

*Neuro- und Sinnesphysiologie
für Kognitionswissenschaftler*

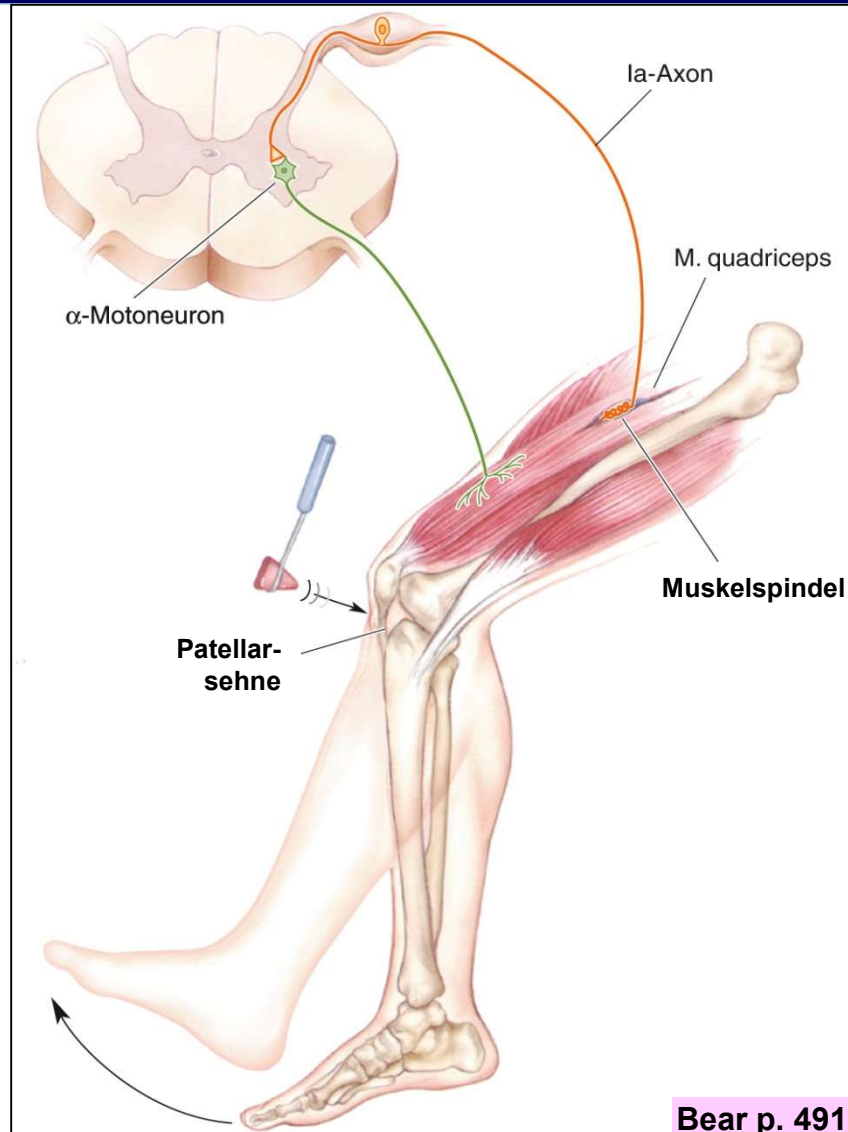
XI Motorsteuerung



H. Mallot, Inst. Neurobiologie, FB Biologie, Univ. Tübingen, WS21/22



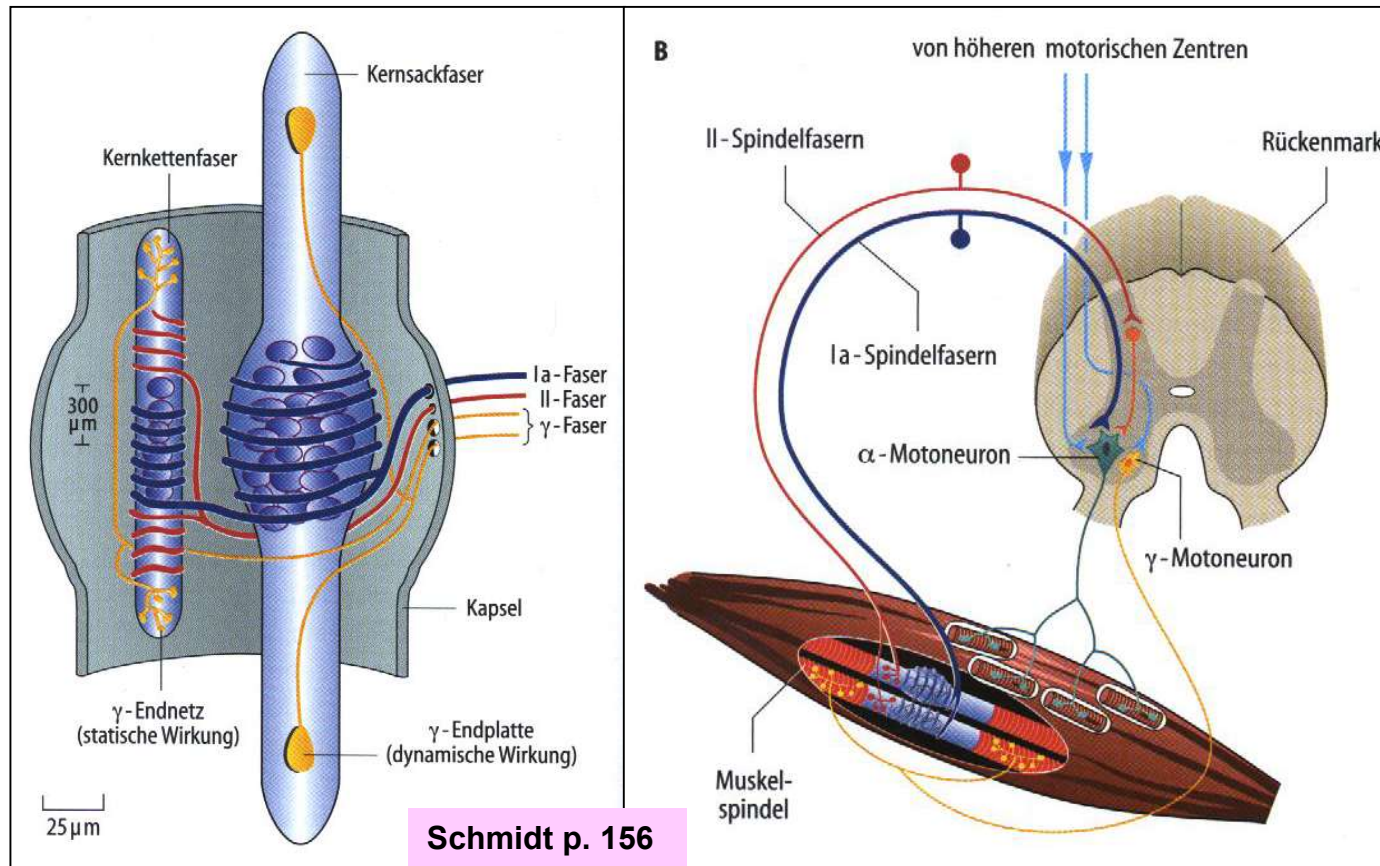
Kniesehnenreflex



Bear p. 491

- Durch einen Schlag auf die **Patellar-sehne** wird der Strecker des Knies (M. quadriceps) gedehnt.
- Die Dehnung überträgt sich auf die **Muskelspindel** und wird über die Ia-Fasern ins Rückenmark gemeldet.
- Das sensorische Neuron erregt in einem **monosynaptischen Reflex** ein α -Motoneuron.
- Das Motoneuron erregt den **Strecker-muskel**, der daraufhin kontrahiert.
- Der Kniesehnenreflex ist ein Beispiel für einen **Eigenreflex**, bei dem sensorische und motorische Komponente gleich sind (der Streckermuskel).

Dehnungsreflex und Muskelspindel



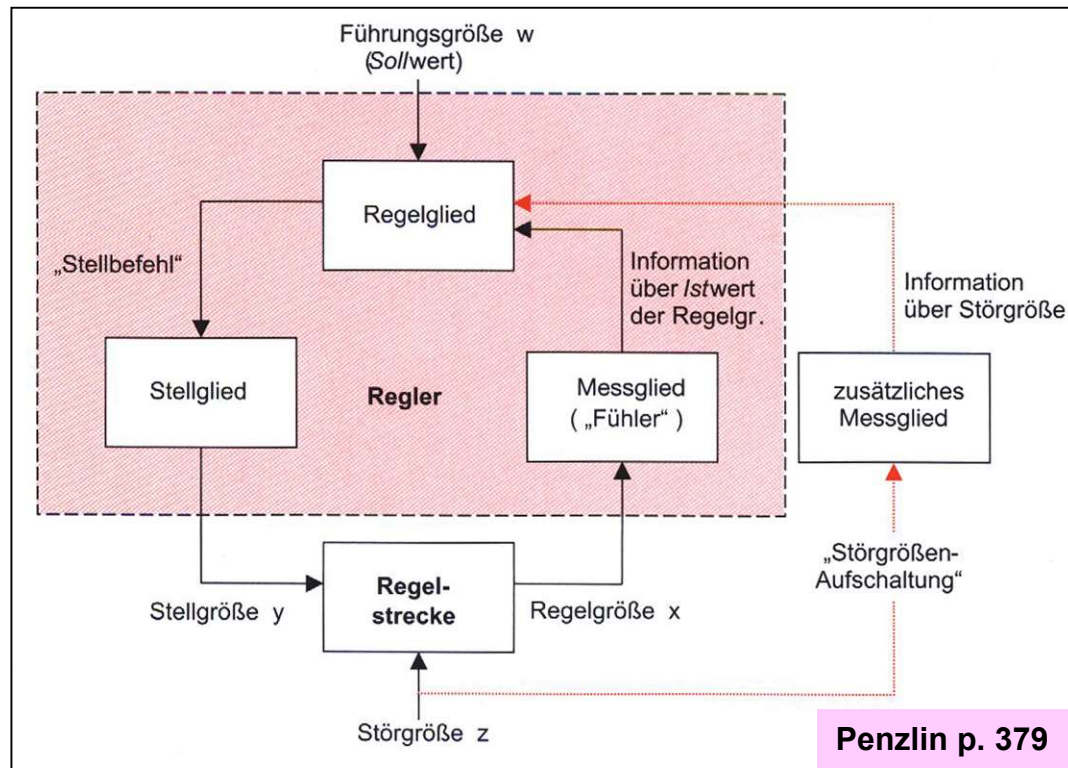
Rechts: Nervenbahnen zwischen Rückenmark und Muskel.

Dorsale Wurzel: Sensorische (afferente) Spindelfasern (Ia, II).

Ventrale Wurzel: Motorische (efferente) Fasern der γ-Motoneurone (Muskelspindel) und α-Motoneurone (extrafusale Muskelfasern)

Links: Muskelspindel mit zwei Typen von intrafusalen Fasern: **Kernkettenfasern** messen Muskellänge, **Kernsackfasern** messen Kontraktionsgeschwindigkeit

Kniesehenenreflex als Regelkreis



Bei der Muskelsteuerung durch das Gehirn werden α - und γ -Motoneurone (und damit extra- und intrafusale Fasern) gleichzeitig erregt ("koaktiviert"). Dies führt zu einer stabilen Einstellung der Muskelkontraktion.

Regelstrecke:
Muskeldehnung

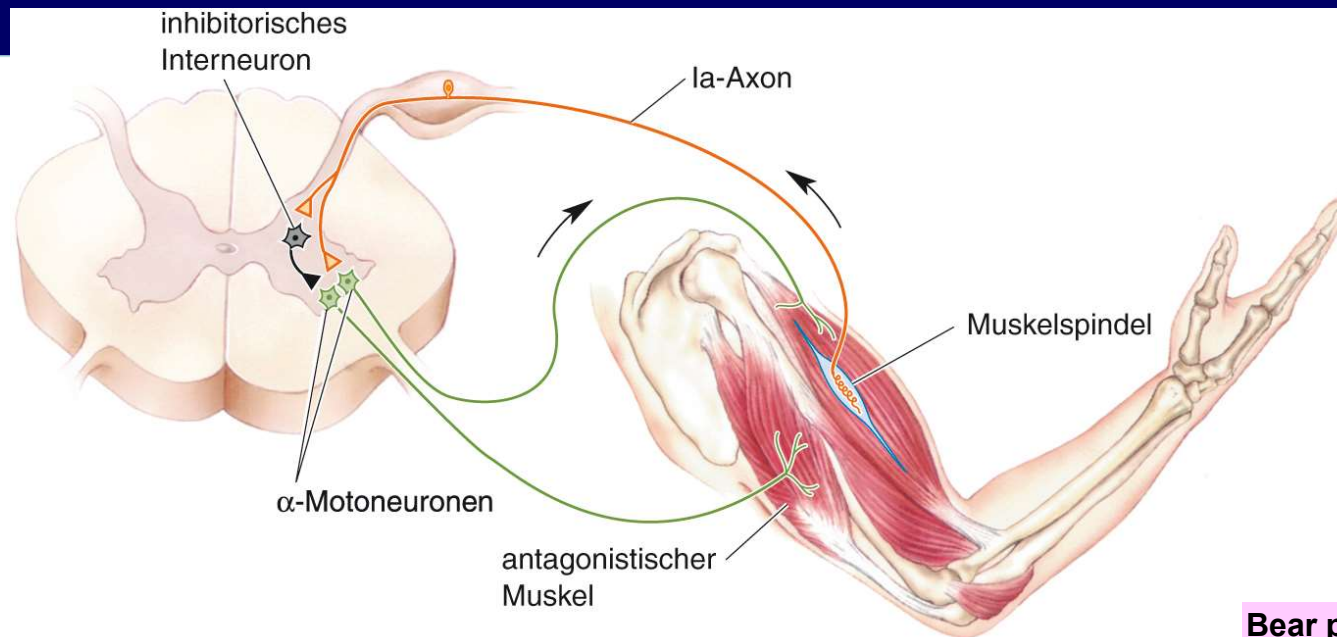
Messglied:
Muskelspindel (Dehnung und Geschwindigkeit der Dehnungsänderung)

Regelglied: Motoneurone im Rückenmark.

Stellglied: Muskel

Sollwertverstellung:
Kontraktion der intrafusalen Fasern der Muskelspindel

Antagonistische Muskeln



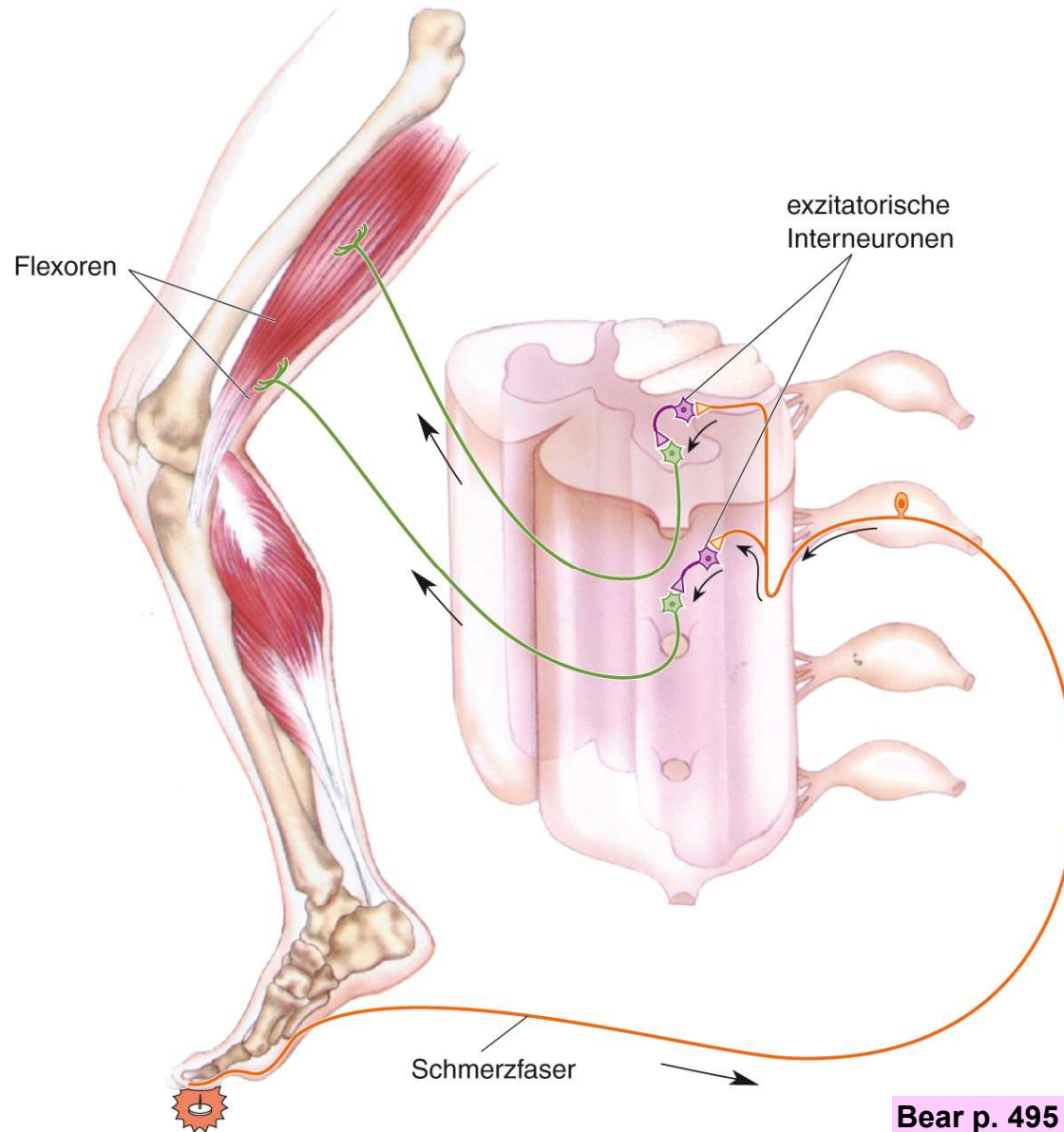
Bear p. 495

Skelettmuskeln am gleichen Gelenk ("Beuger", z.B. M biceps brachii und "Strecker" z.B. M triceps brachii) arbeiten gegeneinander. Nach einer Kontraktion des **Agonisten** zieht der **Antagonist** ihn wieder in eine arbeitsfähige Stellung zurück.

Während der Kontraktion des Agonisten werden die Motoneurone des Antagonisten über Ia-Axone der Muskelspindeln des Agonisten gehemmt. Hierzu ist ein **inhibitorisches Interneuron** im Rückenmark erforderlich.

Dieser Mechanismus besteht auch in umgekehrter Richtung (**reziproke Hemmung**).

Beugereflex



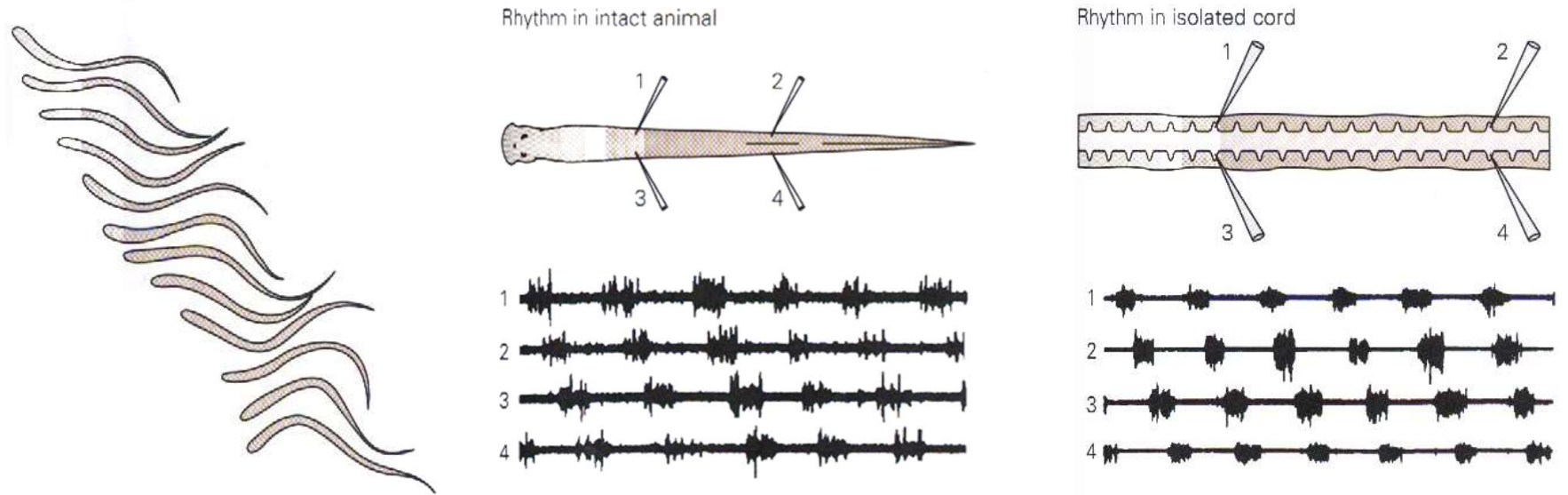
Schmerzreiz am Fuß führt zum reflektorischen Beugen des Knies.

Hierbei reizen Schmerzfasern des Fußes über **exzitatorische Interneurone** die entsprechenden α -Motoneurone im Rückenmark

Gleichzeitig werden die Beugemuskeln des anderen Beins gehemmt.

Der Beugereflex ist ein Beispiel für einen **polysynaptischen Fremdreflex**.

Mustergeneratoren: Schwimmen beim Neunauge



Kandel p. 745

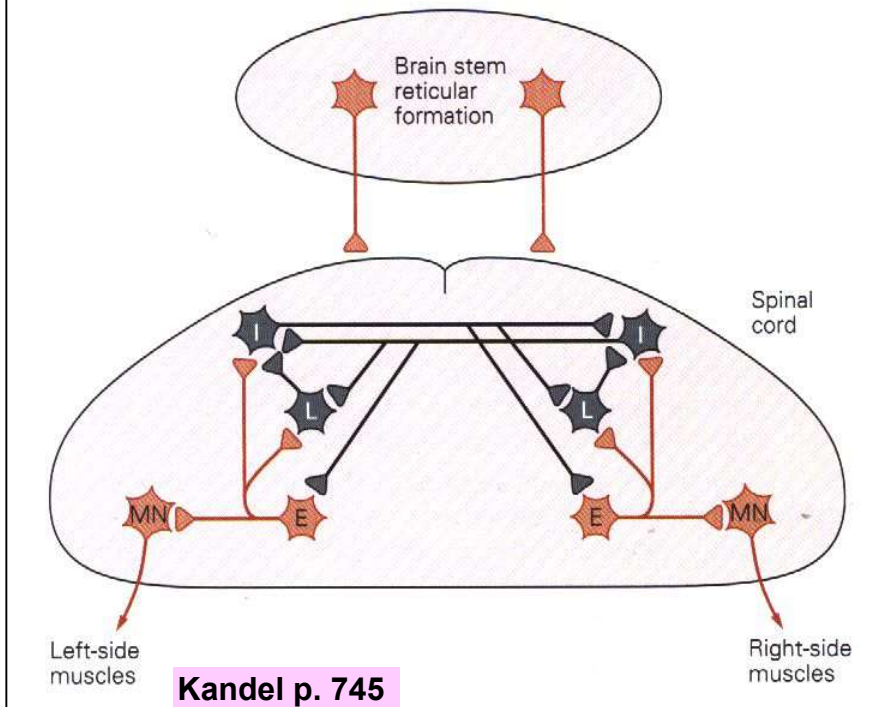
Links: Schwimmbewegung des Neunauges

Mitte: Elektromyogramme zeigen an den Seiten entlanglaufende Kontraktionswellen, rechts und links in Gegenphase

Rechts: Neuronale Erregung im isolierten Rückenmark zeigt, dass hier ein „zentraler Mustergenerator“ vorliegt.

Schwimmen beim Neunauge

Schema eines Segmentes



Exzitatorische Interneurone **E** mit Spontanaktivität treiben Motorneurone und erregen Inhibitorische Interneurone **I** und **L**

Reziproke kontralaterale Hemmung aller Neurone durch **I**-Interneurone.

L-Interneurone beeinflussen Dynamik der Hemmung.

Rhythmische Aktivität im Gegentakt.



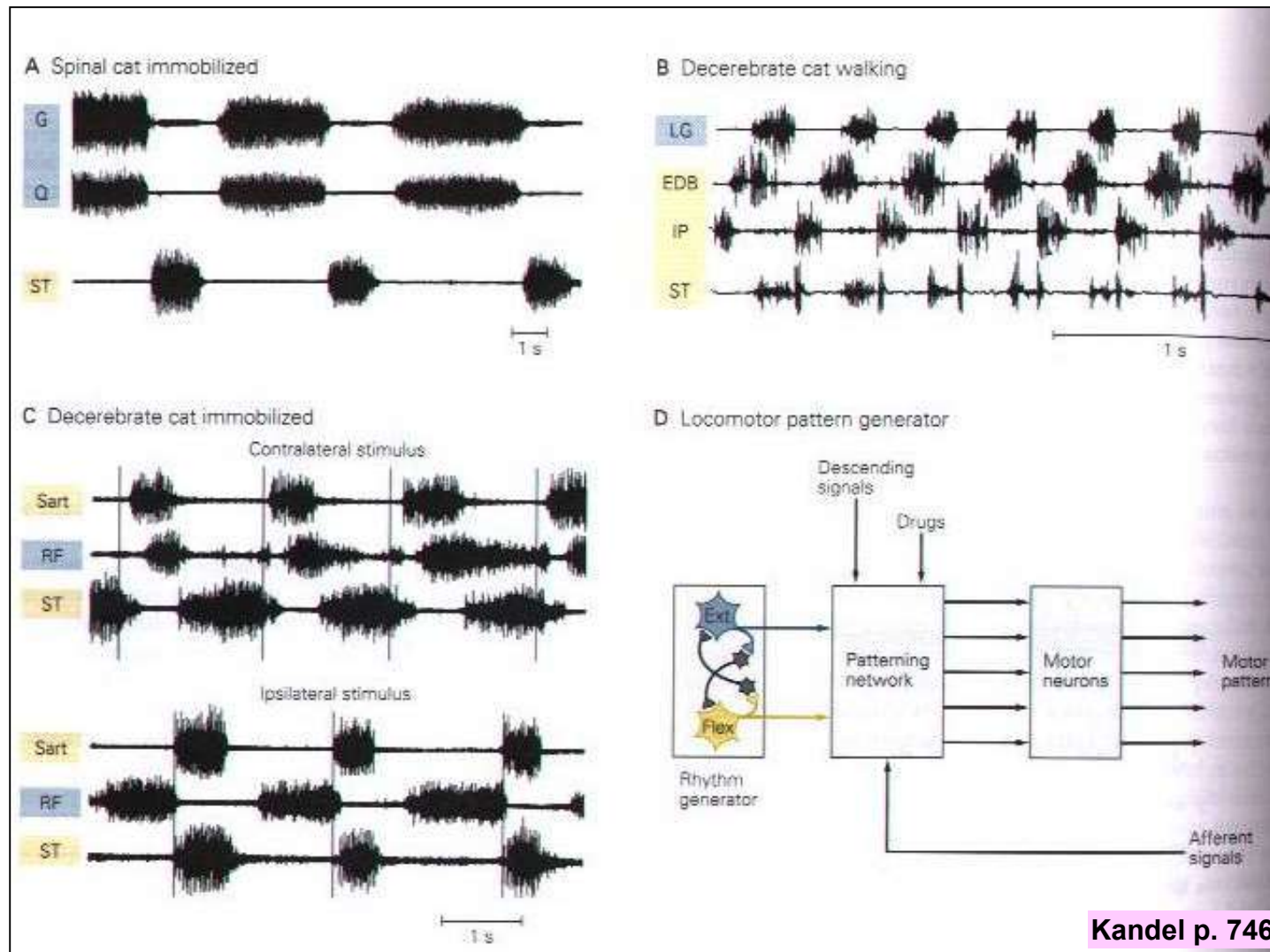
Lampetra planeri

www.sab.at



www.geocities.com

Das Rückenmark kann verschiedene Rhythmen generieren



A Rückenmark vom Gehirn getrennt: Antagonismus von Flexoren und Extensoren

B Hirnstamm + Rückenmark: Physiologisches Laufmuster

C Immobilisierte Katze bei Reizung der Tatze

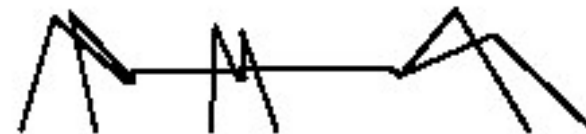
D Modell mit spinalem Muster-generator und Modulation durch absteigende Bahnen

Schreitbewegung bei Stabheuschrecken (*Carausius morosus*)



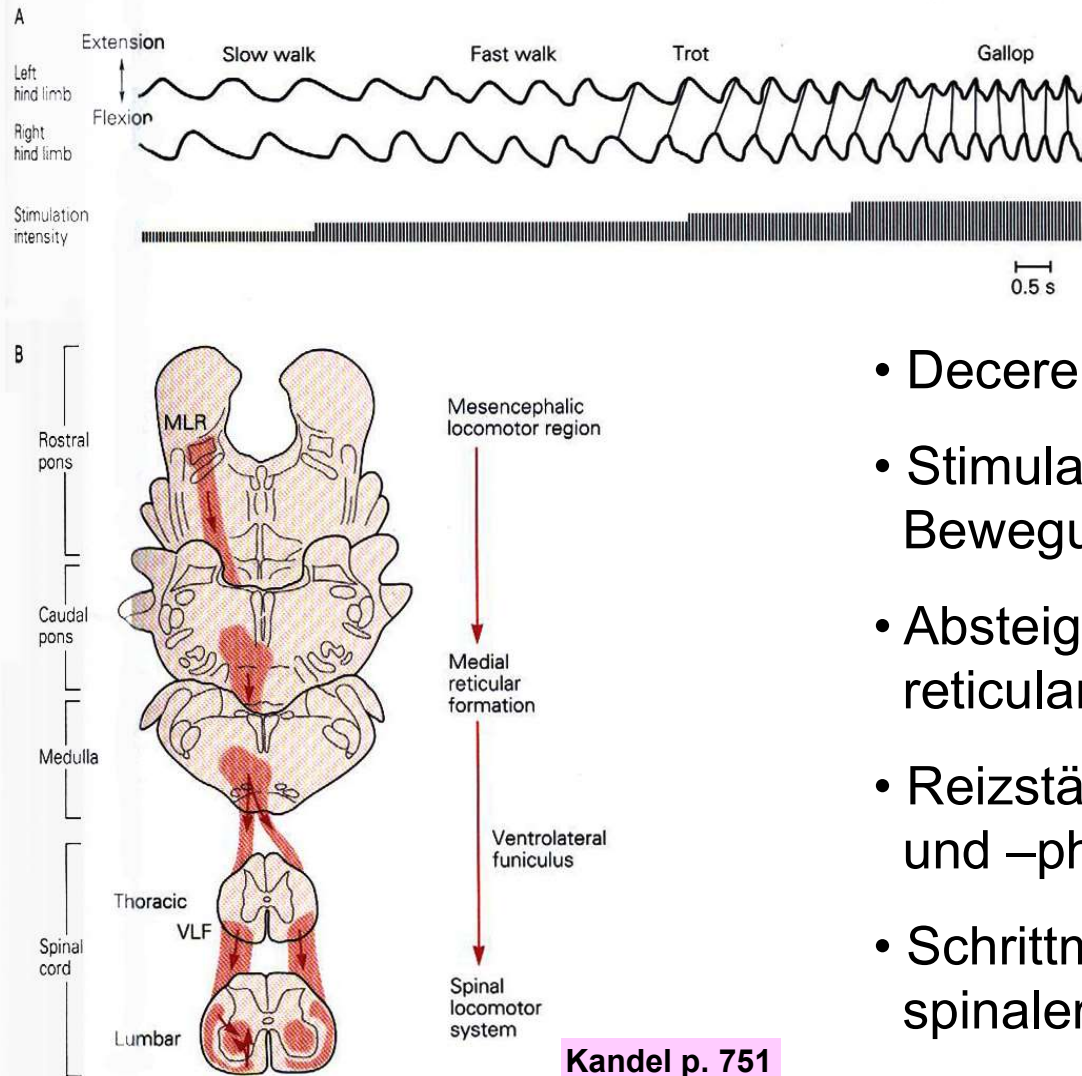
Simulation von Laufbewegungen der
Stabheuschrecke durch gekoppelte
Oszillatoren.

Störung durch Bodenunebenheiten



H. Cruse, Univ. Bielefeld

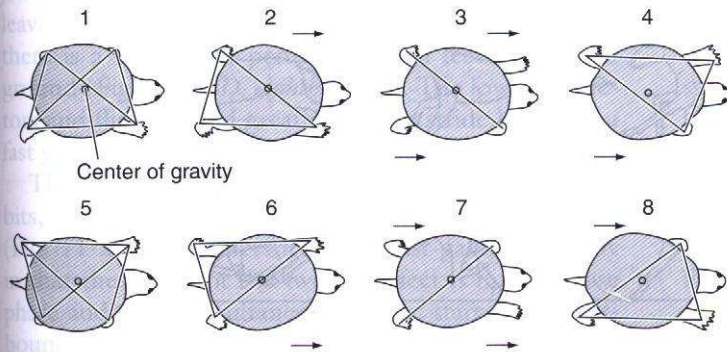
Kontrolle der Bewegungsgeschwindigkeit durch das Mesencephalon



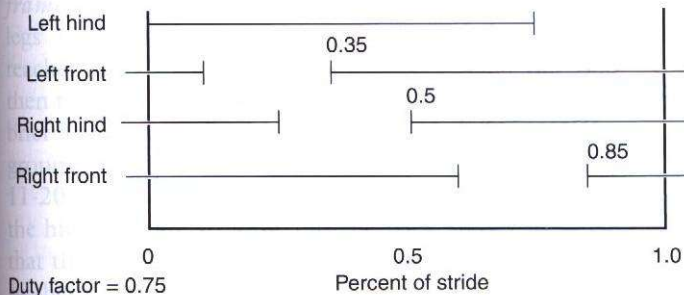
Kandel p. 751

- Decerebrierte Katze auf Laufband
- Stimulation der mesencephalen Bewegungsareale
- Absteigende Bahnen über Formatio reticularis ins Rückenmark.
- Reizstärke bestimmt Schrittfrequenz und –phase.
- Schrittmuster (Gangarten) sind Resultat spinaler Mustergeneratoren

Gangarten vierfüßiger Tiere



A. Limb movements and foot placements during one stride of a turtle

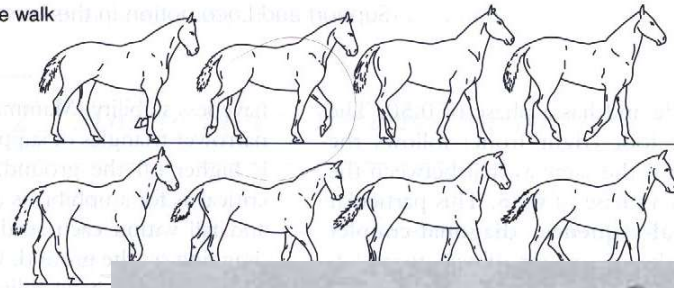


B. Gait diagram of the stride shown in A

Liem 371, 372

A. Lateral sequence walk

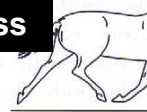
Schritt



Left hind
Left front
Right hind
Right front

B. Fast pace or rack

Rennpass

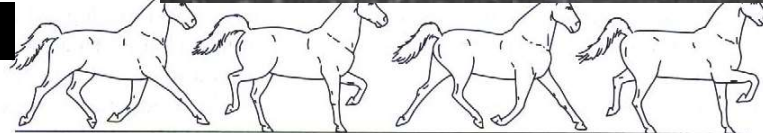


Left hind
Left front
Right hind
Right front



C. Fast trot

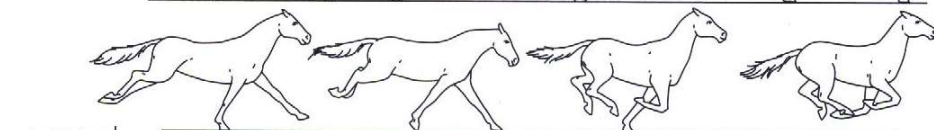
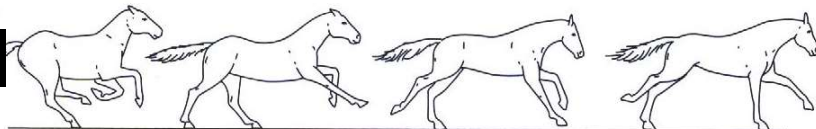
Trab



Left hind
Left front
Right hind
Right front

D. Fast gallop

Galopp



Left hind
Left front
Right hind
Right front



Rückenmarksautonomie beim Menschen



Dionysius von Paris
(St. Denis), † nach 250.

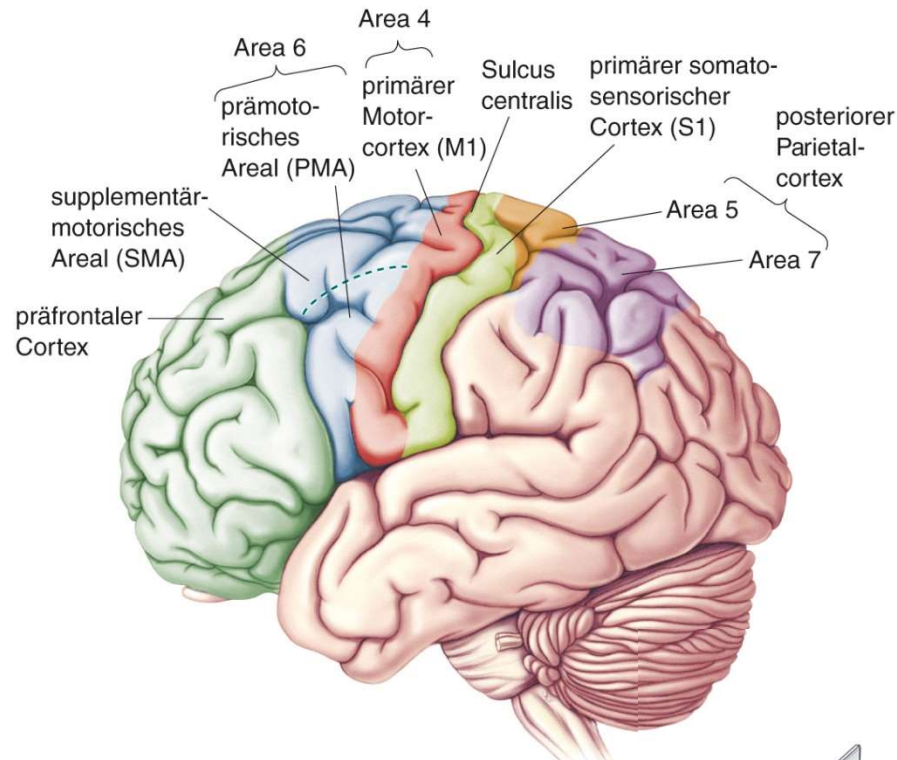
Statue aus dem Bamberger
Dom



Klaus Störtebeker
(1360 – 1401)

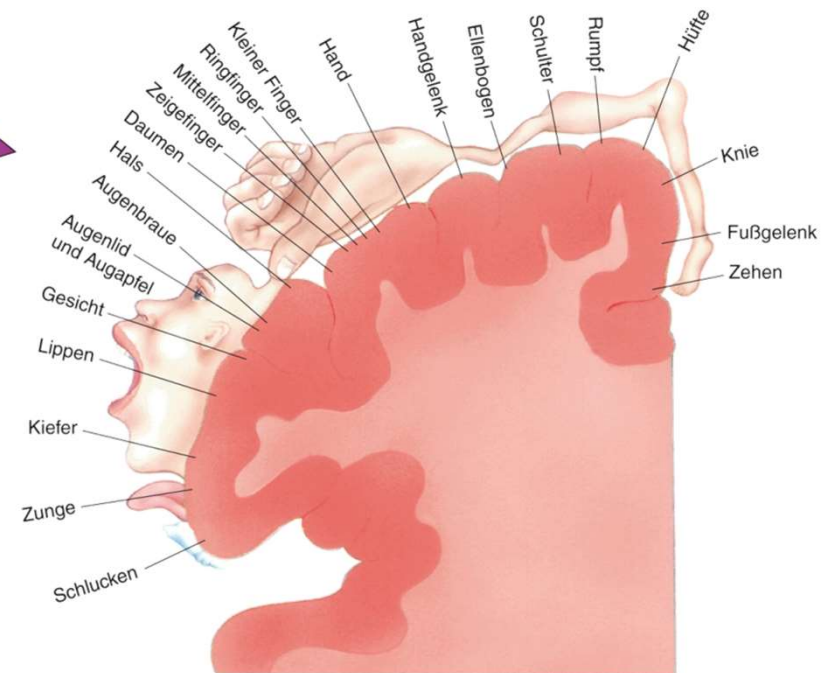
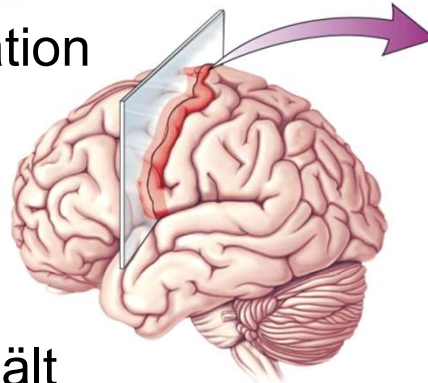
Flugblatt von 1701

Motorcortex

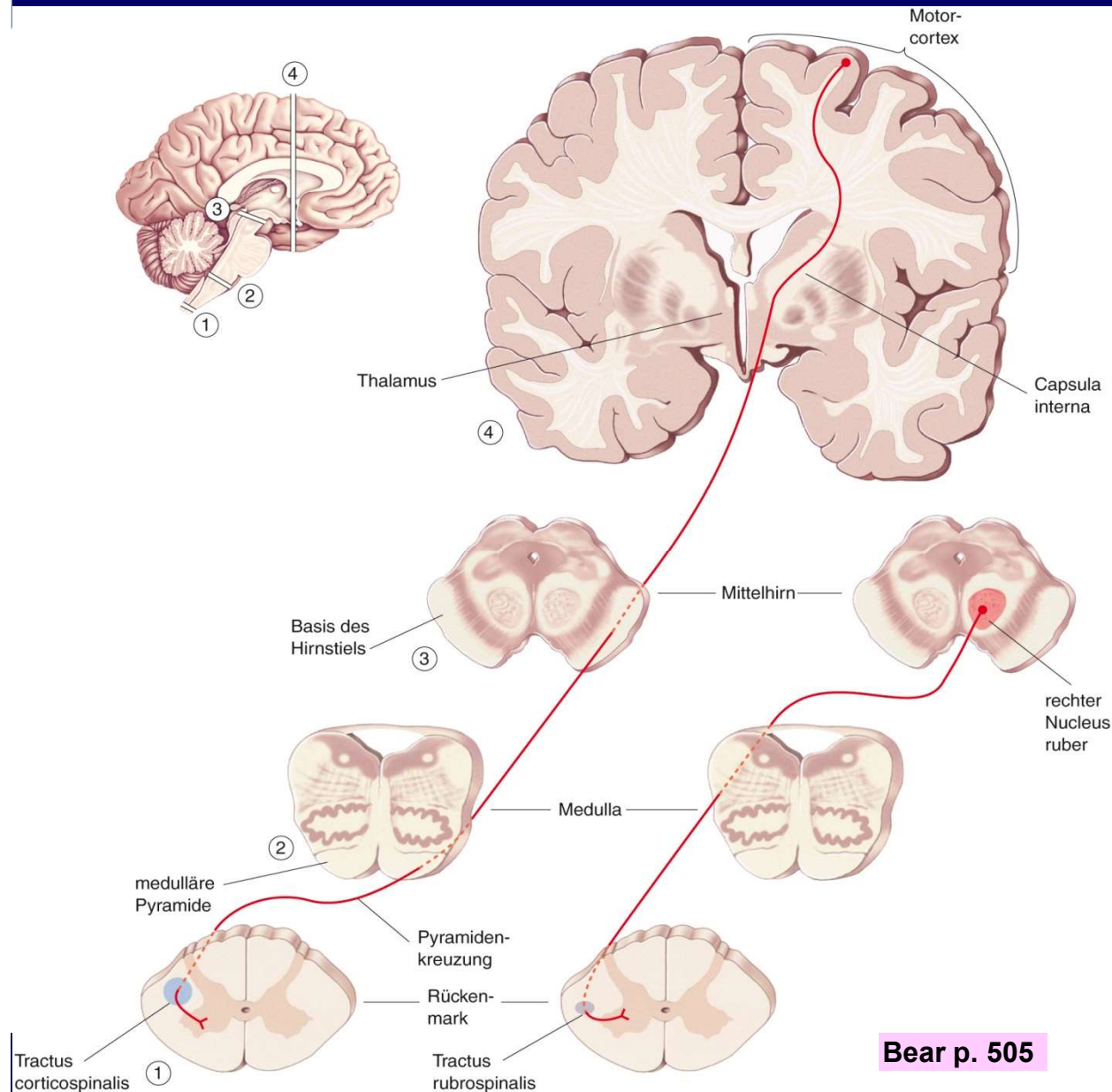


Vor dem (rostral) Sulcus centralis liegt der primäre Motorcortex, gegenüber dem schon früher besprochenen primären somato-sensorischen Cortex

Durch elektrische Stimulation in M1 kann man Muskelzuckungen in verschiedenen Körperbereichen hervorrufen. Durch systematisches "Kartieren" erhält man den "motorischen Homunculus", der dem somatosensorischen Homunculus ähnelt.



"Willkürmotorik": Die Pyramidenbahn

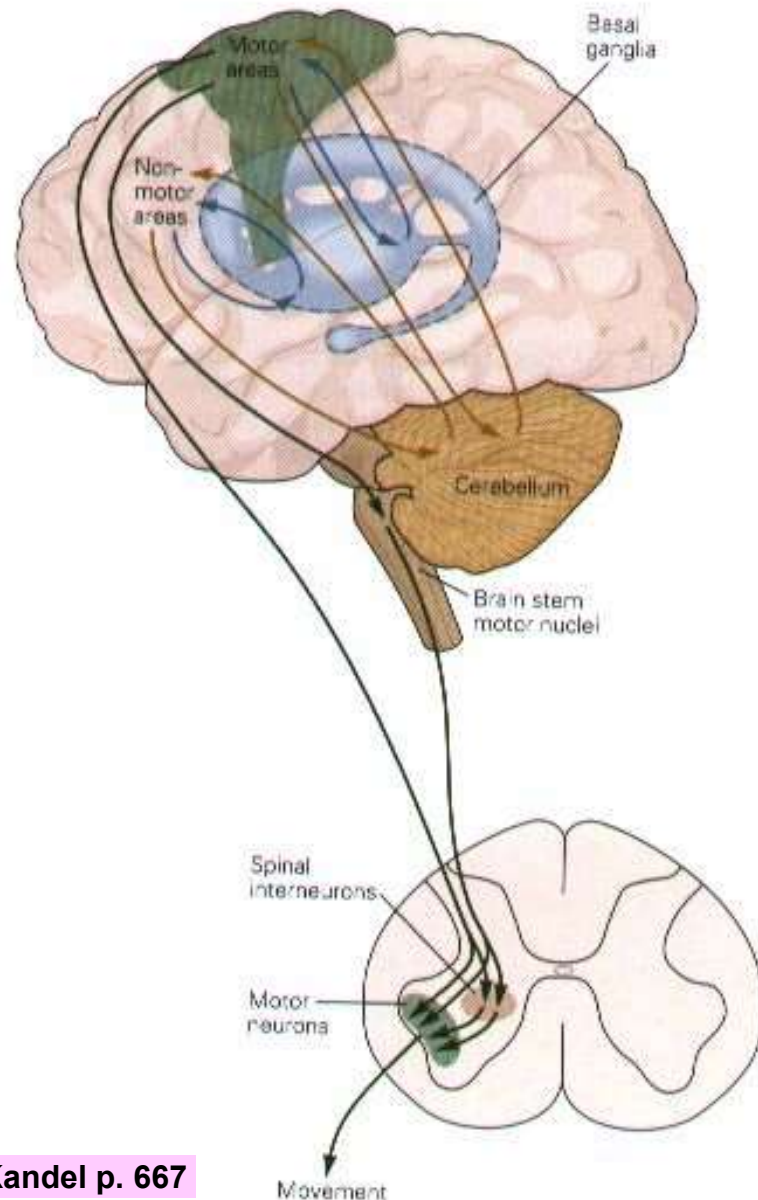


Für die Willkürmotorik von besonderer Bedeutung ist die **Pyramidenbahn** (Tractus cerebrosppinalis), die vom Motorcortex direkt auf die Motoneurone des Rückenmarks projiziert.

Die Pyramidenbahn **kreuzt** in der Medulla, sodass der Cortex contralaterale Muskel anspricht.

Der **Tractus rubrospinalis** zieht vom Mittelhirn (Nucleus ruber) ebenfalls zum contralateralen Rückenmark.

Motorische Rückenmarksbahnen



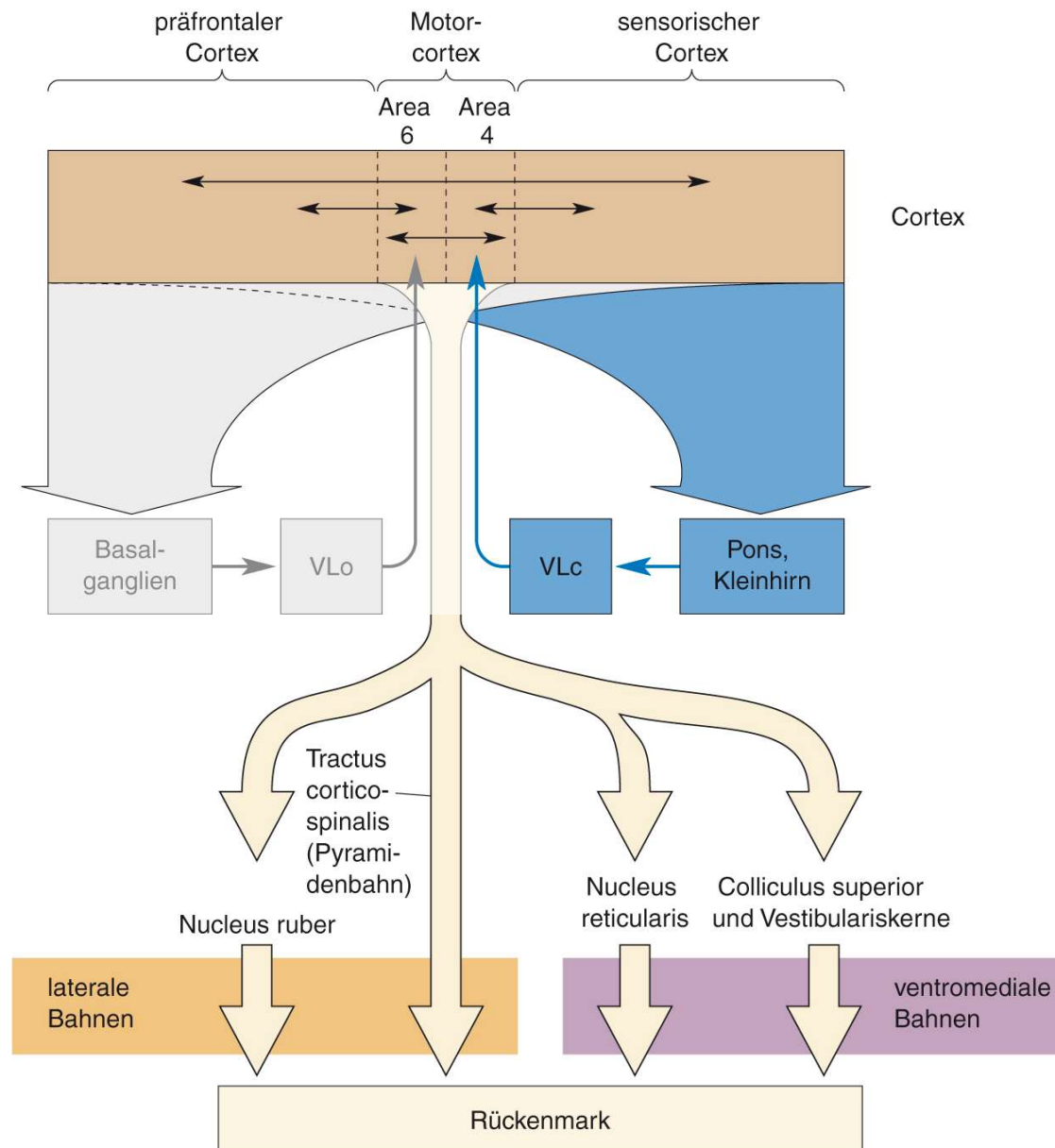
Das Gehirn steuert die Motoneurone des Rückenmarks über verschiedene **Bahnen**.

Die wichtigsten Gehirngebiete hierfür sind:

- **Motorcortex**
- **Basalganglien**
- **Kleinhirn**
- **Hirnstamm**

Die Axone der absteigenden Rückenmarksbahnen projizieren auf Motoneurone (α , γ) sowie auf Interneurone, die die Motoneurone zwischen den Segmenten koordinieren oder spinale Muster erzeugen.

Absteigende Rückenmarksbahnen



Bear p. 531

Der Cortex projiziert direkt über die Pyramidenbahn sowie indirekt über verschiedene Kerne ins Rückenmark.

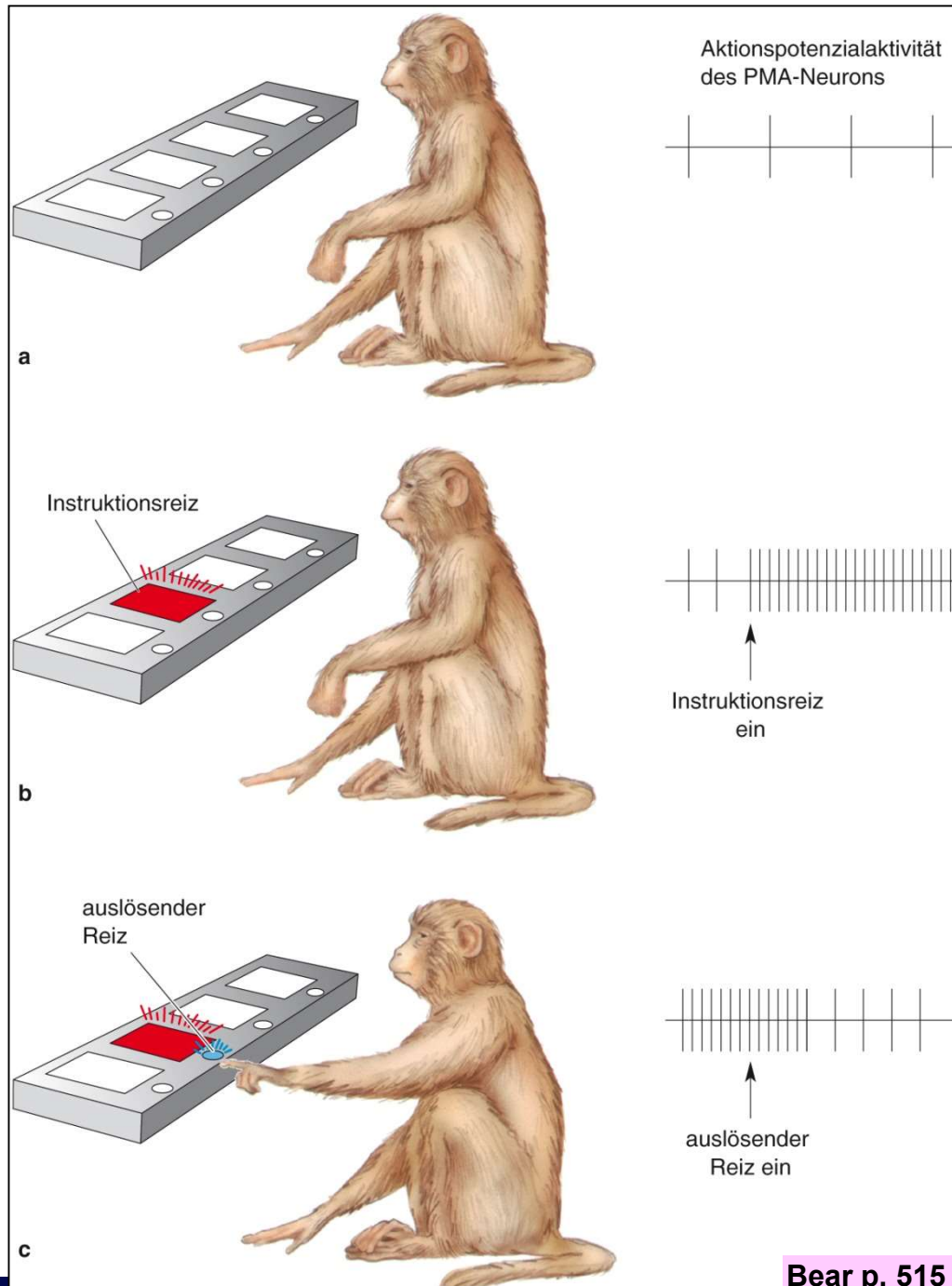
Die corticale Aktivität wird über zwei Schleifen moduliert:

Links: Basalganglien und ventrolateraler Thalamuskern (VLo): Bewegungsauswahl und Initiation.

Rechts: Kleinhirn, Brücke und VLc: Feinabstimmung, Abgleich von Intention und Ergebnis

Aufsteigende Bahnen sind nicht gezeigt.

Prämotorcortex (PMC)



Bear p. 515

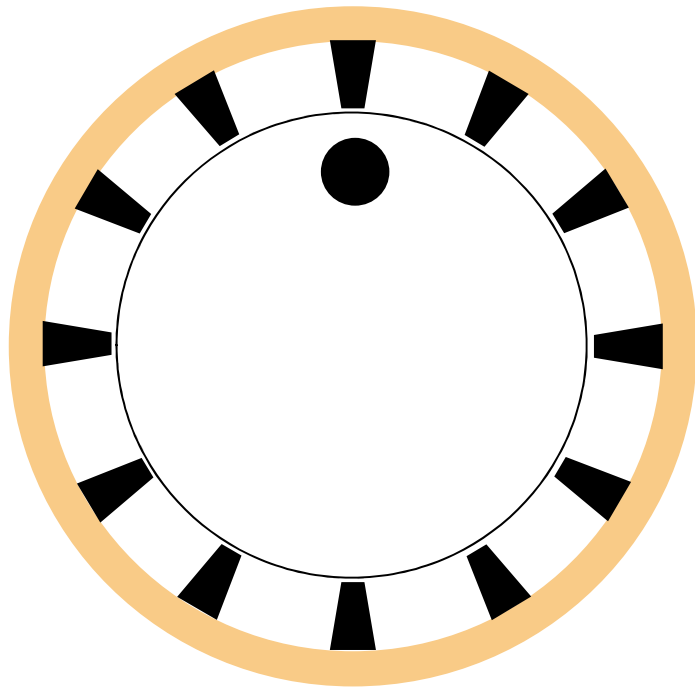
Affe beobachtet zunächst eine Anzeige (a), auf der dann ein Instruktionsreiz erscheint (b). Er wartet dann, bis ein auslösender Reiz ("go-Signal") dazukommt und berührt dann die entsprechende Taste.

PMC-Neuron ist in der Wartephase zwischen Instruktions- und Auslösereiz kontinuierlich aktiv. PMC spielt also eine Rolle bei Arbeitsgedächtnis und Bewegungsplanung.

Ähnliche Ergebnisse findet man auch in "supplementären Motorcortex", SMC.

Bereitschaftspotential

Benjamin Libet 1983, Patrick Haggart & Martin Eimer 1999

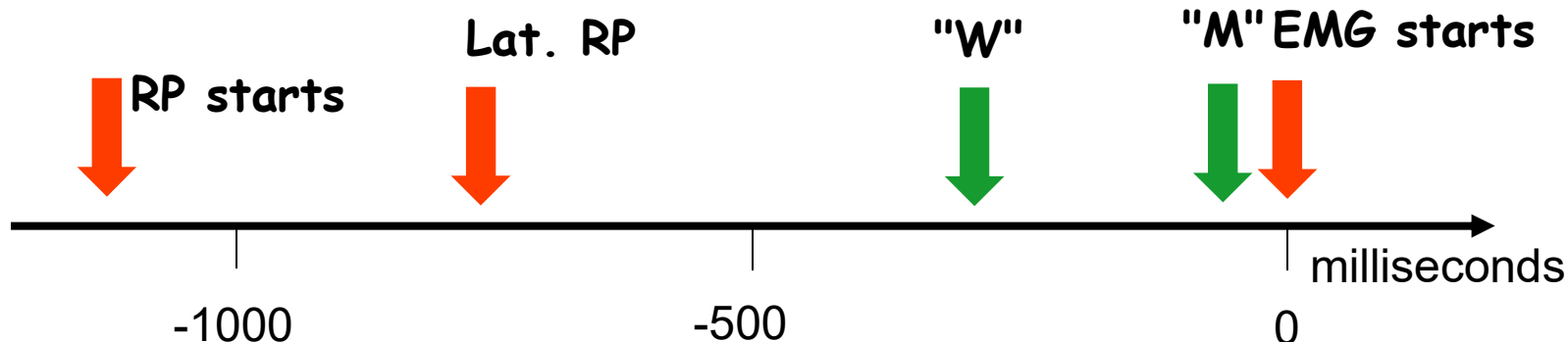


■ Objektive Maße

- Beginn des Bereitschaftspotentials (Readiness pot., RP = -1100 ms)
- Beginn des lateralisierten Bereitschaftspotentials (lat. RP = -800 ms)
- Muskelaktivierung (EMG; 0ms)

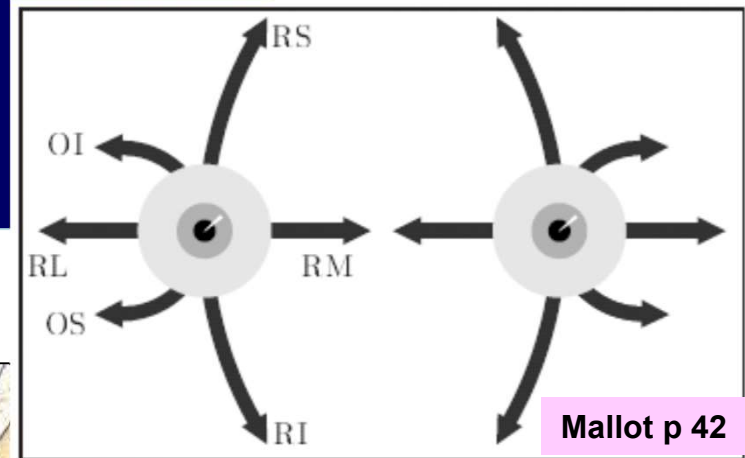
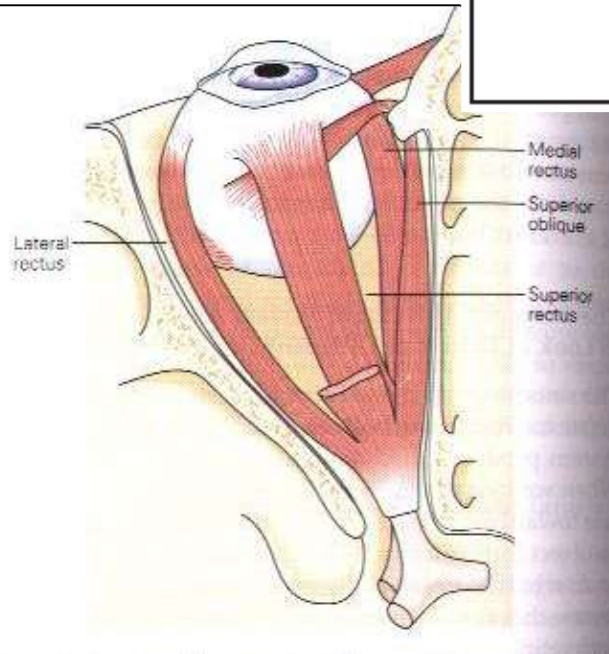
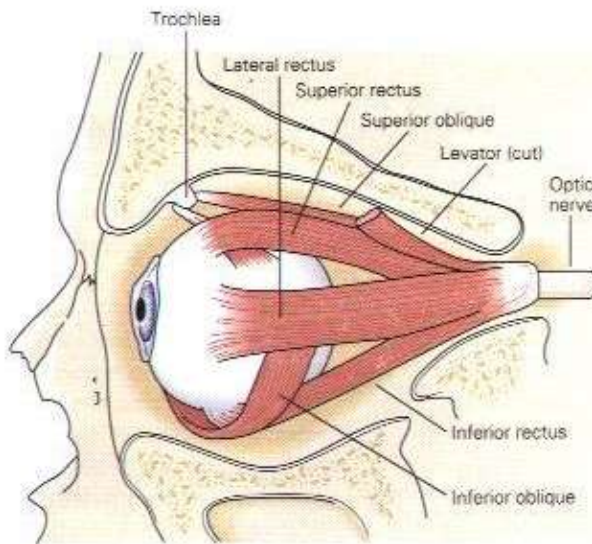
■ Subjektive Maße

- Willensentscheidung (W = -300ms)
- Wahrnehmung der Muskelkontraktion (M = -100 ms)



Äußere Augenmuskeln

Kandel p. 786



Mallot p 42

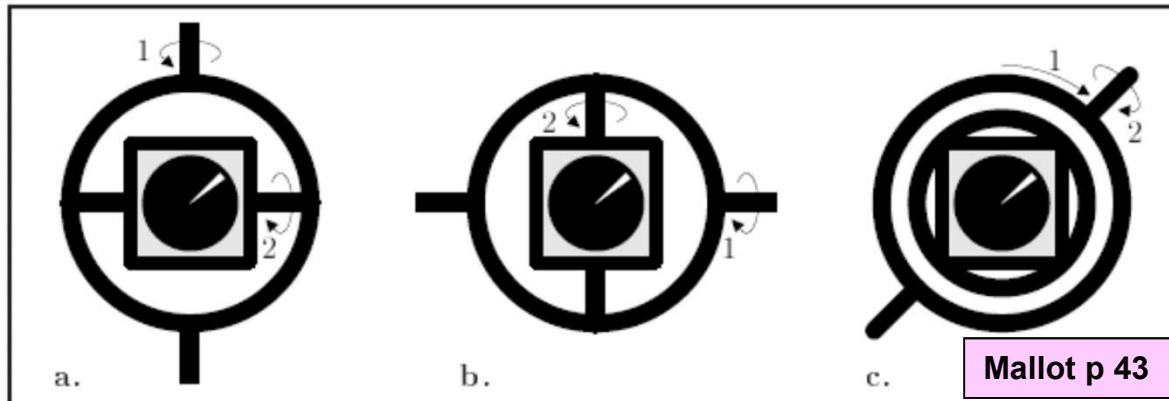
Sechs äußere Augenmuskeln erlauben Drehungen um beliebige Achsen

- M rectus medialis
- M rectus temporalis
- M rectus superior
- M rectus inferior
- M obliquus inferior
- M obliquus superior (mit Umlenkung an "Trochlea")

Innervierung durch Augenmuskelkerne im Gehirn und Gehirnnerven III (N oculomotorius) , IV (N trochlearis) und VI (N abducens)

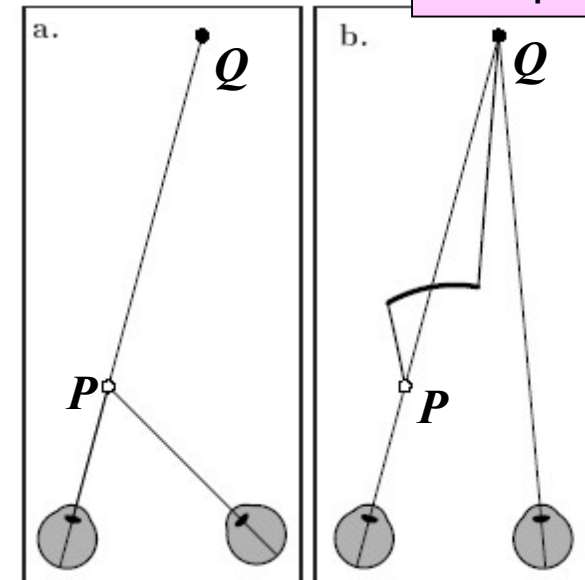
Höhere ("intrinsische") Koordinaten der Augenbewegung

Mallot p 128



Links: Die Rollstellung des Auges ist immer so, als wäre es von seiner Ruhestellung (Kopfrichtung) auf einem Großkreis zum gegenwärtigen Blickpunkt gedreht worden (**Listingsches Gesetz**). Die Drehachse liegt dann in der frontoparallelen Äquatorialebene des Augapfels (Listing-Ebene).

Die Abbildung zeigt die Koordinaten der Blickrichtung nach **Helmholtz** (a), **Fick** (b) und **Listing** (c).



Rechts: Binokulare Augenbewegungen erfolgen in getrennt programmierten **Versionen** (gleichsinnig) und **Vergenzen** (gegensinnig). Blickt man von P nach Q , so bewegt sich das linke Auge auch, obwohl es am Ende wieder in die Ausgangsrichtung blickt. In b gezeigt ist die Bahn des Fixierpunktes (**Heringsches Gesetz**).

Zusammenfassung

- Der **Kniesehnenreflex** passt die Muskellänge nach passiver Dehnung wieder an den Sollwert an. Es ist ein monosynaptischer Eigenreflex, an dem die Muskelspindeln mit den Ia-Afferenzen und die α -Motoneuronen als Efferenz beteiligt sind.
- Der Kniesehnenreflex ist Teil eines **Regelkreises**, der die Muskelkontraktion steuert. Hierbei spielt die Sollwertverstellung über die γ -Motoneurone eine zentrale Rolle.
- Rückenmarksverschaltungen sorgen für die reziproke Hemmung **antagonistischer Muskeln** und vermitteln Fremdreize wie den Beugereflex nach Schmerzreiz am Fuß.
- Das Rückenmark erzeugt einfache **Motorprogramme** für Schlängelbewegungen und Gangarten vierfüßiger Tiere.
- Die Schreitbewegungen der Insekten kann durch einfache **neuronale Netzwerke** gut beschrieben werden.
- Der Motorkortex wirkt direkt über die **Pyramidenbahn** und indirekt über verschiedene weitere Bahnen auf die Motoneurone des Rückenmarks.
- Die Aktivität des Motorkortex wird durch Schleifen über das **Kleinhirn** bzw. die **Basalganglien** moduliert.
- Die Kodierung von **Augenbewegungen** erfolgt nicht auf dem Niveau einzelner Augenmuskeln, sondern mithilfe kombinierter Variabler (Vergenz, Version)

lesen Sie zu diesem Kapitel...



MF Bear, BW Connors, MA Paradiso.
Neurowissenschaften. Ein grundlegendes Lehrbuch für Biologie, Medizin und Psychologie.
Spektrum Verlag, 3. Auflage 2009

Kapitel 13: Spinale Kontrolle der Motorik,
Seite 489 – 500

Kapitel 14: Bewegungskontrolle durch das Gehirn,
(Auszüge)

Weitere verwendete Literatur

- Hildebrandt J.-P., Bleckmann H., Homberg U.: *Penzlin – Lehrbuch der Tierphysiologie*. Springer Spektrum, 8. Auflage 2015
- Kandel ER, Schwartz JH, Jessell TM. *Principles of neural science*. 4. Auflage. McGraw-Hill 2000
- Liem HM, Northcutt G, Romer AS, Nelson G. *Functional Anatomy of the vertebrates. An Evolutionary Perspective*. 3. Aufl. Thomson Brooks/Cole 2001
- Mallot HA. *Computational vision. Information processing in perception and visual behavior*. Cambridge MA: The MIT Press 2000