

# Sensomotorisches System und Gleichgewichtskontrolle

Markus Gruber, Lorenz Assländer, Louis-Solal Giboin und Andreas Kramer

## Inhalt

1 Das sensomotorische System .....	243
2 Aufbau des sensomotorischen Systems .....	247
3 Funktion des sensomotorischen Systems am Beispiel der Gleichgewichtskontrolle .....	250
Literatur .....	254

## Zusammenfassung

Das sensomotorische System bildet die physiologische Grundlage der Haltungs- und Bewegungskontrolle. In dem vorliegenden Kapitel wird der Aufbau des sensomotorischen Systems erläutert, indem die einzelnen Bestandteile voneinander abgegrenzt und definiert werden. Anschließend wird deren Funktionalität zunächst allgemein dargestellt und anschließend am Beispiel der Gleichgewichtskontrolle im Detail erläutert. Neben der sensomotorischen Kontrolle wird abschließend die durch Lernen und Trai-

ning bedingte Plastizität des sensorischen und motorischen Systems diskutiert.

*Dieser Beitrag ist Teil der Sektion Sportmotorik, herausgegeben von den Teilherausgebern Alfred Effenberg und Gerd Schmitz, innerhalb des Handbuchs Sport und Sportwissenschaft, herausgegeben von Arne Güllich und Michael Krüger.*

## Schlüsselwörter

Sensorisches System · Motorisches System · Gleichgewicht · Reflex · Vorwärtsmodell

M. Gruber (✉) · L.-S. Giboin  
Sportwissenschaft, Human Performance Research Centre,  
Universität Konstanz, Konstanz, Deutschland  
E-Mail: [m.gruber@uni-konstanz.de](mailto:m.gruber@uni-konstanz.de); [louis-solal.giboin@uni-konstanz.de](mailto:louis-solal.giboin@uni-konstanz.de)

L. Assländer · A. Kramer  
Human Performance Research Centre, Sportwissenschaft,  
Universität Konstanz, Konstanz, Deutschland  
E-Mail: [lorenz.asslaender@uni-konstanz.de](mailto:lorenz.asslaender@uni-konstanz.de); [andreas.kramer@uni-konstanz.de](mailto:andreas.kramer@uni-konstanz.de)

## 1 Das sensomotorische System

Wir erledigen jeden Tag scheinbar mit Leichtigkeit unsere Alltagsaufgaben. Wir stehen auf, gehen vom Schlafzimmer ins Badezimmer und von dort in die Küche und führen hierbei ganz nebenbei unzählige koordinativ anspruchsvolle Bewegungen aus. Treppen steigen, Zähne putzen, Brot schneiden, die Zeitung aufschlagen, das Honigglas

öffnen und die Schuhe binden sind nur einige Beispiele dafür. Sportliche Bewegungen, die dynamischer sind und die wir nicht seit Jahren tagtäglich ausführen, erscheinen, wie z. B. beim Skifahren oder Golfspielen, schwieriger zu sein. Wir bemerken dies an der im Vergleich zu guten Sportlern geringeren Bewegungsgeschwindigkeit und reduzierten Präzision und an der Tatsache, dass wir dabei immer wieder aus dem Gleichgewicht kommen. Betrachtet man allerdings Patienten mit neurologischen Störungen, wie z. B. Parkinson- oder Schlaganfallpatienten, wird schnell bewusst, dass selbst die scheinbar einfachen Alltagsaufgaben ein einwandfrei funktionierendes und entsprechend geübtes Nervensystem erfordern. Das Untersystem des Nervensystems, welches Gleichgewicht und Bewegung kontrolliert, ist das sensomotorische System. Dieses System wird im Folgenden detailliert vorgestellt und seine Funktionalität wird am Beispiel der Gleichgewichtskontrolle näher erläutert.

Voraussetzung für eine zielgerichtete Bewegung ist zunächst die Information über die uns umgebende und mit uns interagierende Umwelt sowie über die Position unseres Körpers im Raum. Die dazu notwendigen Informationen werden über das sensorische System bereitgestellt. Dieses System besteht aus Rezeptoren, die Umweltreize erfassen und diese Messdaten in Form von Aktionspotentialen über afferente Nervenbahnen an das zentrale Nervensystem (ZNS) übermitteln. Im ZNS existieren Nervenzellverbände, die diese Rezeptorsignale weiterverarbeiten, um physikalische Größen, wie z. B. Gelenkwinkel, zu schätzen. Die bewegungsrelevantesten Modalitäten des sensorischen Systems sind das visuelle (Auge), das vestibuläre (Innenohr), das propriozeptive (Mechanorezeptoren im Körper) und das taktile System (Mechanorezeptoren in der Haut).

#### Definition

**Das sensorische System schätzt physikalische Größen im und außerhalb des Körpers.**

Um die uns umgebende Umwelt zielgerichtet manipulieren zu können, müssen Muskeln aktiviert werden, die Gelenkmomente erzeugen

und uns einerseits im Raum gegen externe Kräfte, wie z. B. die Schwerkraft, stabilisieren, und andererseits zu Bewegungen führen, um z. B. einen umstürzenden Becher aufzufangen oder mit einer Zahnbürste die Zähne zu putzen. Die notwendigen Muskelkräfte werden über das motorische System erzeugt. Eine Vielzahl von Strukturen des zentralen Nervensystems (ZNS) sind am motorischen System beteiligt. Wichtige Strukturen des motorischen Systems sind Rückenmark, Hirnstamm, Basalganglien, Kleinhirn und die motorischen Areale der Großhirnrinde. ◀

#### Definition

**Das motorische System aktiviert die Skelettmuskulatur, um die Körperhaltung zu stabilisieren oder zielgerichtete Bewegungen auszuführen.**

Das sensorische und das motorische System interagieren miteinander, um Bewegungsaufgaben im Alltag und im Sport lösen zu können. Die Sensorsignale werden im ZNS verarbeitet und können dort in bereits vorhandene Bewegungsprogramme integriert werden. Die Verarbeitung erfolgt im einfachsten Fall über nur eine Nervenbahn (Ia-Afferenz) und eine Nervenzelle ( $\alpha$ -Motoneuron) und betrifft in komplexen Fällen mehrere zentrale Strukturen und eine Vielzahl an Nervenzellverbänden. Schließlich erfolgt über efferente Nervenbahnen eine Aktivierung von Motoneuronen und löst damit die Krafterzeugung in den zugehörigen Muskelfasern aus. Die Aufnahme, Weiterleitung und Verarbeitung sowie die Integration sensorischer Information in existierende Bewegungsprogramme in Zusammenhang mit der daraus resultierenden Aktivierung der Skelettmuskulatur zur Bewältigung einer Bewegungsaufgabe wird als sensomotorische Kontrolle bezeichnet. ◀

#### Definition

**Der Begriff Sensomotorik bezeichnet die Funktionalität des sensorischen und des mo-**

### **torischen Systems sowie die Interaktion der beiden Systeme mit dem Ziel der Haltungs- und Bewegungskontrolle.**

Wie aus Abbildung 1 ersichtlich wird, handelt es sich beim sensomotorischen System um ein rückgekoppeltes System (Feedback-Kontrolle). Die Wirkung der muskulär erzeugten Kräfte wird über das sensorische System erfasst, an das ZNS weitergeleitet, dort verarbeitet und wird dann für die nächste motorische Aktion zugrunde gelegt. Allerdings weisen die Sensoren Ungenauigkeiten (Rauschen) und die Regelungsprozesse sogenannte Latenzen auf, worunter Laufzeiten für Weiterleitung und Verarbeitung von Information im ZNS zu verstehen sind. Diese Laufzeiten liegen für die schnellsten Feedbackschleifen bei ca. 10–40 ms (monosynaptische Dehnreflexe für proximale und distale Muskeln) und für komplexere Feedbackschleifen sogar bei bis zu 110–150 ms (visuelle kortikal prozessierte Feedbackschleifen). Dazu kommt noch die elektromechanische Verzögerung, die ebenfalls bis zu 25 ms in Anspruch nehmen kann (Franklin und Wolpert 2011). Durch diese langen Regelungszeiten gelingt die ständige Integration sensorischer Information in die Bewegungsprogramme nur bei langsamen Bewegungen problemlos. Man spricht in diesem Zusammenhang auch von Feedback kontrollierten, closed-loop Bewegungen. Bei Alltagsbewegungen (Gehen, Greifen etc.) und insbesondere schnellen Bewegungen im Sport (Absprung-, Lauf, Schlagbewegungen) ist die Regelung zu langsam und es müsste zwangsläufig zu Instabilitäten in der Bewegung kommen. Die Lösung bieten sogenannten Vorwärtsmodelle (Shadmehr et al. 2010). Diese Vorwärtsmodelle erhalten eine Kopie der aktuell initiierten motorischen Befehle und erstellen damit eine Vorhersage der zu erwartenden sensorischen Konsequenzen. Basierend auf dieser Vorhersage können kurzfristige Anpassungen der motorischen Befehle vorgenommen werden, noch bevor das tatsächliche sensorische Feedback eintrifft. Experimentell wurde die Existenz von Nervenzellverbänden, die Vorwärtsmodelle erstellen, explizit für das Kleinhirn gezeigt (Miall et al. 2007). Mit Hilfe von Vorwärtsmodellen

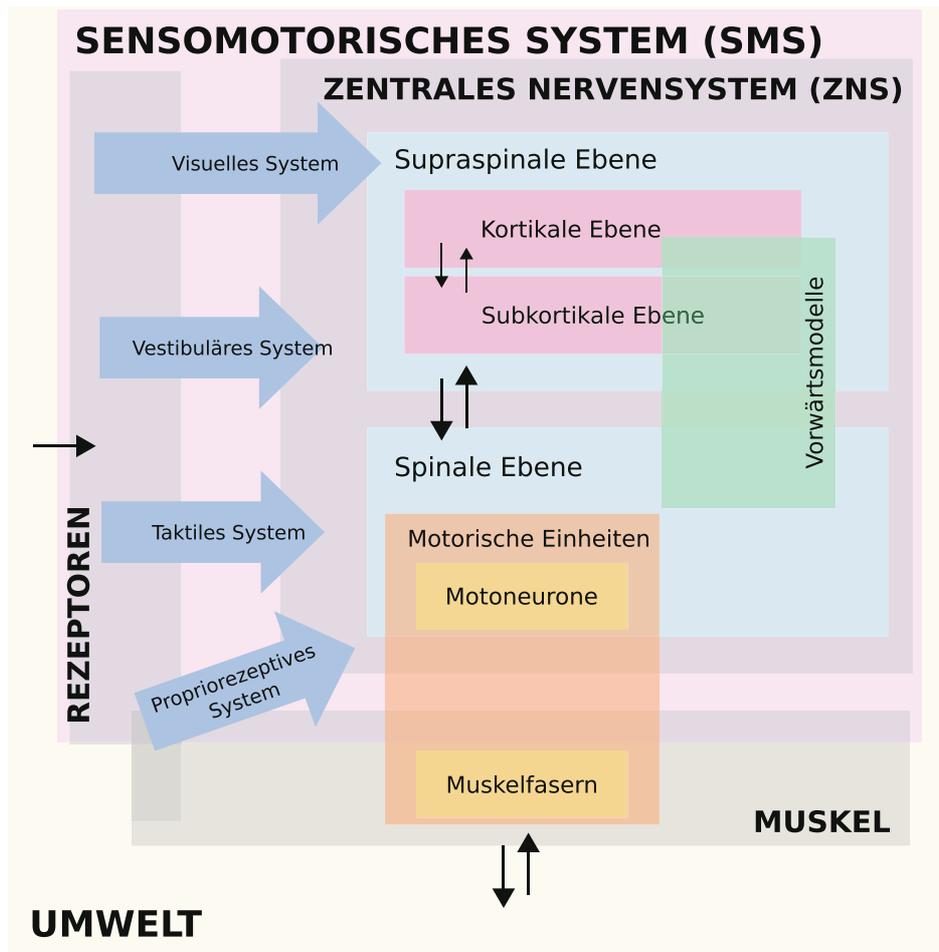
gelingt es die Feedback-Kontrolle in Echtzeit ablaufen zu lassen und Instabilitäten, die mit sensorischem Rauschen und zeitverzögerter sensorischer Rückkopplung zusammenhängen, zu reduzieren oder im besten Fall sogar gänzlich zu vermeiden. Voraussetzung für den Einsatz solcher Vorwärtsmodelle in die Bewegung ist eine präzise Vorhersage der zu erwartenden sensorischen Konsequenzen. Stimmt die Vorhersage vollständig mit der zukünftigen Realität überein, ist keine Korrektur des motorischen Programms notwendig. Stimmt die Vorhersage allerdings nur geringfügig oder nicht mit der zukünftigen Realität überein, kann das Vorwärtsmodell nur sehr begrenzt in die sensomotorische Bewegungskontrolle eingebunden werden und unterliegt dann großen Anpassungen. Sensomotorische Präzision und Geschwindigkeit bei schnellen Bewegungen sind demnach stark mit der Qualität des für die Bewegung genutzten Vorwärtsmodells verknüpft (Shadmehr et al. 2010) (Abb. 1).

Ein geeignetes Beispiel, um die Aufgabe und Funktion des sensomotorischen Systems zu veranschaulichen, ist das posturale Gleichgewicht (Taube und Gollhofer 2012; Paillard 2017). Durch die Gravitationskraft auf der Erde müssen wir unseren Körper ständig ausbalancieren, um ein Stürzen zu vermeiden. Im statischen Fall befindet sich der Körper dann im Gleichgewicht, wenn sich der KSP ständig über der Unterstützungsfläche befindet. Diese Definition ist allerdings nicht allgemeingültig, da sie nicht in jedem Fall für dynamische Situationen gilt. In dynamischen Situationen kann die senkrechte Projektion des KSP auch außerhalb der Unterstützungsfläche liegen, ohne dass es zu einem Verlust des Gleichgewichts (Sturz) kommen muss (vgl. Gehen, Skifahren, Slacklines). Eine allgemeinere Definition, die sowohl das statische als auch das dynamische Gleichgewicht einschließt, lautet demnach wie folgt: ◀

---

#### **Definition**

**Im Gleichgewicht befindet sich unser Körper dann, wenn wir unsere Körperhaltung**



**Abb. 1** Darstellung der Hauptbestandteile des sensomotorischen Systems und deren funktionelle Verbindungen. Rezeptoren nehmen Reize aus der Umwelt wahr und leiten diese Information weiter ins ZNS. Auf spinaler Ebene können schnelle, aber einfache Muskelantworten durch Informationen aus dem propriozeptiven und taktilen System ausgelöst werden. Auf supraspinaler Ebene werden die Informationen aus allen sensorischen Systemen integriert und es werden physikalische Größen geschätzt, die es erlauben die Umwelt und den eigenen Körper im Raum wahrzunehmen. Sensorische Areale interagieren mit motorischen Arealen, um auf der Basis der sensorischen Wahrnehmung und von existierenden internen Bewegungsmodellen eine adäquate Bewegungs- und Gleichgewichtskontrolle zu gewährleisten. Vorwärtsmodelle ermöglichen es die zeitlichen Verzögerungen zwischen sensorischer Reizaufnahme und motorischer Antwort zu überwinden.

Subkortikale Strukturen, insbesondere die Basalganglien und das Kleinhirn, sind in die Auswahl und Initiierung sowie in räumliche und zeitliche Kontrolle von Vorwärtsmodellen involviert. Korticale Areale, insbesondere der motorische Kortex, verarbeiten diese und weitere Informationen und erstellen ein Bewegungsprogramm, das über kortikospinale Bahnen die Motoneurone im Rückenmark erreicht. Die Motoneurone des Rückenmarks bilden motorische Einheiten mit den innervierten Muskelfasern und sind damit verantwortlich für die Kraftentwicklung der Zielmuskulatur. Über die Kraftentwicklung der aktiven Muskulatur kommt es zur gewünschten Bewegung bzw. zur Stabilisation des Gleichgewichts. Die muskuläre Kraft hängt dabei von den aktuellen Umweltbedingungen ab (z. B. Exzentrik vs. Konzentrik) und dies muss bei der Gestaltung des Bewegungsprogramms mitberücksichtigt werden.

**und die Position unseres Körperschwerpunkts in einer für die spezifische Bewegungsaufgabe adäquaten Weise kontrollieren, ohne zu stürzen.**

Unter Körperhaltung (Posture) verstehen wir die Stabilisierung der Position von Körper-

segmenten zueinander und im Raum (Massion 1994). Die Körpersegmente besitzen definierte Masseschwerpunkte, woraus sich dann die Teilkörper- und der Körperschwerpunkt (KSP) bestimmen lassen. Gemessen werden kann das posturale Gleichgewicht nach dieser Definition während einer definierten statischen Gleichge-

wichtsaufgabe (z. B. Weg des Kraftangriffspunktes im Tandemstand, Einbeinstand etc. über eine definierte Zeit) oder dynamischen Gleichgewichtsaufgabe (Standzeit auf einem Bein auf der Slackline etc.). Das Ziel der Aufgabenstellung muss dabei mit der zur Beurteilung der posturalen Gleichgewichtsleistung gemessenen Variable übereinstimmen (Spezifität), z. B. möglichst ruhig im Einbeinstand zu stehen oder möglichst schnell nach einer Auslenkung (Perturbation) in den Ausgangszustand zurückzukommen. Alternativ kann die Zeit gemessen werden, bis es zu einem Abbruch der Gleichgewichtsaufgabe, mit dem Ziel einen Sturz zu vermeiden, kommt (z. B. möglichst lange auf einem Kippbrett oder der Slackline zu balancieren ohne abzustiegen). ◀

Im Folgenden werden Aufbau und Funktion des sensomotorischen Systems näher beschrieben und am Beispiel der Gleichgewichtskontrolle erläutert.

---

## 2 Aufbau des sensomotorischen Systems

Sensorische Informationen sind die Grundlage für die sensomotorische Kontrolle. Die wichtigsten, unmittelbar an der Bewegungs- und Haltungskontrolle beteiligten Sensor-Systeme werden als visuelles, vestibuläres, taktils und propriozeptives System zusammengefasst. Dabei ist es zweckmäßig zwischen Rezeptoren und sensorischen Systemen zu unterscheiden.

Rezeptoren sind Organe, die physikalische Größen und deren Änderung in neuronale Signale wandeln. Es ist unwahrscheinlich, dass Rezeptoren durch Training beeinflusst werden können, da sowohl die Sensitivität der Rezeptoren als auch die Rezeptordichte biologisch determiniert sind. Allerdings kommt es z. B. im höheren Lebensalter zu einem Verlust an Rezeptoren und damit zu einer reduzierten Signaldichte. Im Gegensatz zu Rezeptoren, die Umweltreize in Form von Aktionspotentialen kodieren, sind Sensorsysteme zentrale neurona-

le Schätzer, welche die vielen tausend Rezeptorsignale integrieren, um die Kinematik und Kinetik der Körpersegmente zueinander und ihre Lage im Raum zu extrahieren (Angelaki et al. 2004).

Das vestibuläre System umfasst die Rezeptoren der im Innenohr lokalisierten Vestibularorgane, die jeweils aus drei näherungsweise orthogonal angeordneten Bogengängen und dem Makulaorgan (Sacculus und Utriculus) bestehen. Die Bogengänge sind mit einer Flüssigkeit (Endolymph) gefüllte ringförmige Kanäle, die durch eine Membran (Cupula) unterbrochen werden. Durch die Trägheit der Flüssigkeit führen Rotationsbeschleunigungen, jedoch keine Translationsbeschleunigungen, zu einem Druck auf die Cupula. In die Cupula integrierte Sinneshaarzellen wandeln die Verformung der Cupula in ein neuronales afferentes Signal. Durch die orthogonale Anordnung können Rotationen um alle drei Rotationsachsen erfasst werden. Die Rezeptoren im Makulaorgan bestehen aus einer schweren Membran und darin enthaltenen Kristallen (Otholiten), welche sich bei Beschleunigungen des Kopfes durch ihre Trägheit gegenüber ihrer Verankerung verschieben. Die Verschiebung führt zu einer neuronalen Aktivität der eingebetteten Sinneshaarzellen.

Die Rezeptoren des Vestibularorgans kodieren somit Rotationsbeschleunigung und gravito-inertiale Feldkräfte. Ein grundlegendes physikalisches Problem für das Extrahieren relevanter Information aus diesen Signalen ist die Äquivalenz von Gravitations- und Translationsbeschleunigung (Einstein'sches Äquivalenzprinzip). Aufgrund dieser sind Translationsbeschleunigungen und eine Kippung des Kopfes im Raum nicht in der Aktivität der Maculaorgane unterscheidbar. Die Fusion der Macula-Signale mit denen der Bogengänge erlaubt jedoch die Trennung, wodurch acht Signale voneinander getrennt werden können: Kopforientierung relativ zur Gravitation (2D), Rotationsbeschleunigung (3D) und Translationsbeschleunigung (3D). Die Sensorfusion der vestibulären Signale hat im Rahmen des natürlichen Bewegungsverhaltens sehr gute Übertragungseigenschaften. Eine Ausnahme ist die geringe Sensitivität bei niedrigen Frequenzen bei

Rotationen um die vertikale Achse, da die Orientierung zur Gravitation hier keinen Beitrag leisten kann, sowie bei Translationsbeschleunigung. Hinzu kommen Illusionen wie beispielsweise bei lang anhaltenden Translationsbeschleunigungen. Ein bekanntes Beispiel ist der Katapultstart auf Flugzeugträgern, bei dem Piloten eine Kippung im Raum wahrnehmen, die tatsächlich aber nicht existent ist („catapult start illusion“).

Als Gravitoinertialsensor haben die Signale des Vestibularorgans ein, verglichen mit den anderen Sinnesorganen, schlechtes Signal-zu-Rausch-Verhältnis. Das sensorische Rauschen entsteht durch die Brown'sche Molekularbewegung, welche zufällige Auslenkungen der Rezeptoren verursacht. Das Rauschen wird dabei durch Integration der Beschleunigungssignale, die notwendig ist um Geschwindigkeit und Position aus dem Signal zu extrahieren, verstärkt und in den niederfrequenten Bereich verschoben (rotes Rauschen). Rauschen hat auch eine große Bedeutung für die sensomotorische Kontrolle, da es eine Überschneidung zwischen dem spektralen Frequenzband des Rauschens und dem typischer menschlicher Bewegung gibt. Diese Überschneidung ist die Ursache für viele Bewegungsillusionen (z. B. train illusion, siehe unten).

Das visuelle System umfasst das Auge, den Sehnerv und supraspinale Strukturen (Sehrinde, Thalamus und Hirnstamm), die visuelle Informationen verarbeiten. Im visuellen System wird das Abbild der visuellen Szene auf der Retina hierarchisch, aber auch in parallelen Prozessen verarbeitet. Neben Objekt- und Gesichtserkennung, werden dabei auch Informationen zur Navigation und zur eigenen Position und Bewegung im Raum extrahiert. Der Fokus dieses Kapitels liegt auf der visuell extrahierten Eigenbewegung und vernachlässigt die für die sensomotorische Kontrolle ebenfalls sehr wichtige Hand-Auge-Koordination. Die Aktivität einzelner Fotorezeptoren auf der Retina beinhaltet zunächst keine bewegungsrelevante Information. Erst die Verarbeitung des Abbildes erlaubt das Extrahieren der Eigenbewegung relativ zur visuellen Szene.

Grundvoraussetzung für alle visuellen Prozesse ist zunächst die Stabilisierung des Bildes auf der Retina durch das okkulomotorische System,

da bereits Verschiebungen (retinal slip) von mehr als fünf Grad pro Sekunde nicht mehr scharf wahrgenommen werden können. Die wichtigsten Mechanismen zur Stabilisierung des Auges sind der Vestibulo-Okuläre-Reflex und der Opto-Kinetische-Reflex. Die Verarbeitung der visuellen Information beginnt bereits auf der Retina durch das Extrahieren von Geschwindigkeitsinformation (Reichardt-Detektor) und setzt sich entlang des Sehnervs über Teile des Thalamus, des Kleinhirns bis zum visuellen Kortex fort. Dabei wird die räumliche Anordnung (Retinotopie) bis in den visuellen Kortex beibehalten, wobei die kodierte Information immer komplexer wird. Beispielsweise kodieren Neurone in den frühen Verarbeitungsstufen nur ‚hell‘ und ‚dunkel‘ sowie lokale Bildbewegungen auf der Retina, in späteren zusätzlich Kontraste, Linien und globale Bewegungsinformation.

Die wichtigsten Informationen über die relative Eigenbewegung des Kopfes zur visuellen Szene sind Geschwindigkeitsinformation (optischer Fluss und Parallaxen), binoculare Tiefeninformation (Konvergenz der Augen und Disparität) sowie Interpretation beinhaltende Information (z. B. die visuelle Vertikale). Durch die Integration dieser Informationen kann die Orientierung und die Bewegung des Kopfes relativ zur visuellen Szene in den drei Translationsrichtungen und Rotationsrichtungen erfasst werden. Aufgrund der visuellen Information alleine kann das ZNS jedoch lediglich extrahieren, ob sich der Kopf relativ zur aktuell wahrnehmbaren visuellen Szene bewegt. Erst die Fusion mit der vestibulären Raumreferenz und kognitiver Beiträge, basierend auf dem Wissen um die Bewegungswahrscheinlichkeiten von eigenem Körper und visueller Szene, tragen maßgeblich dazu bei, Bewegungsillusionen zu vermeiden. Damit ist die Möglichkeit, eine bewegte visuelle Szene zu erkennen, stark von den sensorischen Eigenschaften des Vestibularorgans abhängig. Durch die Rauschanfälligkeit vestibularer Information kann es deshalb insbesondere bei niedrigen Frequenzen zu illusorischer Eigenbewegungswahrnehmung kommen (z. B. Vektion beim Anfahren des Zuges auf dem Nebengleis; „train illusion“).

Die Propriozeption umfasst alle Rezeptoren, die Informationen über die Lage und Bewegung der Körpersegmente zueinander kodieren. Einige Definitionen beinhalten hierbei auch das Vestibularis-Organ, welches hier jedoch gesondert betrachtet wird. Die wichtigsten propriozeptiven Rezeptoren sind Muskelspindel und Golgi-Sehnenorgan. Jedoch tragen auch viele weitere Haut- und Gelenkrezeptoren zur Propriozeption bei. Muskelspindeln sind in gesonderten, intrafusalen Muskelfasern lokalisiert, die primär durch spezielle  $\gamma$ -Motoneurone innerviert werden (fusimotorisches System). Durch die Aktivierung der intrafusalen Fasern über die  $\gamma$ -Motoneurone kann dabei die Sensitivität der Spindeln gesteuert werden. Muskelspindeln haben afferente Bahnen vom Typ Ia und II. Die Typ Ia-Afferenzen kodieren vor allem die Längenänderungsgeschwindigkeit und die Muskellänge, wobei auch Informationen über Beschleunigung und Änderung der Beschleunigung enthalten sind. Die Typ II-Afferenzen besitzen einen geringeren Geschwindigkeitsanteil und kodieren vor allem die Muskellänge. Golgi-Sehnenorgane sind im Bereich des Muskel-Sehnen-Übergangs lokalisiert und kodieren die Muskelspannung, übertragen von Typ Ib-Afferenzen.

Als Sensor-System kodiert die Propriozeption die Kinematik und Kinetik der Segmente und damit der Gelenkwinkel und komplexerer Variablen wie beispielsweise der Fingerposition oder der Lage des Gesamtkörperschwerpunkts. Aufgrund der elastischen Eigenschaften des Muskel-Sehnen-Komplexes müssen für das Extrahieren der Gelenklage jedoch viele Rezeptorsignale verrechnet werden. Experimentelle Evidenz für eine solche Fusion wurde beispielsweise in spinalen Neuronen von Katzen gefunden. Dabei wurden Neurone identifiziert, deren Aktivität die Bewegung der Pfote im Raum kodiert. Da diese Information nicht von einem einzelnen Rezeptor stammen kann, müssen viele Rezeptoren und eine komplexe neuronale Verarbeitung zu der Aktivität dieser Neurone beitragen (Bosco und Poppele 1997). Das bedeutet, dass das sensorische System eine Rekonstruktion der physikalischen Größen, welche den Rezeptorsignalen zugrunde liegen, durchführt (Mergner 2004).

Das taktile System erfasst äußere mechanische Einflüsse auf den Körper. Dabei spielen vor allem Mechanorezeptoren in der Haut eine Rolle (Merkel-Tastscheiben, Ruffini-Körperchen, Meissner-Körperchen, Pacini-Körperchen). Insbesondere die Fußsohle weist dabei eine hohe Dichte an Rezeptoren auf, welche zur Bewegungskontrolle beim Gehen und Stehen beiträgt. Die taktile Sensitivität ist unabhängig von der Dicke der über den Sensoren liegenden Hornhaut, jedoch wird diese durch das Tragen von Schuhen stark eingeschränkt (Holowka et al. 2019).

Sensorische Informationen sind Voraussetzung für jede zielgerichtete Bewegung. Eingelenkige Bewegungen, wie z. B. die Streckung im Kniegelenk, können allein durch einfache Reflexe, wie hier z. B. durch den Patellarsehnenreflex, ausgelöst werden. Während Reflexe wenig komplex, meist durch Rezeptoren oder Sinnessysteme, direkt ausgelöst und lediglich durch übergeordnete zentralnervöse Zentren moduliert werden, müssen komplexe willkürliche Bewegungen, wie z. B. ein Golfschlag, erlernt werden und erfordern ein Zusammenwirken einer Vielzahl an spinalen, supraspinalen subkortikalen und kortikalen Strukturen. Einen mittleren Komplexitätsgrad weisen rhythmische Bewegungen, wie z. B. Gehen auf, deren Beginn und Ende einen stärkeren willkürlichen Einfluss benötigen, dazwischen aber weitgehend automatisiert ablaufen. Die Aufgaben und die Interaktion der einzelnen an der Bewegung beteiligten Strukturen sind hoch komplex und noch nicht im Detail erforscht. Eine explizite Zuordnung spezifischer Aufgaben zu einzelnen Strukturen ist deshalb nur eingeschränkt möglich. Generell gibt es jedoch eine hierarchische Anordnung und eine Zunahme der Komplexität vom Rückenmark zum zerebralen Kortex. Beispielsweise können Strukturen auf der Ebene des Rückenmarks durch höhere Zentren aufgabenspezifisch moduliert und genutzt werden und hoch komplexe Bewegungen sind nur mit intakten höheren Zentren wie dem Kleinhirn und dem zerebralen Kortex möglich. Dennoch interagieren alle Zentren wechselseitig miteinander und somit kann nicht von einer strengen Hierarchisierung im ZNS ausgegangen werden. Im Folgenden wird ein Überblick über die wichtigsten Strukturen des motorischen Systems und deren Aufgaben gegeben.

Das Rückenmark kann als Reflexzentrum betrachtet werden, in dem elementare Reflexbögen und Rhythmusgeneratoren angesiedelt sind. Es beinhaltet die Motoneuronen, die als einzige Nervenzellen direkte Verbindungen zu den Muskelfasern der Skelettmuskulatur besitzen und Signale zur Aufrechterhaltung von Haltung und Bewegung übermitteln können. Neben der Reflexmotorik besitzt das Rückenmark auch eine sehr wichtige Funktion bei zyklischen Bewegungen, insbesondere beim Gehen und Laufen. Spinale Netzwerke, sogenannte Rhythmusgeneratoren, können rhythmische Aktivitätsmuster auslösen, um stereotype zyklische Bewegungen wie Gehen zu generieren (Zehr und Duysens 2004). Beim Menschen unterliegen die Rhythmusgeneratoren einer deutlich stärkeren supraspinalen Kontrolle, z. B. im Vergleich zur Katze, so dass beim Menschen beispielsweise der motorische Kortex auch während des Gehens ständig an der Aktivierung der beteiligten Muskeln beteiligt ist (Petersen et al. 2012).

Die supraspinale Struktur direkt oberhalb des Rückenmarks ist der Hirnstamm. Im Hirnstamm befinden sich Nervenzellen, die motorische Informationen aus der Großhirnrinde mit Signalen des Rückenmarks, dem Gleichgewichtssystem und dem visuellen System integrieren. Die verrechneten Signale werden über absteigende Bahnen des Tractus vestibulo-, tecto- und reticulospinalis an Nervenzellen des Rückenmarks weitergeleitet. Allein der Tractus corticospinalis des motorischen Kortex erreicht das Rückenmark direkt. Der Hirnstamm spielt damit bei der Haltungs- und Gangmotorik sowie für die Augen- und Kopfbewegungen eine zentrale Rolle, trägt aber auch zu Willkürbewegungen der distalen Extremitätenmuskulatur bei.

Komplexere Bewegungen erfordern eine differenziertere Planung und damit die Mitarbeit einer Vielzahl von motorischen Zentren der Großhirnrinde. Diese Bewegungspläne werden vom Assoziationskortex in Zusammenarbeit mit den limbischen Strukturen erstellt und unter Beteiligung von Kleinhirn und Basalganglien im prämotorischen Kortex integriert. Es entsteht ein Bewegungsprogramm, das schließlich über den primär motorischen Kortex (M1) an Hirnstamm und Rückenmark übermittelt wird. M1 besitzt, wie auch der Hirnstamm, efferente Ner-

venbahnen, die teilweise direkte monosynaptische Verbindungen mit den Motoneuronen des Rückenmarks ausbilden können und z. B. für die Feinkoordination von Handbewegungen (Lemon et al. 2004), aber auch für die Gleichgewichtskontrolle (Taube et al. 2006) eine bedeutende Rolle spielen.

Die Basalganglien und das Kleinhirn weisen strukturelle Ähnlichkeiten, aber auch große funktionelle Unterschiede auf. Beide Strukturen besitzen eine Vielzahl an kortikalen Eingängen und projizieren schleifenartig über den Thalamus auf die motorischen Zentren der Großhirnrinde zurück. Große Unterschiede gibt es allerdings bei der Anzahl der Projektionen zum Rückenmark und zu den sensomotorischen Rindenfeldern der Großhirnrinde, hier weist das Kleinhirn eine weitaus größere Anzahl im Vergleich zu den Basalganglien auf. Die Basalganglien projizieren vermehrt auf kortikale assoziative Felder und liefern einen wesentlichen Beitrag für den exekutiven Teil des Gehirns. Damit sind die Basalganglien stärker an der Auswahl, Initiierung und insbesondere an der Terminierung von Bewegungsprogrammen beteiligt, während das Kleinhirn hauptsächlich für die räumliche und zeitliche Koordination der Bewegungsprogramme im Zusammenspiel mit den sensorischen Informationen sowie dem motorischen Lernen verantwortlich ist. Das Kleinhirn besitzt aufgrund seiner Verschaltung für die sensomotorische Integration bei Willkürbewegungen eine zentrale Rolle.

---

### 3 Funktion des sensomotorischen Systems am Beispiel der Gleichgewichtskontrolle

Ein gutes Beispiel, um die Funktionsweise des sensomotorischen Systems zu veranschaulichen, ist die Gleichgewichtskontrolle. Die aufrechte Körperhaltung des Menschen ist durch den hohen Körperschwerpunkt, die kleine Unterstützungsfläche und die niedrige Sprunggelenksteifigkeit mechanisch ungünstig und stellt so an das sensomotorische System eine sehr hohe Anforderung. Die an der Gleichgewichtskontrolle beteiligten sensorischen und motorischen Systeme besitzen

die Aufgabe, Körperhaltung und die Position des Körperschwerpunkts in einer für die spezifische Bewegungsaufgabe adäquaten Weise zu regulieren, ohne dass es zu einem Gleichgewichtsverlust kommt. In diesen Gleichgewichtsaufgaben spielt die zeitliche Latenz zwischen sensorischer Reizwahrnehmung und motorischer Antwort eine besonders wichtige Rolle. Um Stürze zu verhindern muss sehr häufig eine das Körpergleichgewicht destabilisierende Kraft antizipiert und eine für das erwartete Ereignis geeignete Körperhaltung eingenommen werden. Ein Beispiel hierfür ist das Heben eines Gegenstandes vor dem Körper und die vor dem Anheben stattfindende Verlagerung des Körperschwerpunkts nach hinten oder die Körperschwerpunktverlagerung nach vorne, wenn im Handball ein entgegenkommender Gegner angenommen werden soll. Das sensorische Feedback verbessert in diesen Situationen generell die Qualität der Kontrolle, kann aber aufgrund der zeitlichen Verzögerung von Signalaufnahme an den Rezeptoren bis Kraftentwicklung in der Muskulatur nur mit einer definierten zeitlichen Verzögerung (Latenz) wirksam werden. Die kürzeste Latenz besitzt der monosynaptische Dehnreflex mit einer Laufzeit von 25 ms für die Oberschenkelmuskulatur und ca. 40 ms für die Wadenmuskulatur. Die ersten transkortikal prozessierten Beiträge treten nach ca. 90–100 ms auf (Taubе et al. 2006). Ausschließlich Feedback-reguliert wären Ausgleichsbewegungen zur Aufrechterhaltung des Körpergleichgewichts bei externen Krafteinwirkungen, die nicht antizipiert werden können, wie z. B. beim Ausrutschen auf einer Bananenschale. In diesem Fall wird der Körperschwerpunkt durch eine extern auf den Körper wirkende Kraft verlagert, ohne dass diese Verlagerung antizipiert und eine geeignete Gegenmaßnahme im Vorfeld getroffen werden kann. In Laborexperimenten wird versucht, diese Kontrollmechanismen mit Standstörungen oder Perturbationen zu untersuchen. Experimentell ist es jedoch nicht möglich, den Einfluss der Antizipation grundsätzlich auszuschließen, da die Versuchsteilnehmer in der Regel mit den Störimpulsen vertraut gemacht und diese während der Messungen oft wiederholt werden, um die Testvarianz durch Mittelwertbildung aus mehreren Versuchen

zu reduzieren. Damit einher geht zwangsläufig die Möglichkeit der Antizipation des Störreizes auch wenn z. B. der exakte Zeitpunkt des Auftretens und die genaue Amplitude der Perturbation den Teilnehmern und Teilnehmerinnen der Studien nicht bekannt sind. Die Tatsache, dass sich die Gleichgewichtskontrolle bei bekannten und unbekanntem Störreizen grundsätzlich unterscheidet, spiegelt sich in bekannten klinischen Tests zur Erfassung des Gleichgewichts, wie z. B. im Balance Evaluation Systems Test (BESTest) und in den in diesem Test abgebildeten Kategorien „antizipatorisches Gleichgewicht“ und „reaktives Gleichgewicht“ (Horak et al. 2009) wider.

In jedem Fall ist die sensorische Information der Körperlage im Raum die unmittelbare Voraussetzung der Gleichgewichtskontrolle. Die Informationen aller beteiligten sensorischen Systeme (visuelles, vestibuläres, taktiles und propriozeptives System) werden parallel verarbeitet und tragen mit ihren jeweiligen Latenzen zur Muskelaktivierung bei, die der Gleichgewichtskontrolle zugrunde liegt. Um den Beitrag eines sensorischen Systems an der Gleichgewichtskontrolle abzuschätzen, können diese für bestimmte Systeme im Experiment unterbunden werden. So kann beispielsweise eine Gleichgewichtsaufgabe mit offenen und mit geschlossenen Augen durchgeführt werden und damit der Beitrag des visuellen Systems abgeschätzt werden.

Der Anteil, mit dem die unterschiedlichen sensorischen Systeme zur Aufrechterhaltung des Gleichgewichts in einer spezifischen Situation beitragen, hängt von der Erfahrung (spezifischer Trainingszustand) und von der Art der Gleichgewichtsaufgabe ab. So wird z. B. das visuelle System bei statischen Gleichgewichtsübungen durch die Möglichkeit, die vertikale Ausrichtung des Körpers gut bestimmen zu können, einen größeren Beitrag leisten können als in dynamischen Situationen, bei denen durch Kopfbewegungen die visuelle Information beeinträchtigt ist. Gleichzeitig kann man in dynamischen Situationen von einem höheren propriozeptiven Beitrag ausgehen als dies für statische Situationen erforderlich ist (Paillard und Noe 2015).

Die Bedeutung, die ein sensorisches System für eine Gleichgewichtsaufgabe besitzt, kann sich, je

nachdem welcher Stellenwert diesem System während des Lernens oder im Training zukommt, verändern. In Sportarten, bei denen die Gleichgewichtskontrolle durch das Training automatisiert wird und nicht per se leistungsdeterminierend ist, kann sich beispielsweise der Einfluss des visuellen Systems auf die Gleichgewichtsleistung verringern. So zeigen Judoka bessere Leistungen in verschiedenen Gleichgewichtstests mit offenen und geschlossenen Augen im Vergleich zu Kontrollpersonen, während Tänzer nur mit offenen Augen eine bessere Leistung im Vergleich zu den Kontrollpersonen in diesen Tests zeigen (Perrin et al. 2002). Je stärker visuelle Information während des Lern- oder Trainingsprozesses implementiert wird, desto größer die Abhängigkeit von diesem sensorischen System und in der Folge die Leistungsminderung, sobald die visuelle Information nicht zur Verfügung steht. Dies gilt nicht nur im Spitzensport: Als praktisches Beispiel im Breitensport kann hier Skifahren bei schlechten Sichtverhältnissen angeführt werden. Gute Skifahrer\*innen kommen dabei besser zurecht als schlechtere Skifahrer\*innen und insbesondere die sogenannten „Schönwetterfahrer\*innen“, die bei guten Sichtverhältnissen gelernt haben, hauptsächlich visuelle Informationen zu nutzen, zeigen oft bei schlechten Sichtverhältnissen große Leistungseinbußen. Allerdings fehlen bisher weitgehend experimentelle Nachweise, die für eine strukturelle Veränderung der visuellen Sensorik durch sportliches Training oder eine verbesserte Okulomotorik sprechen. Sehr ähnlich verhält es sich für vestibuläre sensorische Informationen. Auch hier zeigen spezifisch trainierte Sportler\*innen (z. B. Turner\*innen) bessere Leistungen bei der Bestimmung der Kopfposition im Raum, aber auch hier fehlen Nachweise für Anpassungen im Bereich des vestibulären Systems selbst (Paillard 2017, S. 134–135). Vielmehr scheint die Integration der vestibulären Information in motorische Programme und insbesondere die kontextspezifische Gewichtung derselben trainierbar zu sein. Für die kutane Mechanosensorik der Fußsohle liegen ebenfalls keine eindeutigen Befunde vor, die auf eine verbesserte Sensorik durch Training schließen lassen. Bisher wurde allenfalls bei Sportler\*innen, die ihre Sportart barfuß ausüben (z. B. Turner\*innen) eine erhöhte taktile Sensitivität festgestellt. Allerdings konnten z. B. bei habituellen

Barfußläufer\*innen in Afrika keine Sensitivitätsunterschiede zu beschuhten Kontrollen festgestellt werden (Holowka et al. 2019). Der propriozeptiven Sensitivität, also der möglichst genauen Eigenwahrnehmung durch das propriozeptive System, die in der Regel durch Gelenkreproduktionstests oder Bewegungswahrnehmungsschwellen gemessen wird, scheint im Sport als individuelle Voraussetzung eine hohe Bedeutung zuzukommen. So korrelieren die propriozeptive Wahrnehmungsschwelle und die sportliche Leistungsstufe von Athlet\*innen verschiedener Sportarten. Gleichzeitig lässt sich aber z. B. für die propriozeptive Wahrnehmungsschwelle kein Zusammenhang mit der Lebenstrainingszeit der Athletinnen und Athleten feststellen (Han et al. 2015).

Um im nächsten Schritt eine adäquate motorische Antwort zu generieren, muss die sensorische Information in motorischen Zentren weiterprozessiert werden. Die Verarbeitung kann umfangreich in den sensorischen Systemen selbst, in kortikalen und subkortikalen Strukturen oder im einfachsten Fall nur spinal, also direkt im Rückenmark, erfolgen.

Für den einfachsten sensomotorischen Regelkreis auf spinaler Ebene, den Dehnreflex, wird für Gleichgewichtsaufgaben häufig der M. soleus untersucht, da er zum einen als sprunggelenkumgreifender Muskel direkt an der Kontrolle des Sprunggelenks beteiligt und zum anderen mithilfe elektrophysiologischer Methoden, insbesondere der H-Reflex-Methode, sehr gut zu untersuchen ist. Die Funktion des Regelkreises besteht in der Länglenkontrolle des Muskels. Wird der M. soleus plötzlich gedehnt, kommt es zu einer erhöhten Entladungsrate der Muskelspindeln in der gedehnten Muskulatur, die Aktionspotentiale werden direkt über eine Synapse (monosynaptisch) an die  $\alpha$ -Motoneuronen desselben Muskels (homonymer Muskel) übermittelt und lösen dort exzitatorische (erregende) postsynaptische Potentiale (EPSPs) aus, die zu einem Aktionspotential im efferenten Axon des alpha-Motoneurons führen. Dies löst eine Kontraktion in den innervierten Muskelfasern der motorischen Einheit aus und verkürzt den Muskel entgegen der Dehnung und somit kann im Idealfall die Ausgangslänge des Muskels wiederhergestellt werden und die Auslenkung des Körpers aus der Gleichgewichtslage wird kompensiert. Der Vollständigkeit halber

muss hier erwähnt werden, dass die messbare Reflexantwort im Oberflächenelektromyogramm des homonymen Muskels nicht ausschließlich aus monosynaptischen Beiträgen der Ia afferenten Terminale resultiert. Da die sensorische Information auch an eine Vielzahl von Interneuronen im Rückenmark und zudem an supraspinale Strukturen weitergeleitet wird, besteht die gemessene Muskelantwort (EMG-Signal) auch aus weiteren oligo- und polysynaptischen Beiträgen (Pierrot-Deseilligny und Mazevet 2000). Die Funktion von Dehnreflexen wurde im Hinblick auf die Standkontrolle insbesondere bei Perturbationen untersucht. Für nicht vorhersehbare Störungen des Gleichgewichts gewährleisten diese eine schnelle Reaktionsmöglichkeit. Allerdings fließen in die Antwort lediglich Informationen eines Rezeptortyps, in diesem Fall der Muskelspindel, ein und es resultiert eine quasi stereotype motorische Antwort. Diese einfache sensomotorische Kontrolle ist bei vorhersehbaren Störungen des Gleichgewichts oder bei komplexeren Gleichgewichtsaufgaben einer zwar langsameren, aber komplexeren Kontrolle unterlegen und wird daher in diesen Situationen gehemmt (Taube et al. 2008). Der zugrundeliegende Mechanismus ist als präsynaptische Hemmung bekannt und erlaubt es supraspinalen Nervenzellverbänden selektiv spinale Reflexbeiträge zu unterdrücken, um die motorische Kontrolle auf höhergelegene Strukturen zu verlagern.

Die Hemmung von Dehnreflexen wird nicht nur immer höher bei immer schwierigeren Gleichgewichtsaufgaben (Zehr 2002) oder bei erhöhten Anforderungen an die präzise Ausführung der Gleichgewichtsaufgabe (Llewellyn et al. 1990), sondern diese ist auch nach einem Gleichgewichtstraining nachzuweisen (Gruber et al. 2007). Die Hemmung der spinalen Reflexmotorik wurde oft damit begründet, dass es durch die Aktivierung der gelenkumgreifenden Muskulatur über Muskelspindelbeiträge zu unerwünschten Gelenkoscillationen kommen kann (Keller et al. 2012). Allerdings sind derartige Oszillationen bei den untersuchten Gleichgewichtsaufgaben bisher nicht nachgewiesen worden. Alternativ bietet sich folgendes Erklärungsmodell an: Die Kontrolle einer komplexen Gleichgewichtsaufgabe, basierend auf

der sensorischen Information nur eines Systems (hier des propriozeptiven Systems), ist generell einer Kontrolle basierend auf der Verarbeitung von Informationen mehrerer sensorischer Systeme unterlegen. Diese Annahme erklärt, warum spinale Beiträge bei komplexeren Gleichgewichtsaufgaben und nach einem Gleichgewichtstraining zugunsten von supraspinalen Beiträgen vermindert sind.

Diese Verarbeitung von Informationen unterschiedlicher sensorischer Systeme findet zwar auch in Nervenzellverbänden im Rückenmark statt, primär aber in supraspinalen Strukturen. Die Instanz, die direkt oberhalb des Rückenmarks angesiedelt ist, ist der Hirnstamm. Teile dieser Struktur erhalten direkt Informationen über absteigende Bahnen aus dem vestibulären, propriozeptiven und visuellen System und tragen dazu bei, kortikale motorische Befehle entsprechend der sensorischen Information zu modifizieren, bevor diese die motorischen Einheiten der Zielmuskulatur erreichen.

Auch das Kleinhirn und die Basalganglien erhalten Informationen aus verschiedenen sensorischen Systemen und nutzen diese Informationen dazu, motorische Befehle, die der Stabilisierung des Gleichgewichts dienen, an die aktuelle Situation anzupassen. Patienten mit Schädigung des Kleinhirns oder der Basalganglien sind deshalb oft nicht in der Lage motorische Befehle entsprechend anzupassen, wenn sich die Umgebungsbedingungen ändern. Eine weitere wichtige Funktion insbesondere des Kleinhirns ist die Möglichkeit, ein internes Vorwärtsmodell aufzubauen und durch Lernen zu verbessern (Morton und Bastian 2007). Experimentell ist es gelungen zu zeigen, dass Nervenzellverbände im Kleinhirn von Primaten Bewegungsabläufe kodieren, die in der Zukunft stattfinden und damit die Gelenkinematik voraussagen können. Je exakter diese Vorhersage durch das interne Vorwärtsmodell gelingt, desto genauer kann der motorische Befehl modifiziert werden. Im Idealfall entspricht die Vorhersage genau dem tatsächlich eintretenden Zustand. In diesem Fall könnte der motorische Befehl ohne Latenz zeitgenau durch die Kontraktion der entsprechenden Muskeln Drehmomente in den Gelenken erzeugen, die den destabilisie-

renden Drehmomenten entgegengerichtet sind. Das wäre der Fall einer perfekten Gleichgewichtskontrolle. Die Anpassung des Vorwärtsmodells für eine Gleichgewichtsaufgabe könnte damit der entscheidende Mechanismus für eine verbesserte Gleichgewichtskontrolle und Gleichgewichtsleistung nach dem Erlernen einer Gleichgewichtsaufgabe sein. Schon einen Tag nach dem Üben einer Gleichgewichtsaufgabe konnten Giboin et al. (Giboin et al. 2020) zeigen, dass das motorische Programm bereits kurz vor dem Beginn der eigentlichen Gleichgewichtsaufgabe moduliert war und diese Modulation konnte auch nach einer längeren Trainingsphase bestätigt werden (Giboin et al. 2019). In beiden Studien wurden die neuronalen Anpassungen explizit in der trainierten Gleichgewichtsaufgabe festgestellt – nicht jedoch für eine untrainierte Gleichgewichtsaufgabe. Diese aufgabenspezifischen neuronalen Anpassungen deuten darauf hin, dass es beim Erlernen einer Gleichgewichtsaufgabe zu Anpassungen insbesondere von Vorwärtsmodellen kommt. Da diese Vorwärtsmodelle spezifisch für die jeweilige motorische Aufgabe sind, lassen sich dadurch die beobachtbaren aufgabenspezifischen Anpassungen nach einem Gleichgewichtstraining auf Verhaltensebene (Giboin et al. 2015; Kümmel et al. 2016) sowie die beobachtbare Verlagerung der sensomotorischen Kontrolle auf subkortikale Bereiche (z. B. Kleinhirn) erklären (Taube et al. 2008). Tatsächlich spielen auch kortikale Areale und insbesondere der motorische Kortex (M1) eine Rolle bei Gleichgewichtsaufgaben (Taube et al. 2006, 2008). Allerdings nimmt diese Aktivität in der gemessenen Gleichgewichtsaufgabe nach einem Gleichgewichtstraining ebenso ab (Beck et al. 2007; Schubert et al. 2008) wie die schon diskutierte spinale Aktivität. Während allerdings zwischen spinalen Aktivitätsreduktionen und der Leistung in einer Gleichgewichtsaufgabe keine Zusammenhänge gefunden wurden, korrelierte die gemessene Abnahme der kortikalen Aktivität mit der Abnahme der COP (center of pressure) Bewegung während einer Gleichgewichtsaufgabe (Taube et al. 2007).

Die Bestandteile des sensomotorischen Systems, mit Ausnahme der Rezeptoren, zeigen damit eine

große Plastizität während sensomotorischer Lernvorgänge, die es erlaubt, die sensorischen Beiträge und die motorischen Programme an die Anforderungen der Gleichgewichtsaufgabe anzupassen und die Leistung spezifisch für diese Aufgabe zu verbessern.

---

## Literatur

- Angelaki, D. E., Shaikh, A. G., Green, A. M., & Dickman, J. D. (2004). Neurons compute internal models of the physical laws of motion. *Nature*, *430*, 560–564.
- Beck, S., Taube, W., Gruber, M., Amtage, F., Gollhofer, A., & Schubert, M. (2007). Task-specific changes in motor evoked potentials of lower limb muscles after different training interventions. *Brain Research*, *1179*, 51–60.
- Bosco, G., & Poppele, R. E. (1997). Representation of multiple kinematic parameters of the cat hindlimb in spinocerebellar activity. *Journal of Neurophysiology*, *78*, 1421–1432.
- Franklin, D. W., & Wolpert, D. M. (2011). Feedback modulation: A window into cortical function. *Current Biology: CB*, *21*, R924–R926.
- Giboin, L. S., Gruber, M., & Kramer, A. (2015). Task-specificity of balance training. *Human Movement Science*, *44*, 22–31.
- Giboin, L. S., Loewe, K., Hassa, T., Kramer, A., Dettmers, C., Spiteri, S., Gruber, M., & Schoenfeld, M. A. (2019). Cortical, subcortical and spinal neural correlates of slackline training-induced balance performance improvements. *NeuroImage*, *202*, 116061.
- Giboin, L. S., Tokuno, C., Kramer, A., Henry, M., & Gruber, M. (2020). Motor learning induces time-dependent plasticity that is observable at the spinal cord level. *The Journal of Physiology*, *598*, 1943–1963.
- Gruber, M., Taube, W., Gollhofer, A., Beck, S., Amtage, F., & Schubert, M. (2007). Training-specific adaptations of H- and stretch reflexes in human soleus muscle. *Journal of Motor Behavior*, *39*, 68–78.
- Han, J., Waddington, G., Anson, J., & Adams, R. (2015). Level of competitive success achieved by elite athletes and multi-joint proprioceptive ability. *Journal of Science and Medicine in Sport/Sports Medicine Australia*, *18*, 77–81.
- Holowka, N. B., Wynands, B., Drechsel, T. J., Yegian, A. K., Tobolsky, V. A., Okutoyi, P., Mang'eni Ojiambo, R., Haile, D. W., Sigei, T. K., Zippenfennig, C., Milani, T. L., & Lieberman, D. E. (2019). Foot callus thickness does not trade off protection for tactile sensitivity during walking. *Nature*, *571*, 261–264.
- Horak, F. B., Wrisley, D. M., & Frank, J. (2009). The Balance Evaluation Systems Test (BESTest) to differentiate balance deficits. *Physical Therapy*, *89*, 484–498.
- Keller, M., Pfusterschmied, J., Buchecker, M., Müller, E., & Taube, W. (2012). Improved postural control after

- slackline training is accompanied by reduced H-reflexes. *Scandinavian Journal of Medicine & Science in Sports*, 22, 471–477.
- Kümmel, J., Kramer, A., Giboin, L. S., & Gruber, M. (2016). Specificity of balance training in healthy individuals: A systematic review and meta-analysis. *Sports Medicine*, 46, 1261–1271.
- Lemon, R. N., Kirkwood, P. A., Maier, M. A., Nakajima, K., & Nathan, P. (2004). Direct and indirect pathways for corticospinal control of upper limb motoneurons in the primate. *Progress in Brain Research*, 143, 263–279.
- Llewellyn, M., Yang, J. F., & Prochazka, A. (1990). Human H-reflexes are smaller in difficult beam walking than in normal treadmill walking. *Experimental Brain Research. Experimentelle Hirnforschung. Experimentation Cerebrale*, 83, 22–28.
- Massion, J. (1994). Postural control system. *Current Opinion in Neurobiology*, 4, 877–887.
- Mergner, T. (2004). Meta level concept versus classic reflex concept for the control of posture and movement. *Archives Italiennes de Biologie*, 142, 175–198.
- Miall, R. C., Christensen, L. O., Cain, O., & Stanley, J. (2007). Disruption of state estimation in the human lateral cerebellum. *PLoS Biology*, 5, e316.
- Morton, S. M., & Bastian, A. J. (2007). Mechanisms of cerebellar gait ataxia. *Cerebellum*, 6, 79–86.
- Paillard, T. (2017). Plasticity of the postural function to sport and/or motor experience. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 72, 129–152.
- Paillard, T., & Noe, F. (2015). Techniques and methods for testing the postural function in healthy and pathological subjects. *BioMed Research International*, 2015, 891390.
- Perrin, P., Deviterne, D., Hugel, F., & Perrot, C. (2002). Judo, better than dance, develops sensorimotor adaptabilities involved in balance control. *Gait & Posture*, 15, 187–194.
- Petersen, T. H., Willerslev-Olsen, M., Conway, B. A., & Nielsen, J. B. (2012). The motor cortex drives the muscles during walking in human subjects. *The Journal of Physiology*, 590, 2443–2452.
- Pierrot-Deseilligny, E., & Mazevet, D. (2000). The monosynaptic reflex: A tool to investigate motor control in humans. Interest and limits. *Neurophysiologie Clinique*, 30, 67–80.
- Schubert, M., Beck, S., Taube, W., Amtage, F., Faist, M., & Gruber, M. (2008). Balance training and ballistic strength training are associated with task-specific corticospinal adaptations. *The European Journal of Neuroscience*, 27, 2007–2018.
- Shadmehr, R., Smith, M. A., & Krakauer, J. W. (2010). Error correction, sensory prediction, and adaptation in motor control. *Annual Review of Neuroscience*, 33, 89–108.
- Taube, W., & Gollhofer, A. (2012). Postural control and balance training. In A. Gollhofer, W. Taube & J. Nielsen (Hrsg.), *Routledge handbook of motor control and motor learning* (S. 252–280). Abingdon/Oxon/New York: Routledge.
- Taube, W., Schubert, M., Gruber, M., Beck, S., Faist, M., & Gollhofer, A. (2006). Direct corticospinal pathways contribute to neuromuscular control of perturbed stance. *Journal of Applied Physiology*, 101, 420–429.
- Taube, W., Gruber, M., Beck, S., Faist, M., Gollhofer, A., & Schubert, M. (2007). Cortical and spinal adaptations induced by balance training: Correlation between stance stability and corticospinal activation. *Acta Physiologica (Oxford, England)*, 189, 347–358.
- Taube, W., Gruber, M., & Gollhofer, A. (2008). Spinal and supraspinal adaptations associated with balance training and their functional relevance. *Acta Physiologica (Oxford, England)*, 193, 101–116.
- Zehr, E. P. (2002). Considerations for use of the Hoffmann reflex in exercise studies. *European Journal of Applied Physiology*, 86, 455–468.
- Zehr, E. P., & Duysens, J. (2004). Regulation of arm and leg movement during human locomotion. *The Neuroscientist*, 10, 347–361.