

Kortikale Projektion von Muskelspindelafferenzen der Hand und des Vorderarms beim Pavian

Autor(en): **Wiesendanger, 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): **27 (1971)**

PDF erstellt am: **26.06.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-307872>

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.

Kortikale Projektion von Muskelspindelafferenzen der Hand und des Vorderarms beim Pavian¹

M. WIESENDANGER

Die folgenden Überlegungen führten uns dazu, die Projektionsweise der Muskelspindelafferenzen zur Hirnrinde zu untersuchen:

Man nimmt heute an, dass bei einer Willkürbewegung sowohl α - als auch γ -Motoneurone aktiviert werden, ein Phänomen, das von GRANIT (1955) als « α - γ -linkage» bezeichnet wurde. Die aus Tierversuchen abgeleitete Hypothese wird heute auf Grund neuer Resultate bei der Ableitung einzelner Muskelspindelafferenzen während einer Willkürkontraktion beim Menschen unterstützt (VALLBO, 1970). Man kann sich vorstellen, dass eine Diskrepanz zwischen extrafusaler Muskellänge und der durch die «Kommandosignale» vorgegebenen intrafusalen Muskellänge als «Fehlersignal» von den Muskelspindelafferenzen nach dem Zentralnervensystem geleitet wird. Dies kann z. B. dann auftreten, wenn sich einer Bewegung plötzlich ein Widerstand entgegenstellt (für eine Diskussion dieser sogenannten «servo-assistance»-Hypothese s. PHILLIPS, 1969, und MATTHEWS, 1970). Wie wird das Fehler-signal zentral verarbeitet und wie erfolgt die Kompensation? Es gibt gute Gründe anzunehmen, dass hierzu nicht nur der segmentale Dehnungsreflexboden zuständig ist. Uns interessierte in diesem Zusammenhang besonders eine Beobachtung von EVARTS (1968) an nicht-narkotisierten Affen. Der Autor hat nämlich festgestellt, dass Entladungen von Pyramidenbahnneuronen einer bestimmten Armbewegung vorausgehen können. Interessant war vor allem die Tatsache, dass die Entladungsrate intensiver war, je mehr

¹ Die Experimente wurden während eines 1jährigen Aufenthaltes am Physiologischen Institut in Oxford zusammen mit Prof. C. G. PHILLIPS ausgeführt. Der neuroanatomische Teil wurde von Dr. T. P. S. POWELL, Department of Anatomy, Oxford, bearbeitet. Ich bin Prof. PHILLIPS und Dr. POWELL für die Gastfreundschaft und für die unschätzbare Führung zu grossem Dank verpflichtet. Der Aufenthalt wurde im Rahmen eines Abkommens zwischen der Schweizerischen Akademie der medizinischen Wissenschaften und der Royal Society (European Exchange Programme) ermöglicht. Die ausführliche Arbeit ist in Vorbereitung (C. G. PHILLIPS, T. P. S. POWELL and M. WIESENDANGER: Projection from low-threshold muscle afferents of hand and forearm to area 3a of baboon's cortex).

Widerstand der geforderten Bewegung entgegengesetzt wurde. Dieses Ergebnis wurde von PHILLIPS (1969) folgendermassen kommentiert: «One may hazard the speculation that the increased discharge of the pyramidal tract cell ... was in response to a signal of mismatch between 'intended' and actual displacement.» Es könnte sich demnach um einen transkortikalen Regelmechanismus handeln. Es stellte sich für uns zunächst einmal das Problem, eine Rückmeldung von den Muskelspindeln zum Kortex nachzuweisen.

Methodik

Es wurden 22 Paviane (3,8–5,5 kg) in Lachgasanästhesie untersucht. Beim Auftreten spontaner Bewegungen wurden jeweils zusätzliche kleine Dosen von Nembutal oder Chloralose injiziert. Folgende Nerven wurden zur elektrischen Reizung freipräpariert: N. radialis profundus, N. radialis superficialis, N. ulnaris (Ramus profundus der Hand). Gelegentlich wurden auch der N. medianus auf Höhe des Handgelenks präpariert.

Die kontralaterale Hirnrinde wurde im Bereich der Gyri prae- und postcentralis freigelegt. Das Hand- und Armareal wurde systematisch mit Glaskapillarelektroden (gefüllt mit 4 M NaCl oder 3 M K-Zitrat) exploriert, und zwar bis zu einer Tiefe von 10 mm. Dabei interessierten vor allem die Antworten, welche auf submaximale Reizung der niederschweligen Muskelafferenzen registriert werden konnten. Die Potentiale der primären Afferenzen wurden bei der Eintrittsstelle im Rückenmark abgeleitet. Mittels einer auf Höhe von C₁-C₂ gesetzten Reizelektrode wurde die antidrome Erregbarkeit von kortikalen Neuronen getestet: Die positiv antwortenden Neurone wurden entsprechend als Pyramidenbahn-Neurone klassifiziert.

In drei Experimenten wurde die Beeinflussung kortikaler Neurone auf minimale mechanische Dehnungen oder Vibrationen des freipräparierten M. extensor digitorum communis geprüft. Es wurde in früheren Experimenten gezeigt, dass die hier verwendeten Reize (Dehnung von 70 μ m: LUNDBERG und WINSBURY, 1960, oder Vibration mit einer Frequenz von 400/sec und einer Amplitude von 50 μ m: BROWN u. Mitarb., 1967) spezifisch die primären Spindelendigungen erregen. Die restlichen Armmuskeln wurden denerviert. Bei den systematischen Explorationen wurden die Glaskapillaren für jeden Stichkanal in situ belassen und an der Oberfläche des Kortex abgeschnitten, so dass die Stichkanäle nach Fixation des Hirns in den Serienschnitten wieder erkannt wurden. Weitere Markierungen erfolgten mit elektrophoretisch applizierten Vitalfarbstoffen (fast green) oder mittels kleiner elektrolytischer Läsionen mit Metallmikroelektroden.

Resultate

Es wurden 80 Elektrodenstichkanäle und 9 Markierungen histologisch identifiziert. Die zytoarchitektonischen Gegebenheiten konnten in jedem Fall mit den entsprechenden elektrophysiologischen Resultaten korreliert werden. Bei elektrischer Reizung der Muskelspindelafferenzen des tiefen Radialis- und Ulnarisastes konnten kurzlatente Antworten in der Tiefe des Sulcus centralis registriert werden. Das Gebiet im Bereich der Handregion stimmte überein mit dem zytoarchitektonischen *Areal 3a der Postzentralwindung*. Es ist dies eine Zone, die zwischen dem Areal 3b (Verarbeitung von Hautafferenzen) und der motorischen Hirnrinde (Areal 4) liegt. Feldpotentiale hatten einen steilen Anstieg und eine sehr kurze Latenzzeit (4–4,5 msec, gemessen vom Dorsalwurzelpotential). Die 143 extrazellulär registrierten Aktionspotentiale einzelner Neuronen hatten im Mittel eine etwas längere Latenzzeit. Die Antworten wurden bereits mit Einzelreizen beobachtet, die

nur knapp über der Schwelle der Afferenzen aus der Gruppe I lagen; bei repetitiver Reizung (3 Reize zu 330/sec) wurde oft eine bemerkenswerte Sicherheit der synaptischen Übertragung konstatiert. Mittels Läsionsversuchen wurde nachgewiesen, dass der Leitungsweg über die Hinterstränge führt. Die Projektionsfelder für die Spindelafferenzen aus dem N. ulnaris und dem N. radialis waren voneinander getrennt, und es fehlte auch eine Konvergenz auf Niveau der kortikalen Einheit. Die Neurone liessen sich durch antidrome Reizung der kortikospinalen Bahn nicht erregen.

Vorläufige Resultate an identifizierten Pyramidenbahn-Neuronen der *motorischen Präzentralwindung (Area 4)* ergaben völlig andere Resultate. Bei selektiver Reizung der Afferenzen aus der Gruppe I wurden keine Antworten gefunden, wenn auch nur kleine Dosen von Nembutal verwendet wurden. In Chloralose-Anästhesie wurden nur bei repetitiver Reizung Entladungen mit langer Latenzzeit (15 msec und mehr) und stark wechselnder Entladungswahrscheinlichkeit registriert. Diese Verhältnisse deuten auf eine komplexe Zuleitungsbahn.

Diskussion

Aus unsern Ergebnissen müssen wir schliessen, dass die Aktivität der Pyramidenbahn-Neurone nicht auf direktem Weg, d. h. über wenige Synapsen, von den primären Spindelafferenzen beeinflusst wird. Die Verhältnisse sind also nicht vereinbar mit der eingangs gestellten Hypothese eines einfachen Regelkreises über die motorische Hirnrinde.

Die Rohdaten aus den Muskelspindeln gelangen jedoch in ein unmittelbar angrenzendes Areal, das der primären somatosensorischen Hirnrinde zugehörig ist. Die Neurone dieser *Area 3a* haben Eigenschaften des lemniskalen Systems. Es wird vermutet, dass die Meldungen aus den Muskelspindeln erst nach einer komplizierten Verrechnung zu den Pyramidenbahn-Neuronen gelangen. Mögliche Verbindungen zwischen dem Areal 3a und der motorischen Hirnrinde müssen noch morphologisch und elektrophysiologisch ausgearbeitet werden.

Zusammenfassung

Die Aktivität niederschwelliger Muskelafferenzen aus der Hand und dem Vorderarm des Pavians werden über wenige Synapsen zur Hirnrinde übermittelt, und zwar in das zytoarchitektonisch definierte Areal 3a, welches sich in der Tiefe der Rolandischen Furche befindet in unmittelbarer Nachbarschaft zum motorischen Kortex. Der Leitungsweg erfolgt über die Hinterstränge. Vorläufige Resultate an Pyramidenbahn-Neuronen lassen erkennen, dass der Zuleitungsweg von den Muskelafferenzen zum motorischen Kortex im Vergleich zum Areal 3a komplexer Natur ist.

Résumé

L'activité des afférences musculaires à bas seuil à partir de la main et de l'avant-bras chez le babouin est transmise par une voie oligosynaptique

vers le cortex. La zone de projection se situe dans l'aire cytoarchitectonique 3a, voisine de l'aire motrice dans la profondeur du sillon rolandique. La section des colonnes dorsales abolit les réponses dans l'aire 3a. Quelques résultats préliminaires, obtenus dans des cellules du faisceau pyramidal de l'aire 4, indiquent que la transmission de l'activité fusoriale vers le cortex moteur est de nature plus complexe que vers l'aire 3a.

Riassunto

L'attività delle afferenze muscolari a soglia di eccitabilità bassa a partire dalla mano e dall'avambraccio del babuino è trasmessa verso la corteccia grazie ad una via oligosinattica. La zona di proiezione si trova nell'area citoarchitettonica 3a, vicino all'area motrice, in profondità del solco di Rolando. La dissezione delle colonne dorsali abolisce le risposte nell'area 3a. Alcuni risultati preliminari, ottenuti in cellule del fascio piramidale dell'area 4, indicano che la trasmissione dell'attività fusoriale verso la corteccia motorica è di natura più complessa che verso l'area 3a.

Summary

The activity of low-threshold muscle afferents of the baboon's hand and forearm is transmitted via a few synapses to the cortex. The projection zone corresponds to the cytoarchitectonic area 3a which lies at the bottom of the Rolandic fissure in immediate vicinity of the motor cortex (area 4). The impulses are transmitted via the dorsal columns. Preliminary results on single pyramidal tract neurones of area 4 indicate that transmission from muscle afferents is more complex to the motor cortex than to area 3a.

BROWN M. C., ENGBERG L. und MATTHEWS P. B. C.: The relative sensitivity to vibration of muscle receptors of the cat. *J. Physiol. (Lond.)* 192, 773-800 (1967).

EVARTS E. V.: Relation of pyramidal tract activity to force exerted during voluntary movement. *J. Neurophysiol.* 31, 14-27 (1968).

GRANT R.: Receptors and sensory perception. 369 S. Yale University Press, New Haven 1955.

LUNDBERG A. und WINSBURY G.: Selective adequate activation of large afferents from muscle spindles and Golgi tendon organs. *Acta physiol. scand.* 49, 155-164 (1960).

MATTHEWS, P. B. C.: The origin and functional significance of the stretch reflex, in: *Excitatory Synaptic Mechanisms* (hsg. von P. ANDERSEN und J. K. S. JANSEN), S. 301-315. Universitetsforlaget, Oslo/Bergen/Tromsø 1970.

PHILLIPS C. G.: Motor apparatus of the baboon's hand (The Ferrier Lecture). *Proc. Roy. Soc. B* 173, 141-174 (1969).

VALLBO Å.: Discharge patterns in human muscle spindle afferents during isometric voluntary contractions. *Acta physiol. scand.* 80, 552-566 (1970).

Adresse des Auteurs: Prof. M. Wiesendanger, Institut für Hirnforschung, August Forel-Strasse 1, CH-8008 Zürich.