillsche Gleichung eine Näherung für konzentrische ($v > 0$) und für isometrische ($v = 0$) Arbeitsbedingungen ist. Macht man eine Reihenentwicklung für exzentrische ($v < 0$) Arbeitsbedingungen, so ergibt sich für die exzentrische Muskelkraft $f_{M_{\text{exz}}}$ in Abhängigkeit von der Kontraktionsgeschwindigkeit v_M ($v_M < 0$)

$$(55) \quad f_{M_{\text{exz}}} = \frac{c'}{v_M - b'} + a'.$$

Dabei sind a' , b' und c' neue Konstanten. Nimmt man an, dass im isometrischen Fall sowohl diese Beziehung als auch die Hillsche Gleichung (12) gültig sind, können die sechs Parameter beider Gleichungen durch vier Parameter, z. B. a , b , f_{\max} und f_{exz} ausgedrückt werden.

$$(56) \quad f_{M_{\text{exz}}}(v_{\text{exz}}) = f_{\text{exz}} - \frac{\frac{(f_{\text{exz}} - f_{\max})^2}{f_{\max} + a} b}{v_{\text{exz}} + \frac{f_{\text{exz}} - f_{\max}}{f_{\max} + a} b}$$

Dabei sind a , b und f_{\max} die von der konzentrischen Arbeitsweise bekannten Parameter, f_{exz} ist die Asymptote für v_M gegen minus unendlich und die Größe v_{exz} ist durch $v_{\text{exz}} = -v_M$ definiert. In diesem Näherungsfall liegt der Wendepunkt der Kraft-

Geschwindigkeits-Relation an der Stelle $v_M=0$. Nach der exakten Gleichung (54) liegt der Wendepunkt an der Stelle

$$(57) \quad f_{\text{Wendepunkt}} = f_{\text{max}} \left[1 + 2 \left(\ln \frac{A}{T} - \ln \frac{B}{T} \right) \left(\frac{A}{T} + \frac{B}{T} \right)^{-1} \right]$$

Nutzt man diesen Punkt, um die beiden Teilstücke (12) und (55) zu koppeln, ergeben sich andere Formeln.

11 Weitere Folgerungen

Aus dem bisher Dargestellten lässt sich eine Reihe von Folgerungen ableiten, die entweder noch nicht experimentell bewiesen sind oder sogar mit den experimentellen Befunden in Widerspruch zu stehen scheinen. Zwei davon sollen behandelt werden.

11.1 Spezielle Zusammenhänge zwischen Eigenschaften von Muskeln und den durch sie erreichbaren Maximalgeschwindigkeiten

Es ist bekannt, dass manche Muskeln deutlich höheren Anteil an Fast-twitch-Fasern haben als andere. Nehmen wir einen Extremfall an: Der Muskel 1 bestehe ausschließlich aus Slow-twitch- und der Muskel 2 aus Fast-twitch-Fasern. Für beide Fälle gilt die Bewegungsgleichung (13). Für die maximalen Geschwindigkeiten während der Bewegung V_1^{max} und V_2^{max} gelten deswegen

$$(58) \quad V_1^{\text{max}} = \frac{(f_{\text{max } 1} - L) b_1}{L + a_1} \quad \text{und} \quad V_2^{\text{max}} = \frac{(f_{\text{max } 2} - L) b_2}{L + a_2} .$$

Welche Geschwindigkeit größer ist, liegt an den konkreten Werten für die Hillschen Konstanten f_{max} , a und b für beide Muskeln und an der zu bewegendem Last L . Die Lösung der quadratischen Gleichung (die sich aus $V_1^{\text{max}} = V_2^{\text{max}}$ ergibt)

$$(59) \quad (b_2 - b_1)L^2 + [(f_{\text{max } 1} - a_2)b_1 - (f_{\text{max } 2} - a_1)b_2]L + f_{\text{max } 1}b_1a_2 - f_{\text{max } 2}b_2a_1 = 0$$

entscheidet, welche der beiden Geschwindigkeiten V_1^{max} und V_2^{max} größer ist. Besitzt diese Gleichung eine reelle, positive Lösung für die Last L , so ist für kleinere Lasten $V_1^{\text{max}} < V_2^{\text{max}}$ und für größere Lasten $V_1^{\text{max}} > V_2^{\text{max}}$. Es kann also möglich sein, dass die „schnellen“ Fasern zu einer geringeren Maximalgeschwindigkeit führen als die „langsamen“ Fasern. Diese Aussage gilt auch für Muskeln im menschlichen Organismus.

11.2 Temperaturabhängigkeit der Hillschen Parameter

Die Hillsche Gleichung kann auch in der Form

$$(60) \quad v(t) = v_{\max} \frac{a}{f_{\max}} \frac{f_{\max} - f}{f + a}$$

geschrieben werden. Der Vergleich mit (54) lässt vermuten, dass die Größe v_{\max} nicht temperaturabhängig ist, a und f_{\max} dagegen schon. Um genauere Aussagen zu erhalten, sind mehrere Wege denkbar: In den Reihenentwicklungen, die zu obigen Näherungen für eine konzentrische bzw. eine exzentrische Arbeitsweise führen, werden weitere Ordnungen berechnet oder die Temperaturabhängigkeit wird numerisch untersucht. Der erste Weg führt im konzentrischen Bereich auf die Näherungen

$$(61) \quad a(T) = f_{\max} A^{-1} T,$$

$$(62) \quad b(T) = v_{\max} e^{\frac{B}{T}(1-\frac{f}{f_{\max}})} \left(e^{\frac{A}{T}} - e^{\frac{B}{T}} \right)^{-1} \text{ und}$$

$$(63) \quad c(T) = f_{\max} v_{\max} A^{-1} T e^{\frac{A}{T}} \left(e^{\frac{A}{T}} - e^{\frac{B}{T}} \right)^{-1}.$$

Bezüglich der numerischen Auswertung sind wir wie folgt vorgegangen: Es wurden aus der Literatur (Siebert et al., 2007, S. 334) die gemessenen Werte eines Probanden übernommen: $f_{\max}=13899$ N, $v_{\max}=0,97$ m/s und $\rho_{\max}=1410$ W. Aus diesen Werten ergibt sich die in der folgenden Abbildung (Abb. 8) dargestellte Hyperbel im konzentrischen Arbeitsbereich. Diese Hillsche Hyperbel wurde nach Gleichung (54) mit den Werten $A=B=1040$ für die Temperatur 36° Celsius angepasst.

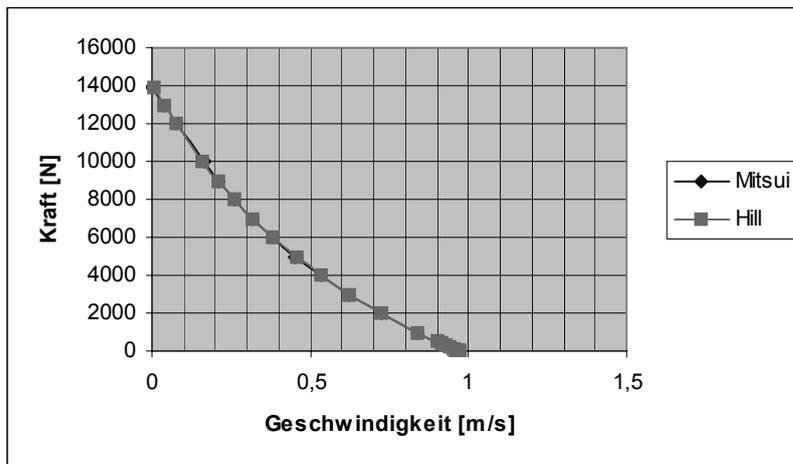


Abb. 8: Hillsche Hyperbel und Kurve nach Mitsui bei 36° Celsius im Vergleich

Es kann festgestellt werden, dass die Hillsche Hyperbel und die Kurve nach der Mitsui'schen Gleichung nahezu identisch sind. Diese Situation erlaubt folgende Arbeitsschritte:

1. Für unterschiedliche Temperaturen T werden mit der Gleichung (55) nach Mitsui Wertepaare f_i und v_i erzeugt, um diese dann
2. mittels der Gleichungen (48) bis (53) an Hillsche Hyperbeln anzupassen und damit die entsprechenden $a(T)$, $b(T)$ und $c(T)$ zu bestimmen und
3. daraus die Parameter $f_{max}(T)$, $v_{max}(T)$ und $p_{max}(T)$ zu berechnen.

Das Ergebnis dieser Prozedur ist in den Abbildungen 9 und 10 dargestellt. Die Änderungen der drei Hillschen Größen a , b und c sind von der gleichen Größenordnung. Die für die Sportwissenschaft wichtigen Eigenschaften f_{max} , v_{max} und p_{max} zeigen ein anderes Verhalten. Da der Vergleich zwischen (54) und (60) zeigt, dass die Größe v_{max} (nicht zu verwechseln mit der maximalen Geschwindigkeit bei der Bewegung einer Last!) von der Temperatur unabhängig ist, kann die Genauigkeit des numerischen Verfahrens eingeschätzt werden. Die maximal mögliche Leistung ist temperaturabhängig.

Tab. 2: Hillsche Größen in Abhängigkeit von der Temperatur

| Temperatur [°C] | f_{max} [N] | Diff. zu 0°C [%] | v_{max} [m/s] | Diff. zu 0°C [%] | p_{max} [Watt] | Diff. zu 0°C [%] |
|--------------------|------------------|---------------------|--------------------|---------------------|---------------------|---------------------|
| 0 | 13361 | 0 | 0,9831 | 0 | 1256 | 0 |
| 10 | 13433 | 0,54 | 0,9816 | -0,15 | 1309 | 4,2 |
| 20 | 13499 | 1,03 | 0,9803 | -0,28 | 1361 | 8,4 |
| 23 | 13518 | 1,17 | 0,9799 | -0,33 | 1377 | 9,6 |
| 25 | 13530 | 1,26 | 0,9797 | -0,35 | 1387 | 10,4 |
| 30 | 13559 | 1,48 | 0,9791 | -0,40 | 1413 | 12,5 |
| 35 | 13586 | 1,68 | 0,9785 | -0,46 | 1438 | 14,5 |
| 36 | 13592 | 1,72 | 0,9784 | -0,47 | 1443 | 14,9 |
| 37 | 13597 | 1,76 | 0,9783 | -0,48 | 1448 | 15,3 |
| 38 | 13602 | 1,80 | 0,9782 | -0,49 | 1453 | 15,7 |
| 39 | 13607 | 1,84 | 0,9781 | -0,50 | 1458 | 16,1 |

Dies ist auch in den Abbildungen 9 und 10 deutlich zu erkennen. Die hier gewonnenen Aussagen stehen im Widerspruch zu den von Hill 1938 angegebenen Werten. Hill gibt dort (Hill, 1938, S. 183) an, dass bei einer Änderung der Temperatur von 0°C auf 23°C sich die Konstante a von 640 auf 740, die Konstante b von 0,59 auf 1,82 und der Quotient a/f_{max} von 0,38 auf 0,26 ändert. Auch die von Hill erwartete exponentiale Abhängigkeit von der Temperatur kann auf diesem Weg nicht bestätigt werden.

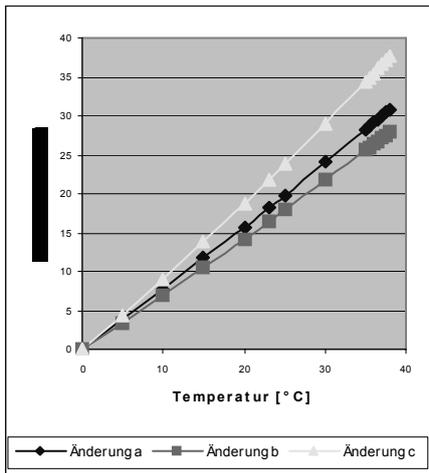


Abb. 9: Temperaturabhängigkeit der Größen a , b und c

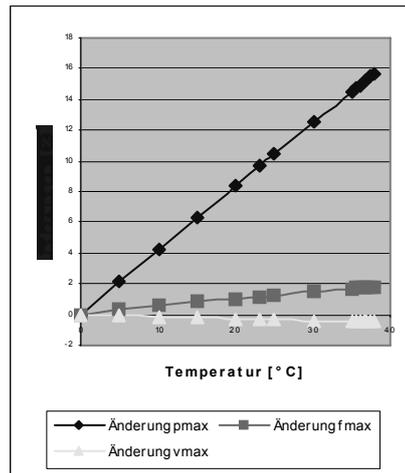


Abb. 10: Temperaturabhängigkeit der Größen f_{max1} , v_{max} und p_{max}

Die hier gefundenen Änderungen von p_{max} (bzw. a/f_{max}) sind dagegen mit den Messungen von Ranatunga (Ranatunga, 1998) für Rattenmuskeln verträglich, die der maximal möglichen Kontraktionsgeschwindigkeit v_{max} jedoch nicht.

Tab. 3: Unterschiede bei Temperaturanstieg von 25 auf 35 Grad Celsius

| | $\Delta a/f_{max}$ [%] | Δf_{max} [%] | Δv_{max} [%] |
|-----------------------------------|------------------------|----------------------|----------------------|
| EDL (Ratte) nach Ranatunga (1998) | 7,79 | 2,55 | 66,9 |
| Beinstrecker (Mensch) | 6,77 | 0,41 | -0,1 |

Die gravierenden Unterschiede bezüglich des Verhaltens der Muskeleigenschaft v_{max} bedürfen noch weiterer Untersuchungen.

In dem für sportliche Bewegungen interessanten Temperaturbereich zwischen 35°C und 38°C ändern sich die isometrische Maximalkraft f_{max} und die maximal mögliche Kontraktionsgeschwindigkeit v_{max} praktisch nicht, die maximal mögliche Leistungsabgabe ändert sich jedoch um etwa einen Prozentpunkt. Damit erklärt sich, dass die gemessene Maximalgeschwindigkeit bewegter Lasten temperaturabhängig sein kann. Auch wenn die Gleichung (54) nicht als experimentell abgesichert betrachtet werden darf, kann man vorerst folgern: Die Änderung von p_{max} ist so klein, dass die Temperaturabhängigkeit der Hillschen Größen oder der aus ihnen berechneten Eigenschaften bei vielen Modellierungsaufgaben weiterhin vernachlässigt werden darf; aber andererseits ist sie so groß, dass sie im Hochleistungssport bedacht werden sollte.

11.3 Weitere vermutete Abhängigkeiten der Hillschen Parameter

Die Hillschen Parameter a , b und c (und alle aus ihnen folgenden Eigenschaften) sind während einer Bewegung als konstant anzusehen. Untersuchungen ihrer Abhängigkeiten von Alter, anthropometrischen Größen, Ausdauerbelastungen, Blutzusammensetzung (z. B. Anteil an Erythrozyten, Laktatkonzentration usw.), EEG- und EMG-Parametern, Erwärmungsprogrammen, Genen, Herzfähigkeit, Krankheiten, Lungentätigkeit, Motivation, Temperatur usw. können Forschungsaufgaben für die nächsten Jahre sein.

12 Zusammenfassung

Die von Hill 1938 angegebene Beziehung wurde als Relation zwischen der Kontraktionsgeschwindigkeit eines Muskels und der von ihm bewegten Last dargestellt. Inzwischen änderte sich das Verständnis: Die Hillsche Gleichung stellt einen Zusammenhang zwischen der Kraft eines Muskels und seiner Kontraktionsgeschwindigkeit her. Sie ist als ein Kraftgesetz im Sinne der klassischen Mechanik zu verstehen. Damit kann diese Beziehung Teil von Bewegungsgleichungen werden. Es wird dadurch möglich, den Gültigkeitsbereich der Beziehung besser einzuschätzen, Muskeln mit verschiedenen Faserzusammensetzungen zu beschreiben, die Muskelarbeit mit nervalen Prozessen zu koppeln, Kraftgesetze in anatomische Modelle einzubauen und Bewegungen von Muskeln im Voraus zu berechnen. Dies sind neue, wichtige Eigenschaften der Hillschen Beziehung für mögliche Anwendungen. Darüber hinaus werden hier noch aus theoretischen Überlegungen Aussagen über Bewegungen von Muskeln mit unterschiedlichen Faseranteilen und die Änderung Hillscher Konstanten bei verschiedenen Temperaturen getroffen.

Danksagung

Für anregende Diskussionen und Hilfestellungen während der letzten Jahre möchte ich mich herzlich bei Frau a.o. Univ.-Prof. Dr. S. Thaller, Herrn Mag. Dr. M. Tilp (beide Karl-Franzens-Universität Graz) und Herrn Doz. Dr. F. Hildebrand (Institut für Angewandte Trainingswissenschaft, Leipzig) bedanken.

Literatur

- Abbott, B. C., & Ritchie, J. M. (1951). The onset of shortening in strained muscle. *J. Physiol.*, 113, 336-345.
- Abbott, B. C., & Wilkie, D. R. (1953). The relation between velocity of shortening and the tension length curve of skeletal. *J. Physiol.*, 120, 214-223.
- Bernstein, N. A. (1935). *Archiv biologiceskich nauk*, 38 (1), 1-34.
- Bernstein, N. A. (1967). *The co-ordination and Regulation of Movements*. Pergamon Press.
- Bigland, B., & Lippold, O. C. J. (1954). The relation between force, velocity and integrated electrical activity in human muscle. *J. Physiol.*, 123, 214-224.
- Bobbert, M. F. (2001). Dependence of human squat jump performance on the series elastic compliance of the triceps surae: A simulation study. *The Jour. of Experim. Biology*, 204, 533-542.

- Bobbert, M. F., & van Zandwijk, J. P. (1999). Sensitivity of vertical jumping performance to changes in muscle stimulation onset times: a simulation study. *Biol. Cybern.*, *81*, 101-108.
- Buchthal, F., & Kaiser, E. (1951). The rheology of the cross striated muscle fibre with particular reference to isotonic conditions. *Det. Kgl. Dan. Vidensk. Selskab. Biol. Med.*, *21*, 318.
- Bührle, M. (1985). *Dimensionen des Kraftverhaltens und ihre spezifischen Trainingsmethoden. Grundlagen des Maximal- und Schnellkrafttrainings*. Schorndorf: Hofmann.
- Close, R. (1964). Dynamic properties of fast and slow skeletal muscle of rate during development. *J. Physiol.*, *173*, 74-94.
- Close, R., & Hoh, J. F. H. (1967). Force-velocity-properties of kitten muscle. *J. Physiol.*, *192*, 815.
- Davies, R. E. (1965). Bioenergetics of muscular contraction. In B. Chance, R. W. Estabrook, & J. R. Williamson (Eds.), *Control of Energy Metabolism*. New York: Academic.
- Edman, K. A. P. (1988). Double-hyperbolic force-velocity relation in frog muscle fibres. *J. Physiol.*, *404*, 301-321.
- Edman, K. A. P., Mulieri, L. A., & Scubon-Mulieri, B. (1976). Non-hyperbolic force-velocity relationship in single muscle fibres. *Acta Physiologica Scandinavica*, *98*, 143-156.
- Epstein, M. & Herzog, W. (1999). *Theoretical Models of Skeletal Muscle*. J. Wiley and Sons. Chichester.
- Fenn, W. O., & Marsh, B. S. (1935). Muscular force at different speeds of shortening. *J. Physiol.*, *85*, 277.
- Fick, A. (1882). *Mechanische Arbeit und Wärmeentwicklung bei der Muskelthätigkeit*. Leipzig: Brockhaus.
- Gaesser, G. A., & Brooks, G. A. (1975). Muscular efficiency during steady-rate-exercise: effects of speed and work rate. *J. Appl. Physiol.*, *38*, 1132.
- Gasser, H. S., & Hill, A. V. (1923). The dynamics of muscular contraction. *Proc. Roy. Soc. London B* *96*, 398-437.
- Gordon, A. M., Huxley, A. F., & Julian, F. J. (1966). The variation in isometric tension with sarcomere length in vertebrate muscle fibre. *J. Physiol.*, *184*, 170.
- Gutewort, W. & Sust, M. (1989). Sporttechnische Leitbilder und individualspezifische Technikvarianten. *Theorie und Praxis des Leistungssports*, *27*, 19-35.
- Gutewort, W., Schmalz, T., Wank, V. & Weiß, T. (1992). Zur Entwicklung biomechanischer Modelle der Muskeltätigkeit zur Diagnose von Kraftfähigkeiten. In T. Carl, H. Mechling, K. Quade & P. Stehle (Hrsg.), *Krafttraining in der sportwissenschaftlichen Forschung*. Köln.
- Hatze, H. (1981). *Myocybernetic control models of skeletal muscle*. Univ. of South Africa, Pretoria.
- Herzog, W. (1999). Biomechanics of the musculoskeletal system. In B. M. Nigg, & W. Herzog, (Eds.), *Biomechanics of the musculoskeletal system* (2nd ed.). Chichester: Wiley.
- Hill, A. V. (1938). The heat of shortening and the dynamic constants of muscle. *Proc. Roy. Soc. (B) London*, *126*, 136-195.
- Hill, A. V. (1940). The dynamic constants of human muscles. *Proc. Roy. Soc. (B) London*, *128*, 263-274.
- Hill, A. V. (1949). The heat of activation and heat of shortening in a muscle twitch. *Proc. Roy. Soc. (B) London*, *136*, 195-211.
- Hill, A. V. (1964a). The effect of load on the heat shortening of muscle. *Proc. Roy. Soc. (B) London*, *159*, 297.

- Hill, A. V. (1964b). The effect of tension in prolonging the active state in a twitch. *Proc. Roy. Soc. (B) London*, 159, 589-595.
- Hill, A. V. (1970). *First and last experiments in muscle mechanics*. Cambridge: University Press.
- Hollmann, W. & Hettinger, T. (1990). *Sportmedizin*. Stuttgart, New York: Schattauer.
- Huxley, A. F. (1957). Muscle structure and theories of contraction. *Prog. Biophys. Chem.*, 7, 255-318.
- Julien, F. J. (1971). The effect of calcium on the force-velocity relation of briefly glycerinated frog muscle fibres. *J. Physiol.*, 218, 117-125.
- Katz, B. (1939). The relation between force and speed in muscular contraction. *J. Physiol., London*, 96, 45-64.
- Komi, P. V. (1973). Measurements of force-velocity relationship in human muscle under concentric and eccentric contractions. *Biomechanics III*. Basel: Karger, and Baltimore: Univ. Park Press.
- Laulanie. (1913). *Elements de physiologie* (2. Aufl.). Paris.
- MacPherson, L. (1953). A method of determining the force-velocity relation of muscle from two isometric contractions. *J. Physiol.*, 122, 172.
- de Marèes, H. (1989). *Sportphysiologie* (6. Aufl.) (Medizin von heute). Köln: Tropon.
- Mitsui, T., & Ohshima, H. (1988). A self-induced translation model of myosin head motion in contracting muscle, force-velocity relation and energy liberation. *J. of Muscle Research and Cell, Motility*, 9, 248-260.
- Müller, K.-J. (1987). *Statische und dynamische Muskelkraft*. Frankfurt/Main: Harri Deutsch.
- Pedotti, A. (1980). Motor Coordination and Neuromuscular Activities. In *Biomechanics of motion*. Wien, New York: Springer.
- Podolsky, R. J. (1960). Thermodynamics of muscle. In *Structure and function of muscle II*. New York.
- Ranatunga, K. W. (1984). The force-velocity relation of rat fast- and slow-twitch muscles examined at different temperatures. *J. Physiol.*, 351, 517-529.
- Ranatunga, K. W. (1998). Temperature dependence of mechanical power output in mammalian (rat) skeletal power. *Exp. Physiol.*, 83, 371-376.
- Ritchie, J. M. (1954). The relation between force and velocity of shortening in muscle. *J. Physiol.*, 123, 633-638.
- Rumberger, E. (1982). *Animalische Physiologie* (Medizin von heute).
- Rüstenberg, I. & Witt, M. (1990). Ein mathematisch-geometrisches Modell zur Berechnung von Muskellängenänderungen in den unteren Extremitäten. *Training und Wettkampf*, 2/3, 166-178.
- Schmalz, T. (1993). *Biomechanische Modellierung menschlicher Bewegung*. Schorndorf: Hofmann.
- Schmidt, R. F. & Tews, G. (Hrsg.). (1990). *Physiologie des Menschen*. Berlin, Heidelberg, New York, London: Springer.
- Schmidtbleicher, D. (1984). Strukturanalyse der motorischen Eigenschaft Kraft. *Lehre der Leichtathletik*, 35, 1785-1792.
- Siebert, T., Sust, M., Thaller, S., Tilp, M., & Wagner, H. (2007). An improved method to determine neuromuscular properties using force laws – From single muscle to applications in human movements. *Human Movement Science*, 26, 320-341.

- Sonnenblick, E. H. (1962). Force-velocity relations in mammalian heart muscle. *Amer. J. Physiol.*, 202, 931.
- Sust, M. (1978). Biomechanische Aspekte der Definition von Maximal- und Schnellkraft. *Theorie und Praxis der Körperkultur*, 27 (10), 763-768.
- Sust, M. (1989). Bernstein und biomechanische Kraftgesetze. *Theorie u. Praxis der Körperkultur*, 38 (2), 113-116.
- Sust, M. (1996). Modulares deterministisches Modell menschlicher Bewegungen. In R. Ballreich & W. Baumann (Hrsg.), *Grundlagen der Biomechanik des Sports*. Stuttgart: F. Enke Verlag.
- Sust, M., Eichhorn, I., Messerschmidt, K. & Weiss, T. (1991). Definition, Messung und Anwendung von Einschaltfunktionen. *Medizin und Sport*, 31, 34-36.
- Sust, M., Schmalz, T., & Linnenbecker, S. (1997). Relationship between distribution of muscle fibres and invariables of motion. *Human Movement Science*, 16, 533-546.
- Sust, M., Schmalz, T., Beyer, L., Rost, R., Hansen, E., & Weiss, T. (1997). Assessment of isometric contractions performed with maximal subjectiv effort: corresponding results for EEG a changes and force measurements. *Intern. J. Neuroscience*, Vol. 92 (1-2), 103-118.
- Thaller, S. (2003). Hochsprung auf dem Mond. *Physik in unserer Zeit*, 34 (2), 87-89.
- Thaller, S. & Tilp, M. (2003). Bestimmung von individuellen Muskeleigenschaften durch mathematische Modelle und individuelle Simulation von einfachen sportlichen Bewegungen. *Sport und Wissenschaft*, 9, 37-41.
- Thaller, M. & Tilp, M. (2004). Bewertung von gemessenen isometrischen Kraftkurven. *Spectrum der Sportwissenschaften*, 16 (1), 68-84.
- Thaller, S., & Wagner, H. (2004). The relation between Hill's equation and individual muscle properties. *Journal of theoretical Biology*, 231 (3), 319-332.
- Thorstensson, A., Grimby, G., & Karlsson, J. (1976). Force-velocity relations and fiber composition in human knee extensor muscles. *J. Appl. Physiol.*, 40, 12-16.
- van Soest, A. J., & Bobbert, M. F. (1993). The contribution of muscle properties in the control of explosive movements. *Biol. Cybern.*, 69, 195-204.
- Wagner, H., Siebert, T., Ellerby, D. J., Marsh, R. L., & Blickhan, R. (2005). ISOFIT – A model-based method to measure muscle-tendon properties simultaneously. *Journal of Biomechanics and Modelling in Mechanobiology*, 10-19.
- Weber, W. & Weber, E. (1836). *Mechanik der menschlichen Gehwerkzeuge*. Göttingen: Fischer.
- Wendebourg, J. & Ungerechts, B. E. (1993). Bestimmung von phasenbezogenen Kräften und Momenten bei Anlauf zum Weitsprung mittels Hillscher Gesetzmäßigkeiten aufgrund kinematischer Analysen. In *Leistungsdiagnostische und präventive Aspekte der Sportbiomechanik*. Frankfurt/Main.
- Wilkie, D. R. (1950). The relation between force and velocity in human muscle. *J. Physiol.*, 110, 249-280.
- Whipp, B. J., & Wassermann, K. (1989). Efficiency of muscular work. *J. Appl. Physiol.*, 26, 644.
- Winter, D. A. (1990). *Biomechanics and motor control of human movement* (Wiley-Interscience Publication). New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore: John Wiley & Sons, Inc.