

Neurophysiologie des peripheren Nervensystems

Hintergründe zur Elektromyographie

Das Neuron als Grundbaustein des Nervensystems



Abb. 1-1. Schematische Umrißzeichnung eines Neurons mit Benennung der verschiedenen Zellabschnitte. Der Maßstab soll einen Anhalt für Größenverhältnisse geben (aus Schmidt, 1974)

Das Neuron als Grundbaustein des Nervensystems

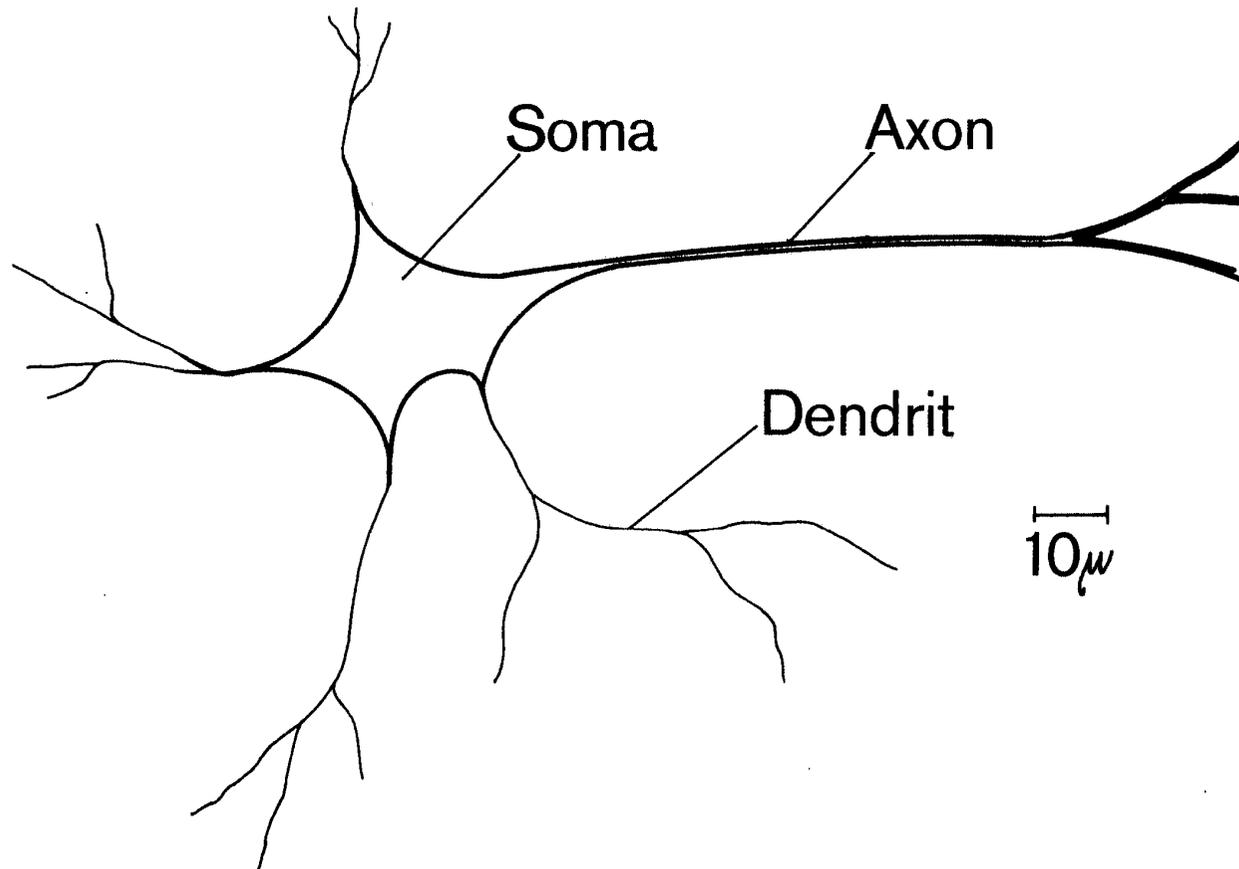


Abb. 1-1. Schematische Umrißzeichnung eines Neurons mit Benennung der verschiedenen Zellabschnitte. Der Maßstab soll einen Anhalt für Größenverhältnisse geben (aus Schmidt, 1974)

Neurone verbinden sich miteinander (**Synapsen**) aber auch mit Muskeln

Axon - Dendriten

aber auch

Axon - Soma

Axon - Muskel

Verbindung nicht elektrisch sondern chemisch
(Transmittersubstanzen)

Elektrische Aktivität im Neuron

Das Neuron (die Zelle) wird durch eine Membran von der “Außenwelt” getrennt.

Über diese Membran (zwischen dem Inneren der Zelle und der Außenwelt) besteht normalerweise eine **Potentialdifferenz**.

Neuron im Ruhezustand: ca. -70mV

(d.h. das Innere des Neurons ist negativ relativ zur Außenwelt)

Wenn die Spannung im Neuron ansteigt, und einen kritischen Schwellwert von ca. -50mV erreicht, dann "feuert" das Neuron: Die Spannung steigt sehr schnell auf ca. $+30\text{mV}$ an. Diese kurze Spannungspitze (Dauer ca. 1ms) wird als ***Aktionspotential*** bezeichnet.

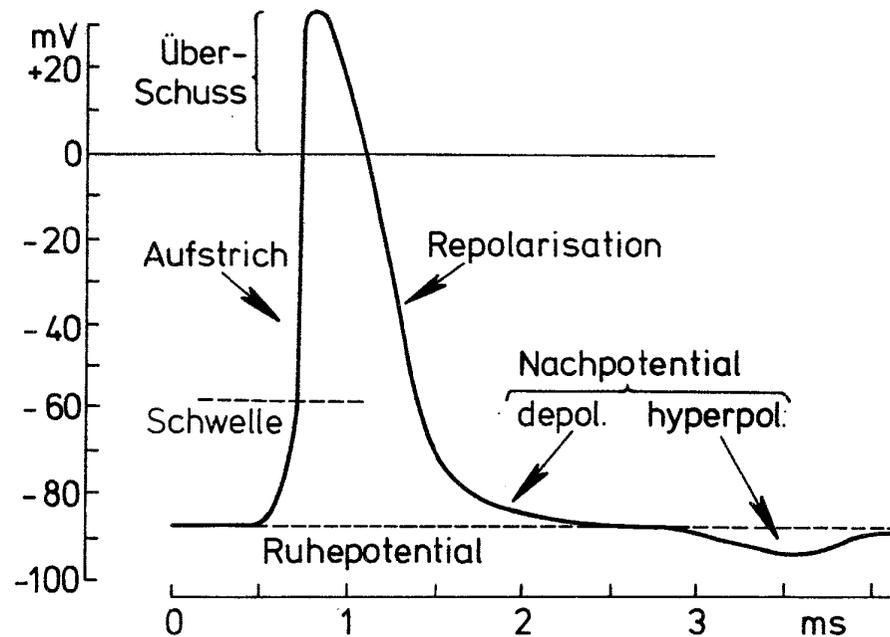


Abb. 2-11. Phasen des Aktionspotentials. Schematische Zeichnung des Zeitverlaufes eines Nervenaktionspotentials wie in Abb. 2-10. Die eingetragenen Bezeichnungen der verschiedenen Phasen des Aktionspotentials sind im Text näher besprochen

aus Schmidt, 1974

Alles oder nichts Prinzip:

Ein Neuron kann nicht ein bisschen feuern, oder bei besonders starkem Reiz eine Spannung von 100mV statt 30mV erreichen.

Wie wird ein Neuron überschwellig?

Durch die Summe der erregenden oder hemmenden Einflüsse, die an den Synapsen auf das Neuron einwirken.

Jedes feuernde Neuron bewirkt im nachgeschalteten Neuron ein post-synaptisches Potential - entweder exzitatorisch (positiv) oder inhibitorisch (negativ). Die einzelnen postsynaptischen Potentiale haben eine Dauer von einigen Millisekunden und sind in der Regel deutlich unterschwellig.

Es bedarf also der Erregung über mehrere Synapsen damit das Neuron überschwellig wird und feuert.

Ein typisches Motoneuron weist ca. 6000 synaptische Verbindungen mit weiteren Neuronen auf.

Das gerade gesagte gilt für die Verbindung Neuron-Neuron (Axon-Dendriten, Axon-Soma)

Etwas vorgreifend:

Bei der Verbindung Neuron (Axon) - Muskel haben wir es auch mit postsynaptischen Potentialen zu tun.

Die Situation ist insgesamt einfacher:

Die postsynaptischen Potentiale sind i.d.R. überschwellig

d.h. ein feuerndes Neuron löst ein Aktionspotential in den mit ihm verbundenen Muskelfasern aus

Eine Muskelfaser enthält "Befehle" von nur einem Neuron.

Wie schnell kann ein Neuron feuern?

Wenn ein Neuron feuert, ist es während etwa 2ms nicht in der Lage erneut zu feuern (absolute Refraktärzeit)

d.h egal wie groß der exzitatorische Reiz ist, wird kein weiteres Aktionspotential ausgelöst.

Für weitere 2-3ms bleibt die Schwelle erhöht (relative Refraktärzeit).
d.h erst nach insgesamt ca. 5ms stellt sich die normale Erregbarkeit wieder ein.

(näheres Schmidt Abb. 2-17)

====> maximale Feuerungsrate

> 500Hz physiologisch nicht möglich

typische maximale Feuerungsraten deutlich niedriger

Relevant weiter unten: Wie regelt man unterschiedlich starke Muskelkontraktionen?

Wie schnell breiten sich Aktionspotentiale aus?

====> wie breiten sich Aktionspotentiale überhaupt entlang des Axons aus?

Wie bei den Synapsen, keine rein elektrische Verbindung.

Von einem ausgelösten Aktionspotential breitet sich zwar Strom aus. Dieser muss aber dafür sorgen, dass die Bedingung für ein Aktionspotential an der benachbarten Stelle entlang des Axons erfüllt wird.

Wir lassen hier die eigentlichen chemischen Prozesse bei den Aktionspotentialen außen vor - Änderung der Membrandurchlässigkeit, Austausch von Ionen u.v.a.m. (vgl. Birbaumer, Kap. 2, Schmidt)

Als Analogie ist eine Zündschnur treffender als eine elektrische Leitung.

Leitungsgeschwindigkeiten liegen zwischen ca. 1m/s und 100m/s
(s. Schmidt p.68, Birbaumer Tabelle 2.1)
d.h Größenordnungen langsamer als elektrische Leitungen
sogar langsamer als Schallgeschwindigkeit!

Die Geschwindigkeit hängt v.a von zwei Eigenschaften ab:

- 1) Faserdurchmesser: dick = schnell, dünn = langsam
- 2) markhaltige Fasern: schnell

====> saltatorische Erregungsleitung (s. Schmidt p.66)

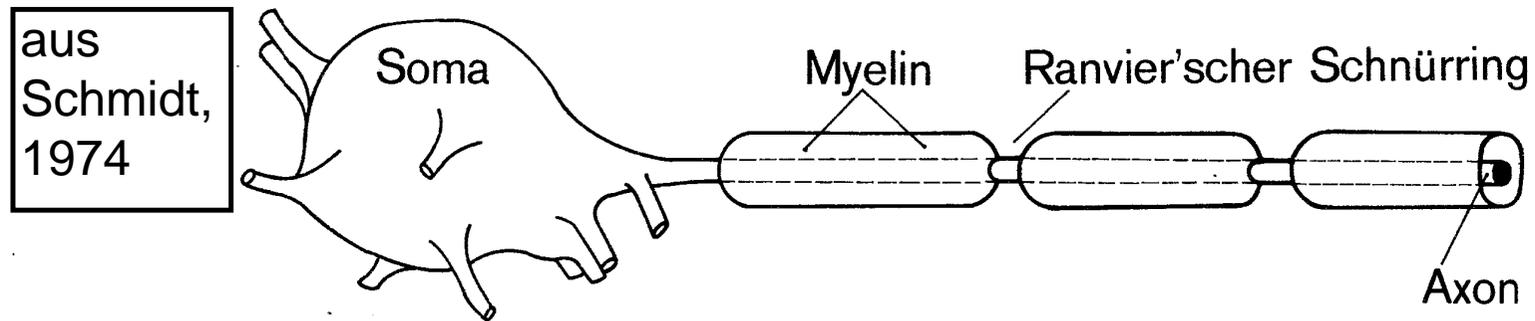


Abb. 1-6. Schematische 3dimensionale Darstellung eines Neurons mit einer markhaltigen Nervenfaser. Die Dendriten sind abgeschnitten. Die Markscheide aus Myelin ist in regelmäßigen Abständen von Ranvierschen Schnürringen unterbrochen

Die Erregung “hupft” von einem Schürring zum nächsten
(= Ausbreitung sehr schnell in den myelinisierten Bereichen)

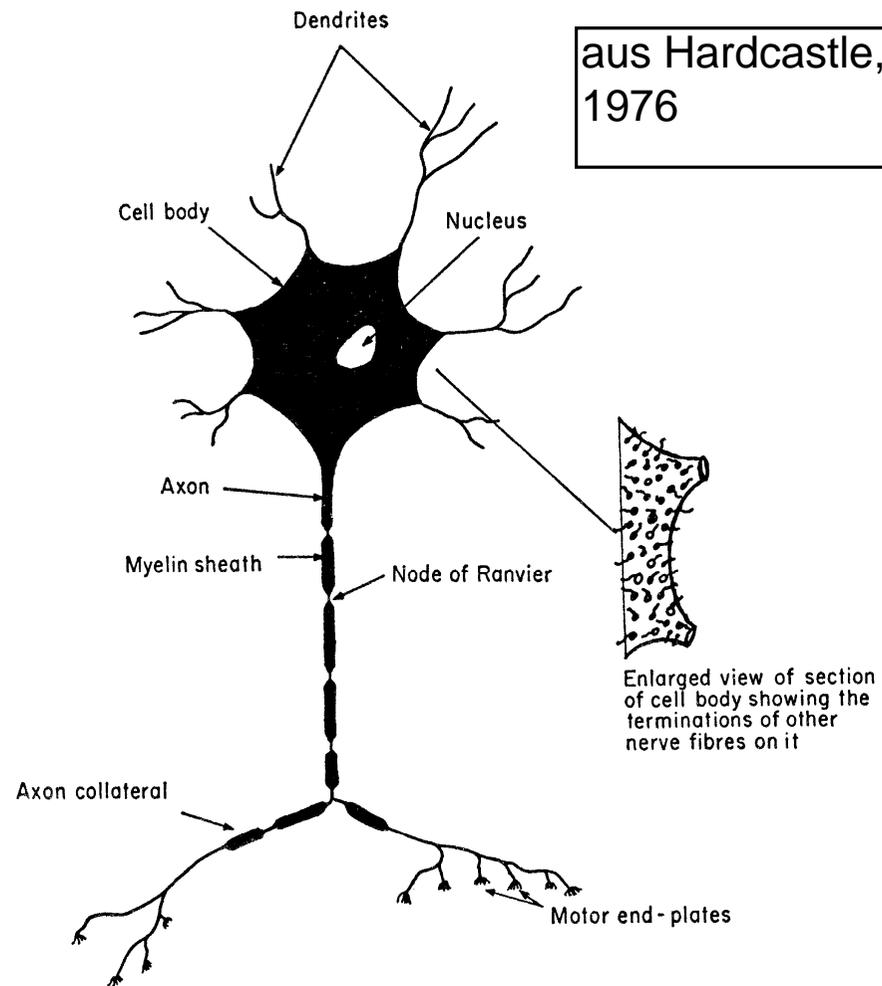


Fig. 2 A typical motoneurone showing some of the main functional parts (after Cunningham, 1972, p. 587).

Bei der Sprechmuskulatur i.d.R. schnelle Fasern.

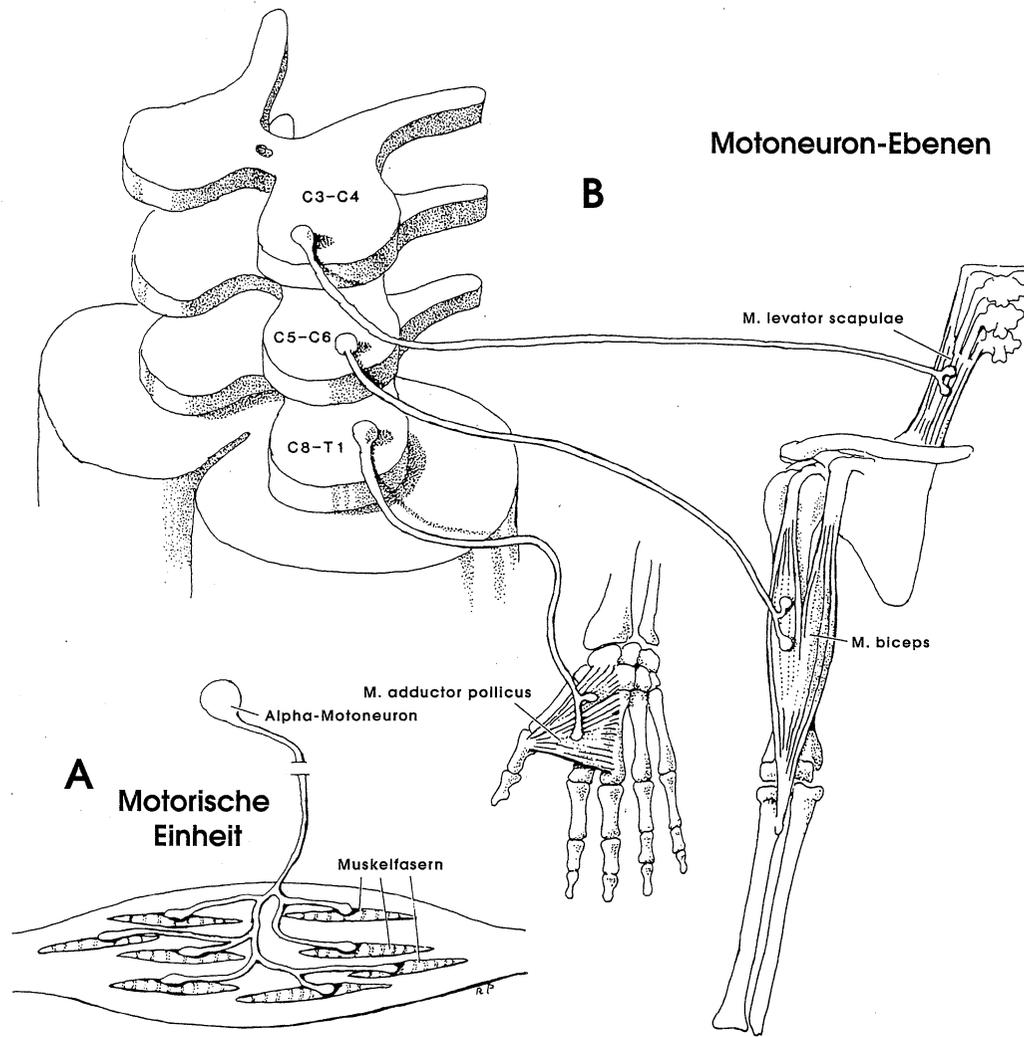
Auch bei der für das Sprechen relevanten afferenten (sensorischen) Information v.a schnelle Fasern

Das untere Motoneuron

Zentrales Nervensystem = Gehirn + Rückenmark

Peripheräres Nervensystem:

Verbindung vom Rückenmark zu den Muskeln (motorisch)
von Rezeptoren zum Rückenmark (sensorisch)



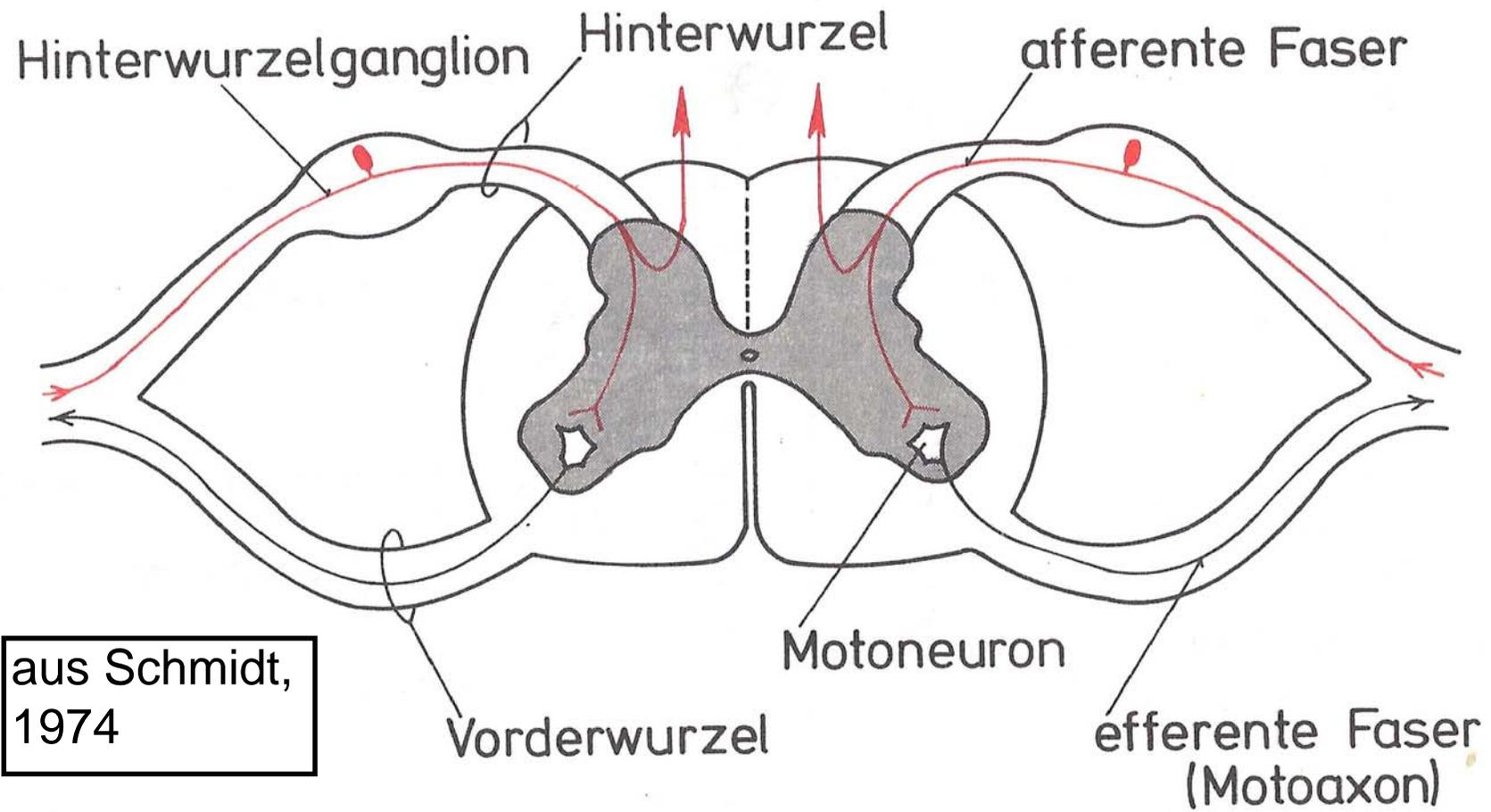


Abb. 1-11. Schematischer Querschnitt durch das Rückenmark in Höhe einer Wurzeintrittszone

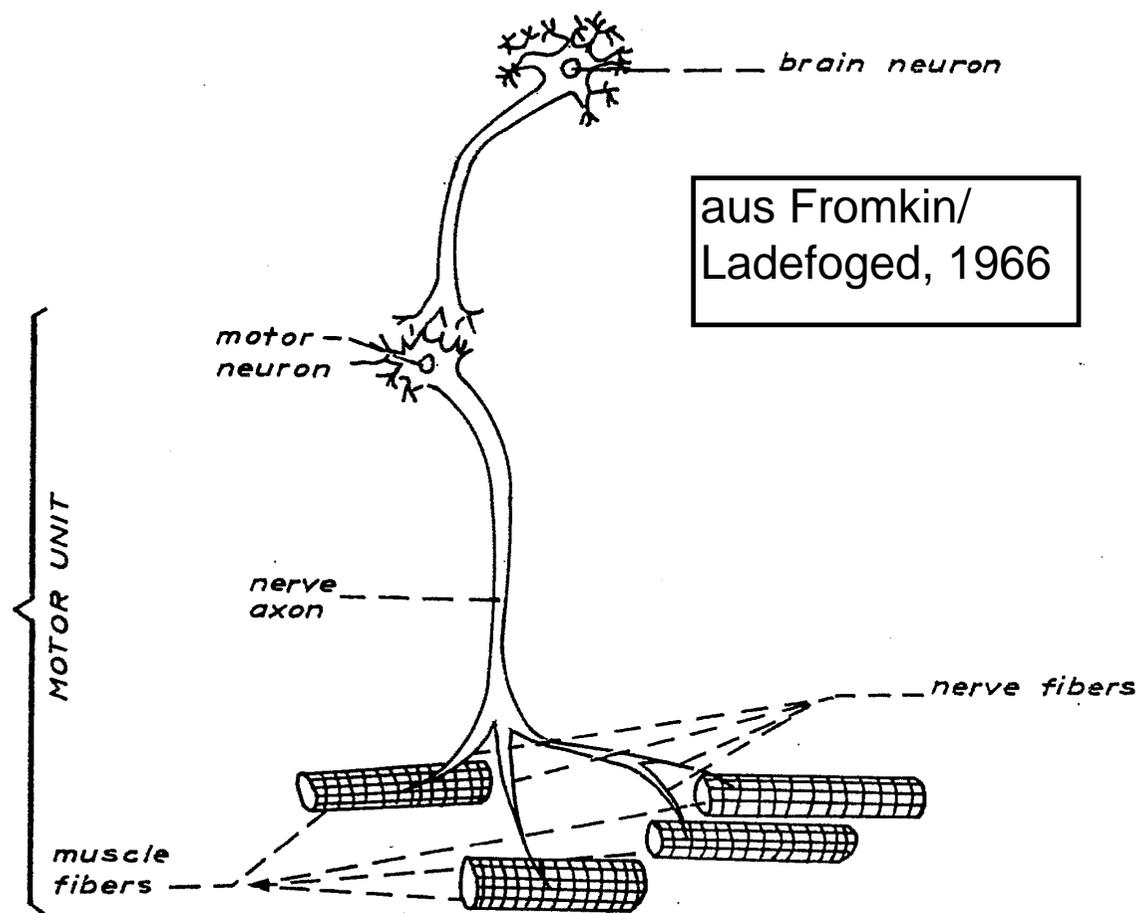


Fig. 1. Schematic diagram of a motor unit.

Die Sprechmuskulatur wird von den sog. Cranialnerven versorgt. Hier liegen die Zellkerne der Motoneurone nicht im Rückenmark sondern in speziellen Kerngebieten des Hirnstamms.

Das Grundprinzip bleibt aber gleich.

(Abb. 2.13, Birbaumer, 2006)

Wichtiger Begriff: **motorische Einheit** (*motor unit*):

besteht aus einem Motoneuron und sämtlichen von ihm innervierten Muskelfasern.

Die Verbindung von Motoneuron zu Muskelfasern:

Auch eine synaptische Verbindung, zwar einer besonderen Art aber auch hier gilt:

chemisch, nicht elektrisch

postsynaptisch wird ein Aktionspotential ausgelöst

= *muscle action potential* ('MAP')

Dieses breitet sich in den Muskelfasern aus, und wird von der Kontraktion des Muskels begleitet

Diese MAPs bilden die Grundlage der Elektromyographie

alles oder nichts

Mal größere, mal kleinere Aktionspotentiale gibt es nicht.

Wenn ein Motoneuron feuert, dann werden immer alle mit ihm verbundenen Muskelfasern aktiviert.

Unterschiede zu Neuron-Neuron-Verbindungen:

Eine Muskelfaser verbindet sich synaptisch mit einem einzigen Neuron

Muskelaktionspotentiale sind deutlich länger als Nervenaktionspotentiale:

typische Muskeln ca. 10ms statt 1ms

spezielle Muskeln wie Herz ev. noch erheblich länger

Wie wird die Kontraktionsstärke eines Muskels geregelt?

Zur Erinnerung: über die **Amplitude** des Aktionspotentials nicht möglich

1) über die Feuerungsrate

Wichtig aber auch begrenzt: Wegen der mechanischen Trägheit des Muskelgewebes sättigt sich die maximale Kraftentwicklung einer einzelnen Muskelfaser bei Feuerungsraten von ca. 50Hz (d.h deutlich unterhalb der für ein Motoneuron physiologisch maximal möglichen Feuerungsrate)

2) über die Anzahl der aktivierten motorischen Einheiten (*recruitment*)

Hier kommt ein weiteres wichtiges Grundprinzip ins Spiel:
Muskeln für die Feinmotorik (Finger, Sprechbewegungen,
Augen) haben **kleine** motorische Einheiten

= wenig Muskelfasern pro Motoneuron

wenig: Größenordnung 10-100

viel: über 1000 (z.B bei großen Muskeln der Gliedmaßen)

Weiteres mögliches Prinzip (*size principle*):

Jeder Muskel weist unterschiedlich große motorische Einheiten auf. Um eine fein abgestufte Kraftentwicklung zu ermöglichen, werden zuerst kleine Einheiten rekrutiert, die größeren Einheiten erst wenn größere Kräfte erforderlich sind.

Weitere Anmerkungen zur Elektromyographie

Elektroden:

In der Phonetik entweder hooked-wire Elektroden oder kleine Oberflächenelektroden.

Vor- und Nachteile:

hooked-wire

- + Ableitung von tieferliegenden, schwer zugänglichen Muskeln
- + Gute Selektivität
- Anbringung schwierig (hypodermische Nadel, örtliche Betäubung)

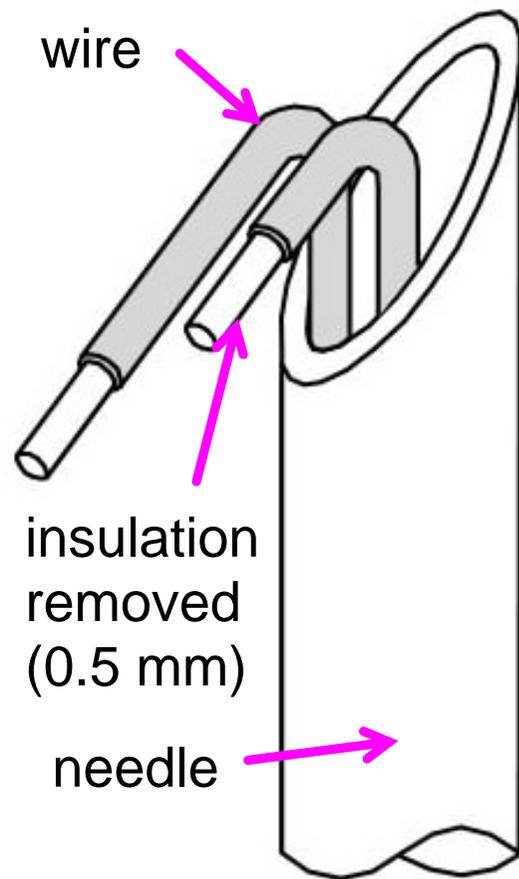


Fig. 4.2: Design of hooked-wire electrodes (sketch kindly provided by Kiyoshi Honda)



Fig. 4.3: Use of needle to insert hooked-wire electrodes into a laryngeal muscle (neck of Christian Kroos, hands of Kiyoshi Honda)

aus Hoole, 2006

Oberflächenelektroden

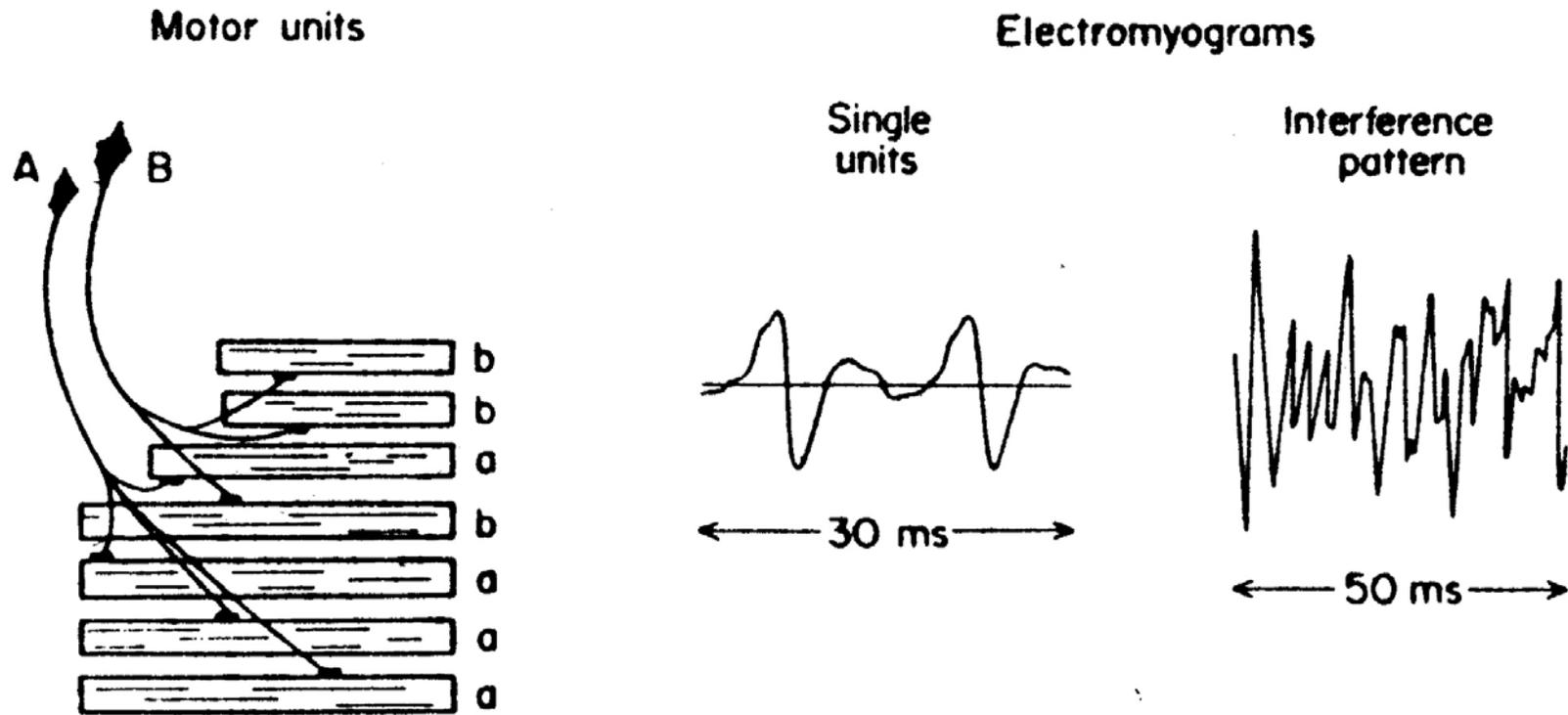
- + einfache Handhabung
- nur möglich bei Oberflächenmuskulatur
gutes Beispiel: Orbicularis Oris
- eingeschränkte Selektivität. d.h bei komplizierter Muskelanordnung Übersprechen durch benachbarte Muskeln schwer zu vermeiden.

Das elektromyographische Signal:

Bei hooked-wire Ableitungen und bei niedrigen Feuerungsraten ist es grundsätzlich möglich, die Muskelpotentiale einzelner motorischer Einheiten zu verfolgen.

Ansonsten besteht das Signal bei höherem Aktivationsgrad und bei Oberflächenelektroden immer aus einem Gemisch aus der Aktivität mehrerer motorischer Einheiten (mit jeweils unterschiedlichen Amplituden wegen unterschiedlicher Entfernung von den Elektroden)

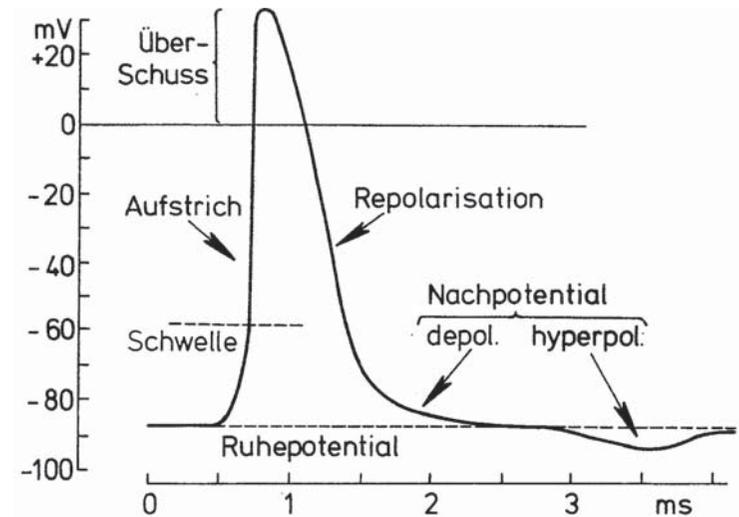
====> ***Interferenzmuster***



Schematic illustration of; left, motor units; center, the muscle action potential of a single motor unit; right, an interference pattern.

Fig. 1 aus MacNeilage, 1973

Unser Grundschema für ein Aktionspotential wurde *intracellulär* mit noch spezielleren Elektroden gemessen:



Hooked-wire-Ableitungen (und Oberflächenenelektroden erst recht) messen grundsätzlich *extracellulär*.

Deswegen zeigen die Aktionspotenziale eine andere Kurvenform und vor allem eine viel niedrigere Amplitude als im Grundschema: Amplitude in EMG-Messungen oft deutlich unter 1mV.

Stellenwert der EMG in der Phonetik

Direkter Bezug zur Ansteuerung der Sprechmuskulatur durch das ZNS.

Deswegen EMG für folgende wichtige Trennung oft unbedingt erforderlich:

Welche Artikulationsbewegungen (und ihre akustischen Konsequenzen) werden vom Sprecher direkt geplant?

Welche entstehen als passive mechanische Begleiterscheinung anderer Bewegungen?

Beispiel 'intrinsic pitch' bei Vokalen (Hoole & Honda, 2011)

Bei hohen Vokalen oft etwas höhere Grundfrequenz als bei tiefen Vokalen

Direkt gesteuert über die laryngeale Muskulatur?

Oder passive Auswirkung von Zungenbewegungen auf den Zustand der Stimmbänder?

(Oder beides?)

Sensorische Information über den Muskelzustand

Die Muskelspindel

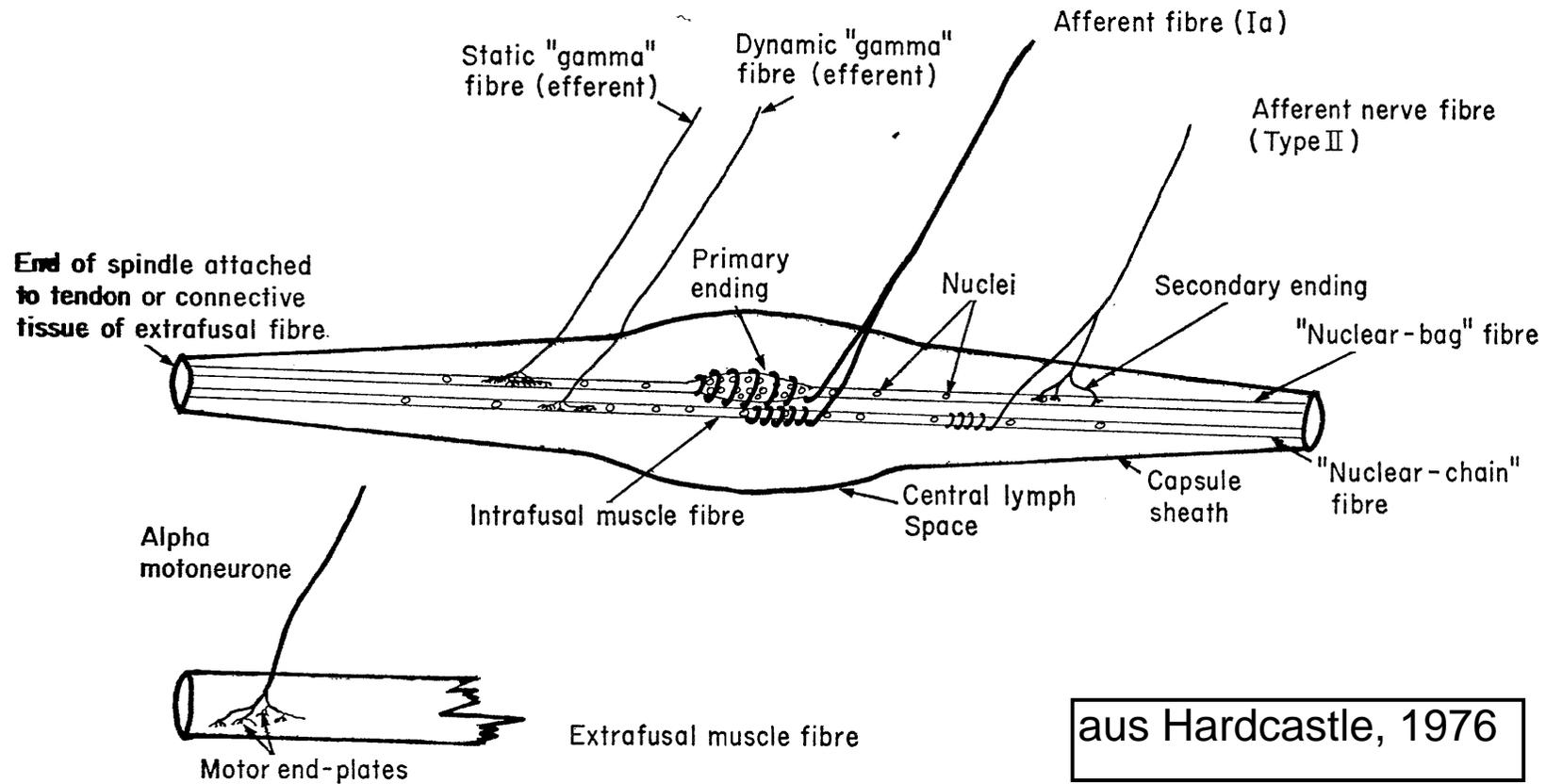


Fig. 5 Parts of a typical muscle spindle (after Boyd, 1962).

aus Hardcastle, 1976

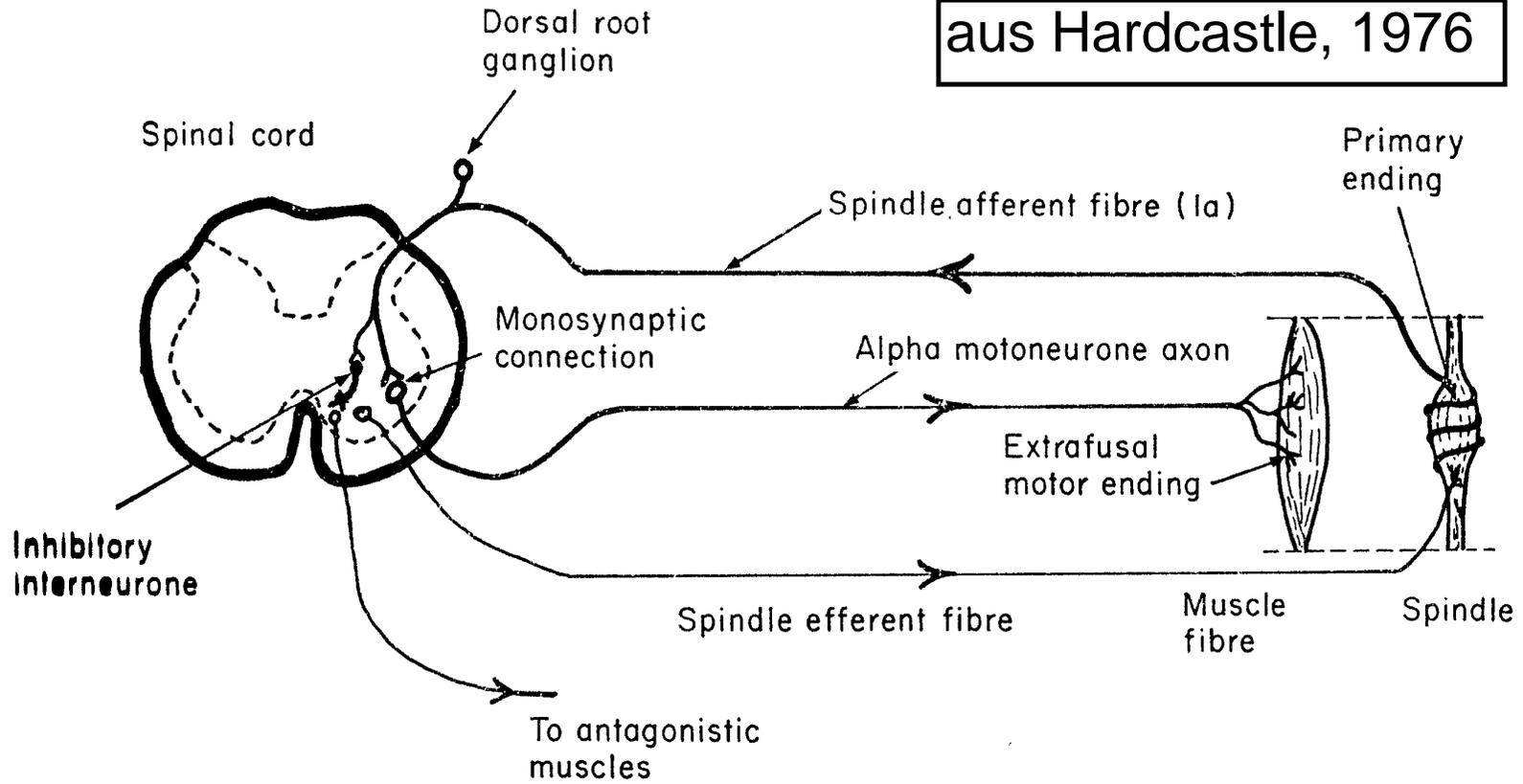


Fig. 6 A basic stretch reflex loop showing the monosynaptic connection between the type Ia afferent fibre from the spindle and the alpha motoneurone to the extrafusal muscle fibre.

Näheres zu Muskelspindeln in Hardcastle (1976) pp. 17-23; Schmdt (1974) pp. 114-122 und 161-170; Poritsky & Freeman (2005) pp. 36-37; Raphael et al. (2003), pp. 171-174.

Literatur

- Schmidt, R.F. (hrsg.), 1974, Grundriß der Neurophysiologie, Heidelberger Taschenbücher Band 96, Basitext Medizin. Signatur: VII S^{Ami} 22,2
- Hardcastle, W. (1976), Physiology of Speech Production, Signatur: VII Har 26,1
- MacNeilage, P. (1973), Prelimiaries to the study of single motor unit activity in speech musculature, J. Phonetics 1, 55-71
- Poritsky, R. & Freeman, B. (2005). Malbuch der Neuroanatomie. Urban & Fischer
- Gentil, M. (1990) Organization of the articulatory system: peripheral mechanisms and central control. In Hardcastle & Marchal (eds.) Speech production and speech modelling. Kluwer, pp. 1-22
- Raphael, L., Borden, G., Harris, K. (4th edition, 2003) Speech Science Primer, pp. 58-62 and 171-174
- Hoole, P. & Honda, K. (2011). Automaticity vs. feature-enhancement in the control of segmental F0. In: N. Clements and R. Ridouane (eds.) Where do phonological features come from? Cognitive, physical and developmental bases of distinctive speech categories. John Benjamins (Series . Language Faculty and Beyond (LFAB): Internal and External Variation in Linguistics), pp.131-171