کنترل سیستم های عصبی- عضلانی

جابجایی و مولد الگوی مرکزی

Locomotion and Central Pattern Generator (CPG)

http://amaleki.profile.semnan.ac.ir
Dr. A. Maleki , Semnan University, Biomedical Engineering Department

فهرست مطالب:

- مفاهیم جابجایی (locomotion)
- توصیف دقیق قدم‌زنی
- سوالات اساسی!
- شرایط آماده‌سازی مختلف برای آزمون‌ها
- محل شکل‌گیری الگوی جابجایی
- نقش حس‌های عمقی
- نقش حس‌های تنی
- نقش مراکز بالاتر CNS
- مدل‌های CPG

- Concepts of locomotion
- A detailed description of gait
- Fundamental questions!
- Different preparation conditions for tests
- Location of locomotion pattern formation
- Role of proprioception
- Role of somatosensory
- Role of higher CNS centers
- CPG models

تعریف جابجایی (Locomotion)

جابجایی (Locomotion) به فرایند جابه‌جایی فعال یک موجود زنده از یک مکان به مکان دیگر گفته می‌شود که نتیجه برهم‌کنش سیستم‌های عصبی، عضلانی و اسکلتی (یا ساختارهای معادل آن‌ها در جانداران مختلف) با نیروهای فیزیکی محیط است.

از جمله الگوهای جابجایی می‌توان به راه رفتن، دویدن، شنا کردن، پرواز کردن یا خزیدن اشاره کرد.

Locomotion is the process of active movement of a living organism from one place to another, resulting from the interaction of the nervo-Musculo-skeletal systems (or their equivalent structures in different organisms) with the physical forces of the environment.

Types of locomotion include walking, running, swimming, flying, and crawling.

نمونه‌هایی از حرکت‌های ریتمیک انسان

- قدم‌زنی (Gait)
  - walking
  - jogging
  - running
- رکاب‌زنی (cycling)
- شنا کردن (swimming)
- پاروزنی (rowing)

فهرست مطالب:

- مفاهیم جابجایی (locomotion)
- توصیف دقیق قدم‌زنی
- سوالات اساسی!
- شرایط آماده‌سازی مختلف برای آزمون‌ها
- محل شکل‌گیری الگوی جابجایی
- نقش حس‌های عمقی
- نقش حس‌های تنی
- نقش مراکز بالاتر CNS
- مدل‌های CPG

- Concepts of locomotion
- A detailed description of gait
- Fundamental questions!
- Different preparation conditions for tests
- Location of locomotion pattern formation
- Role of proprioception
- Role of somatosensory
- Role of higher CNS centers
- CPG models

معرفی اصطلاحات:

گام (step) به فاصله یا حرکت بین تماس پاشنه یک پا تا تماس پاشنه پای مقابل گفته می‌شود. گام کوچک‌ترین واحد حرکتی در راه رفتن است.

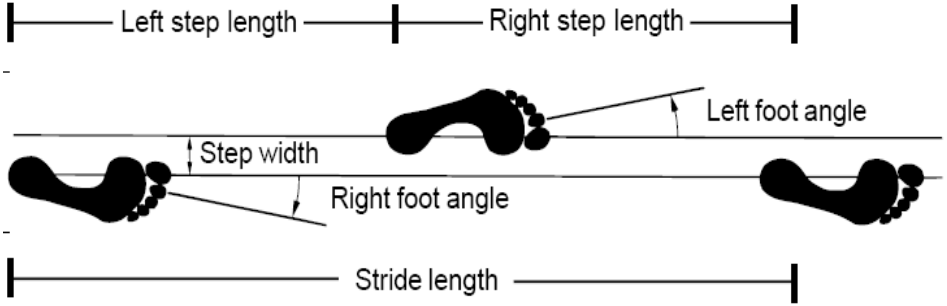
طول گام (step length) به فاصله خطی بین محل تماس پاشنه یک پا تا محل تماس پاشنه پای دیگر روی زمین گفته می‌شود.

زمان گام (step time) به مدت‌زمانی که طول می‌کشد تا یک گام برداشته شود، یعنی از تماس پاشنه یک پا تا تماس پاشنه پای مقابل گفته می‌شود.

نرخ گام (cadence) تعداد گام‌هایی است که فرد در واحد زمان برمی‌دارد و معمولاً به صورت گام در دقیقه بیان می‌شود. این شاخص نشان‌دهنده سرعت ریتم راه رفتن است.

استراید (stride) به فاصله یا حرکت بین دو تماس پاشنه متوالی یک پا گفته می‌شود. هر استراید شامل دو گام (یکی با هر پا) است.

زمان استراید (stride time) مدت‌زمان بین دو تماس پاشنه متوالی یک پا با زمین است. این زمان برابر با مجموع زمان دو گام متوالی است.



معرفی اصطلاحات:

A step is the distance or movement between the heel contact of one foot and the heel contact of the opposite foot. A step is the smallest unit of movement in walking.

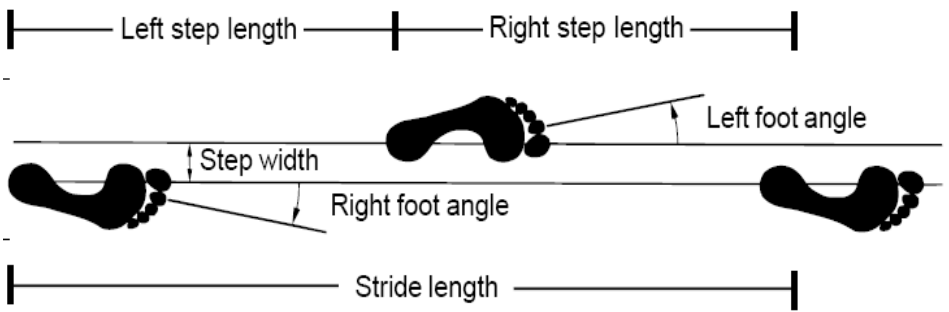
Step length is the linear distance between the heel contact of one foot and the heel contact of the other foot on the ground.

Step time is the time it takes to take one step, that is, from the heel contact of one foot to the heel contact of the opposite foot.

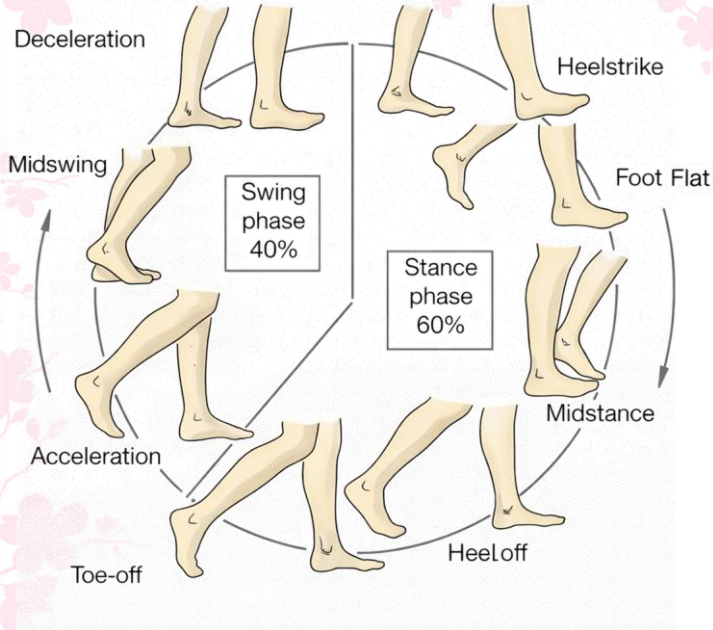
Cadence is the number of steps a person takes per unit of time and is usually expressed as steps per minute. This index indicates the speed of the rhythm of walking.

Stride is the distance or movement between two consecutive heel contacts of one foot. Each stride consists of two steps (one with each foot).

Stride time is the time between two consecutive heel contacts of one foot with the ground. This time is equal to the sum of the times of two consecutive steps.



معرفی چرخه گام برداشتن:



چرخه گام برداشتن (step cycle): به یک چرخه کامل گام برداشتن که از یک نقطه مشخص مثل جدا شدن پنجه از زمین شروع و تا دقیقا همان نقطه در گام بعدی ادامه دارد. چرخه گام برداشتن شامل دو مرحله است: مرحله ایستادن و مرحله نوسان.

زمان چرخه (cycle time): به زمان یک چرخه کامل گام برداشتن اطلاق می‌گردد.

مرحله‌ی ایستادن (stance phase): مرحله‌ای که پا در تماس با زمین است.

مرحله نوسان (swing phase): مرحله‌ای که پا از زمین جدا شده و در حال نوسان است تا زمانی که با برخورد پاشنه، با زمین تماس پیدا کند.

Step cycle: A step cycle begins at a specific point, such as the toe leaving the ground (toe-off), and continues to the same point in the next step.

The step cycle consists of two phases: the stance phase and the swing phase.

Cycle time: The time it takes to complete a step cycle.

Stance phase: The phase in which the foot is in contact with the ground.

Swing phase: The phase in which the foot is not in contact with the ground from the toe-off to the heel strike.

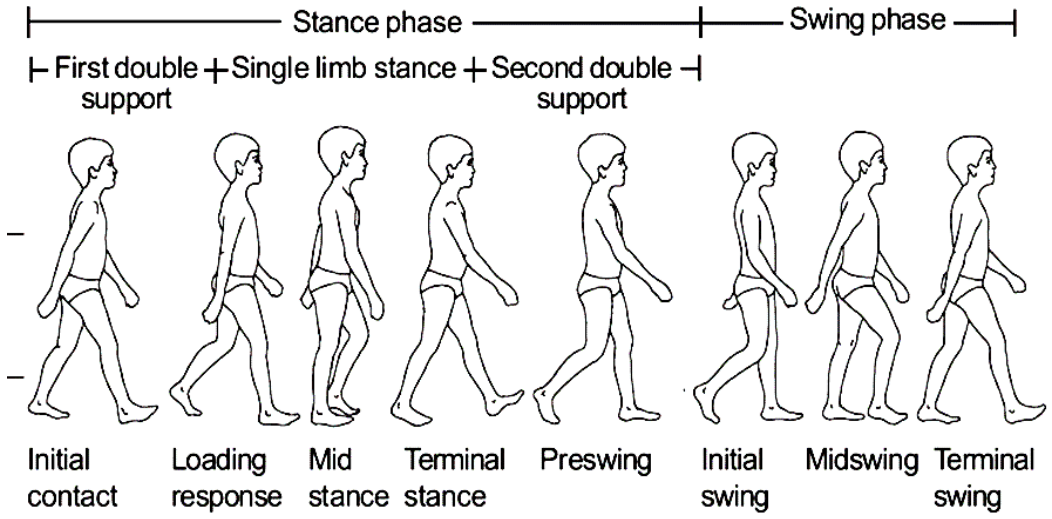
توصیف دقیق گام برداشتن

فاز نوسان (swing phase): مرحله‌ای از گام برداشتن که پا از زمین جدا شده و به جلو حرکت می‌کند تا برای تماس بعدی با زمین آماده شود.

فاز ایستان (stance phase): مرحله‌ای از گام برداشتن که پا با زمین در تماس بوده و وزن بدن را تحمل می‌کند.

Double Support : بخشی از چرخه گام برداشتن که هر دو پا به‌طور هم‌زمان با زمین تماس دارند.

Single Support : مرحله‌ای از گام برداشتن که تنها یک پا با زمین تماس دارد و کل وزن بدن را تحمل می‌کند.



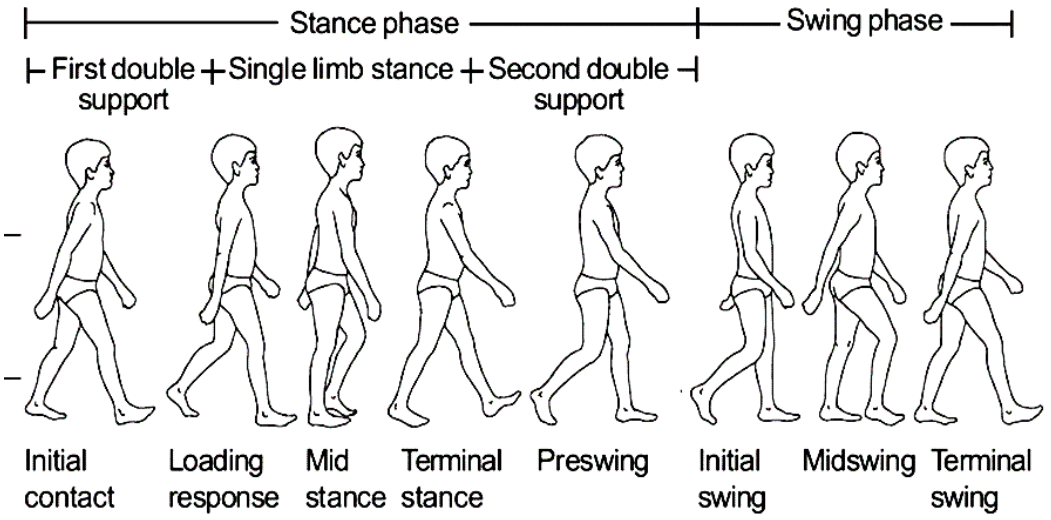
Accurate description of stepping:

Swing phase: The phase of a stride in which the foot lifts off the ground and moves forward in preparation for the next contact with the ground.

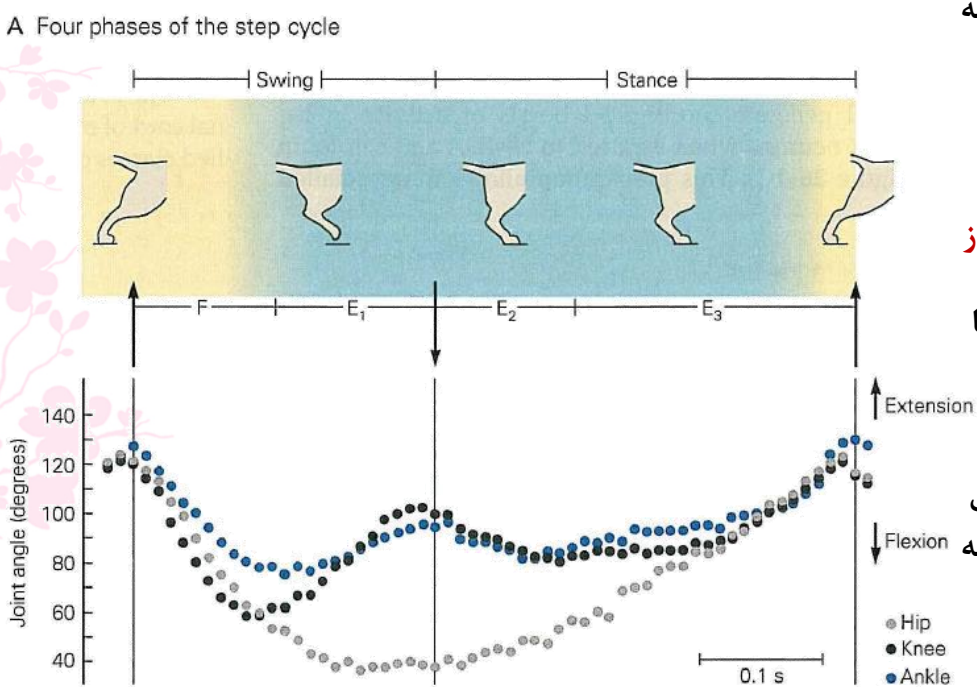
Stance phase: The phase of a stride in which the foot is in contact with the ground and supports the body's weight.

Double Support: The part of the stride cycle in which both feet are in contact with the ground at the same time.

Single Support: The phase of a stride in which only one foot is in contact with the ground and supports the entire body's weight.



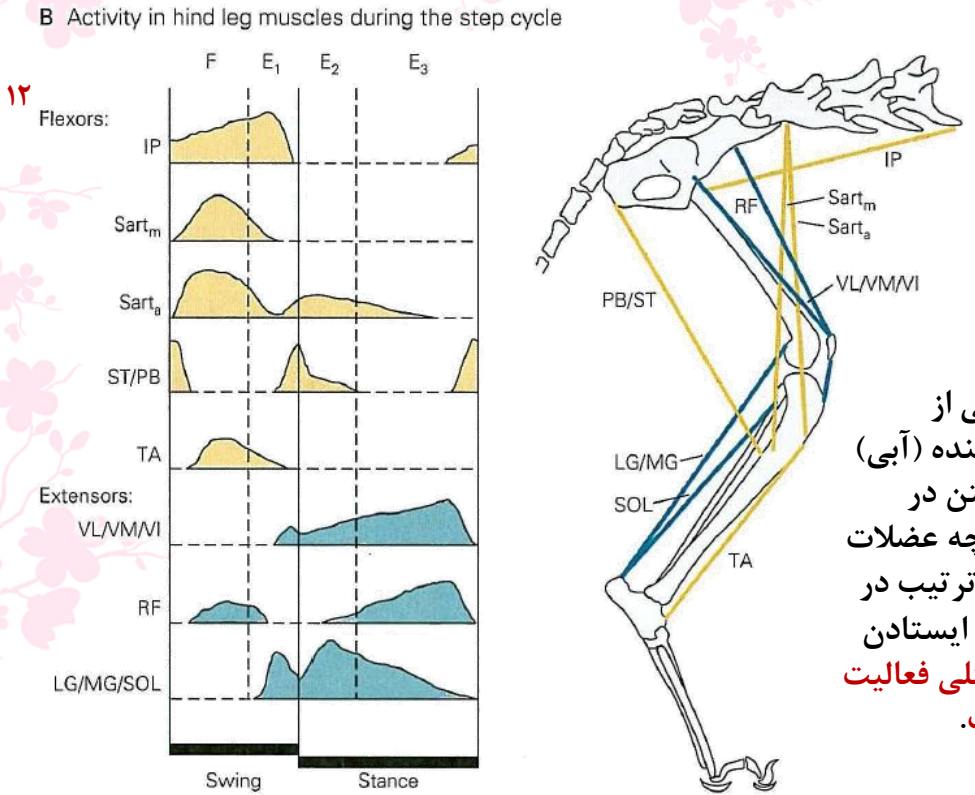
مراحل و فازهای گام برداشتن گربه



چرخه گام برداشتن به چهار مرحله تقسیم می‌شود: مراحل **خم شدن (F1)** و **اولین باز شدن (E1)** در طول **مرحله نوسان** رخ می‌دهند، زمانی که پا از زمین جدا می‌شود. **دومین باز شدن (E2)** و **سومین باز شدن (E3)** در طول **مرحله ایستادن** رخ می‌دهند، زمانی که پا در تماس با زمین است. **دومین باز شدن** با خم شدن در زانو و مچ پا مشخص می‌شود، زیرا پا شروع به تحمل وزن حیوان می‌کند. عضلات بازکننده زانو و مچ پا در این مرحله منقبض می‌شوند.

Figure 36-2 Stepping is produced by complex patterns of contractions in leg muscles.
A. The step cycle is divided into four phases: the flexion (F) and first extension (E1) phases occur during swing, when the foot is off the ground, whereas second extension (E2) and third extension (E3) occur during stance, when the foot contacts the ground. Second extension is characterized by flexion at the knee and ankle as the leg begins to bear the animal's weight. The contracting knee and ankle extensor muscles lengthen during this phase. (Adapted, with permission, from Engberg and Lundberg 1969.)

الگوهای پیچیده فعالیت عضلات در قدم‌زنی گربه



نمودار فعالیت الکتریکی در برخی از عضلات خم کننده (زرد) و باز کننده (آبی) پای عقب گربه هنگام گام برداشتن در شکل نشان داده شده است. اگرچه عضلات خم کننده و باز کننده معمولاً به ترتیب در مرحله نوسان (swing) و مرحله ایستادن (stance) فعال هستند، الگوی کلی فعالیت از نظر زمان و دامنه پیچیده است.

Figure 36-2 Stepping is produced by complex patterns of contractions in leg muscles.

B. Profiles of electrical activity in some of the hind leg flexor and extensor muscles in the cat during stepping. Although flexor and extensor muscles are generally active during swing and stance, respectively, the overall pattern of activity is complex in both timing and amplitude. (IP, iliopsoas; LG and MG, lateral and medial gastrocnemius; PB, posterior biceps; RF, rectus femoris; Sartm and Sart,, medial and anterior sartorius; SOL, soleus; ST, semitendinosus; TA, tibialis anterior; VL, VM, and VI, vastus lateralis, medialis, and intermedialis.)

فهرست مطالب:

- مفاهیم جابجایی (locomotion)
- توصیف دقیق قدم‌زنی
- سوالات اساسی!
- شرایط آماده‌سازی مختلف برای آزمون‌ها
- محل شکل‌گیری الگوی جابجایی
- نقش حس‌های عمقی
- نقش حس‌های تنی
- نقش مراکز بالاتر CNS
- مدل‌های CPG

- Concepts of locomotion
- A detailed description of gait
- Fundamental questions!
- Different preparation conditions for tests
- Location of locomotion pattern formation
- Role of proprioception
- Role of somatosensory
- Role of higher CNS centers
- CPG models

سوالات اساسی!

- الگوهای جابجایی (locomotion) کجا شکل می‌گیرند؟
- الگوهای جابجایی چگونه شکل می‌گیرند؟
- نقش حس‌های عمقی (proprioceptors) چیست؟
- نقش حس‌های تنی (somatosensory) چیست؟
- نقش مراکزی نظیر ساقه مغز و مخچه چیست؟
- نقش بینایی و حافظه‌ی کاری چیست؟

- Where are locomotion patterns formed?
- How are locomotion patterns formed?
- What is the role of proprioceptors?
- What is the role of somatosensory sensations?
- What is the role of centers such as the brainstem and cerebellum?
- What is the role of vision and working memory?

فهرست مطالب:

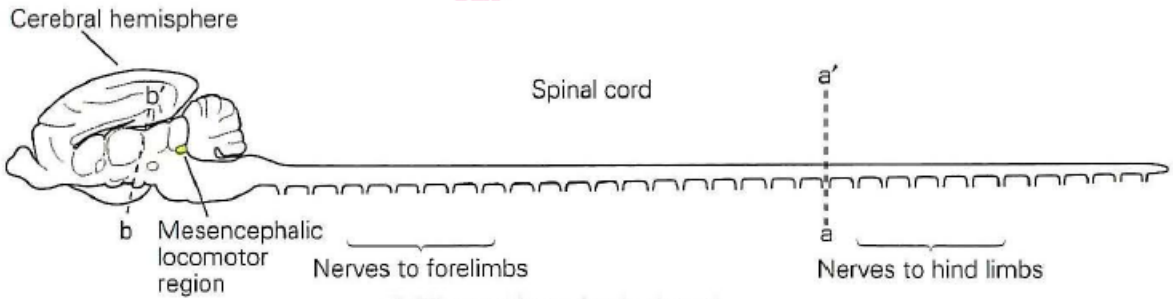
- ✓ مفاهیم جابجایی (locomotion)
- ✓ توصیف دقیق قدم‌زنی
- ✓ سوالات اساسی!
- شرایط آماده‌سازی مختلف برای آزمون‌ها
- محل شکل‌گیری الگوی جابجایی
- نقش حس‌های عمقی
- نقش حس‌های تنی
- نقش مراکز بالاتر CNS
- مدل‌های CPG

- ✓ Concepts of locomotion
- ✓ A detailed description of gait
- ✓ Fundamental questions!
- Different preparation conditions for tests
- Location of locomotion pattern formation
- Role of proprioception
- Role of somatosensory
- Role of higher CNS centers
- CPG models

شرایط آماده‌سازی مختلف برای آزمون‌ها

- آماده‌سازی قطع نخاع (spinal preparation)
- آماده‌سازی حذف مخ (decerebrated preparation)
- آماده‌سازی حذف آوران (deafferented preparation)
- آماده‌سازی فلج‌سازی (Immobilized preparation)
- آماده‌سازی جونده نوزاد (Neonatal Rodent Preparation)

آماده‌سازی قطع نخاع:



قطع نخاع یک گربه در سطح a-a'، بخش‌هایی از نخاع را که اعصاب آن به پاهای عقبی امتداد دارند، جدا می‌کند. اندام‌های عقبی هنوز هم می‌توانند بلافاصله پس از بهبودی از جراحی در صورت تجویز داروهای آدرنرژیک یا چند هفته پس از جراحی در صورت ورزش منظم حیوان روی تردمیل، روی تردمیل راه بروند.

قطع ساقه مغز در سطح b-b'، نخاع و ساقه مغز پایینی را از نیمکره‌های مغزی جدا می‌کند.

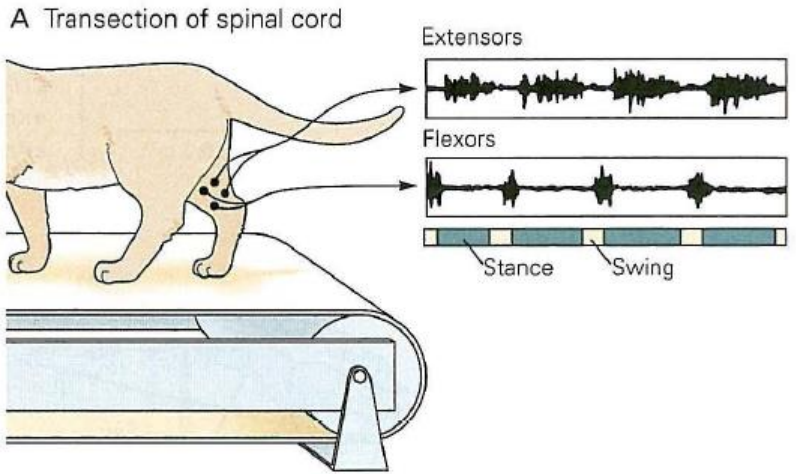


Figure 36-1 Preparations Used to Study the Neural Control of Stepping.
A. Transection of the spinal cord of a cat at the level a-a' isolates the segments of the cord with nerves that project to the hind limbs. The hind limbs are still able to step on a treadmill either immediately after recovery from surgery if adrenergic drugs are administered or a few weeks after surgery if the animal is exercised regularly on the treadmill. Transection of the brain stem at the level b-b' isolates the spinal cord and lower brain stem from the cerebral hemispheres.

آماده‌سازی حذف مخ:

بسته به سطح دقیق برش ساقه مغز، حرکت به صورت خود به خودی رخ می‌دهد (۱) یا می‌تواند با تحریک الکتریکی ناحیه حرکتی مزانسفال (MLR) آغاز شود (۲). ناحیه حرکتی مزانسفال ناحیه کوچکی از ساقه مغز است که نزدیک به هسته میخی شکل تقریباً ۶ میلی‌متر پایین‌تر از سطح کولیکولوس تحتانی (IC) قرار دارد.

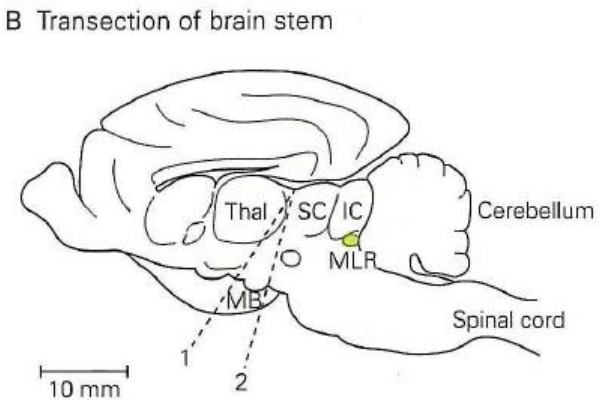


Figure 36-1 Preparations Used to Study the Neural Control of Stepping.
B. Depending on the exact level of the transection of the brain stem, locomotion occurs spontaneously (1) or can be initiated by electrical stimulation of the mesencephalic locomotor region (MLR) (2). The mesencephalic locomotor region is a small region of the brain stem close to the cuneiform nucleus approximately 6 mm below the surface of the inferior colliculus (IC). (Thal, thalamus; SC, superior colliculus; MB, mammillary body.)

آماده‌سازی جونده نوزاد:

نخاع از بدن یک موش نوزاد جدا شده و در حمام نمکی (سالین) قرار داده می‌شود. افزودن NMDA و سروتونین به حمام، فعالیت ریتمیک در نورون‌های حرکتی‌ای که عضلات پا را عصب‌دهی می‌کنند ایجاد می‌کند که این موضوع در ثبت‌های انجام شده از ریشه‌های عصبی بخش دوم کمری (L2) و بخش سوم کمری (L3) نشان داده شده است. ثبت‌های درون سلولی نیز می‌توانند از نورون‌های کمری در طول دوره‌های فعالیت ریتمیک انجام شوند.

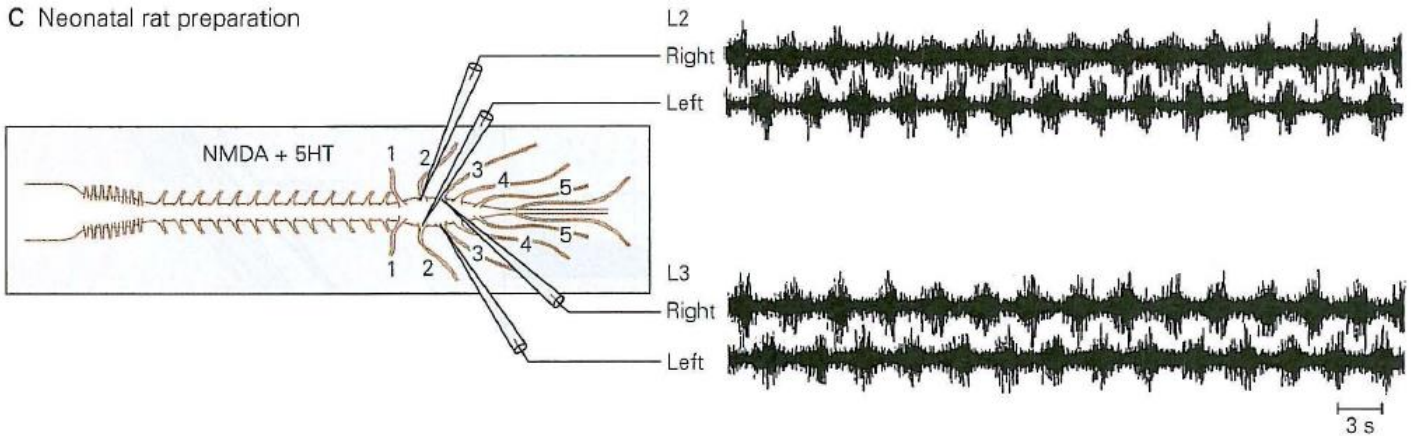


Figure 36-1 Preparations Used to Study the Neural Control of Stepping.
C. The spinal cord is removed from a neonatal rat and placed in a saline bath. Addition of N-methyl-o-aspartate (NMDA) and serotonin (5-hydroxytryptamine, or 5-HT) to the bath elicits rhythmic bursting in the motor neurons supplying leg muscles, as shown in recordings from nerve roots of the second (L2) and third (L3) lumbar segments. Intracellular or tight-seal recordings can also be made from lumbar neurons during periods of rhythmic activity. (Adapted, with permission, from Cazalets, Borde, and Clarac 1995.)

فهرست مطالب:

- ✓ مفاهیم جابجایی (locomotion)
- ✓ توصیف دقیق قدم‌زنی
- ✓ سوالات اساسی!
- ✓ شرایط آماده‌سازی مختلف برای آزمون‌ها
- محل شکل‌گیری الگوی جابجایی
- نقش حس‌های عمقی
- نقش حس‌های تنی
- نقش مراکز بالاتر CNS
- مدل‌های CPG

- ✓ Concepts of locomotion
- ✓ A detailed description of gait
- ✓ Fundamental questions!
- ✓ Different preparation conditions for tests
- Location of locomotion pattern formation
- Role of proprioception
- Role of somatosensory
- Role of higher CNS centers
- CPG models

مولد الگوی مرکزی (CPG)

مولد الگوی مرکزی (CPG)، شبکه‌های نورونی نخاعی هستند که می‌توانند در نبود ورودی ریتمیک از گیرنده‌های محیطی، فعالیت حرکتی ریتمیک تولید کنند.

فعالیت ریتمیک CPG به سه عامل بستگی دارد:

- ویژگی‌های سلولی هر نورون در شبکه نورونی
- ویژگی‌های اتصالات سیناپسی بین نورون‌ها
- ساختار ارتباطات بین نورون‌ها

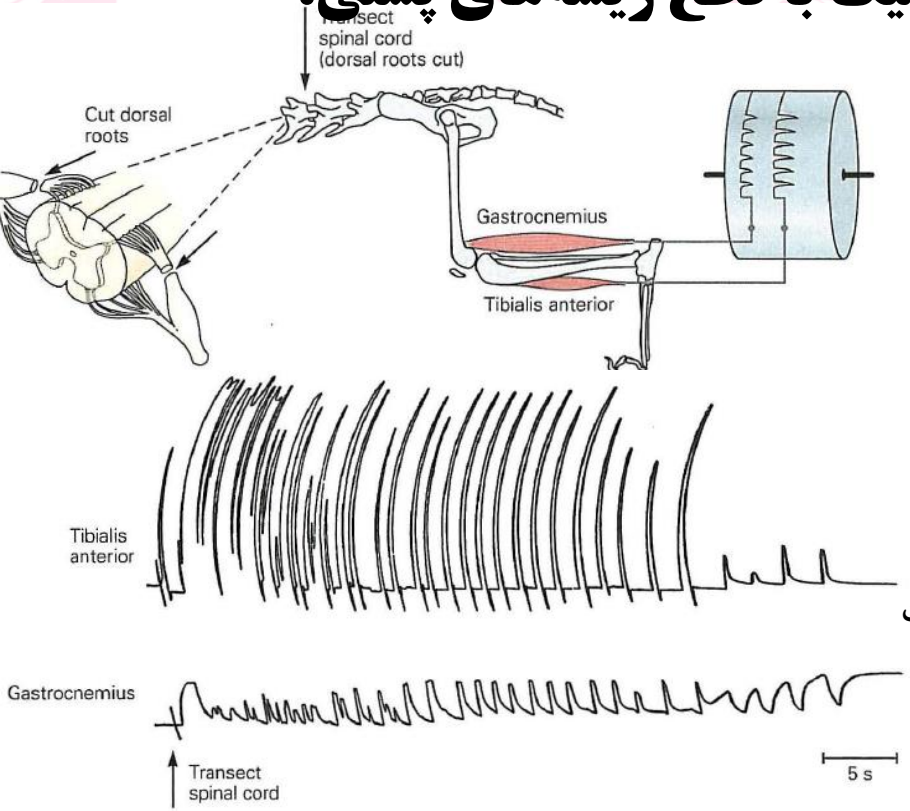
Central Pattern Generator:

Central pattern generators (CPGs) are spinal neuronal networks that can generate rhythmic motor activity in the absence of rhythmic input from peripheral receptors.

The rhythmic activity of the CPG depends on three factors:

- **Cellular properties of each neuron in a neural network**
- **Characteristics of synaptic connections between neurons**
- **Structure of connections between neurons**

شکل‌گیری الگوی ریتمیک با قطع ریشه‌های پشتی:



وجود شبکه‌های نخاعی مولد الگوی مرکزی برای اولین بار توسط توماس گراهام براون در سال ۱۹۱۱ نشان داده شد. گراهام براون یک سیستم آماده‌سازی تجربی ایجاد کرد که در آن ریشه‌های پشتی بریده می‌شدند تا اطلاعات حسی از اندام‌ها به نخاع نرسد. یک ثبت اصلی از مطالعه گراهام براون نشان می‌دهد که بلافاصله پس از قطع نخاع، انقباضات متناوب ریتمیک عضلات خم‌کننده مچ پا (تیبیالیس قدامی) و بازکننده مچ پا (دوقلوی پشت ساق) شروع می‌شوند.

Figure 36-3 Rhythmic activity for stepping is generated by networks of neurons in the spinal cord.

The existence of such spinal networks was first demonstrated by Thomas Graham Brown in 1911. Graham Brown developed an experimental preparation system in which dorsal roots were cut so that sensory information from the limbs could not reach the spinal cord. An original record from Graham Brown's study shows that rhythmic alternating contractions of ankle flexor (tibialis anterior) and extensor (gastrocnemius) muscles begin immediately after transection of the spinal cord.

شکل‌گیری الگوی ریتمیک در گربه‌های نخاعی:

آوران‌های پوستی و عضلانی با آستانه بالا به نام آوران‌های رفلکس خم‌کننده (FRA) در گربه‌های نخاعی تحت درمان با L-DOPA و نیالامید به صورت الکتریکی تحریک شدند. تحریک مختصر FRAهای همان طرف، توالی کوتاهی از فعالیت ریتمیک را در نورون‌های حرکتی خم‌کننده و بازکننده برانگیخت.

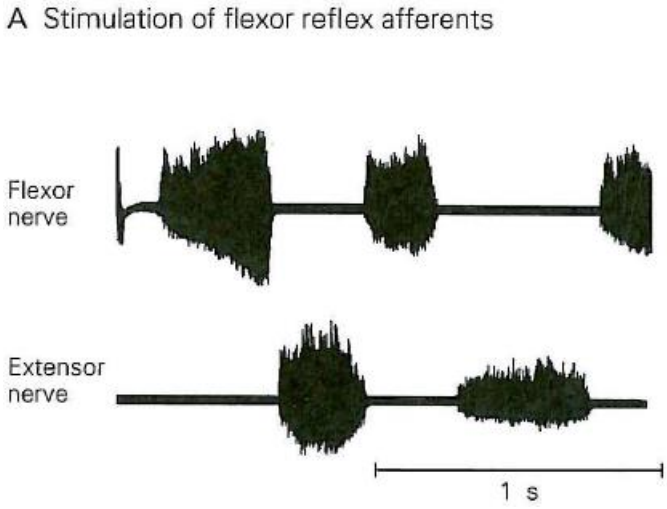
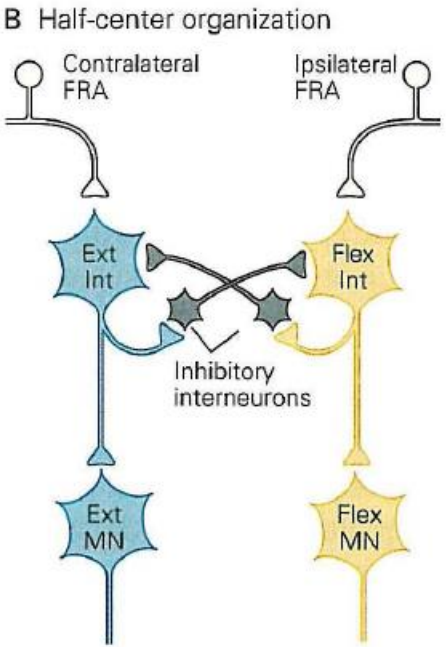


Figure 36-4 Reciprocal activity in flexor and extensor motor neurons.
A. High-threshold cutaneous and muscle afferents called flexor reflex afferents (FRA) were electrically stimulated in spinal cats treated with L-DOPA (L-dihydroxyphenylalanine) and nialamide. Brief stimulation of ipsilateral FRAs evoked a short sequence of rhythmic activity in flexor and extensor motor neurons. (Adapted, with permission, from Jankowska et al. 1967a.)

فعالیت متقابل سلول‌های عصبی حرکتی فلکسور و اکستنسور:



نورون‌های میانی (**interneurons**) در مسیرهایی که رفلکس‌های با تأخیر طولانی را از **FRA**های همان طرف و طرف مقابل واسطه‌گری می‌کنند، سلول‌های حرکتی عضلات خم‌کننده و بازکننده را به طور متقابل مهار می‌کنند. این سازماندهی "**half-center**" نورون‌های میانی خم‌کننده و بازکننده، واسطه گام برداشتن ریتمیک است.

Figure 36-4 Reciprocal activity in flexor and extensor motor neurons.
B. Interneurons in the pathways mediating long-latency reflexes from the ipsilateral and contralateral FRAs mutually inhibit one another. This "half-center" organization of the flexor and extensor interneurons likely mediates rhythmic stepping.

تحریک اینترنورون‌های half-center از طریق FRA:

تحریک FRAهمان طرف، یک فعالیت انفجاری تاخیردار و طولانی‌مدت را در «سلول‌های عصبی میانی» half-center واقع در ناحیه میانی ماده خاکستری ایجاد می‌کند.

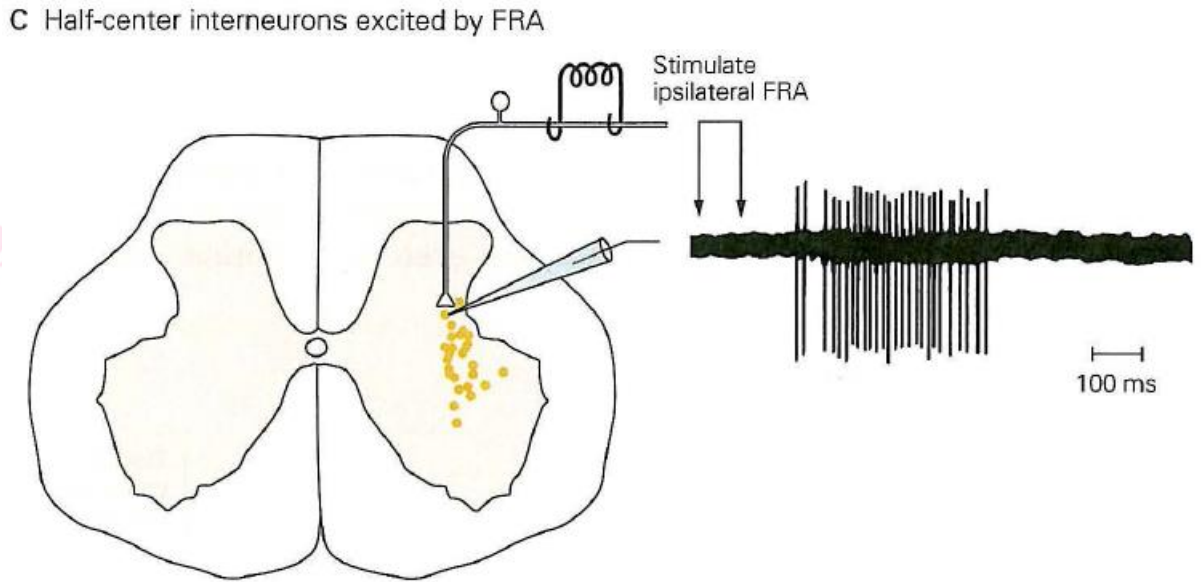


Figure 36-4 Reciprocal activity in flexor and extensor motor neurons.
C. Stimulation of the ipsilateral FRA evokes a delayed, long-lasting burst of activity in the half-center interneurons located in the intermediate region of the gray matter. (Adapted, with permission, from Jankowska et al. 1967b.)

بررسی نحوه حرکت مارماهی:

- مارماهی به وسیله موجی از انقباضات عضلانی که در هر طرف بدن حرکت می‌کند شنا می‌کند.
- انقباضات عضلانی دو طرف بدن مارماهی به اندازه ۱۸۰ درجه اختلاف فاز دارد.
- این الگو در ثبت‌های الکترومایوگرام از چهار نقطه در طول بدن حیوان طی شنا کردن طبیعی مشهود است.
- الگوی مشابهی از چهار ریشه نخاعی در یک طناب نخاعی جدا شده نیز ثبت شده است.

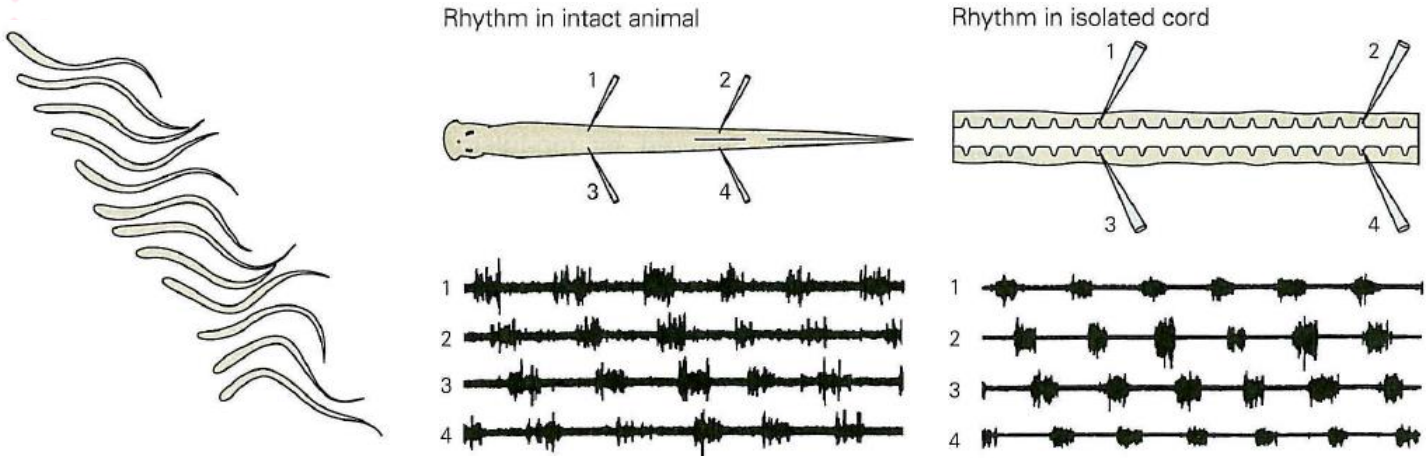


Figure 36-5 The lamprey swims by means of a wave of muscle contractions traveling down one side of the body 180 degrees out of phase with a similar traveling wave on the opposite side.

This pattern is evident in electromyogram recordings from four locations along the animal during normal swimming. A similar pattern is recorded from four spinal roots in an isolated cord. (Adapted, with permission, from Grillner et al. 1987.)

چگونگی فعال‌سازی شبکه نورونی مولد الگوی حرکتی:

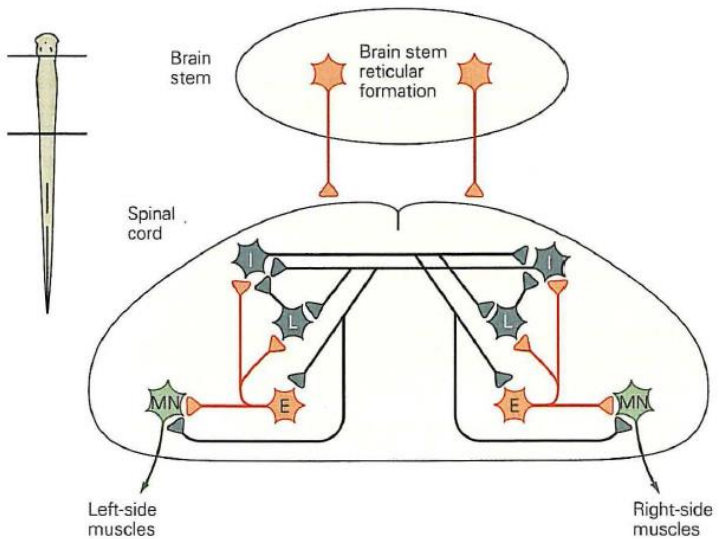
هر بخش (segment) از بدن مارماهی حاوی شبکه‌ای از سلول‌های عصبی است که مسئول ایجاد الگوی حرکتی در آن بخش است. فعال‌سازی شبکه هر بخش توسط فعالیت در آکسون‌هایی که از ساقه مغز پایین می‌آیند، آغاز می‌شود. نورون‌های reticulospinal با فعال کردن گیرنده‌های گلوتامات از نوع NMDA و غیر NMDA، تحریک‌پذیری همه نورون‌ها را در شبکه آن بخش افزایش می‌دهند. در هر طرف شبکه، اینترنورون‌های تحریکی (E) سه دسته از سلول‌های عصبی را تحت تاثیر قرار می‌دهند: سلول‌های عصبی حرکتی (MN) ، اینترنورون‌های مهاری کمیسرال (I) و اینترنورون‌های مهاری محلی (L).

سلول‌های عصبی کمیسورال (commissural) نوعی از سلول‌های عصبی هستند که وظیفه اصلی آنها ایجاد ارتباط بین دو نیمکره مغز یا دو سمت قرینه دستگاه عصبی است. به بیان ساده‌تر، سلول‌های عصبی هستند که آکسون آن‌ها از خط میانی (midline) عبور می‌کند و نواحی عصبی سمت راست و چپ را به هم متصل می‌کند.

Figure 36-6 Each body segment of the lamprey contains a neuronal network responsible for the motor pattern in that segment.

Activity in each segmental network is initiated by activity in glutamatergic axons descending from the brain stem reticular formation. The reticulospinal neurons increase the excitability of all neurons in a segmental network by activation of both NMDA-type and non-NMDA-type glutamate receptors. On each side of the network excitatory interneurons (E) drive the motor neurons (MN) and two classes of inhibitory interneurons, commissural (I) and local (L).

Commissural neurons are a type of neuron whose main function is to establish communication between the two hemispheres of the brain, or the two symmetrical sides of the nervous system. In simpler terms, they are nerve cells whose axons cross the midline, connecting the right and left neural regions.



ایجاد الگوی حرکتی بدون ورودی حسی:

الگوی متقابل فعالیت در اعصابی که عضلات خم کننده و باز کننده را عصب‌دهی می‌کنند در یک گربه قطع‌نخاعی بی‌حرکت که باL-DOPA و نیالامید درمان شده است.

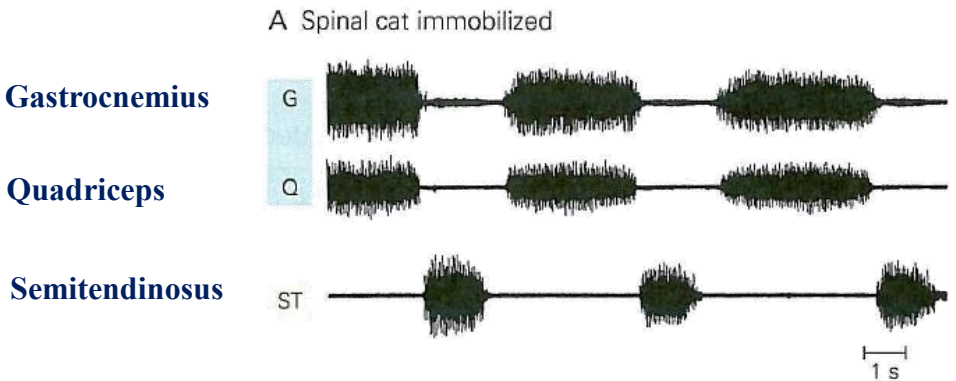


Figure 36-7 A variety of motor patterns can be generated without phasic sensory input.
A. A reciprocal pattern of activity in nerves innervating flexor and extensor muscles is seen in an immobilized spinal cat treated with L-DOPA and nialamide. (G, gastrocnemius; Q, quadriceps; ST, semitendinosus.) (Adapted, with permission, from Edgerton et al. 1976.)

الگوی حرکتی پیچیده ثبت شده از یک گربه‌ی با آماده‌سازی حذف مخ و قطع آوران‌های عضلات پای عقب

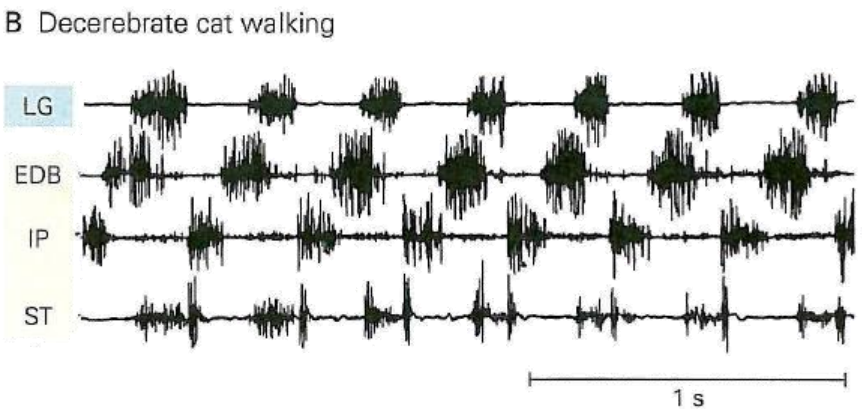


Figure 36-7 A variety of motor patterns can be generated without phasic sensory input.
B. A complex motor pattern is recorded from a walking decerebrate cat with deafferented hind-leg muscles. (LG, lateral gastrocnemius; EDB, extensor digitorum brevis; IP, iliopsoas; ST, semitendinosus.)

الگوهای حرکتی خیالی ثبت شده از یک گربه با آماده‌سازی حذف مخ بی‌حرکت، زمانی که پنجه همان طرف یا پنجه طرف مقابل فشرده می‌شود. این الگوها اساساً متفاوت هستند.

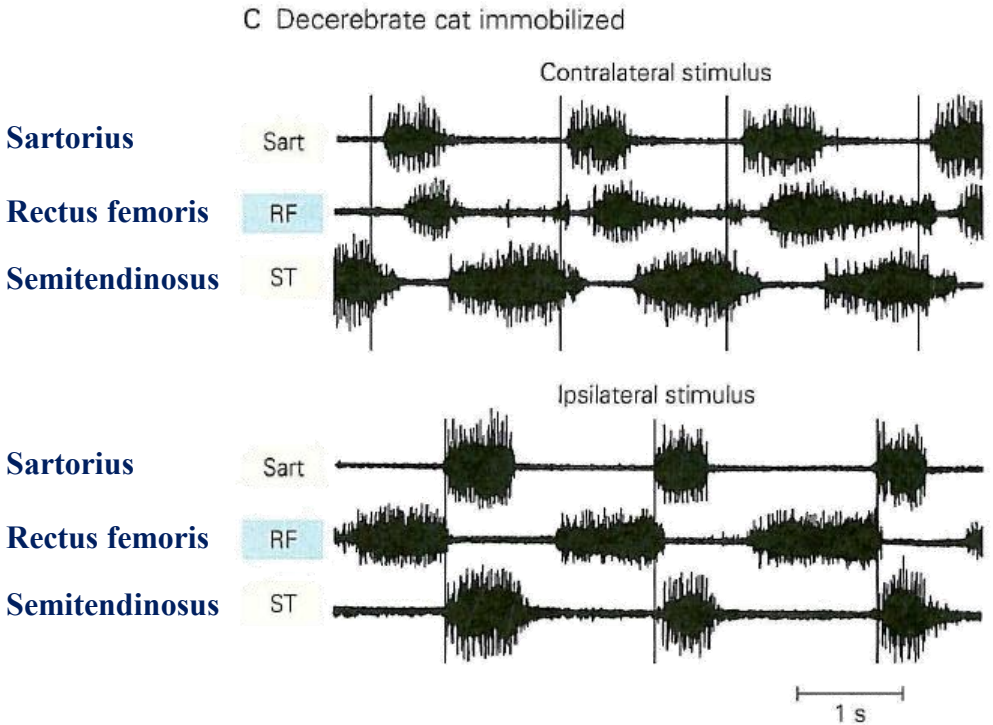


Figure 36-7 A variety of motor patterns can be generated without phasic sensory input.
C. Fictive motor patterns are recorded in an immobilized decorticate cat when either the ipsilateral or contralateral paw is squeezed. The patterns are radically different. (Sart, sartorius; RF, rectus femoris; ST, semitendinosus.)

توصیف شماتیک مولد الگوی جابجایی:

توصیف شماتیک مولد الگوی جابجایی بر اساس مطالعات اخیر برای حرکت خیالی در گربه‌های با آماده‌سازی حذف مخ

مولد ریتم (Rhythm generator) الگوی ریتمیک پایه را با مهار متقابل خم کننده و باز کننده در half-center تولید می‌کند.

شبکه الگوسازی (Patterning network) واسطه‌ای شامل مجموعه‌ای از اینترنورون‌ها است که بر اساس فعالیت اینترنورون‌های half-center مولد ریتم، زمان فعال شدن طبقات مختلف نورون‌های حرکتی را کنترل می‌کند.

سیگنال‌های پایین رونده، داروها یا سیگنال‌های آوران می‌توانند الگوی فعالیت حرکتی زمانی را با تغییر عملکرد نورون‌های رابط در شبکه الگوسازی تغییر دهند.

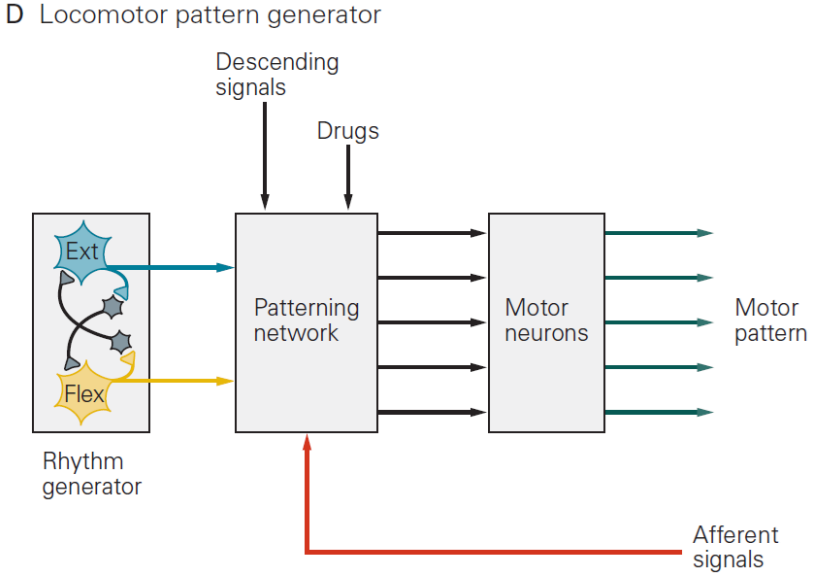


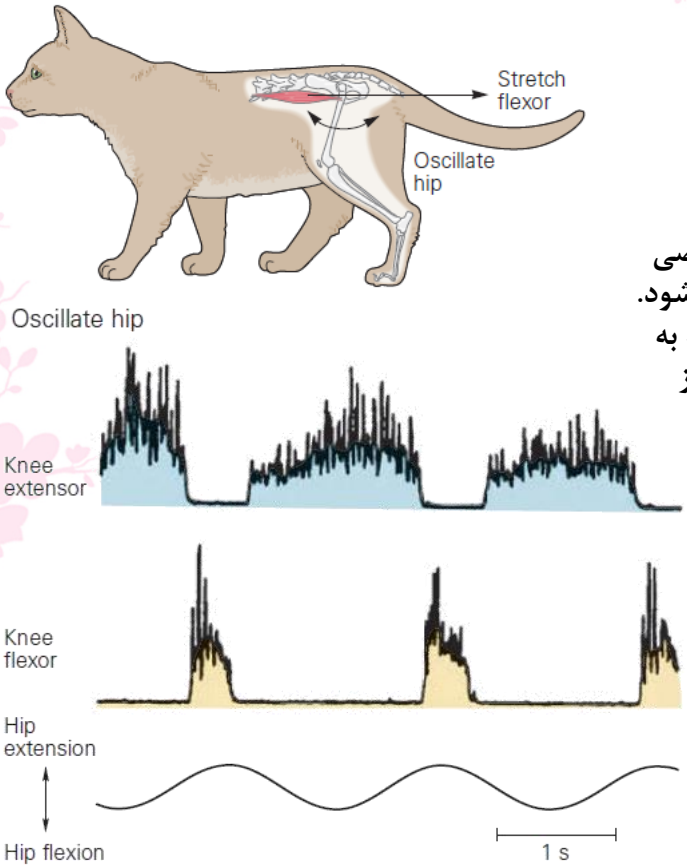
Figure 36-7 A variety of motor patterns can be generated without phasic sensory input.
D. This schematic description of a locomotor pattern generator is based on recent studies on fictive locomotion in decerebrate cats. The basic rhythmic pattern is produced by mutually inhibiting flexor and extensor half-centers. The interneurons of these half-centers drive the motor neurons through an intermediate system of interneurons (patterning network) that control the timing of activation of different classes of motor neurons. Descending signals, drugs, or afferent signals can modify the temporal motor activity pattern by altering the functioning of interneurons in the patterning network.

فهرست مطالب:

- ✓ مفاهیم جابجایی (locomotion)
- ✓ توصیف دقیق قدم‌زنی
- ✓ سوالات اساسی!
- ✓ شرایط آماده‌سازی مختلف برای آزمون‌ها
- ✓ محل شکل‌گیری الگوی جابجایی
- نقش حس‌های عمقی
- نقش حس‌های تنی
- نقش مراکز بالاتر CNS
- مدل‌های CPG

- ✓ Concepts of locomotion
- ✓ A detailed description of gait
- ✓ Fundamental questions!
- ✓ Different preparation conditions for tests
- ✓ Location of locomotion pattern formation
- Role of proprioception
- Role of somatosensory
- Role of higher CNS centers
- CPG models

نقش حس‌های عمقی: حرکت نوسانی حول مفصل ران



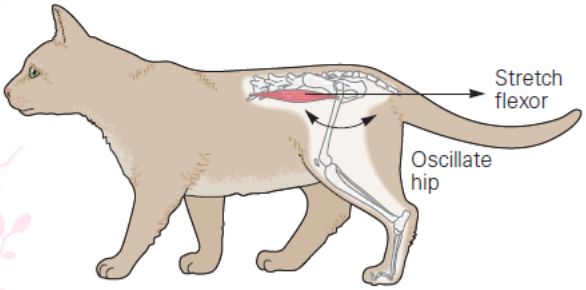
اطلاعات مربوط به باز شدن مفصل ران، گذار از مرحله **stance** به مرحله **swing** را کنترل می‌کند.

در یک گربه با آماده‌سازی حذف مخ بی‌حرکت، حرکت نوسانی حول مفصل ران موجب ایجاد الگوی حرکتی فرضی را در نورون‌های حرکتی بازکننده و خم‌کننده‌ی زانو می‌شود. الگوهای انفجاری مربوط به خم‌کننده مفصل زانو (مربوط به مرحله‌ی نوسان)، زمانی ایجاد می‌شوند که مفصل ران باز شده باشد.

Figure 36-8 Information on hip extension controls the transition from stance to swing.
A. In an immobilized decerebrate cat oscillating movement around the hip joint entrains the fictive locomotor pattern in knee extensor and flexor motor neurons. The flexor bursts, corresponding to the swing phase, are generated when the hip is extended.

نقش حس‌های عمقی: کشیدن عضله خم کننده ران

در یک گربه‌ی با آماده‌سازی حذف مخ در حال راه رفتن، کشیدن عضله‌ی خم‌کننده‌ی ران (ایلیوپسواس) فعالیت عضله‌ی بازکننده‌ی زانو را مهار می‌کند و باعث می‌شود فعالیت عضله‌ی خم‌کننده‌ی زانو زودتر شروع شود. فلش در ثبت عضله‌ی خم‌کننده‌ی زانو زمانی را نشان می‌دهد که اگر عضله‌ی خم‌کننده‌ی ران کشیده نمی‌شد، انتظار می‌رفت فعالیت عضله‌ی خم‌کننده‌ی زانو در آن زمان آغاز می‌شد. فعال شدن فیبرهای حسی از دوک‌های عضلانی در عضله‌ی خم‌کننده‌ی ران مسئول این اثر است.



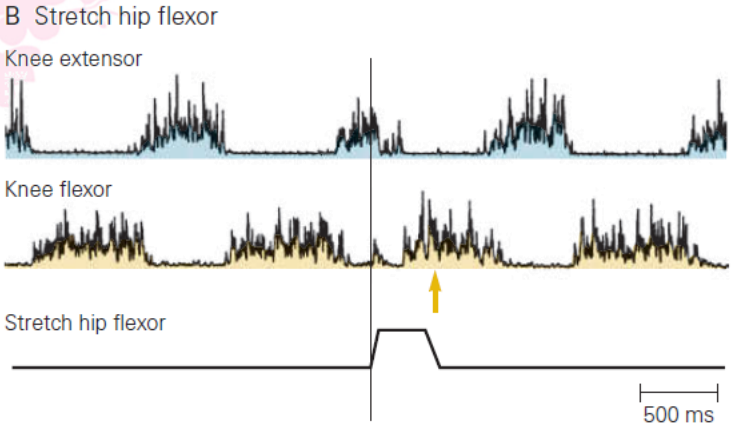
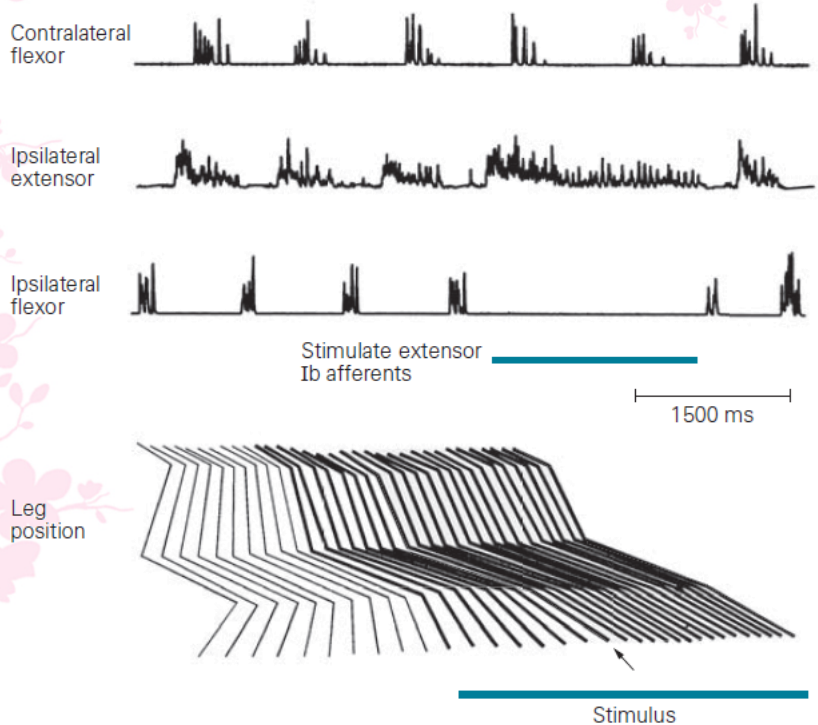


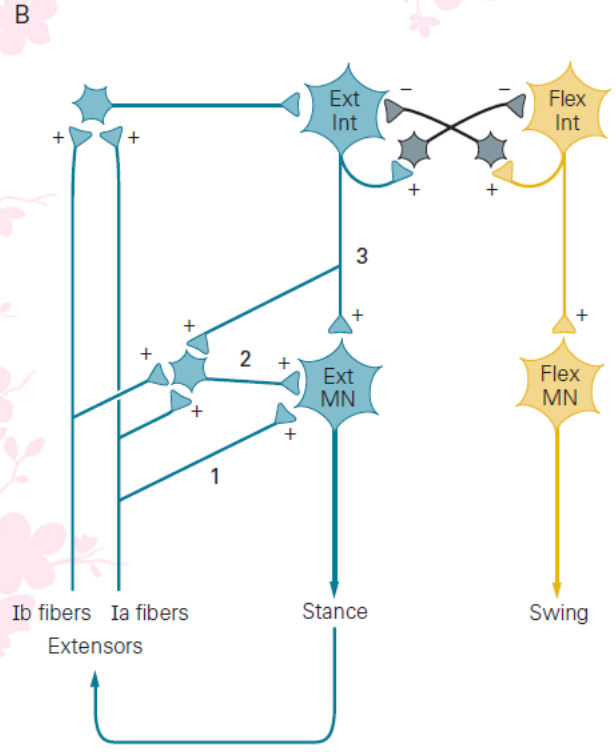
Figure 36-8 Information on hip extension controls the transition from stance to swing.
B. In a walking decerebrate cat stretching of the hip flexor muscle (iliopsoas) inhibits knee extensor activity allowing knee flexor activity to begin earlier. The arrow in the knee-flexor record indicates the expected onset of knee flexor activity had the hip flexor muscle not been stretched. Activation of sensory fibers from muscle spindles in the hip flexor muscle is responsible for this effect. (Adapted, with permission, from Hiebert et al. 1996.)

بررسی اثر تحریک آوران‌های گروه *I* هنگام راه رفتن



در یک گربه‌ی با آماده‌سازی حذف مخ، تحریک الکتریکی تارهای حسی گروه I از عضلات بازکننده‌ی مچ پا، از انفجار در عضلات خم‌کننده‌ی همان طرف جلوگیری می‌کند و فعالیت انفجاری در عضلات بازکننده‌ی همان طرف را در حین راه رفتن طولانی‌تر می‌کند. زمان فعالیت عضلات خم‌کننده‌ی طرف مقابل تغییر نمی‌کند. تحریک تارهای گروه I از عضلات بازکننده، از شروع «مرحله نوسان» جلوگیری می‌کند که این موضوع در موقعیت پا در طول دوره تحریک قابل مشاهده است. فلش نقطه‌ای را نشان می‌دهد که در صورت عدم تحریک آوران‌های بازکننده، «مرحله نوسان» به طور معمول در آن رخ می‌داد.

Figure 36-9 The swing phase of walking is initiated by sensory feedback from extensor muscles.
A. In a decerebrate cat electrical stimulation of group I sensory fibers from ankle extensor muscles inhibits bursting in ipsilateral flexors and prolongs the burst in the ipsilateral extensors during walking. The timing of contralateral flexor activity is not altered. Stimulating group I fibers from the extensors prevents initiation of the swing phase, as can be seen in the position of the leg during the time the fibers were stimulated. The arrow shows the point at which the swing phase would normally have occurred had the extensor afferents not been stimulated. (Adapted, with permission, from Whelan, Hiebert, and Pearson 1995.)



مسیر آوران از عضلات بازکننده، «مرحله ایستادن» را تنظیم می‌کند. دو گروه مهارکننده متقابل از اینترنورون‌های بازکننده و خم‌کننده، یک «مولد الگوی مرکزی» را تشکیل می‌دهند. بازخورد از عضلات بازکننده، سطح فعالیت نورون‌های حرکتی بازکننده را در طول «مرحله ایستادن» افزایش می‌دهد و فعالیت بازکننده را هنگام بارگذاری عضلات بازکننده حفظ می‌کند. این بازخورد از طریق سه مسیر تحریکی (+) منتقل می‌شود: اتصالات تک سیناپسی از فیبرهای **Ia** به موتورنورون‌های بازکننده (۱)؛ اتصالات دوسیناپسی از فیبرهای **Ia** و **Ib** (2)؛ و یک مسیر تحریکی چند سیناپسی از طریق اینترنورون بازکننده (۳).

Figure 36-9 The swing phase of walking is initiated by sensory feedback from extensor muscles.
B. Afferent pathway from extensor muscles regulating stance. Two mutually inhibiting groups of extensor and flexor interneurons constitute a central pattern generator. Feedback from extensor muscles increases the level of activity in extensor motor neurons during stance and maintains extensor activity when the extensor muscles are loaded. The feedback is relayed through three excitatory (+) pathways: monosynaptic connections from Ia fibers to extensor motor neurons (1); disynaptic connections from Ia and Ib fibers (2); and a polysynaptic excitatory pathway through the extensor interneurons (3).

فهرست مطالب:

- مفاهیم جابجایی (locomotion)
- توصیف دقیق قدم‌زنی
- سوالات اساسی!
- شرایط آماده‌سازی مختلف برای آزمون‌ها
- محل شکل‌گیری الگوی جابجایی
- نقش حس‌های عمقی
- نقش حس‌های تنی
- نقش مراکز بالاتر CNS
- مدل‌های CPG

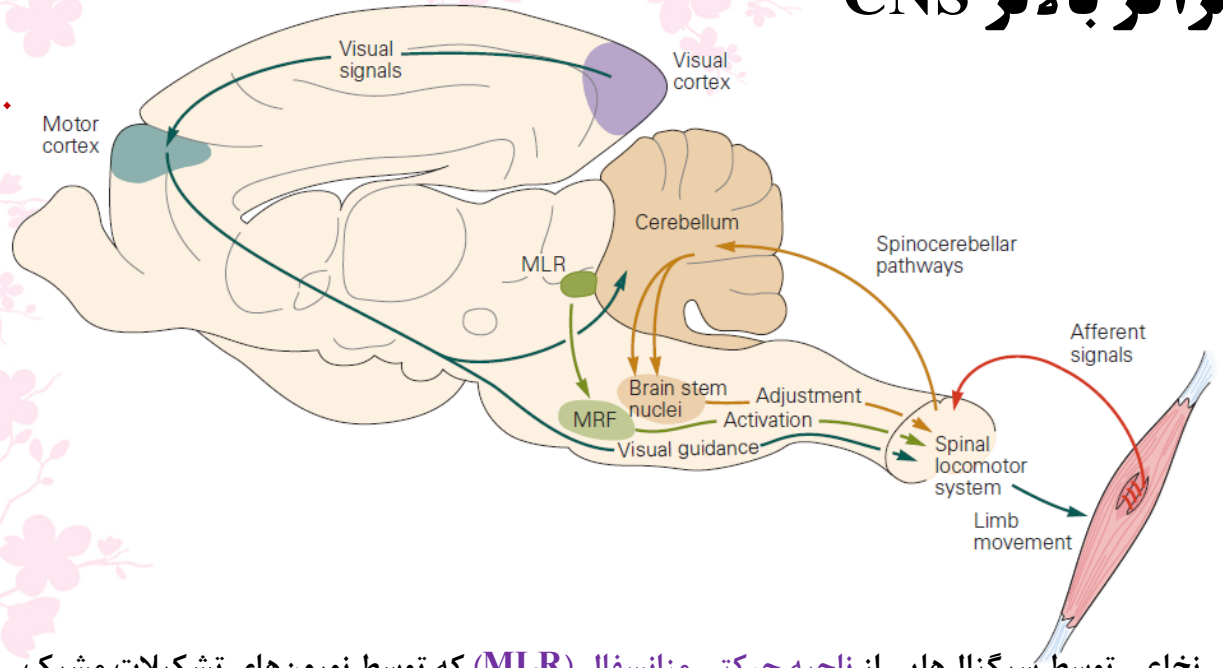
- Concepts of locomotion
- A detailed description of gait
- Fundamental questions!
- Different preparation conditions for tests
- Location of locomotion pattern formation
- Role of proprioception
- Role of somatosensory
- Role of higher CNS centers
- CPG models

فهرست مطالب:

- مفاهیم جابجایی (locomotion)
- توصیف دقیق قدم‌زنی
- سوالات اساسی!
- شرایط آماده‌سازی مختلف برای آزمون‌ها
- محل شکل‌گیری الگوی جابجایی
- نقش حس‌های عمقی
- نقش حس‌های تنی
- نقش مراکز بالاتر CNS
- مدل‌های CPG

- Concepts of locomotion
- A detailed description of gait
- Fundamental questions!
- Different preparation conditions for tests
- Location of locomotion pattern formation
- Role of proprioception
- Role of somatosensory
- Role of higher CNS centers
- CPG models

نقش مراکز بالاتر CNS



سیستم حرکتی نخاعی توسط سیگنال‌هایی از ناحیه حرکتی مزانسفال (MLR) که توسط نورون‌های تشکیلات مشبک میانی (MRF) رله می‌شوند، فعال می‌شود. مخچه سیگنال‌هایی را از گیرنده‌های محیطی و مولدهای الگوی مرکزی نخاعی دریافت می‌کند و الگوی حرکتی را از طریق اتصالات در هسته‌های ساقه مغز تنظیم می‌کند. اطلاعات بینایی منتقل شده به قشر حرکتی همچنین می‌تواند حرکات گام برداشتن را هدایت کند.

Figure 36-10 The brain stem and motor cortex control locomotion.
The spinal locomotor system is activated by signals from the mesencephalic locomotor region (MLR) relayed by neurons in the medial reticular formation (MRF). The cerebellum receives signals from both peripheral receptors and spinal central pattern generators and adjusts the locomotor pattern through connections in brain stem nuclei. Visual information conveyed to the motor cortex can also modify stepping movements.

مسیر اثرگذاری تحریک ناحیه MLR تا نخاع:

۴۱

A

تحریک ناحیه حرکتی مزانسفال (MLR) نورون‌های رابط در تشکیلات مشبک میانی (medial reticular formation) را تحریک می‌کند که آکسون‌های آنها در طناب شکمی-جانبی به سمت سیستم جابجایی نخاعی پایین می‌رود.

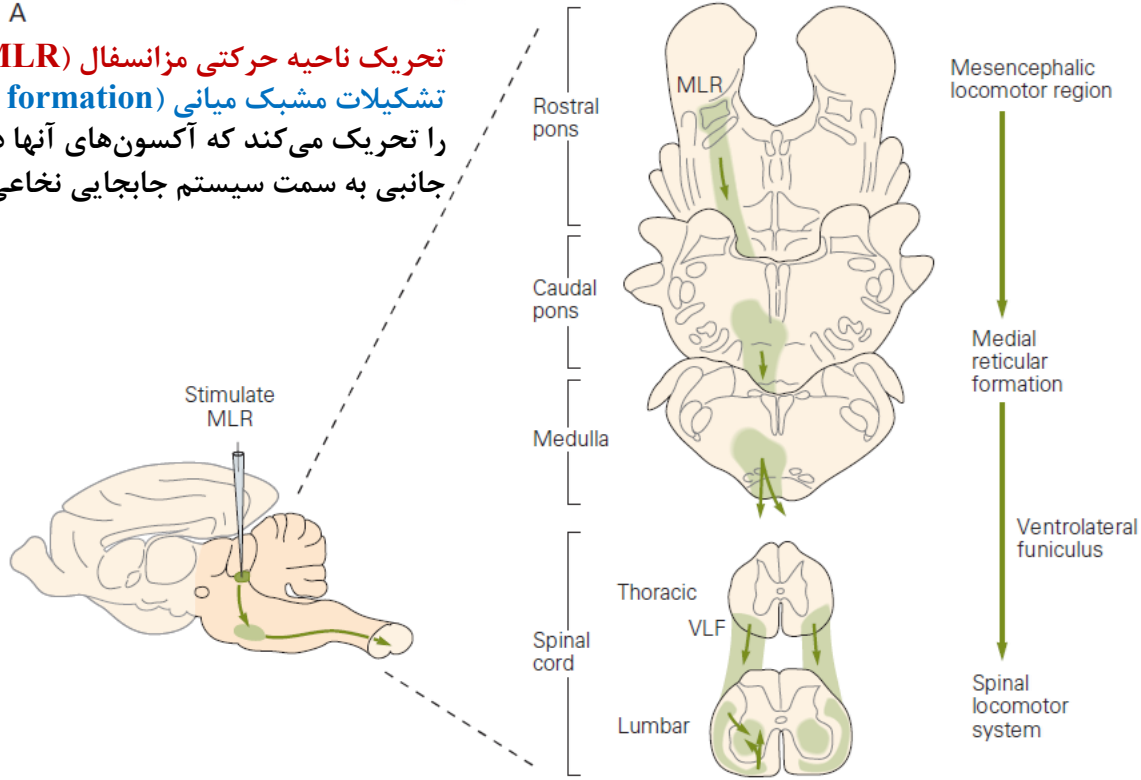


Figure 36-11 The mesencephalic locomotor region modifies stepping patterns.
A. Stimulation of the mesencephalic locomotor region (MLR) excites interneurons in the medial reticular formation whose axons descend in the ventrolateral funiculus (VLF) to the spinal locomotor system.

نقش ناحیه MLR

وقتی شدت تحریک ناحیه حرکتی مزانسفال (MLR) در گربه‌ای که روی تردمیل راه می‌رود به تدریج افزایش می‌یابد، طرز راه رفتن و سرعت گام برداشتن از راه رفتن آهسته به یورتمه و در نهایت به تاخت تغییر می‌کند. با افزایش سرعت گربه از یورتمه به تاخت، اندام‌های عقبی از خم شدن و باز شدن متناوب به خم شدن و باز شدن همزمان تغییر می‌کنند.

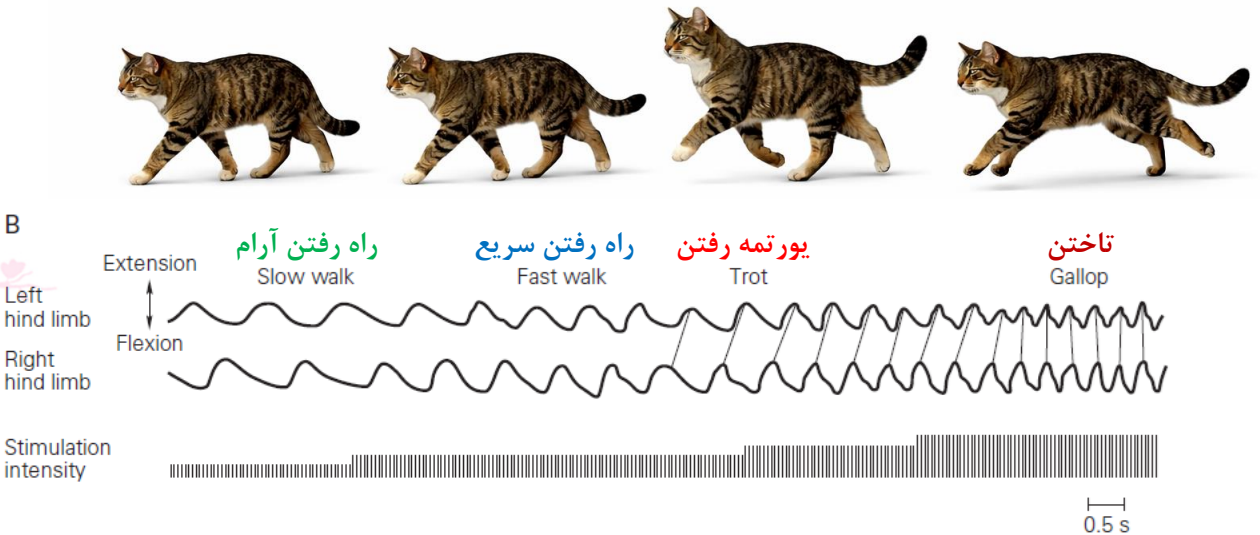


Figure 36-11 The mesencephalic locomotor region modifies stepping patterns.
B. When the strength of stimulation of the mesencephalic locomotor region in a decerebrate cat walking on a treadmill is gradually increased, the gait and rate of stepping change from slow walking to trotting and finally to galloping. As the cat progresses from trotting to galloping, the hind limbs shift from alternating to simultaneous flexion and extension.

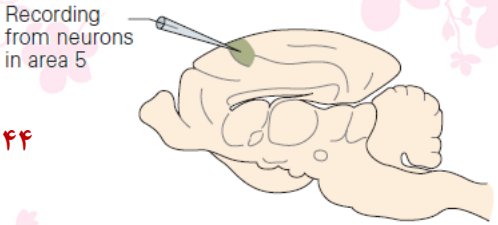
نقش فیدبک بینایی

گام برداشتن با ورودی بینایی در قشر حرکتی تطبیق داده می‌شوند.

وقتی یک گربه سالم روی یک مانع قابل مشاهده که به تسمه تردمیل متصل شده است، گام برمی‌دارد، فعالیت نورون‌های قشر حرکتی افزایش می‌یابد. این افزایش فعالیت قشری با افزایش فعالیت در عضلات جلوی پا (سیگنال الکترومایوگرام)مرتبط است.

Figure 36-12 Stepping movements are adapted by visual input in the motor cortex.
When a normal cat steps over a visible object fixed to the belt of a treadmill, neurons in the motor cortex increase in activity. This increase in cortical activity is associated with enhanced activity in foreleg muscles, as seen in the electromyograms (EMG).

نقش مراکز بالاتر CNS



نورون‌های ناحیه ۵ قشر آهیانه‌ای خلفی گربه در تبدیلات بینایی-حرکتی راه رفتن نقش دارند. الف) فعالیت یک نورون با نزدیک شدن حیوان به مانع افزایش می‌یابد و سپس در لحظه‌ای که پای جلویی شروع به عبور از مانع می‌کند، کاهش می‌یابد. ب) فعالیت در یک نورون دیگر پس از شروع عبور پای جلویی از مانع افزایش می‌یابد و زمانی که گربه روی مانع قرار می‌گیرد، به حداکثر فعالیت خود می‌رسد.

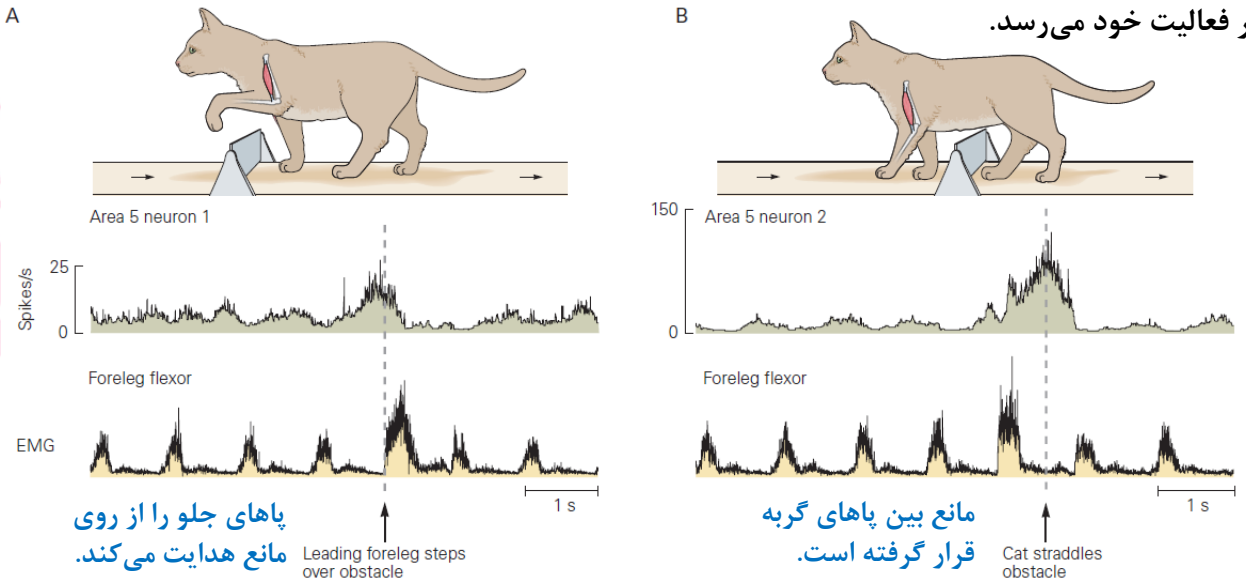
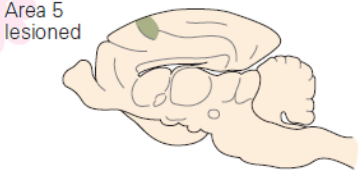


Figure 36-13 Neurons in area 5 of the posterior parietal cortex of the cat are involved in visuomotor transformations of walking. A. The activity of a neuron increases as the animal approaches an obstacle and then declines the instant the leading foreleg begins to step over the obstacle. B. Activity in a different neuron increases after the leading foreleg begins to step over an obstacle and is maximally active when the cat straddles the obstacle.

نقش حافظه کاری (working memory)

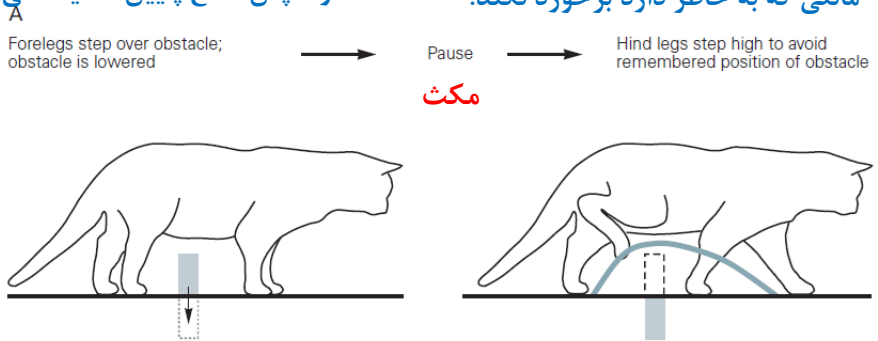
آسیب دو طرفه ناحیه ۵ در قشر آهیانه خلفی



۴۵

پاهای جلویی از روی مانع رد می‌شود و سپس، مانع پایین کشیده می‌شود.

پاهای پشتی بالا آورده می‌شود تا با مانعی که به خاطر دارد برخورد نکند.



حداکثر ارتفاع انگشتان پاهای پشی برحسب مدت زمان مکث، قبل و چند روز پس از آسیب دو طرفه ناحیه ۵ قشر آهیانه خلفی رسم شده است. اختلال حافظه با کاهش حداکثر ارتفاع انگشتان پا برای مدت زمان مکث بیشتر از چند ثانیه نشان داده شده است.

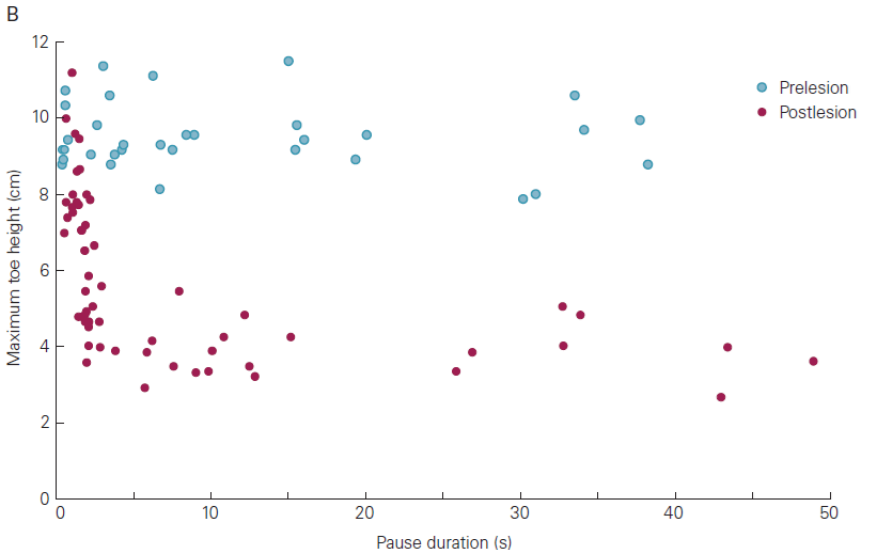


Figure 36-14 A walking cat's working memory of an obstacle is impaired following bilateral lesions of area 5 in the posterior parietal cortex.

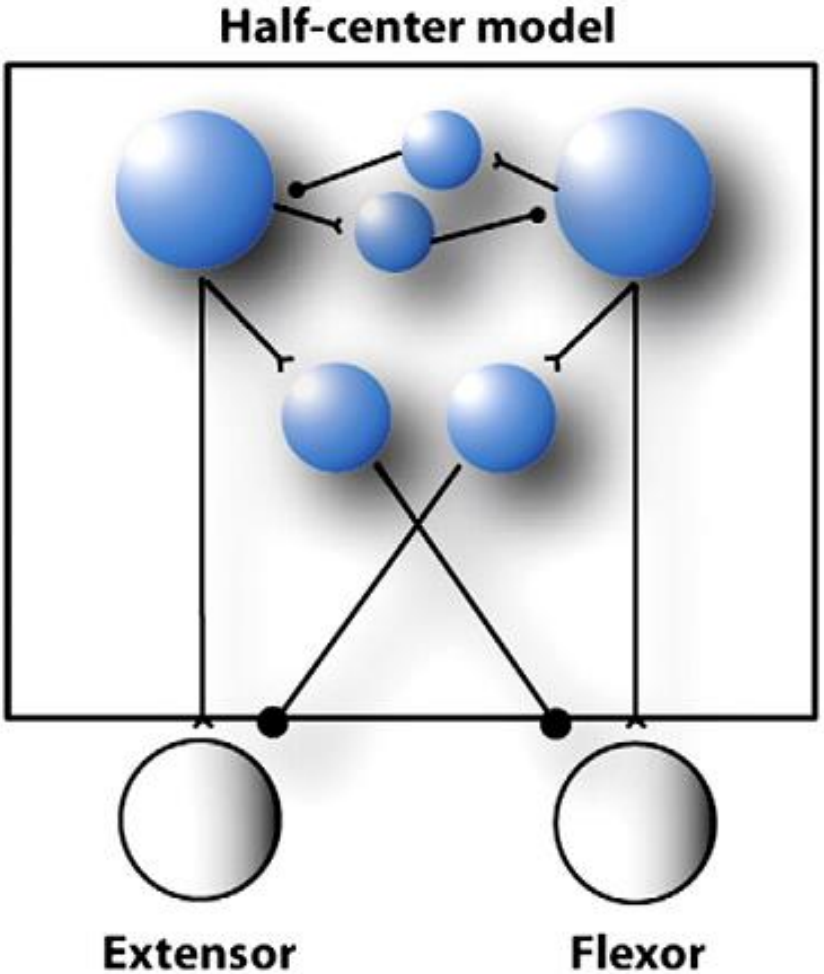
A. A normal animal walks forward, steps over an obstacle, and pauses. While the animal pauses, the obstacle is removed. When walking resumes, the hind legs step high to avoid the remembered obstacle. The blue line traces the elevated trajectory of one toe.

B. The maximum toe heights of the hind legs are plotted against pause duration before and a few days after bilateral lesions of area 5 of posterior parietal cortex. The impairment of memory is indicated by the decline in maximum toe height for pause durations greater than a few seconds.

فهرست مطالب:

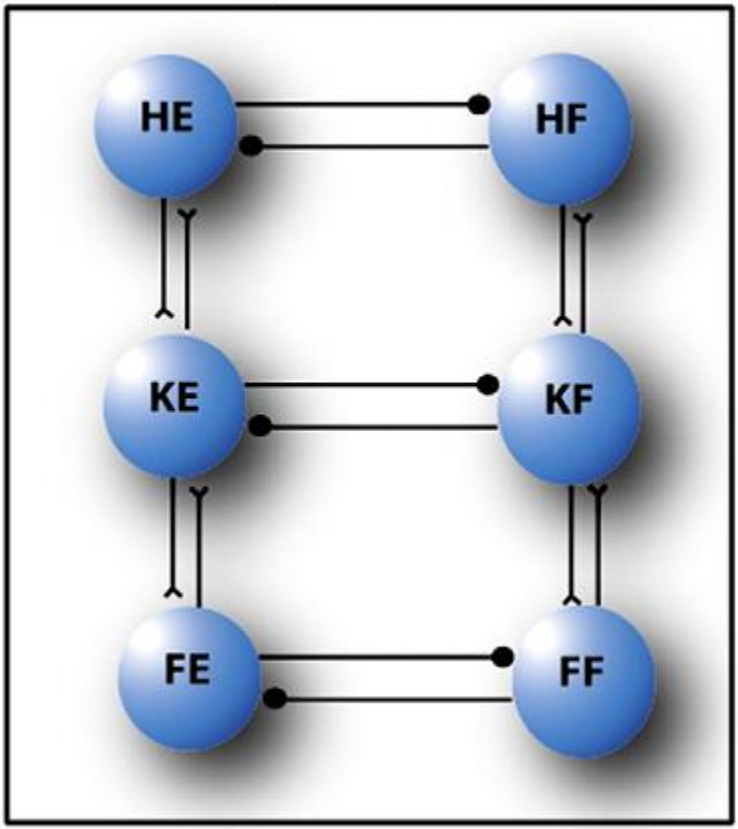
- مفاهیم جابجایی (locomotion)
- توصیف دقیق قدم‌زنی
- سوالات اساسی!
- شرایط آماده‌سازی مختلف برای آزمون‌ها
- محل شکل‌گیری الگوی جابجایی
- نقش حس‌های عمقی
- نقش حس‌های تنی
- نقش مراکز بالاتر CNS
- مدل‌های CPG

- Concepts of locomotion
- A detailed description of gait
- Fundamental questions!
- Different preparation conditions for tests
- Location of locomotion pattern formation
- Role of proprioception
- Role of somatosensory
- Role of higher CNS centers
- CPG models

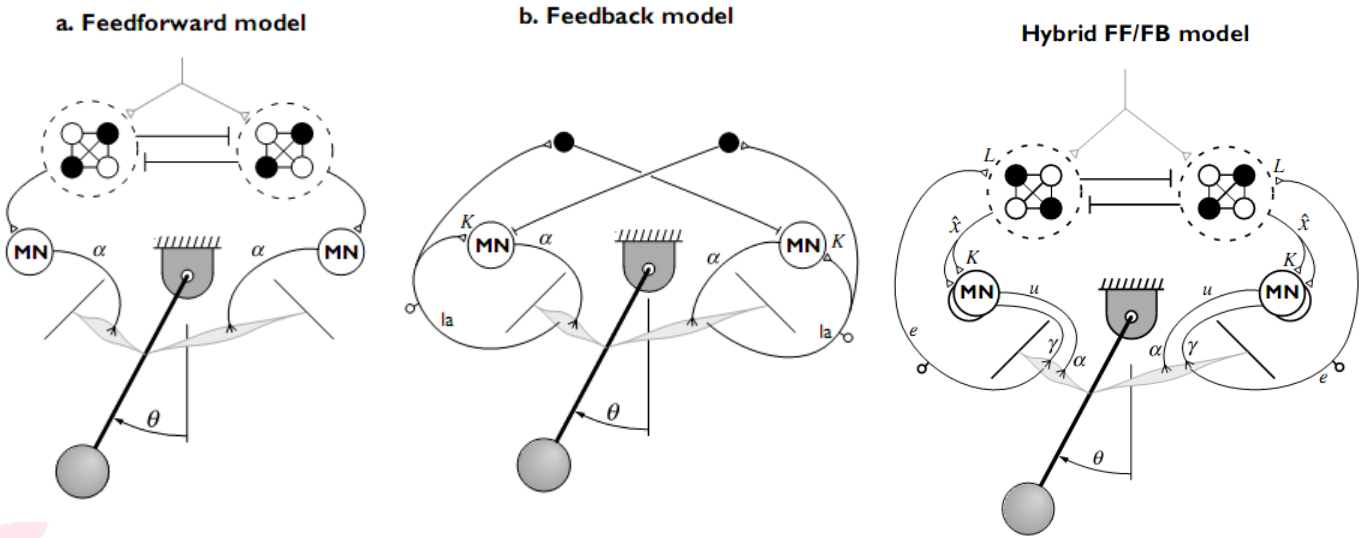


Guertin P.A., The mammalian central pattern generator for locomotion, Brain Research Reviews, No. 62, pp. 45-56, 2009.

Unit burst generator CPG model



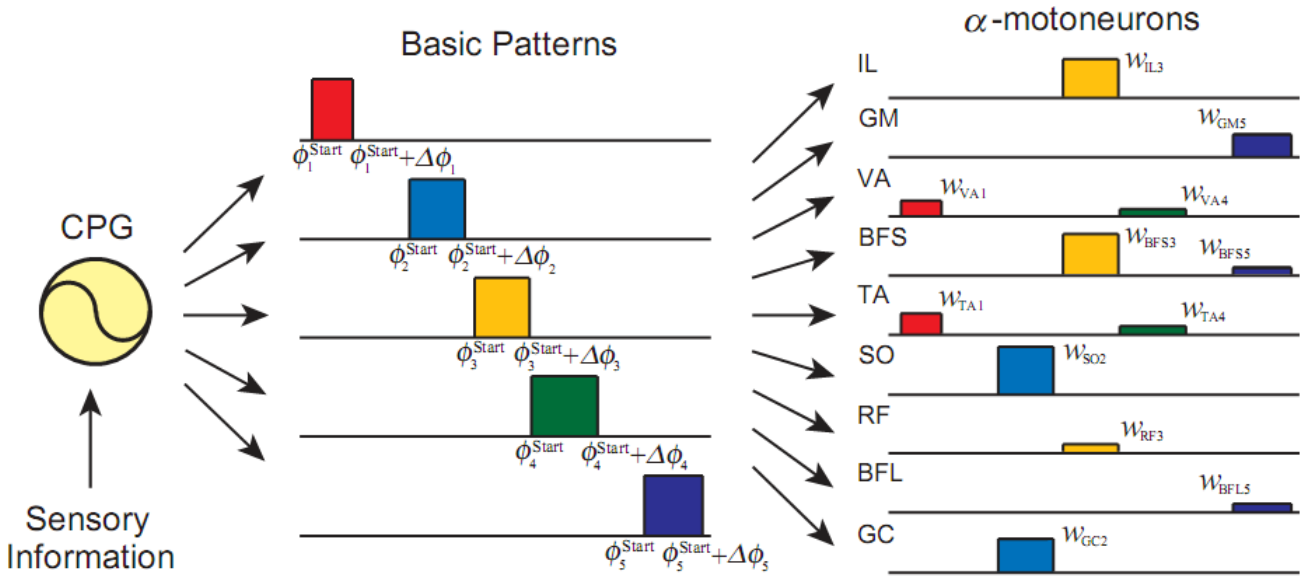
Guertin P.A., The mammalian central pattern generator for locomotion, Brain Research Reviews, No. 62, pp. 45-56, 2009.



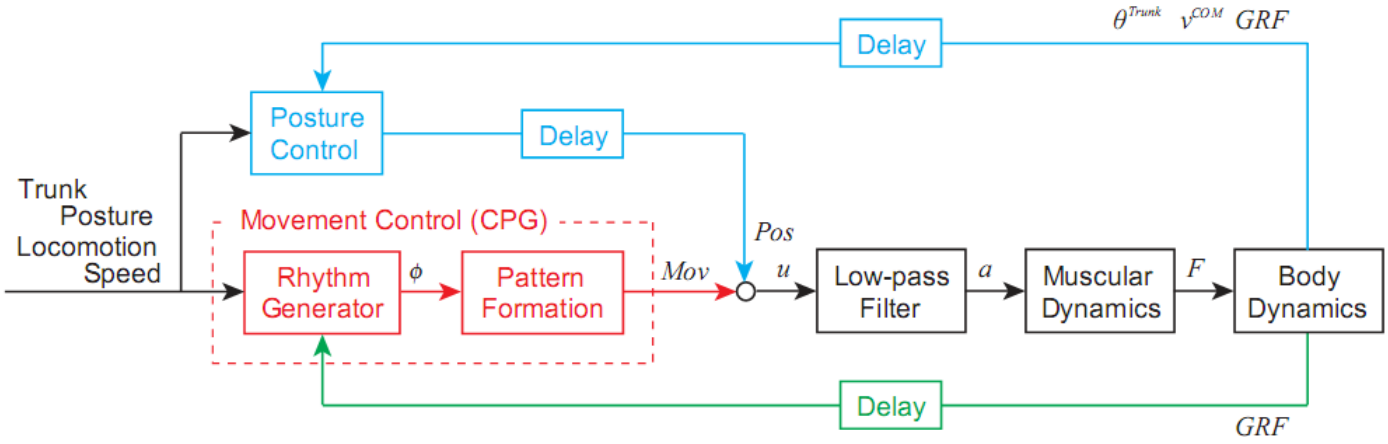
مدل جلوسو، در حضور اغتشاشات غیرمنتظره خوب عمل نمی‌کند.

مدل فیدبک، در صورت نادقیق یا ناکافی بودن اطلاعات حسی، عملکرد ضعیفی دارد.

Kuo A.D., The relative roles of feedforward and feedback in the control of rhythmic movements, Motor Control, No. 6, pp. 129-145, 2002.



Aoi S., Ogihara N., Funato Y. and Tsuchiya K., Evaluating functional roles of phase resetting in generation of adaptive human bipedal walking with a physiologically-based model of the spinal pattern generator, **Biological Cybernetics manuscript**, No., pp. -,.

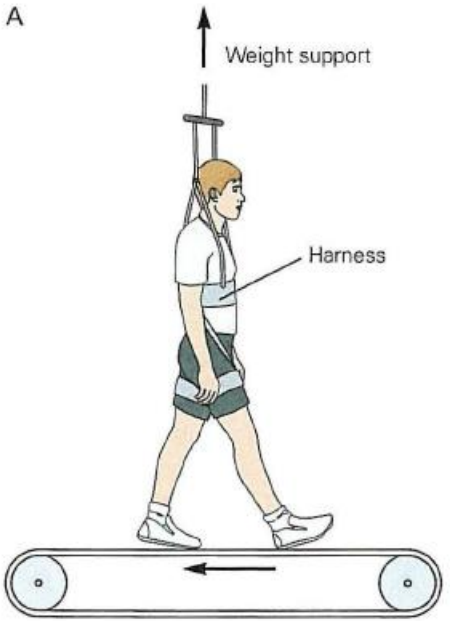

θ^{Trunk} v^{COM} GRF
Delay
Posture Control
Delay
Trunk
Posture
Locomotion
Speed
Movement Control (CPG)
Rhythm Generator
ϕ
Pattern Formation
Mov
Pos
u
Low-pass Filter
a
Muscular Dynamics
F
Body Dynamics
Delay
GRF

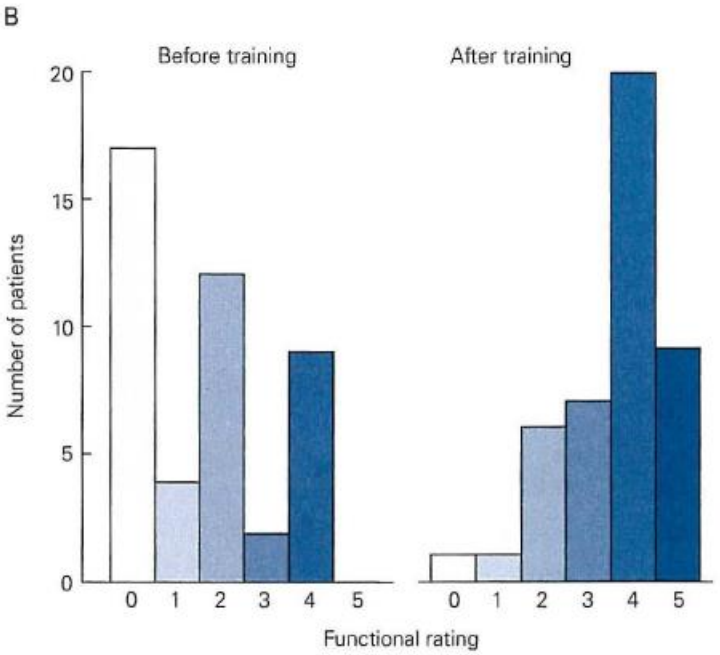
فهرست مطالب:

- مفاهیم جابجایی (locomotion)
- توصیف دقیق قدم‌زنی
- سوالات اساسی!
- شرایط آماده‌سازی مختلف برای آزمون‌ها
- محل شکل‌گیری الگوی جابجایی
- نقش حس‌های عمقی
- نقش حس‌های تنی
- نقش مراکز بالاتر CNS
- مدل‌های CPG

- Concepts of locomotion
- A detailed description of gait
- Fundamental questions!
- Different preparation conditions for tests
- Location of locomotion pattern formation
- Role of proprioception
- Role of somatosensory
- Role of higher CNS centers
- CPG models

بهبود راه رفتن بعد از آسیب نخاعی در انسان





الهی...

ما اگر بد کنیم تو را بنده های خوب بسیار است،

تو اگر مدارا نکنی، ما را خدای دیگر کجاست؟