

Zentrale Einwirkungen auf die Muskeltätigkeit

Autor(en): **Akert, Konrad / Mortimer, Elizabeth M.**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Bulletin der Schweizerischen Akademie der Medizinischen Wissenschaften = Bulletin de l'Académie Suisse des Sciences Medicales = Bollettino dell' Accademia Svizzera delle Scienze Mediche**

Band (Jahr): **16 (1960)**

PDF erstellt am: **21.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-307458>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Symposium

Zentrale Einwirkungen auf die Muskeltätigkeit

Des influences centrales sur la fonction motrice

D. K.: 612.816:612.821.35

Department of Anatomy, The University of Wisconsin, Madison (USA)

Zentrale Einwirkungen auf die Muskeltätigkeit¹

Von Konrad Akert und Elizabeth M. Mortimer

Einleitung

Die natürliche Eleganz und Vollkommenheit der motorischen Leistungen, wie sie in der Lokomotion gewisser Tierarten oder in der menschlichen Handfertigkeit zum Ausdruck kommen, stehen im eigenartigen Gegensatz zu den relativ grob und naiv anmutenden Vorstellungen über motorische Innervationsverhältnisse, die noch heute in der klassischen Neurologie vorherrschen. Ein gutes Beispiel dafür bietet das sogenannte pyramidale System. Bestehend aus zwei Stufen – je repräsentiert durch eine corticale Pyramidenzelle («upper motor neuron») und eine spinale motorische Vorderhornzelle («lower motor neuron») – bildet es die heutige Grundlage zum Verständnis von Willkür- und Geschicklichkeitsbewegungen. Die moderne Neurophysiologie hat nun durch eine Reihe von wichtigen Entdeckungen zur Modifikation und Erweiterung des Begriffs der corticospinalen Innervation geführt. Vor allem zwei

¹ Unterstützt durch die Wisconsin Alumni Research Foundation sowie durch U.S. Public Health Service, NINDB Grant B-732.

Neuerungen verdienen vermehrte Aufmerksamkeit, und da sie gleichsam zum Ausgangspunkt unserer eigenen Forschung wurden, sollen sie eingangs kurz skizziert werden.

1. Die Multiplizität der motorischen Rindenzentren

Nach jahrzehntelanger Monopolstellung der Präzentralregion richtet sich das gegenwärtige Interesse mehr und mehr auch auf andere Rindengebiete, deren motorische Funktionen zwar nicht völlig neu, aber doch bisher zweifelhaft und unklar gewesen sind. Insbesondere ist es das Verdienst von *Woolsey* u. Mitarb. (1952, 1958), die Existenz weiterer corticaler Repräsentationsgebiete der Körpermuskulatur auf eine gesicherte experimentelle Grundlage gestellt zu haben. Abb. 1 gibt eine schematisierte Übersicht der von *Woolsey* definierten motorischen Rindengebiete beim Rhesusaffen. Er unterscheidet:

1. Ms I: Die erste motorische Region in der Präzentralwindung (contralateral, Gesicht bilateral).

2. Ms II: Die supplementär motorische Region im supracingulären Gebiet der medialen Hemisphärenwand (bilateral).

3. Sm I: Die erste Körperfühlsphäre in der Postzentralwindung (contralateral, Gesicht bilateral).

4. Sm II: Die zweite Körperfühlsphäre im parietalen Operculargebiet (bilateral).

Alle vier Gebiete zeichnen sich durch Vollständigkeit der Repräsentation einer oder beider Körperhälften sowie durch ihre selbständigen, d. h. voneinander unabhängigen afferenten und efferenten Leitungsbahnen aus. Die Existenz dieser multiplen motorischen Rindengebiete ist durch äußerst sorgfältige und systematische Reizexperimente an einer nahezu kompletten Serie von Vertretern aller Säugetierordnungen, vom Marsupialier bis zum Primaten, bestätigt worden. Die Reihe der motorischen Körperschemen innerhalb der Hirnrinde ist damit wahrscheinlich noch nicht abgeschlossen, denn es bestehen Anhaltspunkte, daß weitere Gebiete im Gyrus cinguli, in der hinteren Parietalregion und im Temporallappen zu erforschen sind (*Crosby, Humphrey und Showers, 1959*).

Es erhebt sich die Frage nach der Bedeutung dieser motorischen Gebiete. *Travis* und *Woolsey* (1956) zeigten in Ausschaltungsversuchen, daß die Multiplizität der Repräsentationen teilweise dafür verantwortlich ist, daß nach Verlust eines einzigen Systems eine unerwartete Wiederherstellung motorischer Funktionen stattfinden kann. Wahrscheinlich finden auch die von *Glees* und *Cole* (1950) beobachteten Restitutionserscheinungen nach Abtragungen im Bereich der motorischen Rinde in dieser Weise

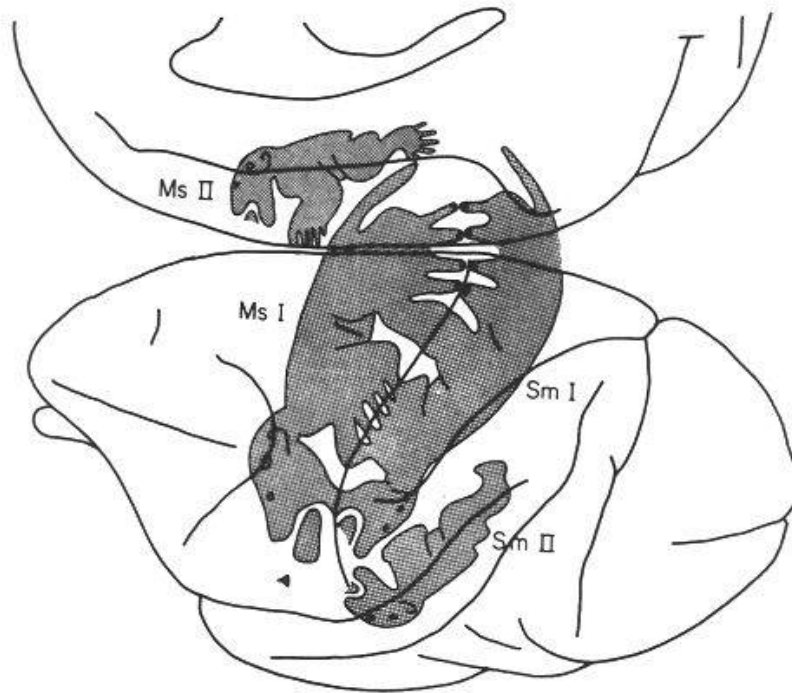


Abb. 1. Multiple motorische Felder der Hirnrinde beim Affen (*Macaca mulatta*) nach Woolsey (1958). Erklärung s. Text.

eine anatomisch und physiologisch einleuchtende Erklärung. Aber die Frage nach dem spezifischen Beitrag der einzelnen Regionen bleibt weiterhin offen. Es ist zu erwarten, daß durch die genauere Erforschung der afferenten und efferenten Leitungsbeziehungen der einzelnen Felder weitere Anhaltspunkte über deren Funktionsweise gewonnen werden. Unsere eigenen Bemühungen richteten sich in letzter Zeit besonders auf das Problem der absteigenden Verbindungen. Bevor wir darauf näher eingehen, müssen aber noch die Verhältnisse auf der spinalen Stufe kurz erörtert werden.

2. Die kleinkalibrige motorische Innervation der Skelettmuskulatur («Gamma-system»)

Jede Neuorientierung im Sektor der Rückenmarksphysiologie hat zunächst als Bezugspunkt den sogenannten *Dehnungsreflex* («stretch reflex»), der auf die klassischen Arbeiten von *Sherrington* und *Hoffmann* zurückgeht. *Sherrington* machte frühzeitig auf die Bedeutung der Muskelspindel als Sinnesorgan aufmerksam und prägte den Begriff der proprioceptiven Steuerung, der heutzutage im Zeitalter der Steuerungs- und Lenkungstechnik noch an Bedeutung zugenommen hat. Gekoppelt mit der motorischen Rückenmarkszelle in einem Leitungssystem, das *Hoffmann* erstmals als monosynaptischen Erregungskreis erkannte, übt die Spiralendigung der Muskelspindel einen grundlegenden Einfluß auf jedes motorische Geschehen aus. Das Resultat dieses Vorgangs ist je

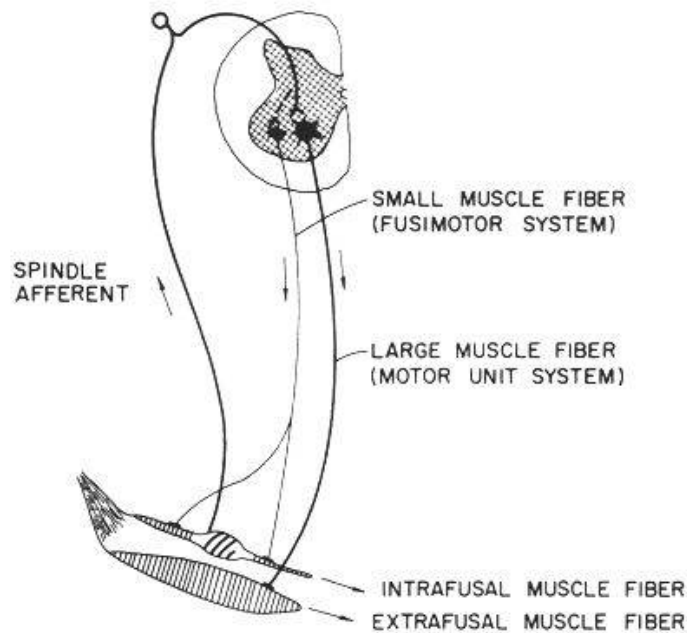


Abb. 2. Schema der motorischen Innervation des Skelettmuskels (umgezeichnet nach *Glees*, 1957). Die kleinkalibrigen Fasern (Gammafasern) versorgen die Muskelspindeln.

nach dem Dehnungsreiz der Rezeptoren bald eine phasische Reflexkontraktion, bald ein kontinuierlicher Reflextonus. Dieses selbstregulierende System ist darauf ausgerichtet, sich fortlaufend nicht nur den peripheren Reizen, sondern auch den zentralen Erregungszuständen anzupassen. Nach den bisherigen Vorstellungen konvergieren diese Einflüsse auf die Vorderhornzelle, die als «final common pathway» gleichzeitig als Wahl- und Ausführungsorgan funktioniert. Nun ist aber der Dehnungsreflex in der oben beschriebenen Form offensichtlich nicht in der Lage, seine Funktion als vollautomatischer Tonusregler zu erfüllen. Erstens sind die Spindeln während der Muskelkontraktion infolge Erschlaffung temporär inaktiviert, und ferner «hinkt» die Erregungsleitung beträchtlich infolge der mechanischen Zwischenschaltung, d. h. infolge der Tatsache, daß die Rückmeldung erst nach stattgehabter mechanischer Leistung erfolgen kann.

Diese Situation wird durch die Tätigkeit der sogenannten *Gamma-innervation* grundlegend geändert. Diese besteht aus motorischen Zellen, deren Perikarya zwar noch nicht identifiziert, deren axonale Verbindungen aber mit dem Skelettmuskel, speziell den Muskelspindeln, in den letzten zehn Jahren weitgehend aufgeklärt worden sind. Es ist unmöglich, die rasche Entwicklung der Neurophysiologie auf diesem Gebiet im Detail aufzuzeigen. Glücklicherweise besteht darüber bereits eine Reihe von ausgezeichneten Darstellungen (*Kuffler und Hunt*, 1952; *Granit*, 1955; *Magun*, 1956; *Monnier*, 1958). Die wesentlichen Punkte kurz zusammengefaßt sind folgende: Ungefähr ein Drittel der Vorderwurzeln-

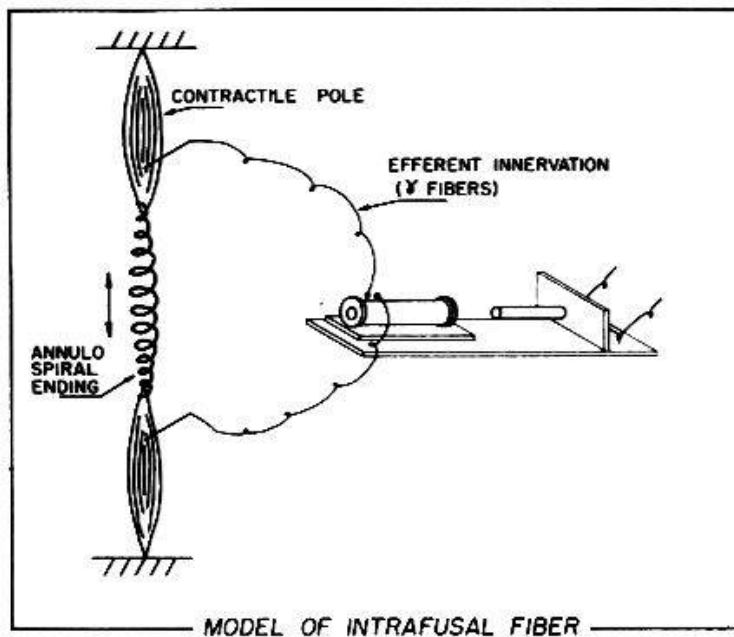


Abb. 3. Wirkungsmechanismus der Gammainnervation im Modell. Zwei Froschgastrocnemiuspräparate (kontraktile Pole der Spindelfaser) sind durch eine Spiralfeder (Annulospiralending) miteinander verbunden. Das Gammasytem ist durch Induktorium und Zuleitungsdrähte zu den Muskeln repräsentiert. Der Induktoriumreiz führt zur Verkürzung der Froschmuskeln und damit zur Dehnung der Spirale. In analoger Weise bewirkt die Tätigkeit der Gammaneurone eine Mikrokontraktion der kontraktiven Spindelpole, die ihrerseits durch Dehnung eine Depolarisierung der Nervenendigungen hervorruft.

fasern sind kleinkalibrig und unter diesen ein Großteil vom Durchmesser der A-gamma-Kategorie (ca. 2–6 μ Durchmesser). Diese Fasern innervieren die kontraktiven Pole der Spindelfasern und können durch ihre Kontraktionswirkung zu einer Anspannung und der damit verbundenen erhöhten Entladungsbereitschaft der Spiralrezeptoren führen. Das Schema in Abb. 2 gibt diese Situation in anschaulicher Form wieder. Durch diesen Mechanismus kann der zentralnervöse Apparat einen direkten Einfluß auf das Sinnesorgan ausüben im Sinne einer Regulierung der Leistungsbereitschaft (*W. R. Hess*).

Halten wir uns zunächst an die Tatsache, daß der Skelettmuskel nicht eine einzige und einfache cerebrospinale Innervation, sondern eine doppelte oder sogar mehrfache erhält (gewisse Autoren nehmen an, daß es sowohl tonische wie phasische Alpha- und Gammaneurone gebe), so drängt sich die Frage auf, wie sich die motorischen Gehirnzentren anatomisch und physiologisch zu diesen verschiedenen Typen von motorischen Einheiten verhalten. Im traditionellen Denken sind ja sowohl pyramidale als auch extrapyramidale Leitungssysteme auf die Alphamotoneurone des Rückenmarks ausgerichtet. Durch das Hinzutreten der Gammainnervation ergibt sich die Notwendigkeit einer General-

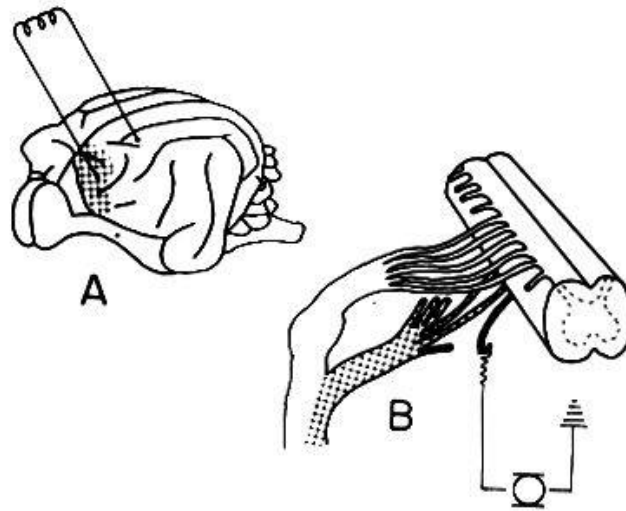


Abb. 4. Versuchsanordnung: A. Elektrische Reizung der sensomotorischen Hirnrinde (Katze), B. Registrierung der Aktionsströme in Vorderwurzelfasern.

revision, in welcher sämtliche absteigenden Fasersysteme auf ihre synaptischen Beziehungen mit den beiden Kategorien von Motoneuronen überprüft werden müssen. Damit kommen wir zu der uns gestellten Problemstellung und im folgenden möchten wir über Versuche berichten, in welchen die Beziehungen corticaler Zellen mit den Gammamotoneuronen des Rückenmarks studiert wurden.

Methodik

Die in unseren Versuchen angewandten Arbeitsmethoden waren reichlich komplex und können hier nicht im einzelnen ausgeführt werden (für Einzelheiten s. *Mortimer*, 1960). Die Tiere wurden dauernd unter Narkose (Pentobarbital oder Chloralose-Urethan) gehalten. Die Ableitung von Aktionsströmen wurde von Einzelfasern oder kleinen Fasergruppen der Vorderwurzeln des Rückenmarks vorgenommen. Die Identität dieser Fasern wurde auf folgende Weise festgestellt:

1. Die Zugehörigkeit der Gammafasern zu einem bestimmten Muskel oder Muskelsegment wurde durch elektrische Reizung des peripheren Stumpfes des untersuchten Filaments bestimmt, wobei einschränkend gesagt werden muß, daß sich Alpha- und Gammainnervation nicht vollständig überdecken.

2. Die Identifizierung der Faserkategorie wurde auf Grund von Amplitude und Frequenz der Einzelentladungen (Abb. 5) sowie des Reflexverhaltens vorgenommen. Das Letztere wurde durch physiologische Reizung von Haut und Muskulatur usw. sowie durch elektrische Reizung der Hinterwurzeln untersucht.

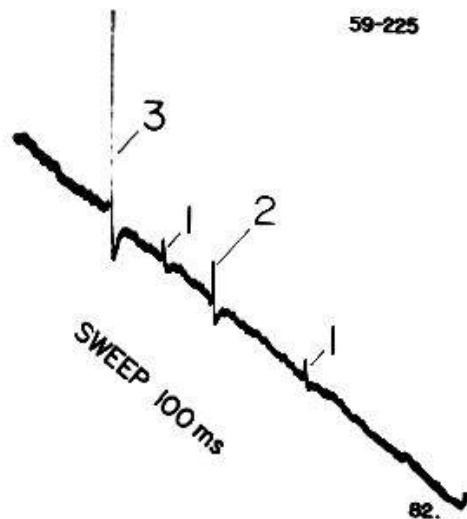


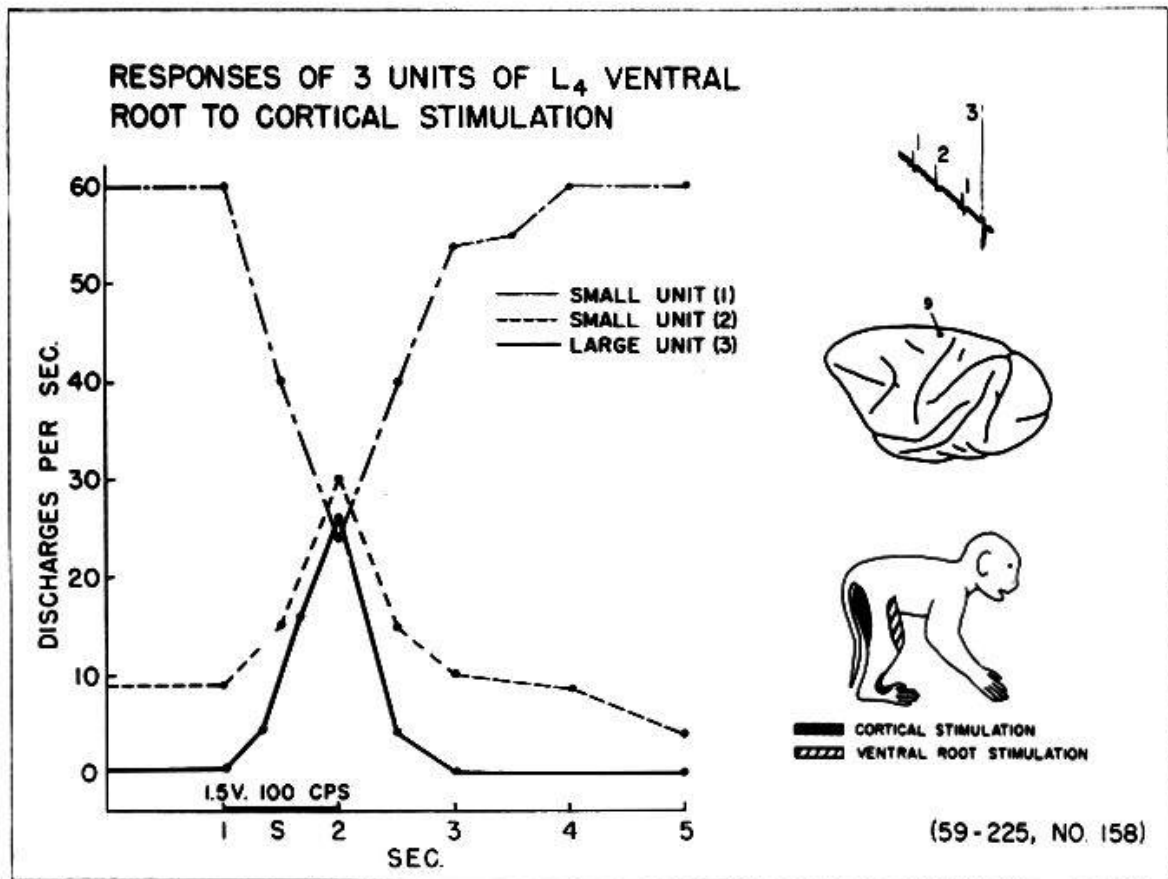
Abb. 5. Normale Spitzenentladungen von motorischen Rückenmarksneuronen. Man beachte die Größenunterschiede der von Alpha- und Gammazellen stammenden Potentiale. Weitere Differenzierung der beiden Zelltypen s. Text.

Unterdessen wurden durch Entfernung der Schädelkalotte und der Dura mater die motorischen Rindengebiete für die elektrische Reizung vorbereitet. Auch hier galt es zunächst vorbereitende Tests durchzuführen. Umschriebene Gebiete wurden punktförmig abgetastet, bis diejenigen Areale ausgeschieden werden konnten, die Verbindungen zu den freigelegten Vorderwurzelfasern aufwiesen. Dabei kamen die schon bestehenden kartographischen Bearbeitungen der Rindengebiete durch Woolsey u. Mitarb. sehr gelegen. Natürlich mußte damit gerechnet werden, daß Aktivierung des Gammasytems auch sekundär, d. h. via proprioceptive Rückkoppelung einer cortical induzierten Muskelbewegung, zustande kommen kann. Solche Effekte zeichnen sich durch längere Latenzzeiten aus. Um aber diese Möglichkeit gänzlich auszuschließen, wurden in manchen Experimenten die homologen und angrenzenden Vorder- und Hinterwurzeln durchtrennt. Im Hinblick auf die Vielfalt der zur Durchführung kommenden technischen Verfahren wird es nicht erstaunen, daß nicht immer alle Experimente von Erfolg gekrönt waren. Bisher verfügen wir über Beobachtungen an Einzelfasern bei 14 Katzen und 4 Affen. Besonders instruktiv waren die zahlreichen Fälle, in welchen Alpha- und Gammaneurone gleichzeitig studiert werden konnten.

Ergebnisse

1. Cortical induzierte Bahnung und Hemmung des Gammasytems

Gammazellen konnten sowohl durch Einzelreize wie durch Serienreizung in einen Zustand erhöhter oder erniedrigter Aktivität versetzt werden, je nachdem welche corticale Region gereizt wurde. In der Regel



30 MIN. AFTER L₄ DORSAL & VENTRAL ROOTS TRANSECTED

Abb. 6. Cortical induzierte Hemmung und Aktivierung von motorischen Rückenmarksnerven, dargestellt in Entladungsfrequenzkurven. Die auf hohe Ruhefrequenz eingestellte Gammazelle (1) wird gehemmt, während die langsamere Gammazelle (2) und die vor der Reizung inaktive Alphazelle (3) beschleunigt werden. Vor Abbruch der Reizperiode erreichen die drei Zellen ungefähr gleichzeitig einen auffallend ähnlichen Entladungsrhythmus (ca. 30/sec).

wurden 1–2 sec dauernde Reizserien von einer Frequenz von 60 pro sec angewendet, weil wir mit dieser Reizform durch frühere Untersuchungen am Pyramidensystem bereits vertraut waren; es wurden aber auch andere Reizfrequenzen versucht; nur die Impulsdauer wurde wenig geändert (0,5–2,0 msec). Die Ergebnisse der parametrischen Reizung werden an anderer Stelle ausführlich beschrieben (Mortimer, 1960). Eine Abbildung der *Bahnungseffekte* (Abb. 6) zeigt das Anschwellen der Entladungsfrequenz und das sofortige Abfallen nach Reizschluß. Die höchsten Entladungsfrequenzen, die auf solche Art erzielt wurden, bewegen sich um 200/sec, immerhin eine bis 5fache Steigerung der Ruhefrequenzen. Die im gleichen Bündel aktivierten Alphafasern konnten selten mehr als auf eine Entladungsfrequenz von 100/sec gebracht werden. Noch wichtiger als der Frequenzunterschied war jedoch die Entladungsdauer der beiden Zelltypen. Die Gammafasern zeichneten sich durch Regelmäßigkeit und lange Dauer der Entladungen aus, während die Alpha-

Tabelle
Latenzzeitbestimmungen für Vorderwurzelfasern von L₄-L₇

	Alphafasern msec	Gammafasern msec
Starke Einzelreize	8,8-11,2	10,9-12,0
Schwelennahe Serienreize (60/sec)	25,4-27,4	22,6-24,8

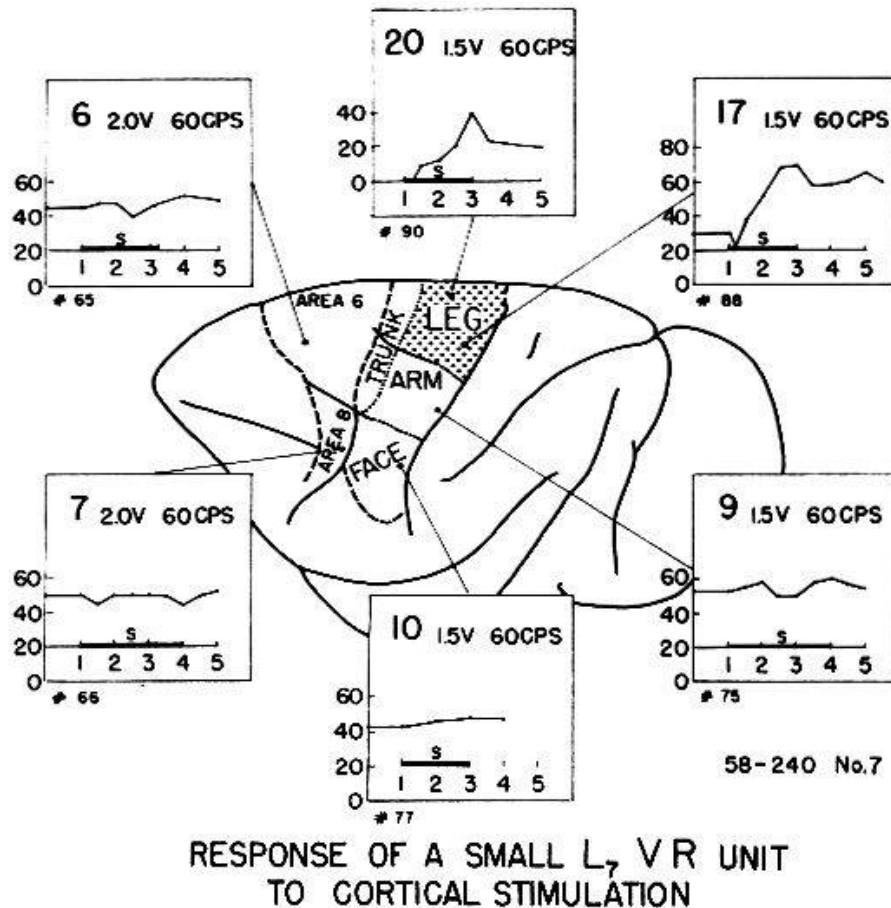
fasern gewöhnlich nur sporadisch mit kurzen Entladungsstößen reagieren.

Nicht selten wurde *Hemmung* der Gammafasern beobachtet. Der Zeitverlauf einer Hemmungskurve verhielt sich fast genau spiegelbildlich zur Bahnungskurve (Abb. 6). Gelegentlich beobachtete man sogenannte «rebound»-Effekte, d. h. Umschlagen in Bahnung oder mehrfaches Auf- und Abnehmen mit allmählicher Rückkehr zur Ruhelage.

Latenzzeiten wurden auf zwei Arten bestimmt. Erstens mittels *Einzelreizen*. Diese waren aber nur bei hohen Intensitäten erfolgreich und führten nicht selten zur Gewebszerstörung, weshalb sie weniger oft zur Anwendung gelangten. Ein größeres Material liegt noch nicht vor, und die Folgerungen können daher noch keine allgemeine Gültigkeit haben. Im Prinzip haben die Alphafasern eine kürzere Latenzzeit als die Gammafasern. Keiner der beobachteten Werte liegt im Bereich der für monosynaptische Übertragung von der Pyramidenfaser auf die Vorderhornzelle beobachteten Latenzen (*Bernhard und Bohm, 1954*).

Noch längere Latenzen wurden bei *Serienreizung* beobachtet. Mit dieser Methode liegt die Reizschwelle sehr niedrig, und der Reizerfolg kommt offensichtlich durch temporale Summationsvorgänge zustande. Es scheint, daß bei gleicher Reizintensität die Kapazität der Gammafasern für zeitliche Summation diejenige der Alphazellen etwas übersteigt. Umgekehrt weisen die Erfahrungen mit Einzelreizen darauf hin, daß das lokale Summationsvermögen der Alphazellen größer ist.

Granit und Kaada's (1952) Versuche haben gezeigt, daß als Vermittler der corticalen Einflüsse vor allem die Pyramidenbahn in Betracht kommt. Diese Autoren haben nämlich das Gammasystem durch direkte Reizung der medullären Pyramide in Aktion gesetzt. Damit ist die Mitwirkung extrapyramidaler Leitungswege noch nicht ausgeschlossen. Unsere eigenen Latenzmessungen sprechen jedenfalls nicht dagegen, und die Beobachtung, daß die reticulospinale Bahn die Gammazellen beeinflussen kann (*Granit und Holmgren, 1955*) spricht dafür. Das entscheidende Experiment (Nachweis der corticalen Aktivierung der Gammazellen nach Durchtrennung der Pyramidenbahn) ist noch nicht gelungen.



RESPONSE OF A SMALL L_7 VR UNIT
TO CORTICAL STIMULATION

Abb. 7. Reizkarte der Präzentralwindung beim Affen. Eine zum Biceps femoris gehörige Gammazelle wird bei schwelennahen Reizen von der «Beinregion» aktiviert. Die umliegenden Gebiete haben keinen (auch keinen hemmenden) Einfluß. (Aus: Mortimer und Akert, Amer. J. phys. Med. 1961.)

2. Die corticale Repräsentation von Gammazellen

Lokalisatorische Karten wurden analog dem von Woolsey u. Mitarb. (1952) angewandten Verfahren hergestellt. Das zu untersuchende Rindengebiet wurde mit schwelennahen Reizen abgetastet, wobei die Reizpunkte mit Abständen von 1–2 mm in einem rechtwinkligen Koordinatensystem angeordnet waren. Als Basis der Verwertung der Reizerfolge dienten vor allem die relative Zu- oder Abnahme der Entladungsfrequenz und gelegentlich auch die Latenzzeiten. Diese Auswertung wurde durch den Umstand erschwert, daß die Größe des corticalen Reizerfolges sehr stark vom Niveau der Ruhefrequenz abhängt. Niedrige Ruhefrequenzen prädisponieren zu relativ kleineren Reizeffekten als hohe Ruhefrequenzen. Zu einem brauchbaren Vergleich eigneten sich daher nur Punkte, die unter vergleichbaren Umständen gereizt worden waren. Aus der Gesamtheit der Befunde sollen hier einige Beispiele herausgegriffen werden.

Abb. 7 zeigt eine Reizkarte beim Affen, der über eine bedeutend ausgedehntere motorische Rinde verfügt als die Katze. Es interessiert hier

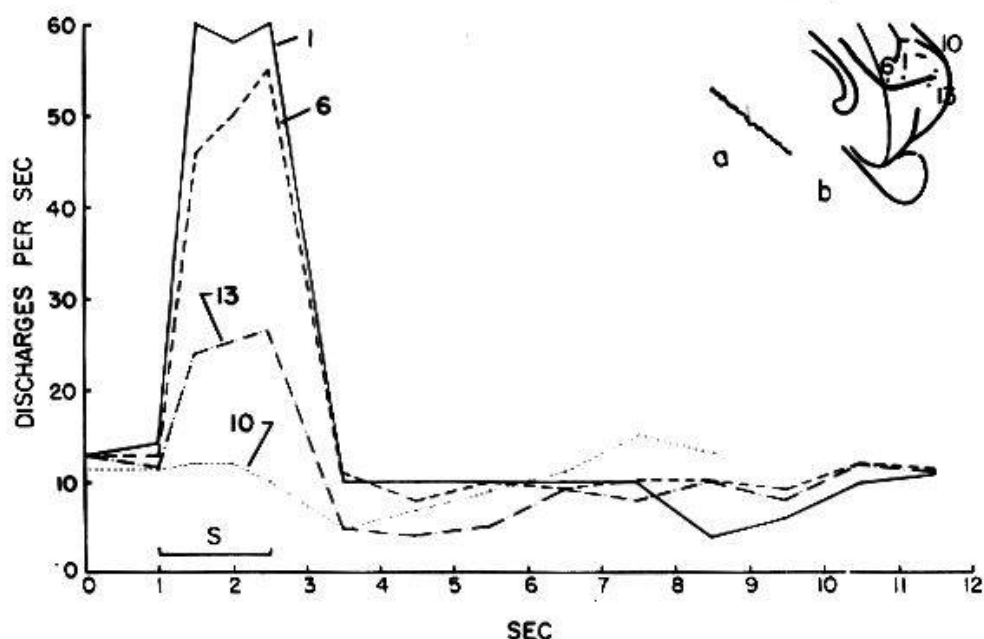


Abb. 8. Reizergebnisse bei der Katze. Punkte 1, 6 und 13 befinden sich in der «Beinregion», Punkt 10 am Übergang zur «Armregion». Man beachte den Unterschied in der Amplitude der Reizeffekte. Die Reizung wurde mit gleicher Intensität und Dauer bei einer Frequenz von 60/sec durchgeführt. Bei Punkt 1 beträgt die Entladungsfrequenz der Gammafaser ebenfalls 60/sec. In der Erläuterungsskizze bedeuten a: Oszillogramm der spontan entladenden Gammazelle, b: Lokalisation der Reizpunkte in der Hirnrinde.

vor allem, ob a) die zum Biceps femoris gehörige Gammazelle nur von der Beinregion aus aktiviert werden kann und b) ob gleichzeitig andere Rindengebiete einen hemmenden Einfluß ausüben. Das erstere war ausgesprochen der Fall, während für das letztere bisher keine Anhaltspunkte gefunden werden konnten. Auch aus Brodmanns Area 6, 8 und 9 wurden keine Effekte erzielt. Dagegen ergab sich, daß die Postzentralregion – sogar in Abwesenheit der entsprechenden Präzentralregion – ebenfalls die Gammaneurone in lokalisierter Weise zu beeinflussen vermag (Mortimer und Akert, 1961).

Eine nicht unwichtige Einzelheit kommt in Abb. 8 zur Darstellung. Eine Reihe von Punkten wurde entlang dem Sulcus cruciatus der Katze gereizt; dieses Gebiet enthält vornehmlich die «motorische Beinregion». Bei konstanter Reizintensität war der Effekt bei Punkt 1 am größten und fiel bei den von diesem Punkt entfernten Reizstellen immer mehr ab, bis schließlich bei Punkt 10, am Übergang zur «Armregion», kein Effekt mehr auftrat. Das besondere in dieser Reizserie ist die Tatsache, daß die Entladungsfrequenz bei Punkt 1 bis auf 60 pro sec anstieg. Dies entspricht der Reizfrequenz! Demnach ist diese Stelle dadurch besonders gekennzeichnet, daß die Aktivität der Rückenmarksneurone von hier aus im Takt gesteuert werden kann («driving»). In bezug auf die Steue-

FOCAL AREAS OF L₄ SPINAL MOTORNEURONES
AS DETERMINED BY ELECTRICAL STIMULATION OF CORTEX

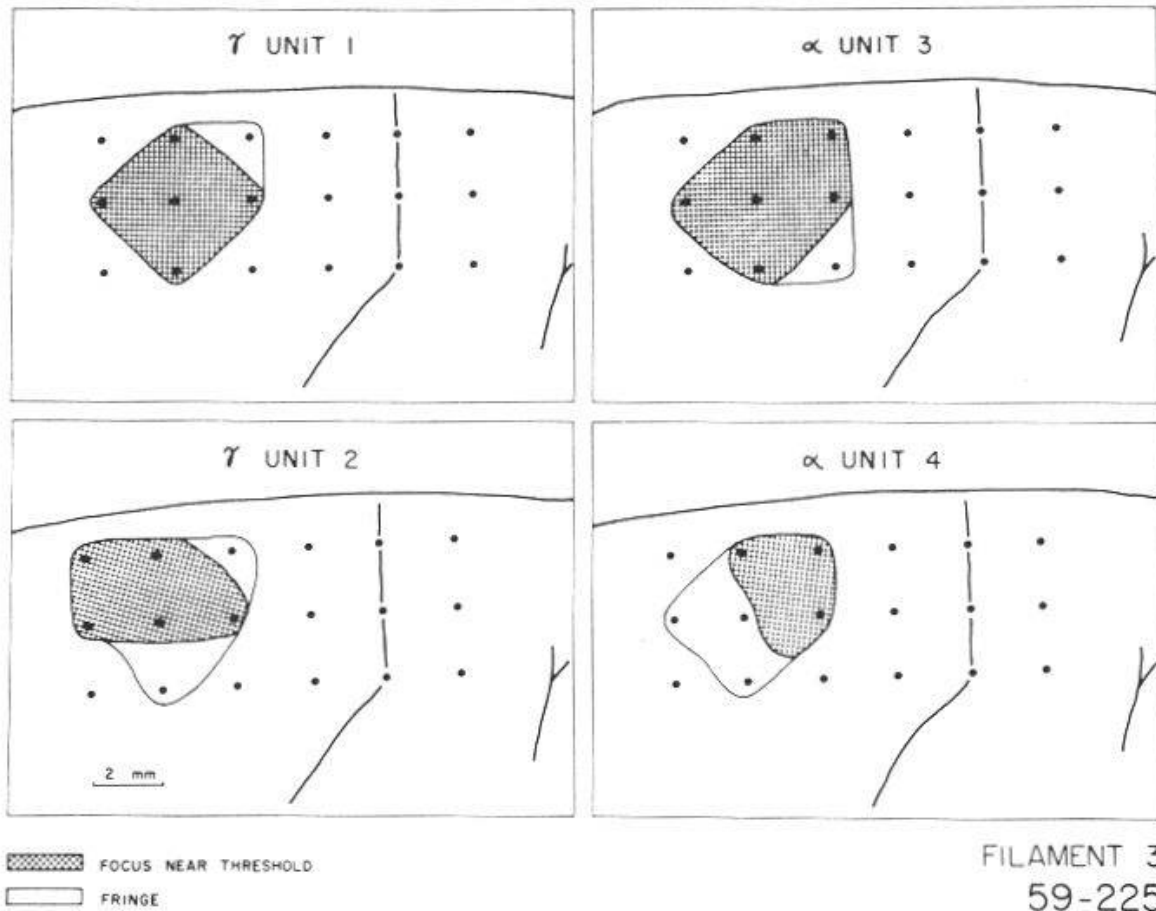


Abb. 9. Beispiel einer detaillierten Reizkarte aus der präzentralen Beinregion des Affen. Die Fokagebiete von zwei Gamma- und zwei Alphazellen werden verglichen. Die Größe der Zonen weist darauf hin, daß die Reizintensitäten etwas über der eigentlichen Reizschwelle lagen. Trotzdem geht hervor, daß die relativen Durchmesser nicht stark voneinander abweichen.

rungspotenzen der motorischen Rinde ist diese Feststellung besonders aufschlußreich. In weiteren Experimenten bestätigte es sich, daß diese enge Koppelung von Rinde und Gammasytem vor allem vom Fokagebiet aus am ausgeprägtesten ist.

Zum Schluß sollen die Fokagebiete von Gamma- und Alphazellen miteinander verglichen werden (Abb. 9). Zwar sind die Ergebnisse noch nicht zahlreich, aber die hier angewandte Methode eignete sich dazu besonders, indem benachbarte Alpha- und Gammafasern gleichzeitig in bezug auf ihr Verhalten zu Rindenreizung beobachtet werden konnten. Dabei stellte sich heraus, daß große Übereinstimmung in bezug auf Größe und Position des Focus besteht.

Diskussion

Unsere Ergebnisse bestätigen und erweitern die Beobachtungen von *Granit* und *Kaada* (1952), wonach die Hirnrinde auf das Gammasytem

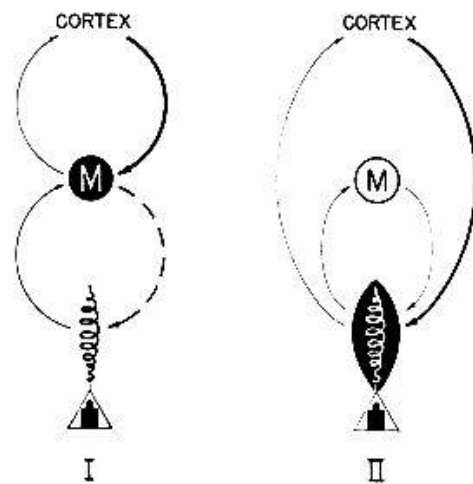
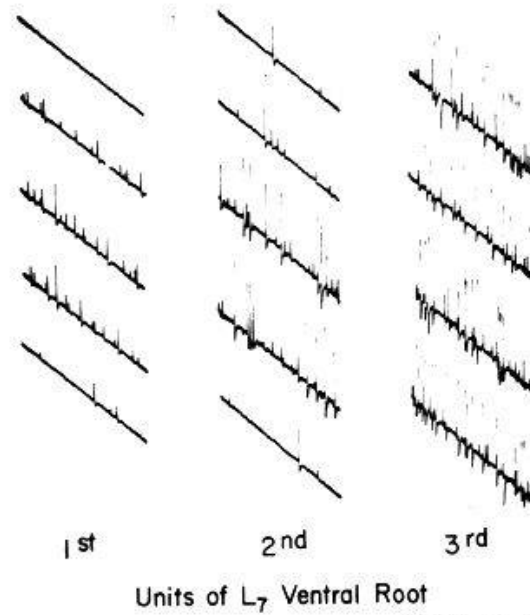


Abb. 10. Zur Interpretation der Versuchsergebnisse: I: Direkte Verbindung vom Cortex zur motorischen Vorderhornzelle (M). Die Rückmeldung erfolgt *indirekt* nach stattgehabter Kontraktion über eine mechanische Zwischenstufe (-----). II: Direkte Verbindung vom Cortex zur Muskelspindel (die eingeschaltete Gammazelle ist übersichtshalber weggelassen). Diese Cortico-Gamma-Schaltung beschleunigt die Rückmeldung und stellt das Sinnesorgan auf die zu erfolgende Innervation des Muskels ein (antizipierende Funktion der Hirnrinde). Man beachte die Verlagerung der Integrationsarbeit von der Nervenzelle in Schaltung I zum Sinnesorgan in Schaltung II. Vermutlich werden während eines natürlichen Bewegungsaktes je nach Bedingungen beide Schaltungen betätigt.

einen kraftvollen Einfluß ausübt. Dieser Einfluß steht demjenigen auf das Alphasystem in bezug auf Wirkungsgrad und Differenzierung offenbar nicht nach. Vor allem interessant ist die Tatsache, daß das Gamma-system von der Hirnrinde nicht nur aktiviert, sondern auch *gehemmt* werden kann.

Sicher sind die Ergebnisse vorläufig eher dazu angetan, weitere Fragen aufzuwerfen, als ein abschließendes Urteil über ihre Bedeutung abzugeben. So möchte man vor allem wissen, unter welchen Bedingungen Aktivierung oder Hemmung eintreten. Auch gewisse anatomische Detailfragen über die Leitungswege und ihre Synapsenbildung wären von größtem Interesse. Die Frage nach der Bedeutung der corticalen Kontrolle des Gammasystems wird vor allem dadurch belastet, daß wir über die reflektorische Anpassung des Gammasystems an periphere Einflüsse nur ungenügend unterrichtet sind. Nach der heute von vielen Autoren geteilten Ansicht bildet das Gammasystem den efferenten Leitungsbogen in einem Regelkreis, der die Aktionsbereitschaft des Alphasystems kontrolliert. Etwas konkreter ausgedrückt: Diese Anordnung erlaubt, die Spiralzrezeptoren dermaßen in Spannung zu halten, daß die erfolgende Muskelkontraktion als *Differenz* der Muskellänge wahrgenommen und direkt auf nervösem Weg zurückgemeldet werden kann. Auf diese Weise ist nicht nur die Übermittlung *beschleunigt*, son-

SEQUENCE OF 'SPONTANEOUS' MOVEMENTS



59-94 NO. 6

Abb. 11. Elektrische Aktivität in einer Gruppe von motorischen Nervenfasern während einer «Spontanbewegung». Die Oszillogramme sind in regelmäßigen Abständen (Reihenfolge kolonnenweise von oben nach unten) aufgenommen. Man beachte, daß die Aktion durch Gammaentladungen eingeleitet wird. (Aus: Mortimer und Akert, Amer. J. Phys. Med. 1961.)

dern die Reafferenz über den Kontraktionserfolg ist gleichzeitig auch schon mit dem jeweiligen peripher bedingten Dehnungszustand *verrechnet*. Diese Information steuert die Aktivität der Alphazellen und wird gleichzeitig durch ascendierende Bahnen den höheren Zentren zugeleitet (Kleinhirn usw.). Man beachte, daß in diesem Schema die Muskelspindel einen beträchtlichen Teil jener Verrechnungs- oder Integrationsarbeit zu leisten hat, die man früher der Alphazelle «zugemutet» hatte (Abb. 10).

Superponiert man nun das «upper motoneuron» über diesen Regelkreis, so präsentiert sich die Gammazelle als Bindeglied in einem Leitungsbogen, welcher das den Leistungserfolg messende Sinnesorgan auf den zentral induzierten (oder besser gesagt: zu induzierenden) Effekt «einstellt». Inwiefern beeinflusst nun diese neue Sachlage unsere Vorstellungen über den Erregungsvorgang bei einem sogenannten Willkürakt? Merton (1953) hat das interessante Postulat aufgestellt, daß die Pyramidenbahnimpulse den Gammakreis durchlaufen und dementsprechend modifiziert werden, *bevor* sie auf die Alphazellen auftreffen. Das würde heißen, daß zunächst die Muskelspindeln auf eine bestimmte Länge eingestellt werden, worauf sich dann der Muskel selbst dieser Einstellung durch entsprechende Kontraktion unterzieht. Nur in Notfallsituationen würde von der direkten Schaltung von Willkürimpulsen auf Alphazellen

Gebrauch gemacht. Vielleicht ist diese Auffassung *Mertons* zu extrem. Dafür hat sie den Vorzug, uns aus festgefahrenen Gedankengängen herauszureißen. Dazu kommt, daß unsere Beobachtungen die von *Merton* postulierte und von *Granit* und *Kaada* bereits demonstrierte Verbindung zwischen Hirnrinde und Gammasytem bestätigen.

Abb. 11 liefert einen weiteren Beitrag zur Hypothese *Mertons*. Durch glücklichen Zufall gelang es, die Tätigkeit einer Gruppe von Vorderwurzelfasern während einer «Spontanbewegung» des Hinterbeins zu erfassen. Man beachte, daß die kleinkalibrigen Elemente die Aktion einleiten. Natürlich darf die klassische Schaltung des Pyramidensystems auf Alphazellen (direkt oder indirekt via Zwischenneurone) nicht außer Acht gelassen werden. Bekanntlich nimmt diese an Bedeutung im Verlauf der Stammesentwicklung zu und erreicht bei den Primaten und insbesondere beim Menschen einen besonderen Differenzierungsgrad. Es wird die Aufgabe der nächsten Etappe sein, die Rolle der beiden Schaltungen unter spezifischen Bedingungen und während physiologischen Bewegungsakten genauer gegeneinander abzugrenzen.

Zusammenfassung

Einleitend werden zwei wichtige Erweiterungen der üblichen Auffassung über das sogenannte Pyramidenbahnsystem dargelegt:

1. Die motorische Hirnrindenregion setzt sich aus *multiplen*, d. h. mindestens vier geordneten *Repräsentationsgebieten* zusammen, welche selbständige absteigende Bahnen unterhalten.

2. Durch den sogenannten *Gamma-Erregungskreis* («gamma loop») wird die Tätigkeit der spinalen Vorderhornzellen entscheidend beeinflußt.

Unser eigenes Interesse richtet sich darauf, diese beiden Gesichtspunkte miteinander in Verbindung zu bringen. *Granit* u. Mitarb. haben im Tierexperiment gezeigt, daß gewisse Vorgänge im Gamma-Erregungskreis durch elektrische Reizung der motorischen Gehirnzentren beeinflußt werden können. In unseren Versuchen an Affen und Katzen stellte sich heraus, daß die sensomotorischen Rindenfelder hemmende und bahnende Wirkungen auf die Entladungsfrequenz der Gammafasern ausüben. Die Ansprechbarkeit der Gammaneurone auf Reizung umschriebener Rindenareale ist größer als erwartet. Die somatotopische Gliederung dieser Areale ist derjenigen der Alphaneurone weitgehend ähnlich. Präzentrale und postzentrale Rindenabschnitte beteiligen sich an der Kontrolle des Gammasytems. Die Übertragung der corticalen Impulse auf das Rückenmark im anatomischen Sinne ist noch ungenügend fest-

gelegt. Unsere Ergebnisse sind mit der Annahme von pyramidalen und extrapyramidalen Bahnen vereinbar. Diese corticospinalen Leitungswege, in Verbindung mit dem Gamma-Erregungskreis, vermitteln eine rasche und präzise Koordination von peripher und zentral induzierten Erregungen, wie sie für die Ausführung von differenzierten Bewegungen erwartet werden kann.

Résumé

L'auteur fait d'emblée deux mises au point importantes concernant:

1. La région corticale motrice se compose de *plusieurs*, c'est-à-dire d'au moins quatre zones de représentation motrice liées entre elles et qui ont des voies descendantes propres.

2. L'activité des cellules des cornes antérieures de la moelle épinière est influencée de manière décisive par le gamma-cercle d'innervation («gamma loop»).

Nos efforts tendent à accorder entre eux ces différents points de vue. *Granit* et collab. ont démontré, par des expériences sur l'animal, que certaines phases du cercle d'innervation-gamma peuvent être modifiées par une excitation électrique de centres cérébraux moteurs. Dans nos essais sur le singe et sur les chats, nous avons trouvé que les zones cortico-cérébrales sensorielles et motrices ont une action régulatrice et freinatrice sur la fréquence des décharges des fibres gamma. L'excitabilité des neurones gamma par des excitations de zones délimitées du cortex cérébral est plus grande que l'on pourrait le supposer. L'interaction somatotopique de ces zones est comparable à celle des neurones alpha. Des segments corticaux pré- et postcentraux participent au contrôle du système gamma. Le transfert de l'impulsion corticale à la moelle épinière elle-même n'est pas encore entièrement éclairci. Nos résultats semblent toutefois confirmer la présence de voies pyramidales et extrapyramidales. Ces voies de transmission cortico-spinale, en relation avec le système gamma d'innervation, assurent une coordination rapide et efficace des impulsions venant de la périphérie avec celles venant des centres, ce qui est d'ailleurs nécessaire pour assurer l'exécution de mouvements compliqués.

Summary

Two important discoveries concerning the so-called pyramidal motor system are briefly reviewed:

1. The multiplicity of cortical motor representation areas. At least four such areas known to exist in each hemisphere maintain independent descending pathways.

2. Fusimotor neurons, by way of the so-called gamma loop, exert an important control over the activity of the primary spinal neurons.

The scope of this investigation is to unite these two concepts by studying the relationship between cortical centers and the gamma system. *Granit* and collaborators have demonstrated experimentally that the activity of the gamma loop is under the control of higher levels of the CNS. Our own experiments in cats and monkeys confirm and extend their observations concerning the activating and inhibiting influences of sensorimotor cortex upon individual gamma fibers of the ventral roots. The responses of the latter to electrical stimulation of cortical areas exceeded our expectations. The gamma neurons have somatotopically defined representation in pre- and postcentral cortex overlapping with that of alpha motoneurons. The corticospinal pathways mediating such activity could be pyramidal and extrapyramidal and are not strictly defined yet. The cortical control of the gamma system may play an important role in the execution of differentiated muscle action.

Riassunto

Vengono espone all'inizio due importanti modifiche delle concezioni correnti circa il cosiddetto sistema delle vie piramidali:

1. La regione motrice corticale si compone di diversi, e cioè almeno quattro territori rappresentativi ordinati, i quali fanno capo a vie discendenti indipendenti.

2. L'attività delle cellule dei corni anteriori del midollo è influenzata in modo decisivo dal cosiddetto cerchio d'eccitamento gamma («gamma loop»).

E nostro precipuo scopo di stabilire un punto di contatto tra questi due punti di vista. *Granit* e collab. hanno mostrato, con esperimenti su animali, che è possibile influenzare alcuni fenomeni del «gamma loop» mediante stimoli elettrici applicati ai centri motori cerebrali. I nostri esperimenti su scimmie e gatti hanno dimostrato che i campi corticali sensorio-motori esercitano impulsi inibitori e direttivi sulla frequenza delle scariche delle fibre gamma. La risposta dei gamma-neuroni allo stimolo di aree corticali ristrette è maggiore del previsto. L'ordinamento somatotopico di queste aree è molto simile a quello dei neuroni alfa. Settori corticali pre- e postcentrali partecipano al controllo del sistema gamma. La trasmissione degli impulsi corticali al midollo non è ancora sufficientemente fondata dal punto di vista anatomico. I nostri reperti non contraddicono l'ipotesi di vie piramidali ed extrapiramidali. Queste vie di conduzione cortico-spinali, in unione con il «gamma loop», rendono

possibile una coordinazione rapida e precisa degli eccitamenti indotti dalla periferia e dal centro, quale è da attendersi per l'esecuzione di movimenti differenziati.

- Bernhard C. G. und Bohm E.:* Cortical representation and functional significance of the cortico-motoneuronal system. *A.M.A. Arch. Neurol. Psychiat.* **72**, 473 (1954).
- Crosby E. C., Humphrey T. und Showers M. J.:* Einige Anordnungen, Verbindungen und Funktionen der supplementären motorischen Rinde. In: *Medizinische Grundlagenforschung Bd. 2*. Verlag Thieme, Stuttgart 1959, S. 101.
- Glees P. und Cole J.:* Recovery of skilled motor functions after small repeated lesions of motor cortex in macaque. *J. Neurophysiol.* **13**, 137 (1950).
- Glees P.:* *Morphologie und Physiologie des Nervensystems*. Thieme, Stuttgart 1957.
- Granit R.:* Receptors and sensory perception. Yale Univ. Press, New Haven 1955.
- Granit R.:* Circuit analysis of postural reflexes and the relative significance of alpha and gamma motoneurons. 21st International Congress of Physiological Sciences. Symposia and Special Lectures. Buenos Aires 1959.
- Granit R. und Holmgren B.:* Two pathways from brain stem to gamma ventral horn cells. *Acta physiol. scand.* **35**, 93 (1955).
- Granit R. und Kaada B. R.:* Influence of stimulation of central nervous structures on muscle spindles in cat. *Acta physiol. scand.* **27**, 130 (1952).
- Kuffler S. W. und Hunt C. C.:* The mammalian small-nerve fibers: a system for efferent nervous regulation of muscle spindle discharge. *Res. Publ. Ass. nerv. ment. Dis.* **30**, 24 (1952).
- Magun R.:* Über das motorische Erfolgsorgan. *Dtsch. Z. Nervenheilk.* **175**, 132 (1956).
- Merton P. A.:* Speculations on the servo-control of movement. In: *The Spinal Cord. A Ciba Foundation Symposium*, ed. J. L. Malcom and J. A. B. Gray. Little, Brown & Co., Boston 1953.
- Monnier M.:* Neue Erkenntnisse über die Regulierung der Motorik. *Schweiz. med. Wschr.* **88**, 1129 (1958).
- Mortimer E. M.:* Cortical control of fusimotor neurons. Ph.D. dissertation. Univ. of Wisconsin 1960.
- Mortimer E. M. und Akert K.:* Cortical control and representation of fusimotor neurons. *Amer. J. phys. Med.* (im Druck).
- Travis A. M. und Woolsey C. N.:* Motor performance of monkeys after bilateral partial and total cerebral decortications. *Amer. J. phys. Med.* **35**, 273 (1956).
- Woolsey C. N.:* Organization of somatic sensory and motor areas of the cerebral cortex. In: *Biological and Biochemical Bases of Behavior*, ed. H. F. Harlow and C. N. Woolsey. The Univ. of Wisconsin Press, Madison 1958.
- Woolsey C. N., Settlage P. H., Meyer D. R., Sencer W., Pinto Hamuy T. und Travis A. M.:* Patterns of localization in precentral and «supplementary» motor areas and their relation to the concept of a premotor area. *Res. Publ. Ass. nerv. ment. Dis.* **30**, 238 (1952).