

*Neuro- und Sinnesphysiologie
für Kognitionswissenschaftler*

X Muskel



H. Mallot, Inst. Neurobiologie, FB Biologie, Univ. Tübingen, WS2020/21

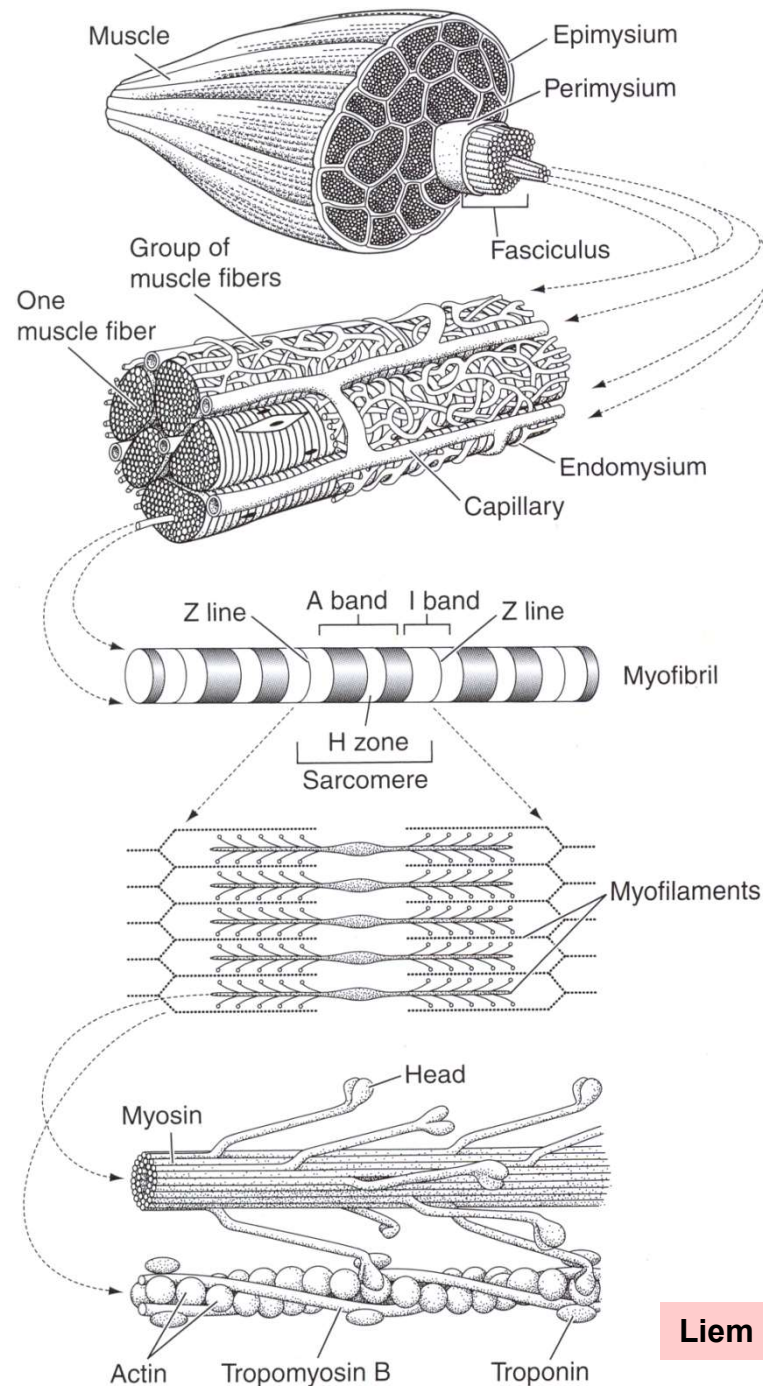


Muskel

- Muskel sind die wichtigsten Effektoren, mit denen alle Verhaltensleistungen von der Lokomotion über das Greifen bis zur Sprache erzeugt werden.
- Neuronale Verarbeitung zielt letztlich immer auf die Erregung von Muskeln, die ihrerseits die "gemeinsame Endstrecke" für verschiedene Verarbeitungswege darstellen.
- Quergestreifte Skelettmuskeln sind meist bewusst kontrollierbar ("Willkürmotorik"), Herzmuskel und glatte Muskulatur (z.B. Gefäß- und Darmwände, Zwerchfell, Iris) nicht.
- Physiologisch betrachtet sind Muskel Organe zum Umsetzen chemischer in mechanische Energie ("Verbrennungsmotor").



Descartes (*Traite de l'Homme*, 1662), erklärt Verhalten durch sensorische Datenaufnahme, zentrale Verarbeitung, und Bewegungsauslösung.



Aufbau eines Skelettmuskels

makroskopisch

1mm – 1m	Muskel mit Bindege- webshüllen und Sehnen
1 – 10 mm	Faszikel und Muskelfaserbündel

zellulär

10 µm	Muskelfaser (aus vielen Zellen verschmolzenes "Syncytium")
1 µm	Myofibrillen

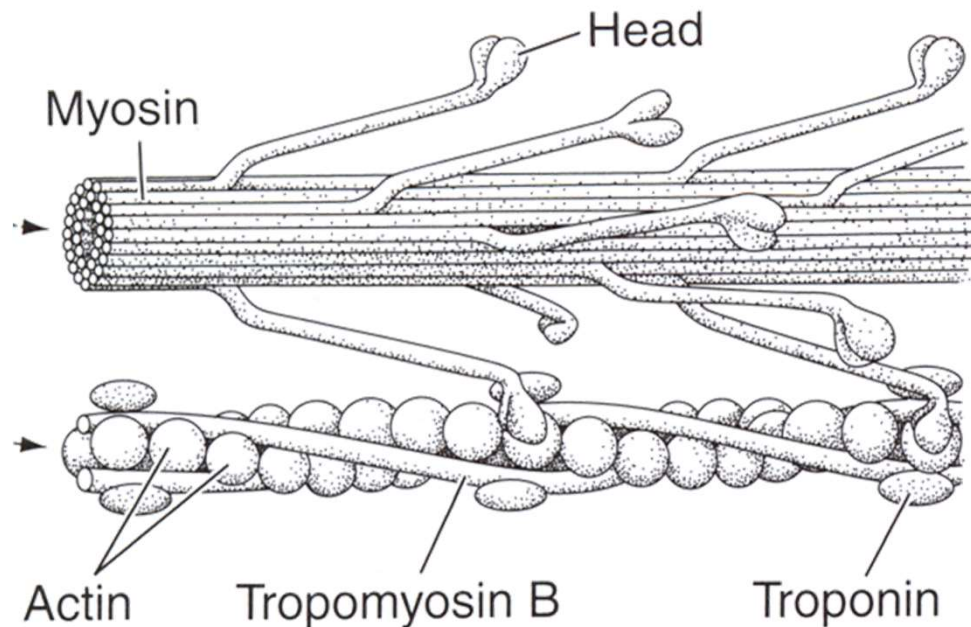
molekular

10 nm	Myofilamente (Actin, Myosin)
-------	---------------------------------

Myofilamente (= Muskelfilamente)

■ Myosinfilament

- 1,6 μm x 15 nm
- 300 Myosinmoleküle
- bipolar: Stab-Kopf Orientierung aller Moleküle gleich

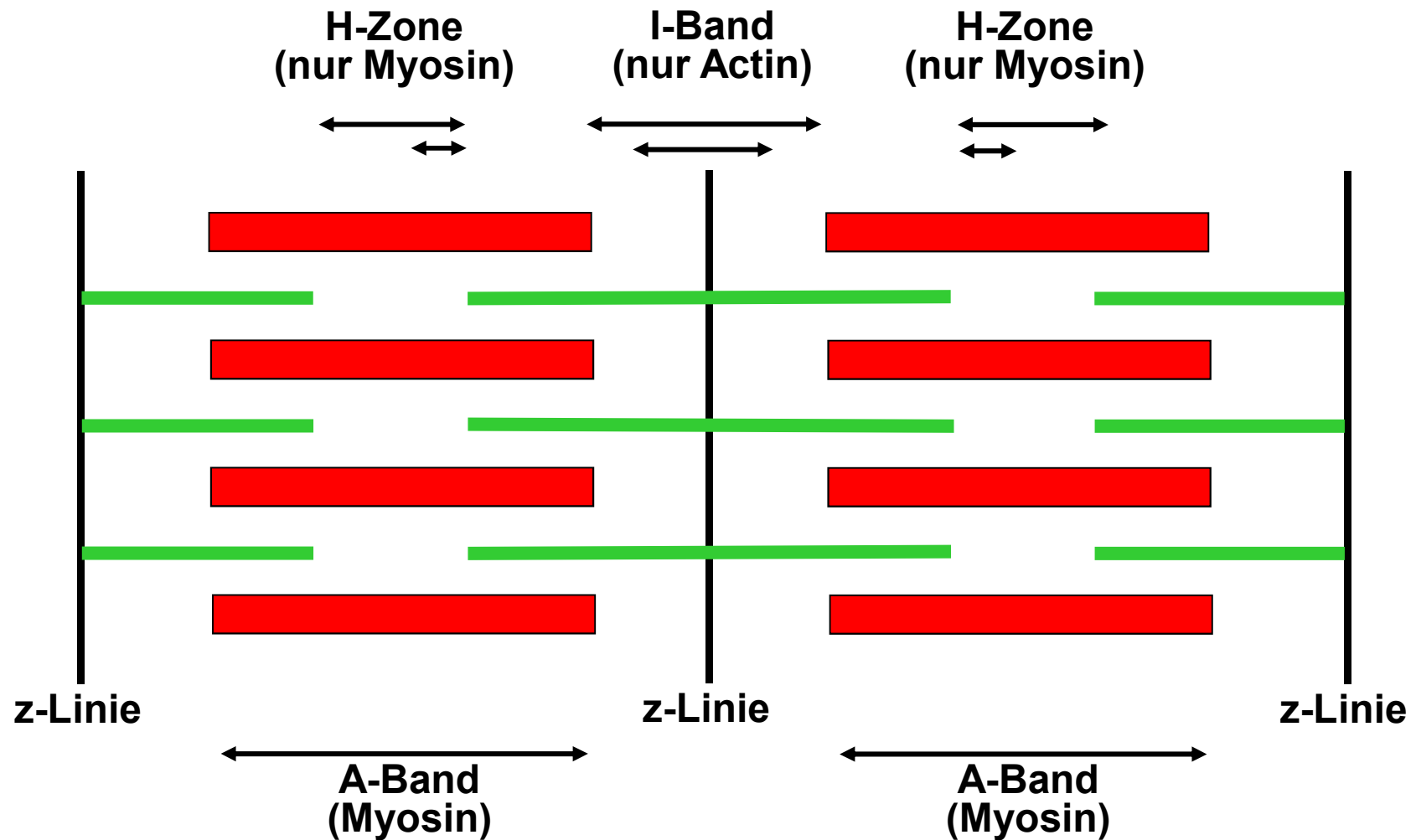


■ Actinfilament

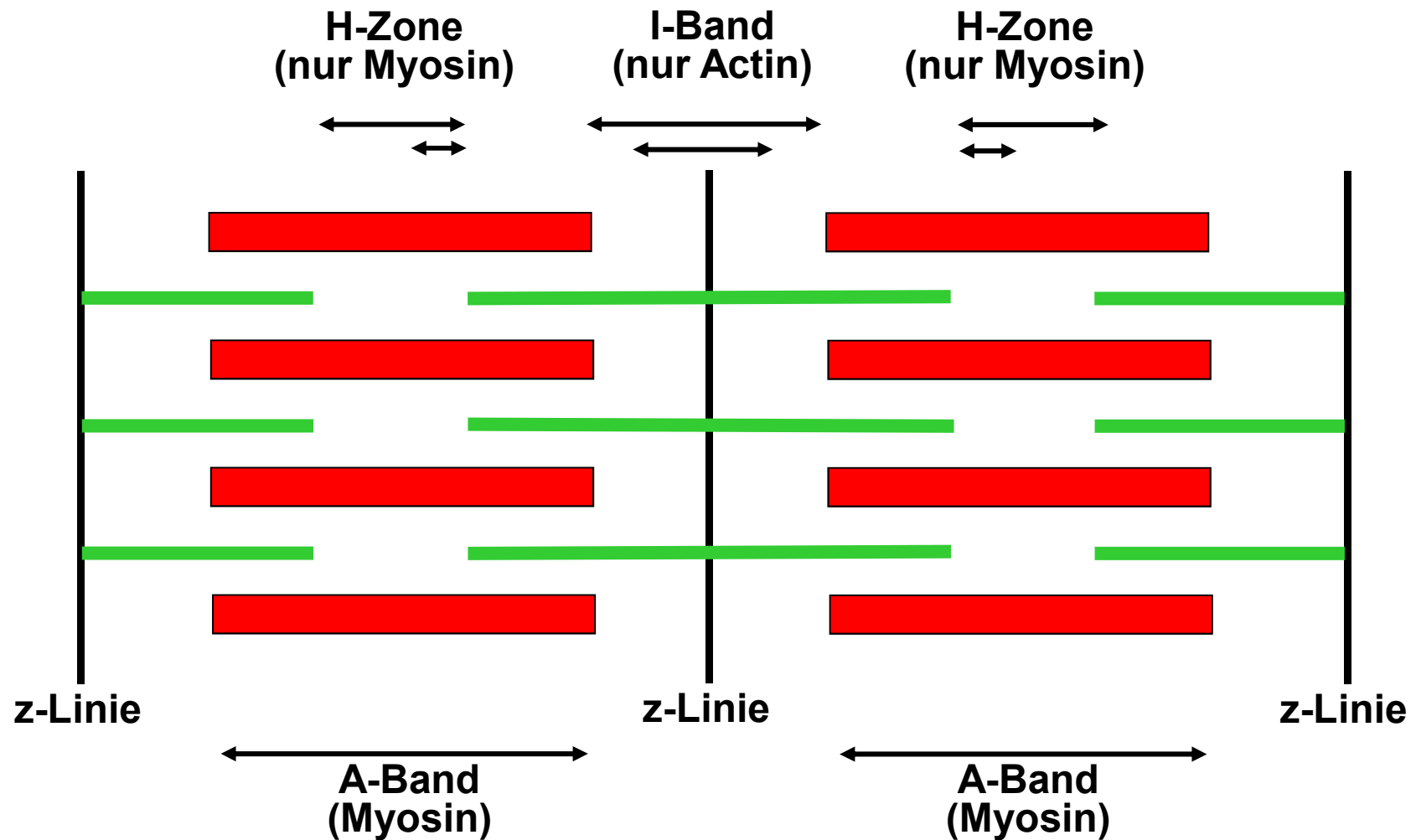
- 1 μm x 9 nm
- 200 globuläre Actinmoleküle formen Doppelhelix
- Stränge aus Tropomyosin und Troponin in Helix-Furche

Liem et al p. 318

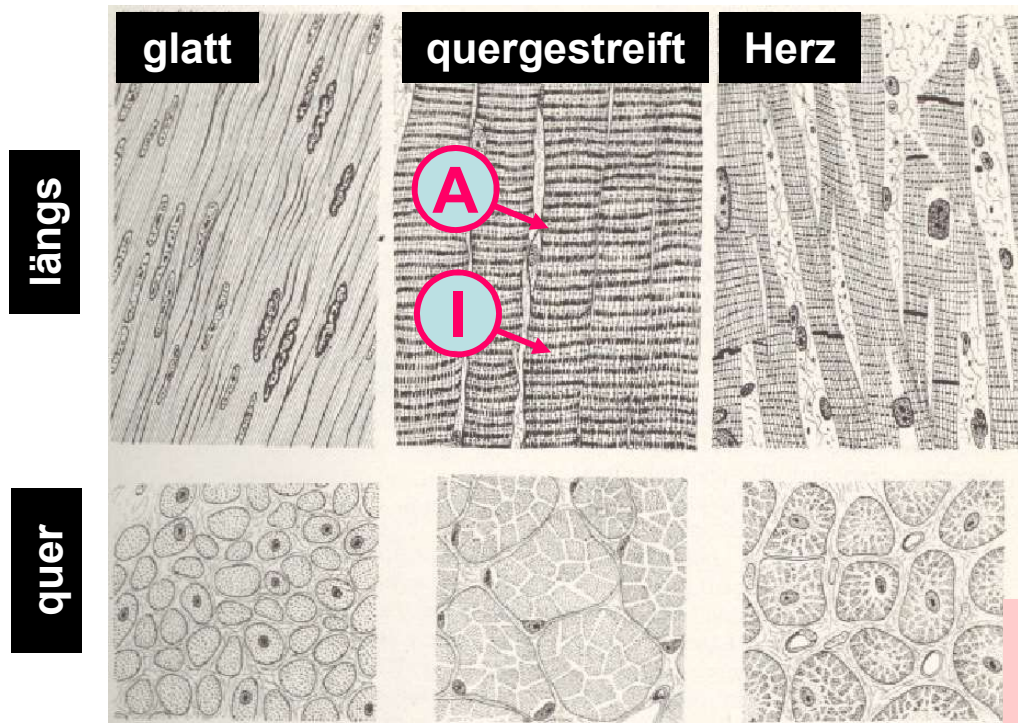
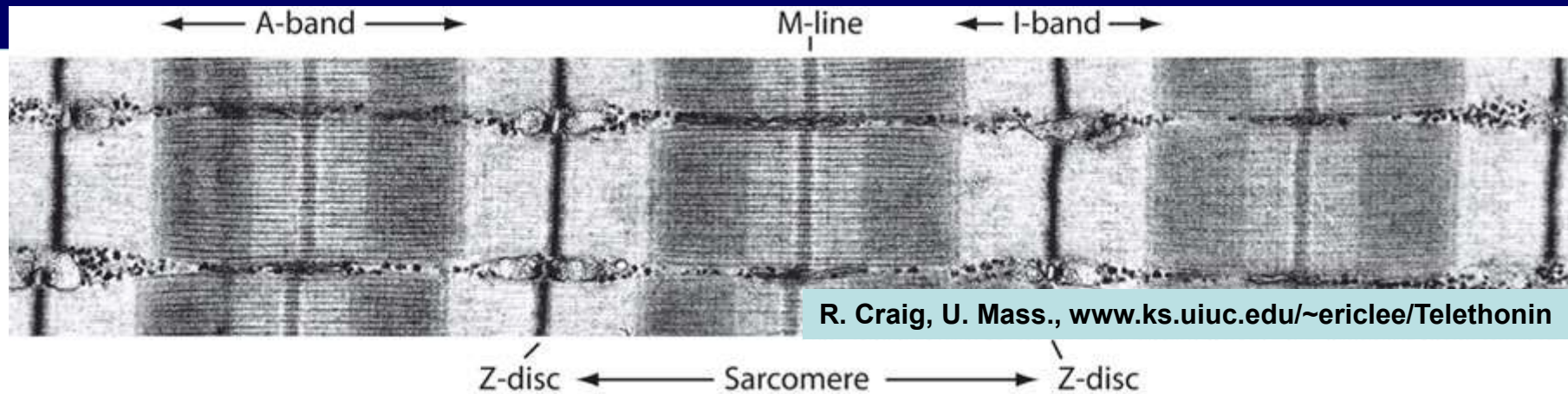
Sarkomer (Gleitfilamenttheorie)



Sarkomer (Gleitfilamenttheorie)



Histologisches Bild



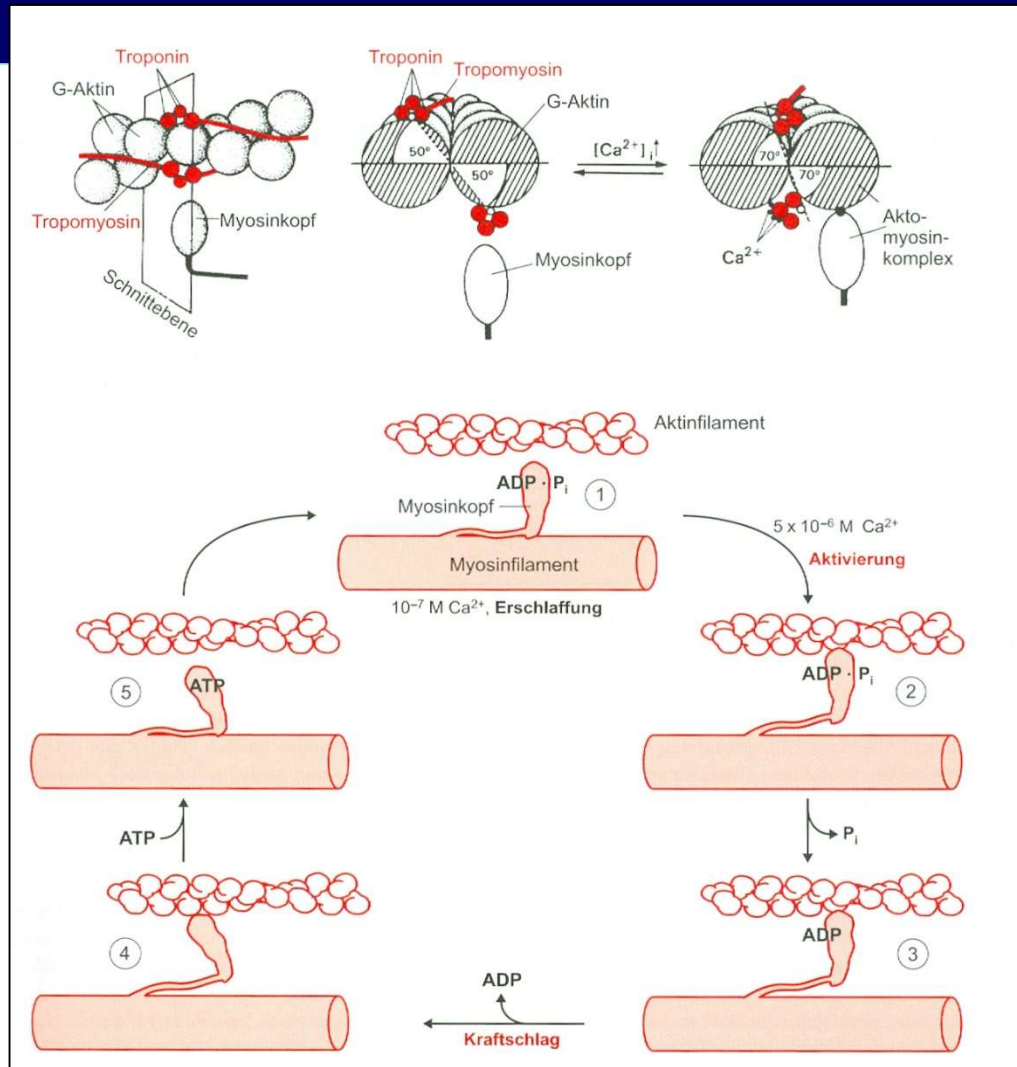
Länge des Sarkomers im Ruhezustand: ca 2 μm

oben: Elektronenmikroskop

links: Lichtmikroskop
(A: Anisotrop, I Isotrop)

Kahle, Leonhard Platzer (1991).
Taschenatlas der Anatomie Bd 1.
Stuttgart: Thieme, p19

Querbrückenzyklus

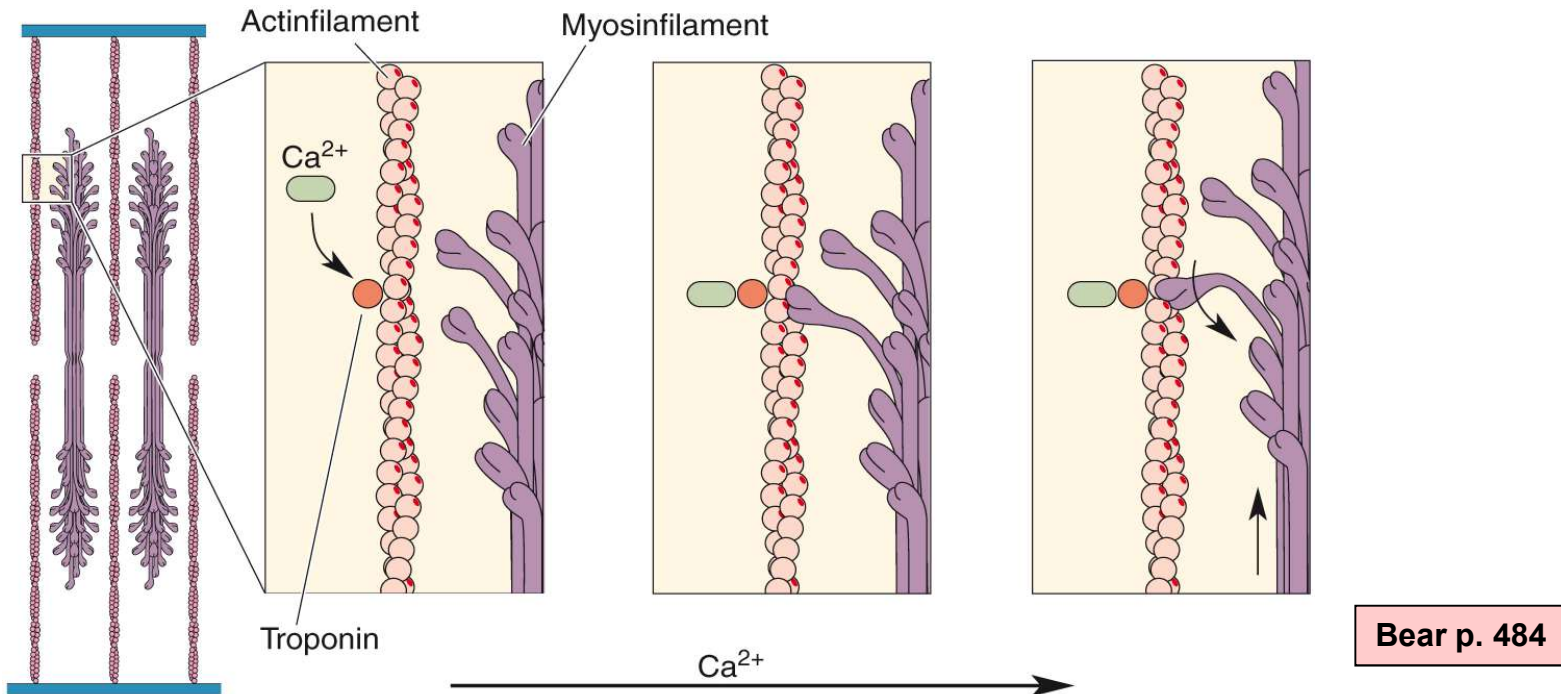


Penzlin H, *Lehrbuch der Tierphysiologie*. 8. Auflage

1. Aufrichten des M-Köpfchens unter ATP-Hydrolyse
2. A-M Bindung in Gegenwart von Ca^{2+}
3. Abgabe von anorganischem Phosphat (P_i), danach Kraftschlag und Dissoziation von ADP
4. Actin-Myosin (A-M) Komplex; M-Köpfchen 60° angewinkelt
5. Durch ATP Dissoziation des A-M Komplexes ("Weichmacherfunktion")

Schlagweg: Einzelnes Köpfchen: 10-15 nm. Beide Sarkomerhälften: 20-30 nm, (ca 1% der Sarkomerlänge)

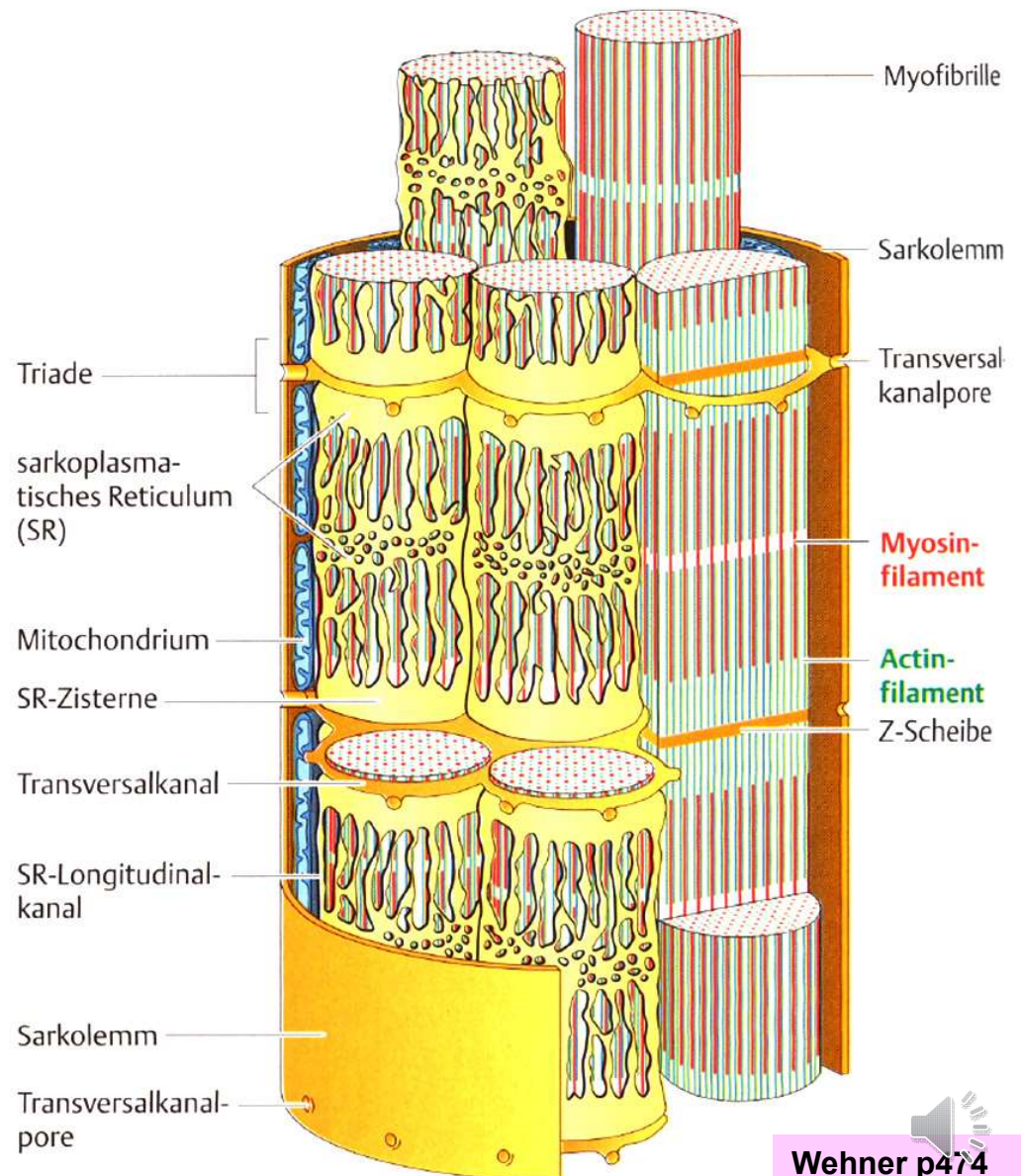
Auslösung des Querbrückenzyklus durch Ca^{2+}



- Der Querbrückenzyklus wird Ca^{2+} -Ionen kontrolliert
- Ca^{2+} lagert sich an Troponin an. Dadurch verschiebt sich Tropomyosin zur Furche der Aktin-Doppelhelix.
- Myosin-Bindungsstelle am Aktin wird freigegeben, Myosin bindet.
- Der Querbrückenzyklus beginnt.

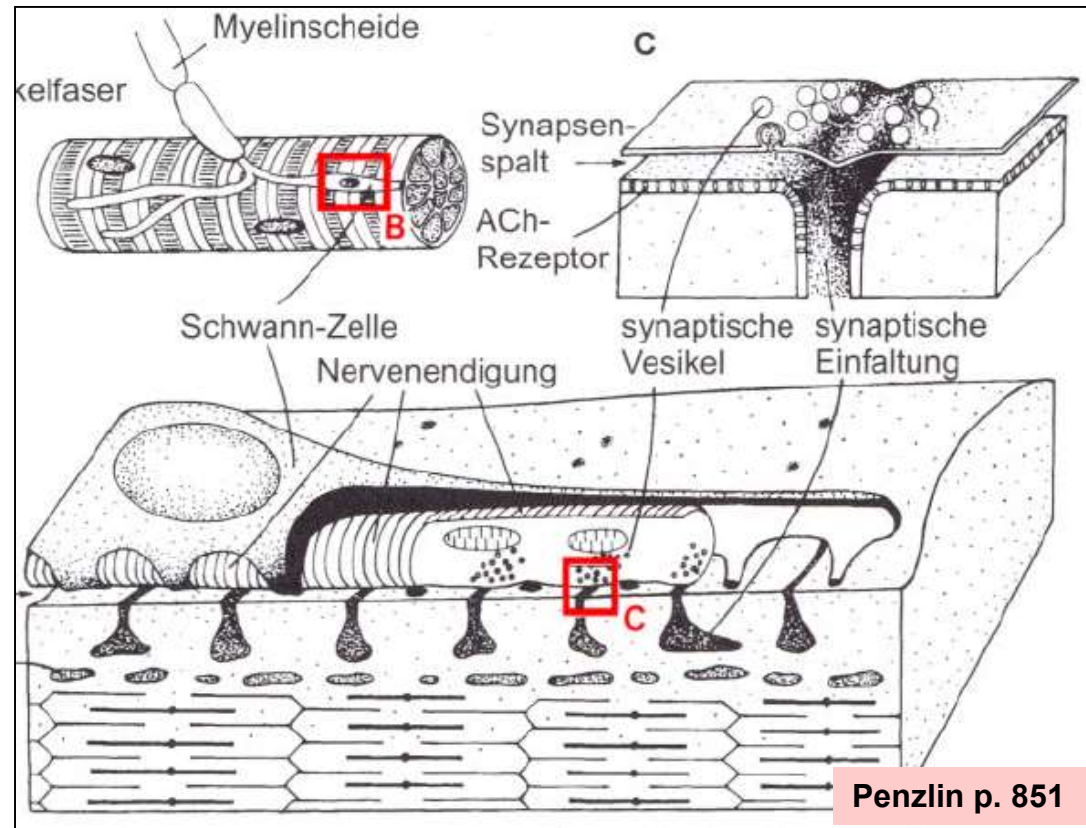
Subzellulärer Aufbau der Muskelfaser

- Sarkolemma = Zellmembran
- Myofibrillen mit Aktin- und Myosinfilamenten in regelmäßig angeordneten Sarkomeren (→ Querstreifung)
- Transversalkanäle (Einstülpungen des Sarkolemmas) im Bereich der Z-Scheibe
- Sarkoplasmatisches Retikulum mit Zisternen im Bereich der Z-Scheiben und Longitudinalkanälen dazwischen.
- Mitochondrien für intensive Zellatmung.
- Viele Zellkerne entsprechend der Entstehung durch Zellfusion (Synzytium)

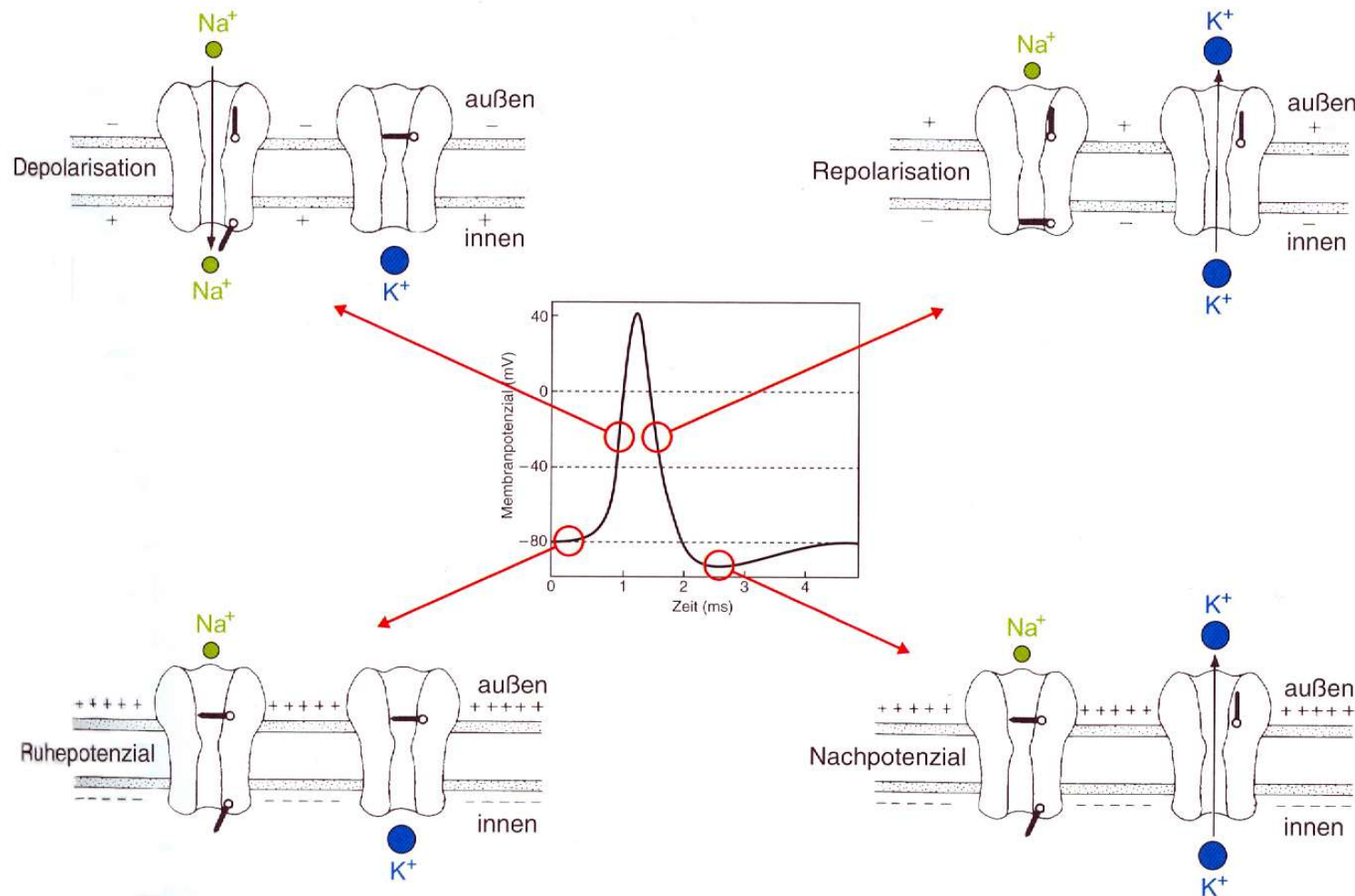


Neuromuskuläre Synapsen: Motorische Endplatte

- Die Axone der Motoneurone bilden flächige **Synapsen** auf den Muskelfasern
- Transmitter ist **Acetylcholin**
- Transmitterwirkung ist Depolarisation durch unspezifische Leitfähigkeitserhöhung am **nikotinischen Ach-Rezeptor**
- Die **postsynaptische Membran** im Bereich der Endplatte ist nicht erregbar, das Signal wird daher passiv zu benachbarten Bereichen der Muskelmembran geleitet
- Die Oberfläche der postsynaptischen Membran ist durch **Einfaltungen** vergrößert

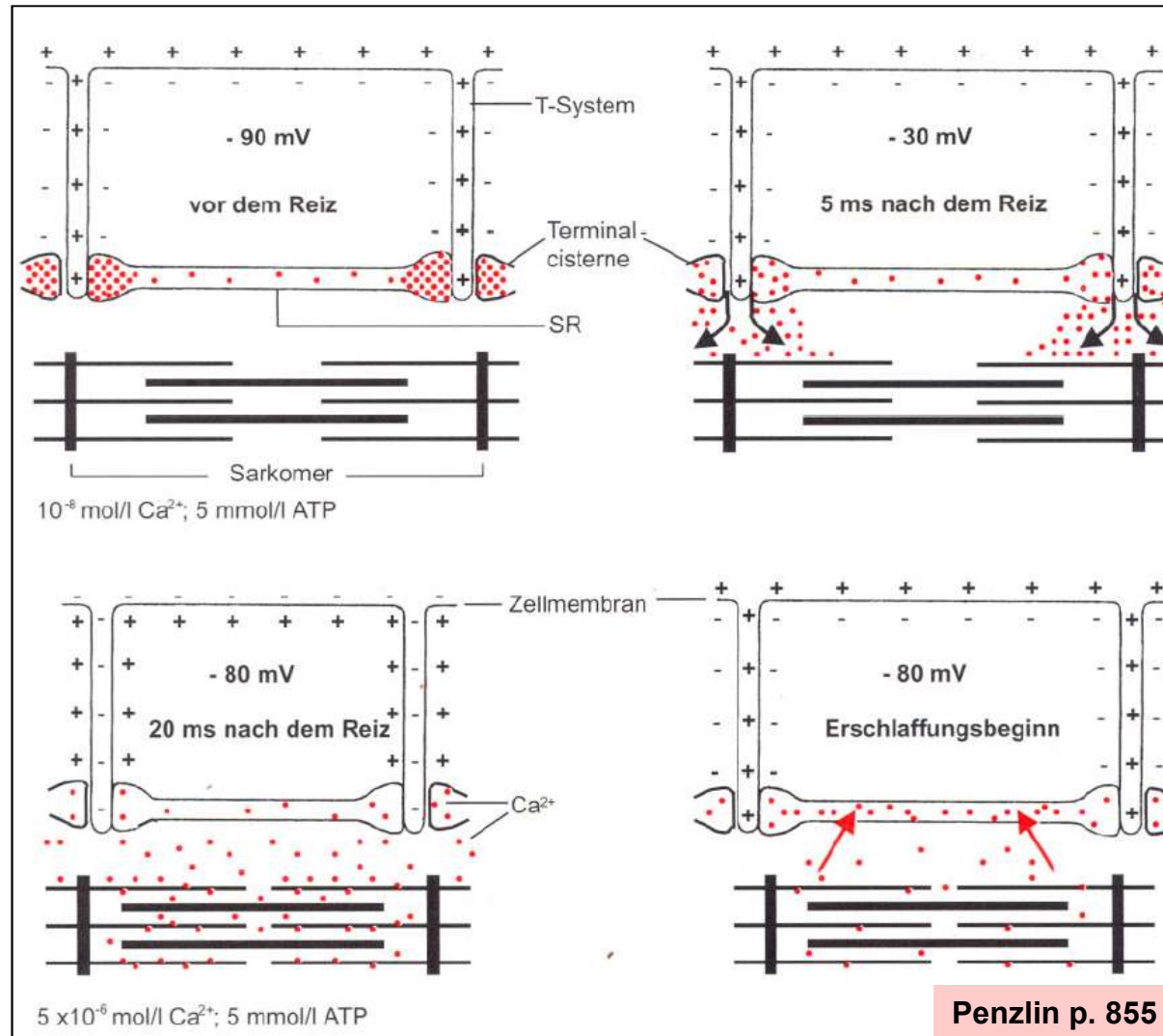


Zur Erinnerung: Aktionspotenzial (im Skelettmuskel wie im Nerven)



Penzlin p 407

Elektromotorische Kopplung



Penzlin p. 855

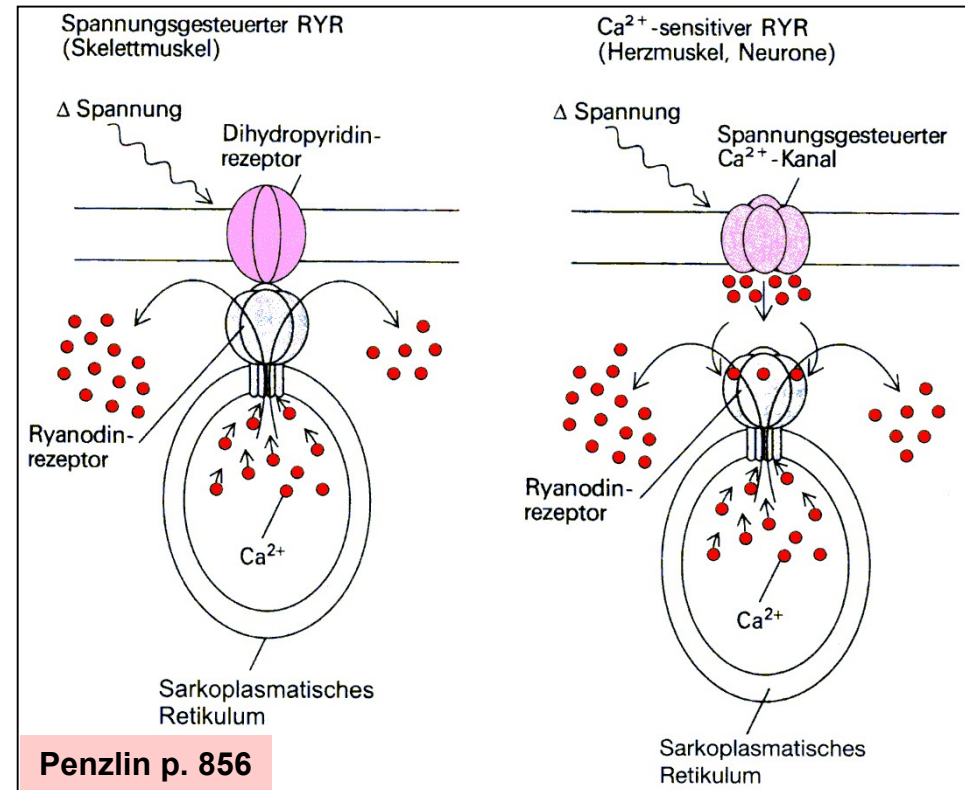
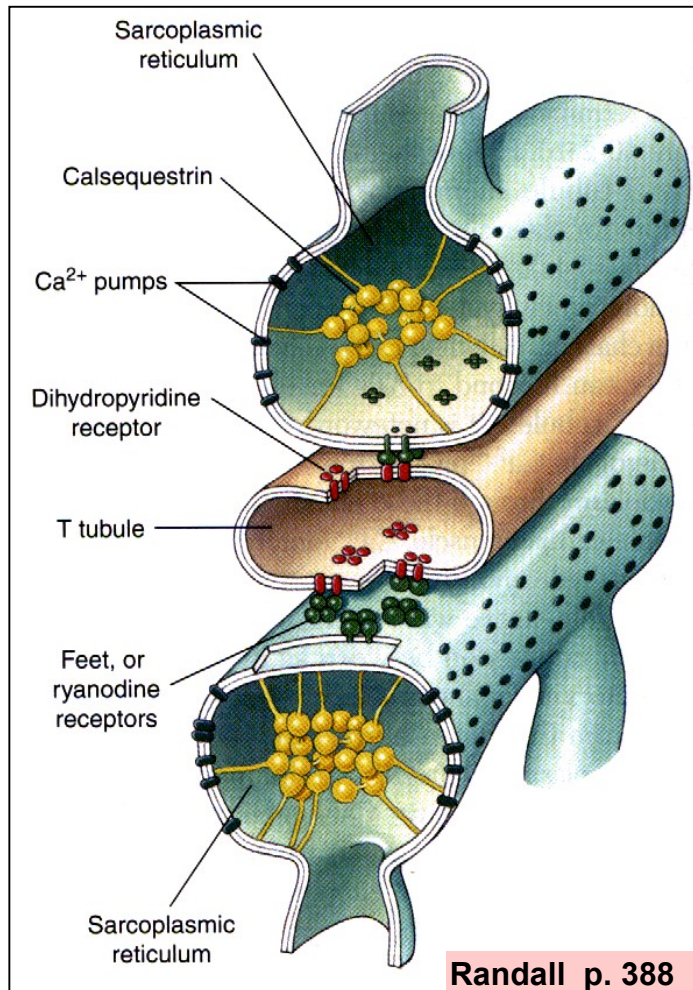
Ca^{2+} wird in sarkoplasmatischem Retikulum mittels Cal-sequestrin osmotisch niederwertig gespeichert.

Durch Aktionspotential wird Ausschüttung von Ca^{2+} eingeleitet.

Ca^{2+} löst Querbrückenzyklus aus

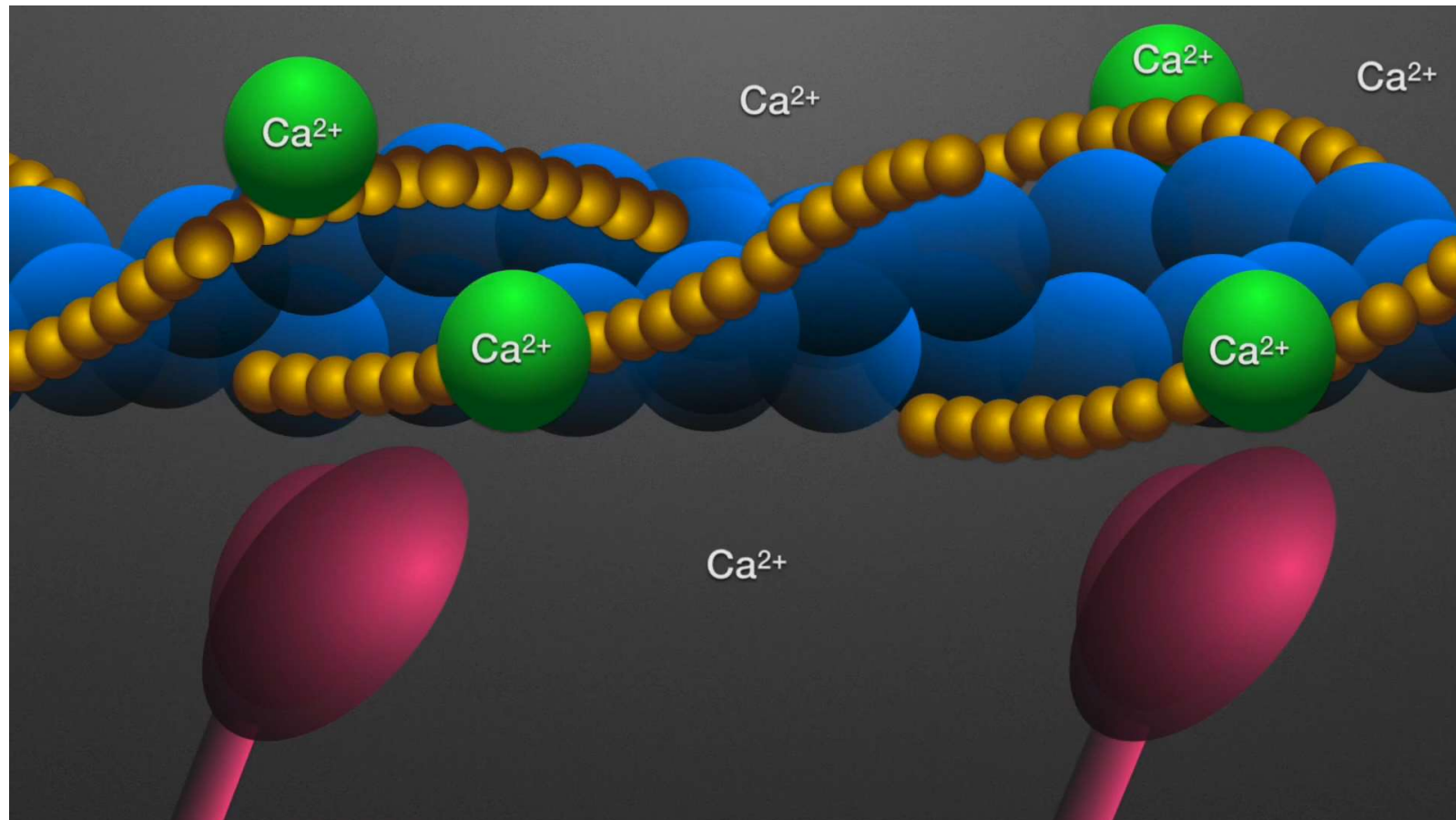
Ca²⁺ Ausschüttung an den Triaden

"Triade" aus T-Tubulus und den SR-Zisternen zweier Sarkomere



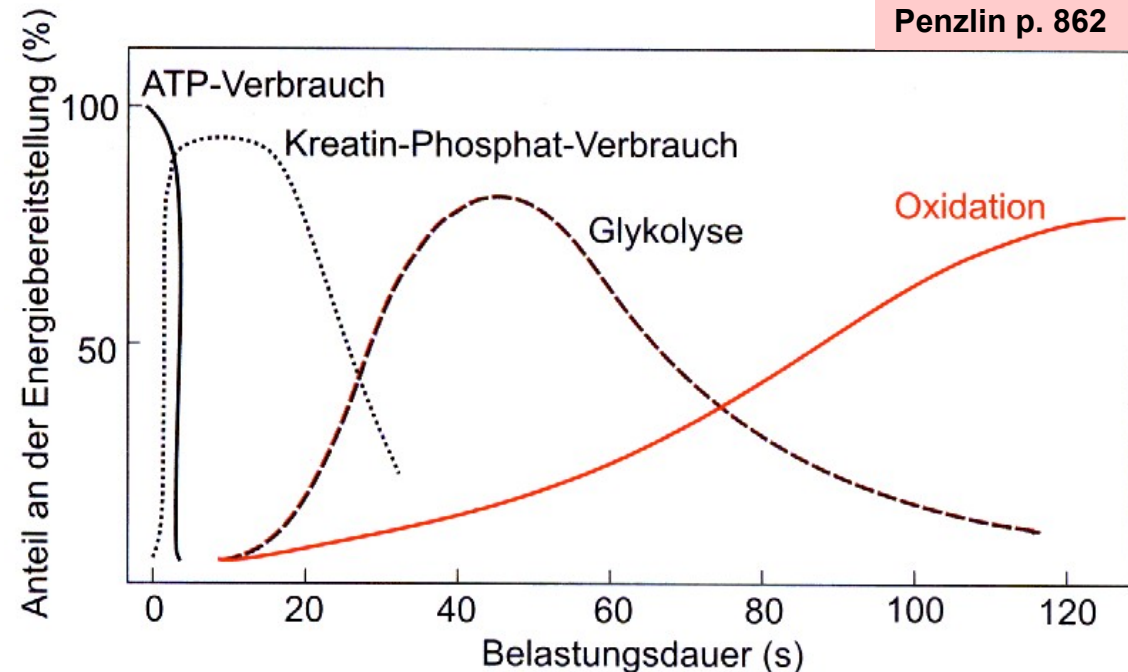
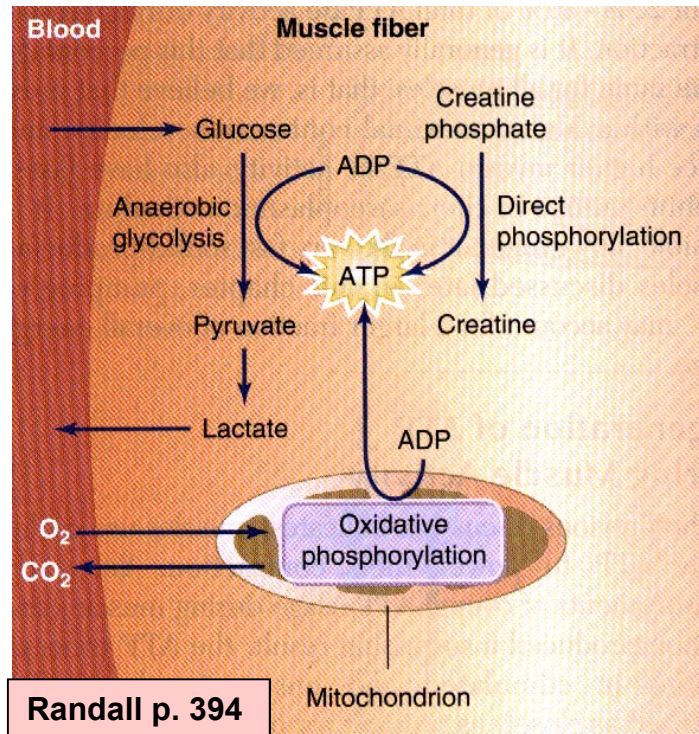
Durch Depolarisation der T-Tubuli wird über einen Rezeptoren-Komplex das Ca²⁺ aus den SR-Zisternen ausgeschüttet. Hierfür gibt es in Skelettmuskel und Herz leicht verschiedene Mechanismen.

Animation zur Muskelkontraktion



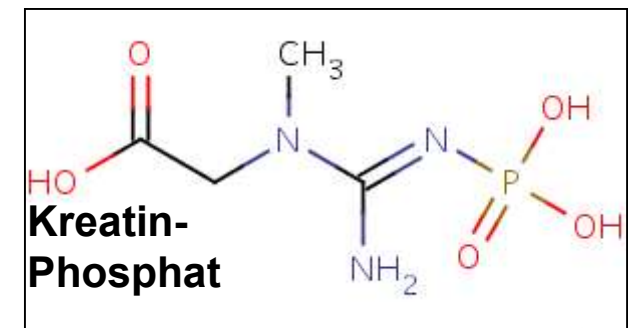
<https://www.youtube.com/watch?v=aUc3h6LvdJ4>

Energieversorgung

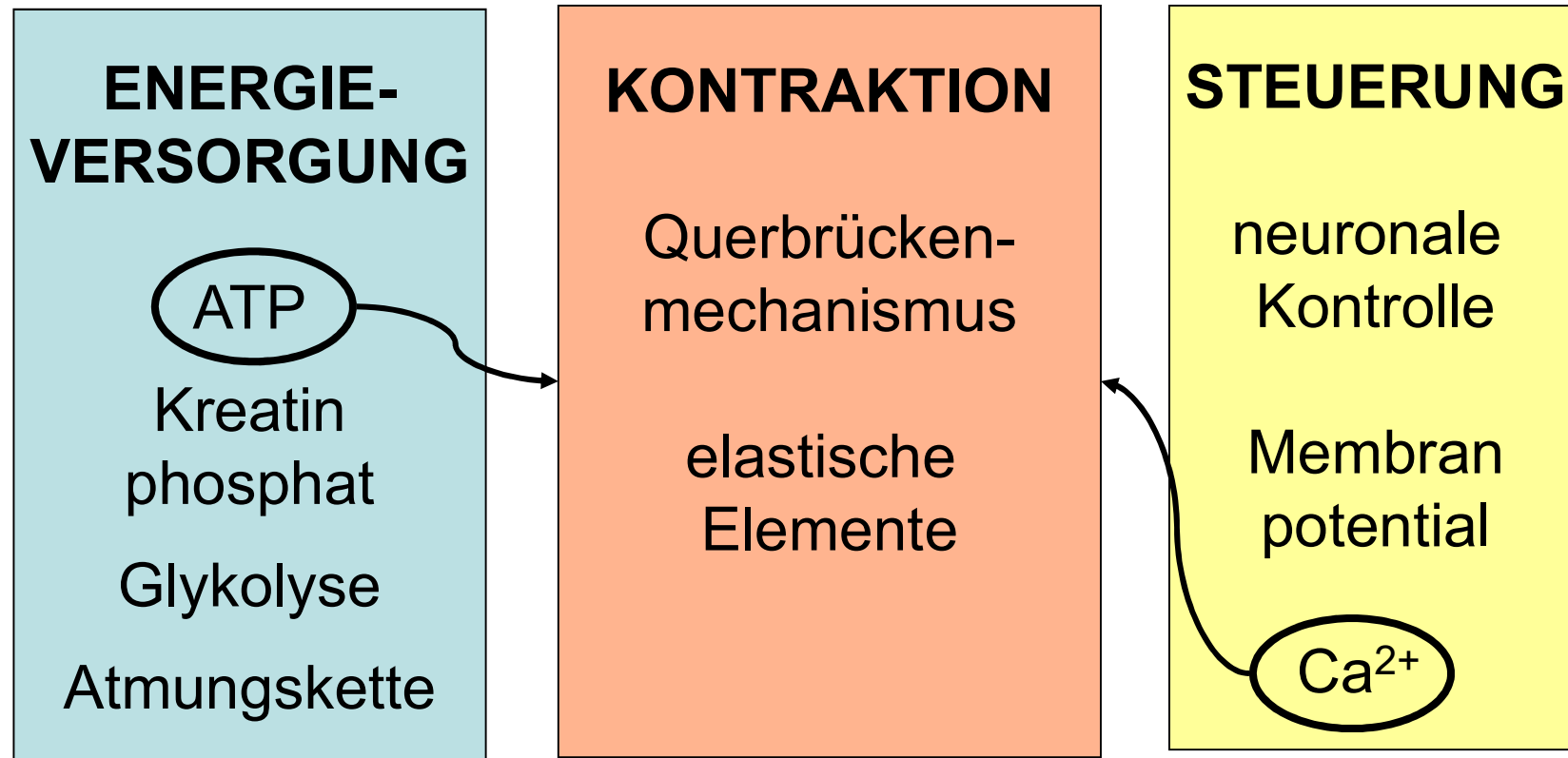


Nach Beginn der Muskelerregung treten zeitversetzt verschiedene Energieversorgungssysteme in Aktion

- Verbrauch von in der Zelle vorhandenem ATP
- ATP-Synthese aus Kreatinphosphat-Speicher
- Glykolyse (anaerob)
- Oxidative Phosphorylierung Zellatmung



Zusammenfassung: Muskelfunktion



Ruhedehnungskurve

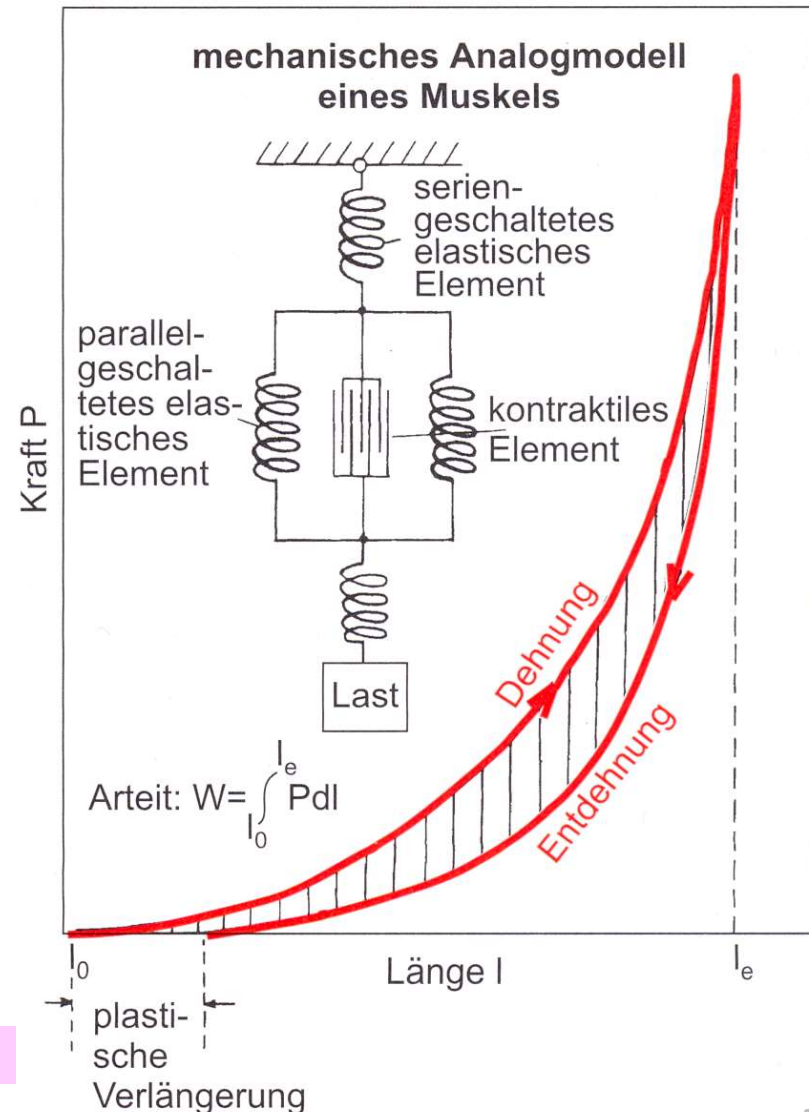
■ Mechanisches Modell

- Kontraktiler Element (Sarkomere)
- Parallelastisches Element (Bindegewebe)
- Serienelastisches Element (Sehnen)

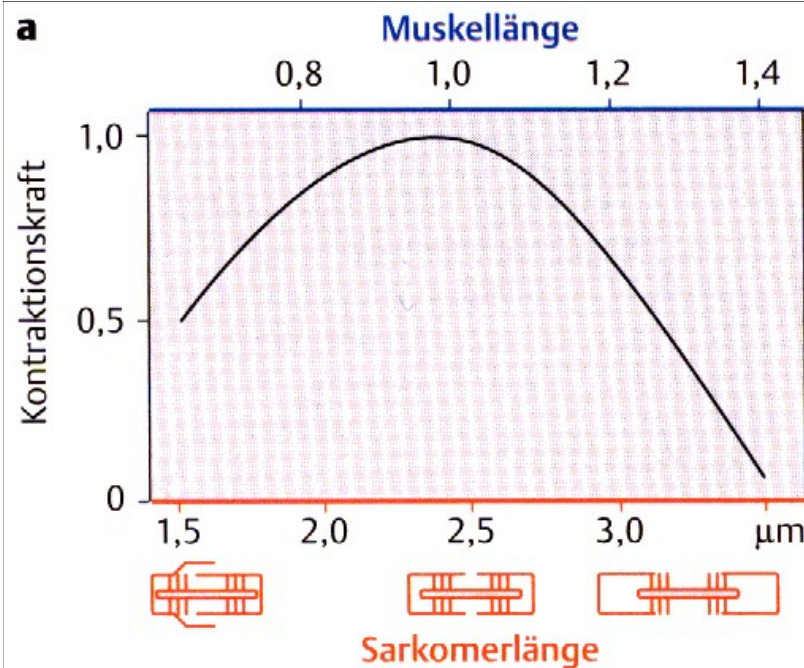
■ Passive Dehnung und Entdehnung

- Plastische Veränderung bleibt
- Netto Arbeit aus Dehnung und Entdehnung entspricht der inneren Reibung

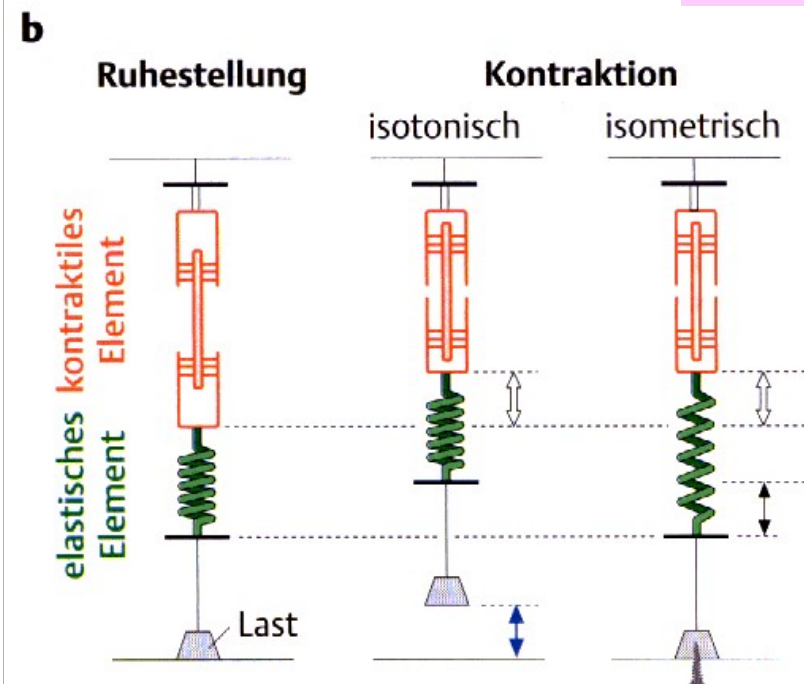
Penzlin p.850



Kontraktionskraft



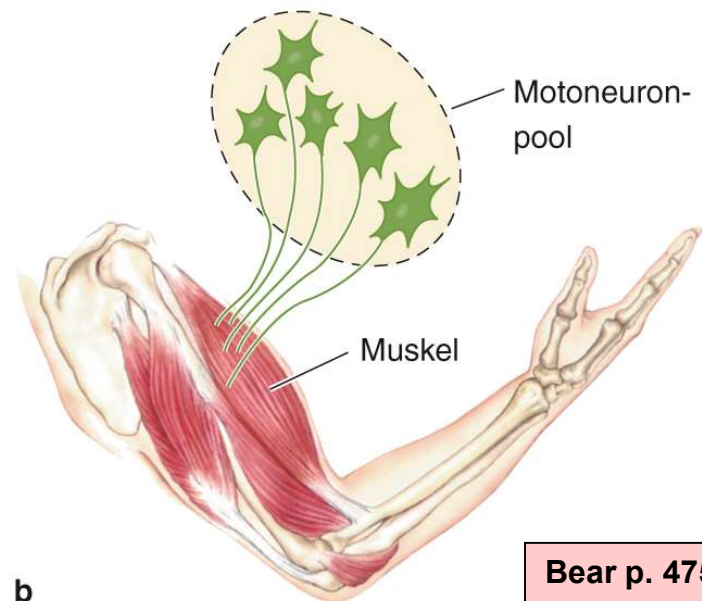
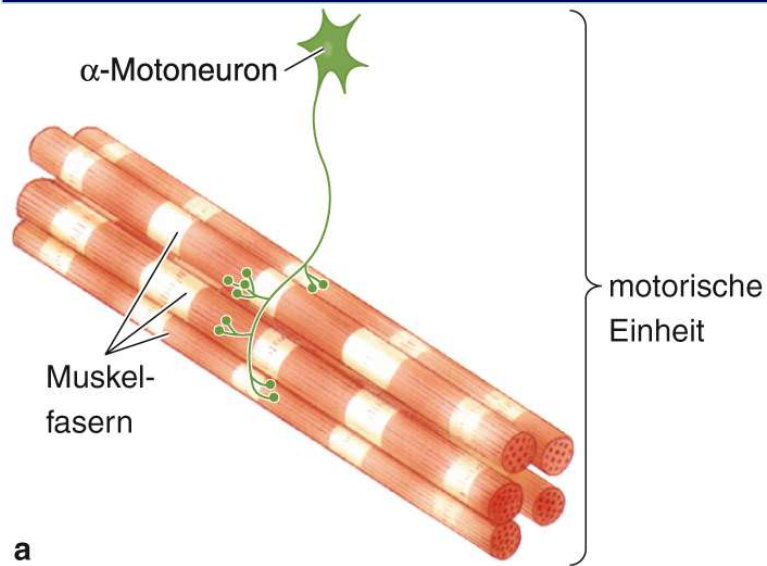
Wehner p. 477



Die Ruhedehnungskurve zeigt die gesamte (kontraktile plus elastische) Kraft. Die vom Muskel erzeugte Kontraktionskraft hängt über eine Maximuskurve vom Dehnungszustand ab. Das Maximum entspricht einer optimalen Überlappung von Aktin- und Myosinfilamenten im Sarkomer

Kontraktion kann gegen eine äußere Last (Kraft konstant, isotonisch) oder gegen die innere Elastizität (Länge konstant, isometrisch) geleistet werden.

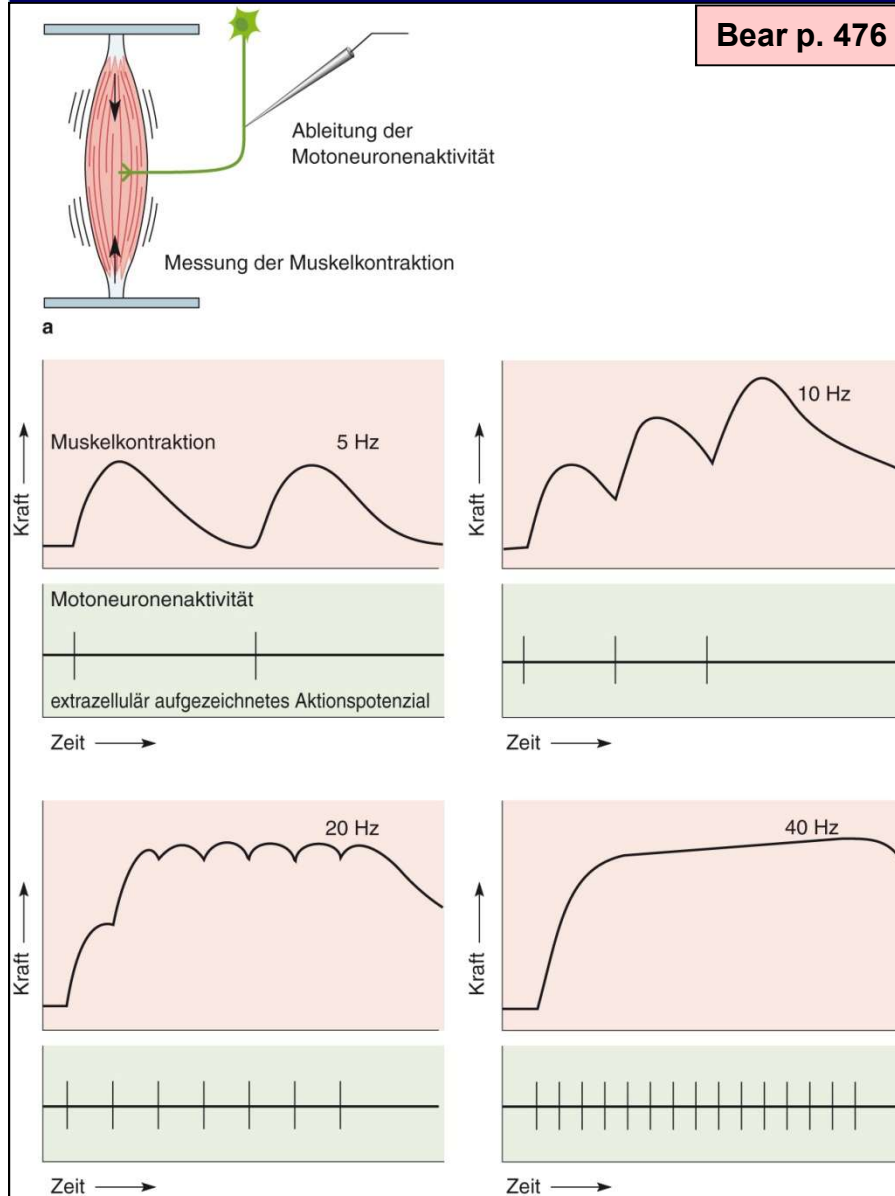
Innervierung I: Motorische Einheiten



- Bei Wirbeltieren wird jede Nerven-faser von nur einem Motoneuron innerviert (motorische Endplatte).
- Ein Neuron innerviert mehrere Muskelfasern, die (zumindest bei starker Erregung) gemeinsam kontrahieren ("motorische Einheit").
- Für den Muskel insgesamt ist ein Pool von Motoneuronen im Rücken-mark zuständig.
- Die Stärke der Muskelkontraktion kann durch Variation der Spikerate und der Anzahl der aktiven Neurone im Pool kontrolliert werden.

Innervierung II: Muskelzuckungen

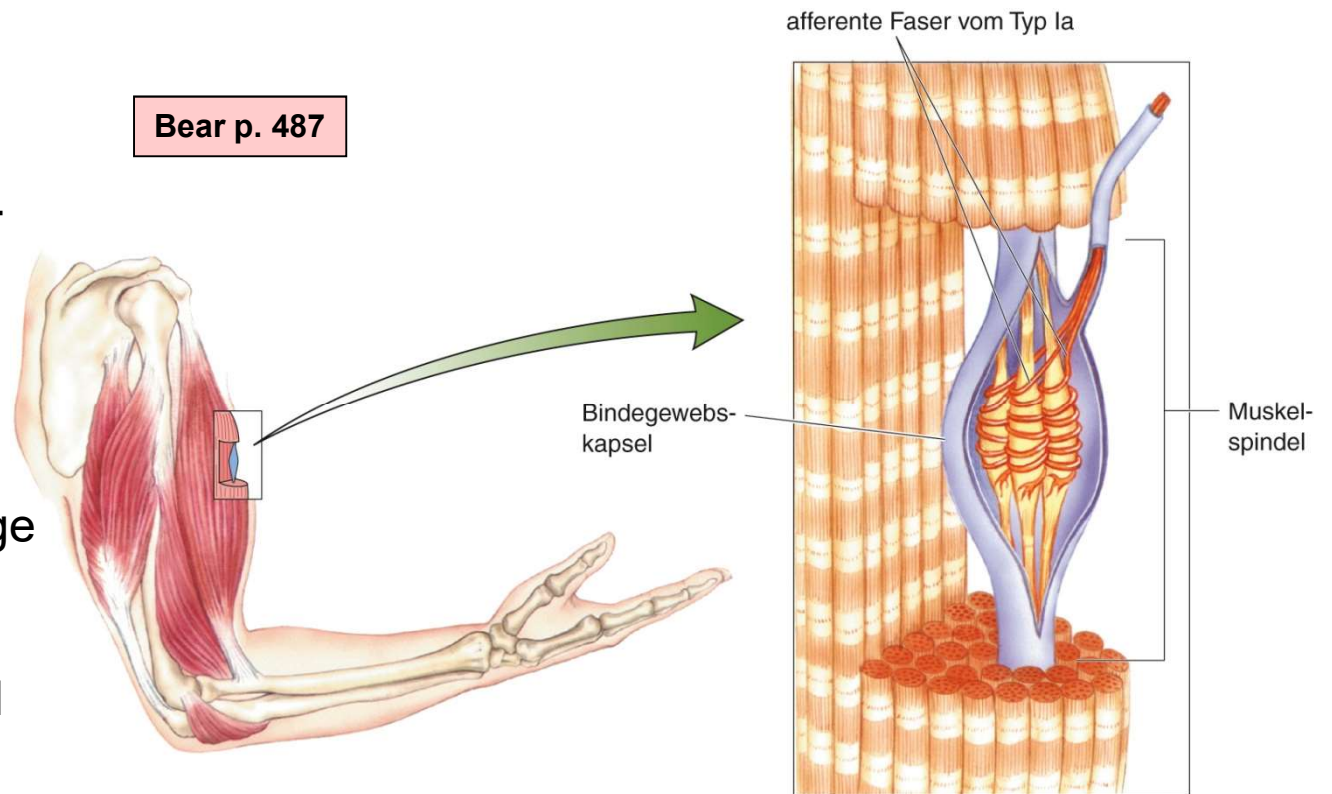
Bear p. 476



- Durch Erregung der motorischen Endplatte wird auf der Muskelfaser ein Aktionspotential ausgelöst, das die Faser für die Dauer des AP kontrahiert (**Einzelzuckung**).
- Bei Erhöhung der Reizfrequenz **überlagern** sich die Zuckungen zunehmend.
- Bei hohen Reizfrequenzen bleibt der Muskel kontinuierlich kontrahiert ("**vollständiger Tetanus**"). In diesem Fall bleibt die Ca^{2+} -Konzentration in der Faser dauerhaft erhöht.

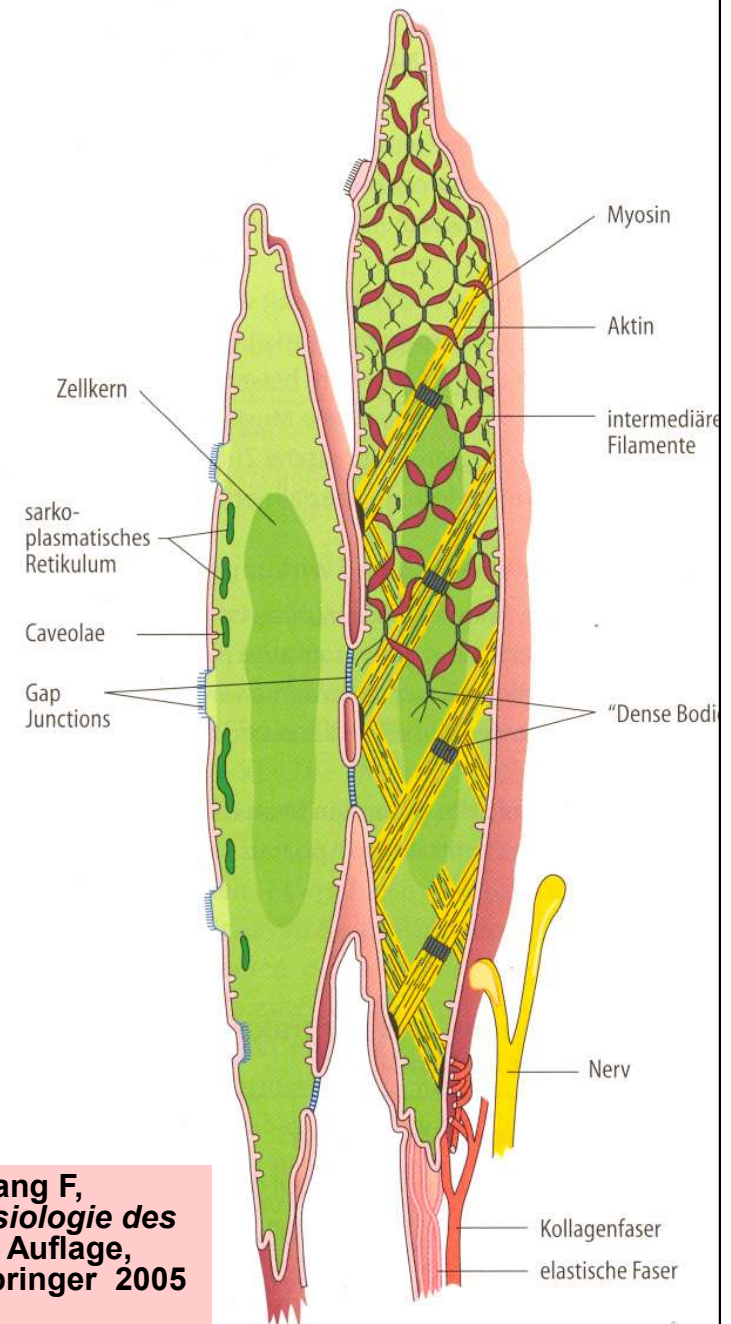
Muskelspindeln

- Muskelspindeln sind Dehnungssensoren.
- Sie enthalten Mechanorezeptoren und spezielle ("intrafusale") Muskelfasern.
- Über die intrafusalen Fasern wird die Solllänge der Spindel eingestellt. Ist dann die Dehnung durch den Hauptmuskel (extrafusale Fasern) zu groß, wird dieser kontrahiert.
- Muskelspindeln sind also sowohl motorisch als auch sensorisch innerviert. Mit ihrer Hilfe wird die Muskellänge über Sollwertverstellung in einem Regelkreis eingestellt.



Glatte Muskulatur

- Einkernige Zellen
- enthalten Netzwerke aus Aktin- und Myosinfilamenten; Gleitfilamentmechanismus
- Dense bodies (entspricht Z-Scheibe)
- Single unit type: elektrische Kopplung durch Gap junctions (funktionelles Syncytium, z.B. Darmmuskulatur)
- Multi unit type: unabhängige Kontraktion der Einzelzellen (z.B. Iris)
- Regulation: Neuronal, myogen, mechanisch, humoral



Schmidt RF, Lang F, Thews G, *Physiologie des Menschen*. 29. Auflage, Heidelberg: Springer 2005 p 136

Zusammenfassung

- Muskeln sind Organe zur Umwandlung von **chemischer in mechanische Energie**
- Die wichtigsten beteiligten Proteine sind **Myosin und Actin**, die sich zu Filamenten formen. Die Filamente sind in **Sarkomeren** angeordnet.
- Die **Gleitfilamenttheorie** beschreibt, wie sich die Filamente durch Querbrückenbindungen und Umklappen der Myosinköpfchen ineinander schieben.
- Durch ACh-Ausschüttung an der **motorischen Endplatte** wird auf der Muskelfaser (quergestreifte Zuckungsfaser) ein Aktionspotential ausgelöst, das sich über die Transversaltubuli in den Bereich der Zisternen des **sarkoplasmatischen Retikulums** (SR) fort-pflanzt.
- **Ausschüttung von Ca^{2+}** aus den SR-Zisternen in das Cytosol löst den Querbrückenzyklus aus.
- Die **Energieversorgung** des Muskels erfolgt mehrstufig über ATP, Kreatinphosphat, Glycolyse, und Atmungskette.
- Sehnen und Bindegewebe bilden **elastische Elemente**. Die Kontraktion hängt von der erzeugten Kraft, der äußeren Gegenkraft, der Elastizität und der inneren Reibung ab.
- Die **Muskelkraft wird variiert** durch AP-Frequenz (tetanische Erregung) und Rekrutierung von motorischen Einheiten (Motoneuronenpool).
- Muskeln enthalten **Muskelspindeln**, die die Muskelspannung messen und deren Vorspannung durch "intrafusale" Muskelfasern verändert werden kann.
- **Glatte Muskulatur** enthält ebenfalls Aktin- und Myosinfilamente, aber in netzförmiger Anordnung. Sie kann neuronal oder durch verschiedene andere Mechanismen aktiviert werden.

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 470 - 489

Weitere verwendete Literatur

- Kahle W, Leonhard H, Platzer W. *Taschenatlas der Anatomie Bd 1*. Stuttgart: Thieme 1991.
- Liem HM, Northcutt G, Romer AS, Nelson G. *Functional Anatomy of the vertebrates. An Evolutionary Perspective*. 3. Aufl. Thomson Brooks/Cole 2001
- Randall D, Burggren W, French K. *Eckert Animal Physiology. Mechanisms and Adaptations*. New York: WH Freeman 2002
- Penzlin H, *Lehrbuch der Tierphysiologie*. 7. Auflage, München: Elsevier 2005.
- Wehner R, Gehring W, *Zoologie* 27. Auflage, Stuttgart: Thieme, 2007

