

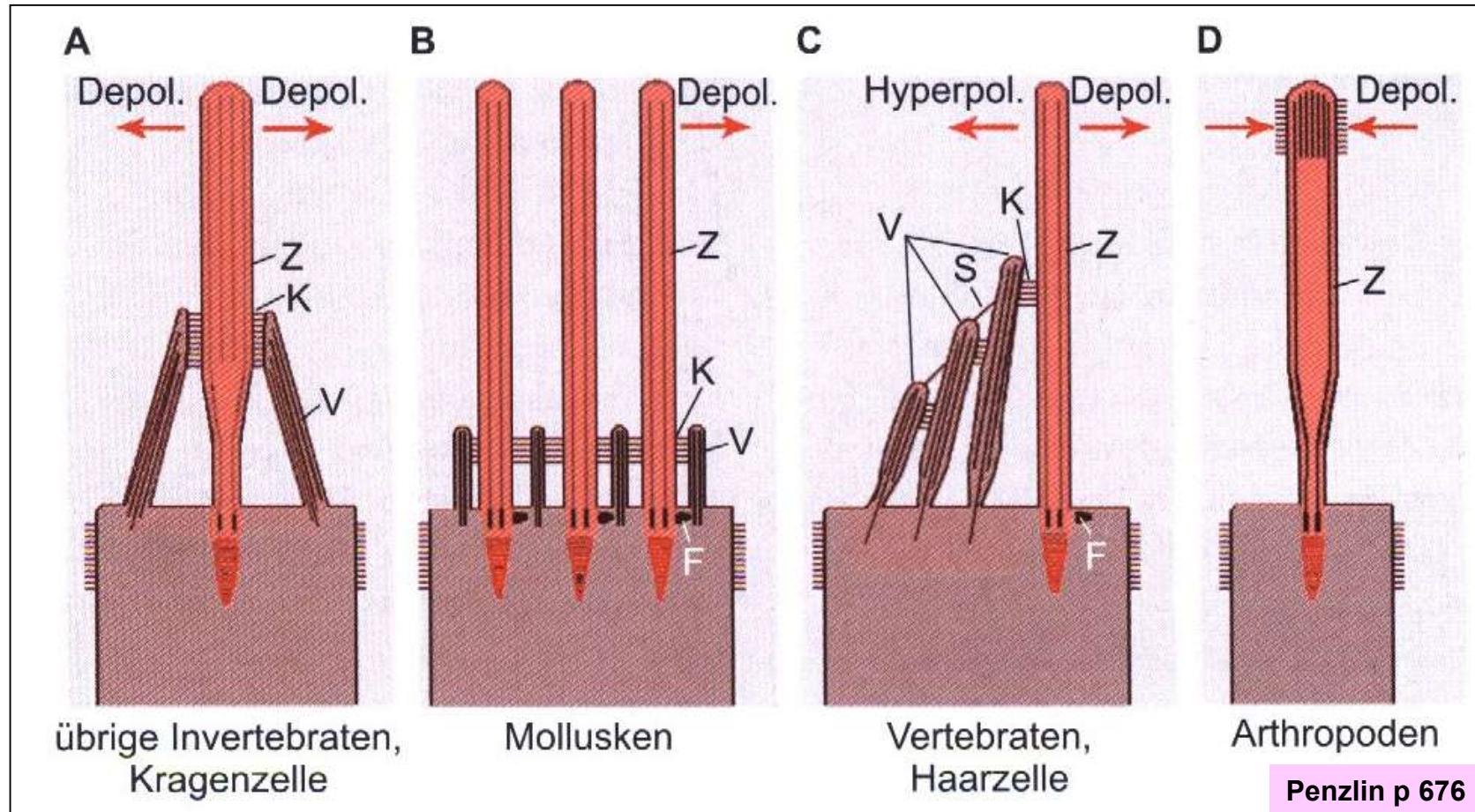
Neuro- und Sinnesphysiologie für Kognitionswissenschaftler

IX Akustischer Sinn



H. Mallot, Inst. Neurobiologie, FB Biologie, Univ. Tübingen, WS2021/22

Epitheliale Mechanorezeptoren



Z: Cilium

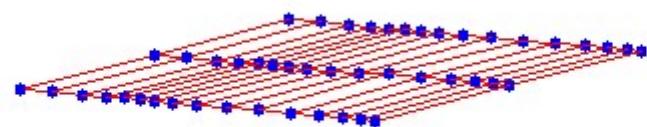
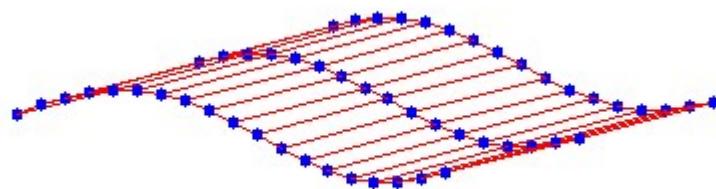
V: Stereovilli

K: Konnektoren

S: Spitzenfilament

F: Basalfuß (asym. Anhängsel des Basalkörpers)

Longitudinal- und Transversalwellen



Animation:
<https://de.wikipedia.org/wiki/Transversalwelle>

Transversalwelle:

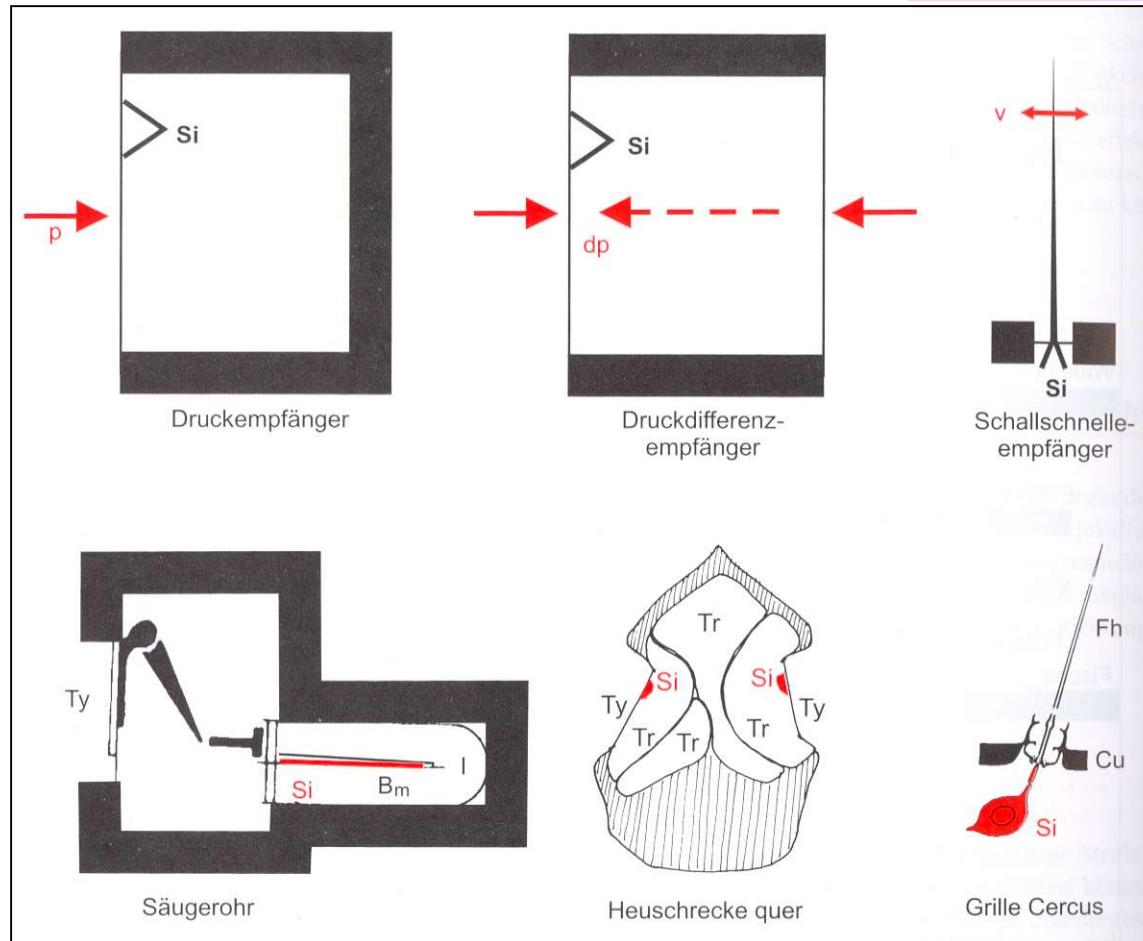
Schwingungsrichtung quer zur Ausbreitungsrichtung. ZB.
Oberflächenwelle auf (seichtem)
Wasser, Membranschwingung,
elektromagnetische Wellen,
Schwindung einer Saite

Longitudinalwelle: Schwingung in
Richtung der Ausbreitung.
Z.B. Schall, seismische P-Wellen

Wasserwellen auf tiefem Wasser sind
Mischformen, bei denen sich die Wasser-
teilchen auf Spiralbahnen bewegen, mit
einem Netto-Massentransport in Aus-
breitungsrichtung der Welle.

Schall und Schallsensoren

Penzlin p 712



- Schall ist Longitudinalwelle (schwingt in Ausbreitungsrichtung)
- Schallschnelle: Bewegung der Luftmoleküle
- Schalldruck: resultierende Dichteschwankungen (hohe Schallschnelle entspricht hohem Druckgradienten)

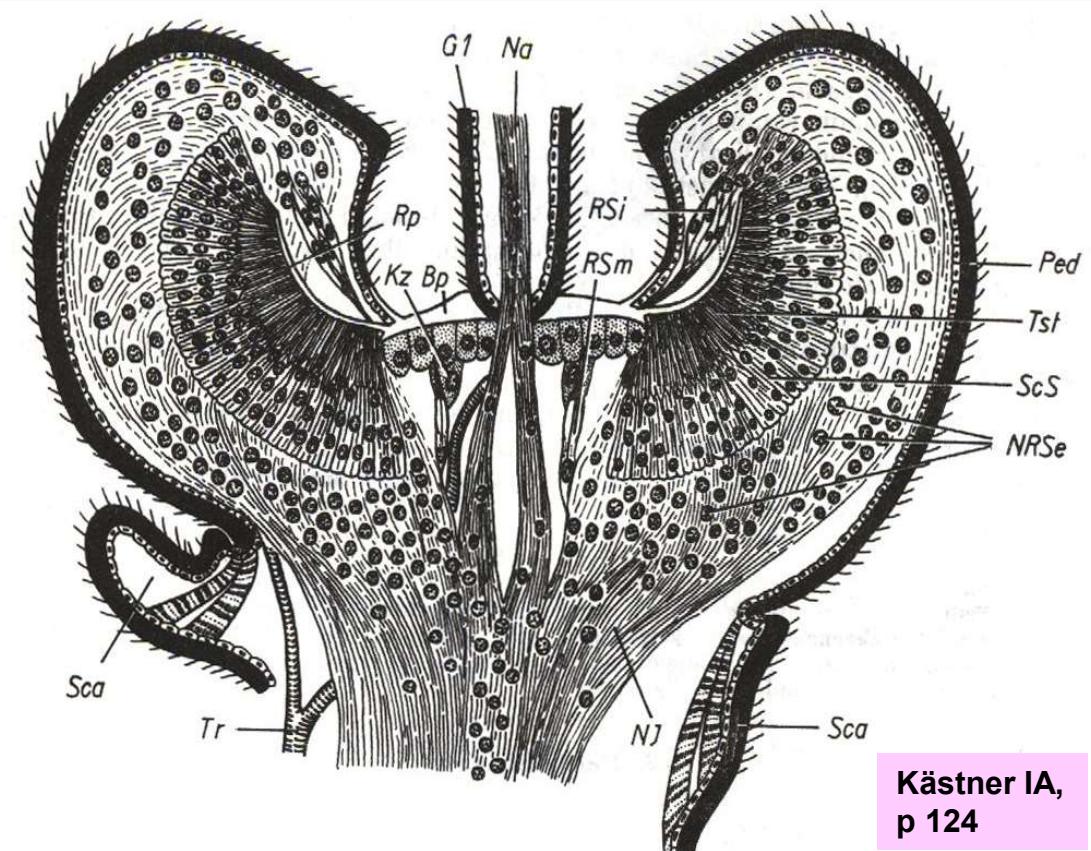
Johnstonsches Organ im Pedicellus der Antenne von Stechmücken



Aedes aegypti
wikimedia.org



Culex pipiens www.deviantart.com



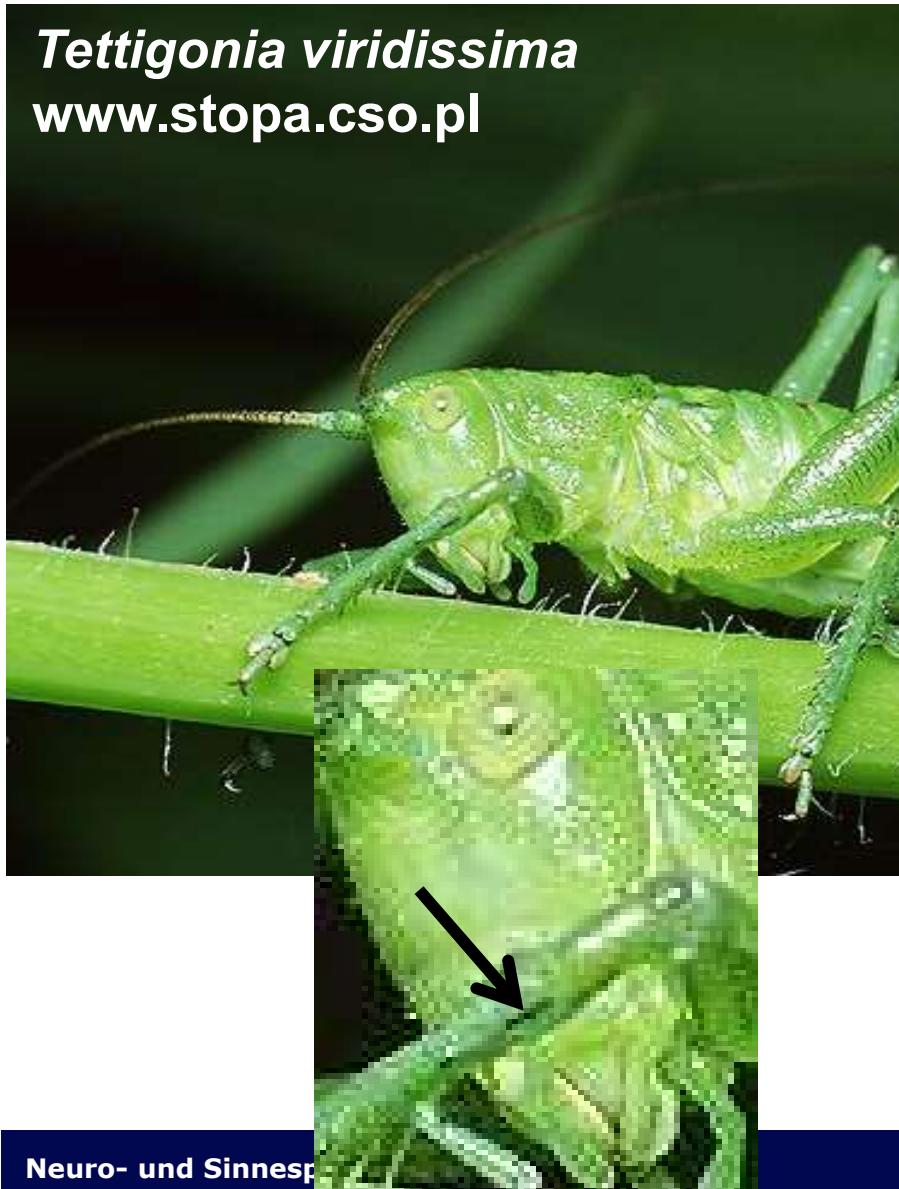
Kästner IA,
p 124

Abb. E10.12. *Aedes aegypti* LINNAEUS. Männchen. Längsschnitt durch den Pedicellus der Antenne mit dem Johnstonschen Organ. Nach RISLER, verändert aus SEIFERT, Entomologisches Praktikum. Durchmesser etwa 0,2 mm. **Bp** Basalplatte des Gelenkes, mit dem die Geißel inseriert; **G 1** 1. Geißelglied; **Kz** Kappenzelle eines Scolopidium des mittleren Ringes; **Na** Antennennerv; **NJ** Nerv des Johnstonschen Organs; **NRSe** Kerne der Sinneszellen des äußeren Ringes, der aus sehr vielen, radiär angeordneten Scolopidien besteht; **Ped** Pedicellus; **Rp** eine der radiär von der Basalplatte ausgehenden Rippen, an der sich der Kranz der äußeren Scolopidien anheftet; **RSi** innerer Scolopidienring; **RSm** Ring aus mittleren Einzelscolopidien; **Scap**; **ScS** Scolopidien-Schicht des äußeren Scolopidienringes mit Kernen der Hüllzellen usw.; **Tr** Trachee; **Tst** Terminalstränge der ScS.

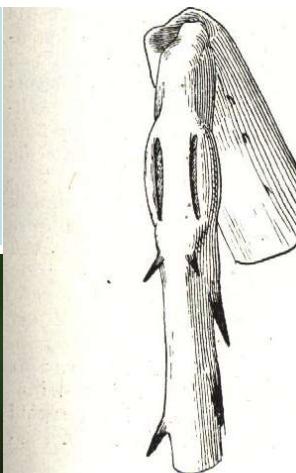
Tympanalorgan

Ensifera (Langfühlerschrecken)

Tettigonia viridissima
www.stopa.cso.pl



Neuro- und Sinnesp



Kästner IB
p 401

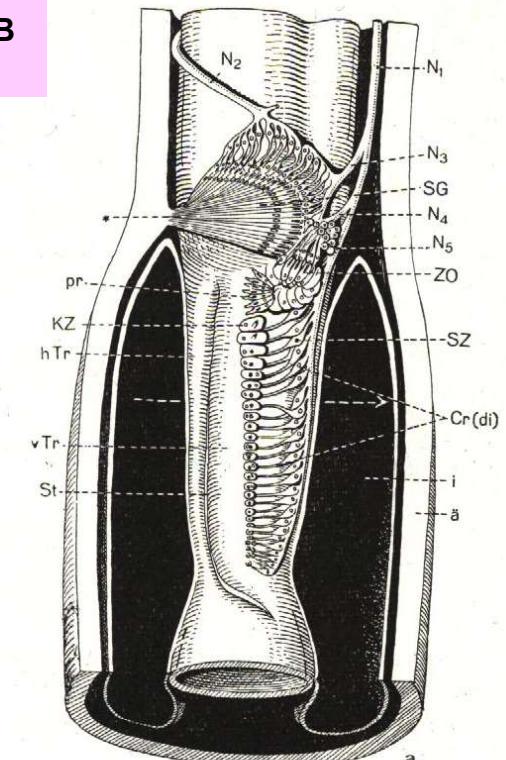
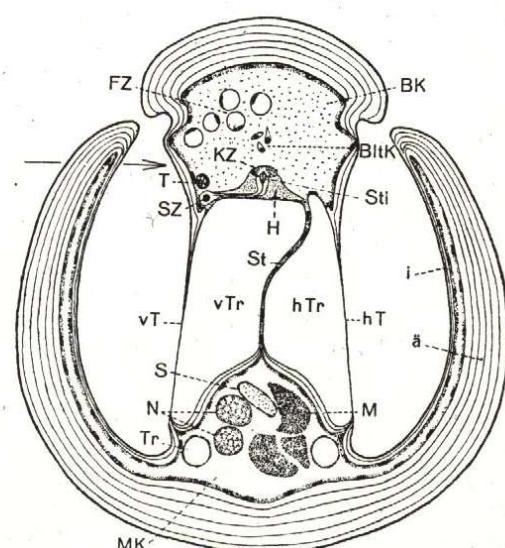


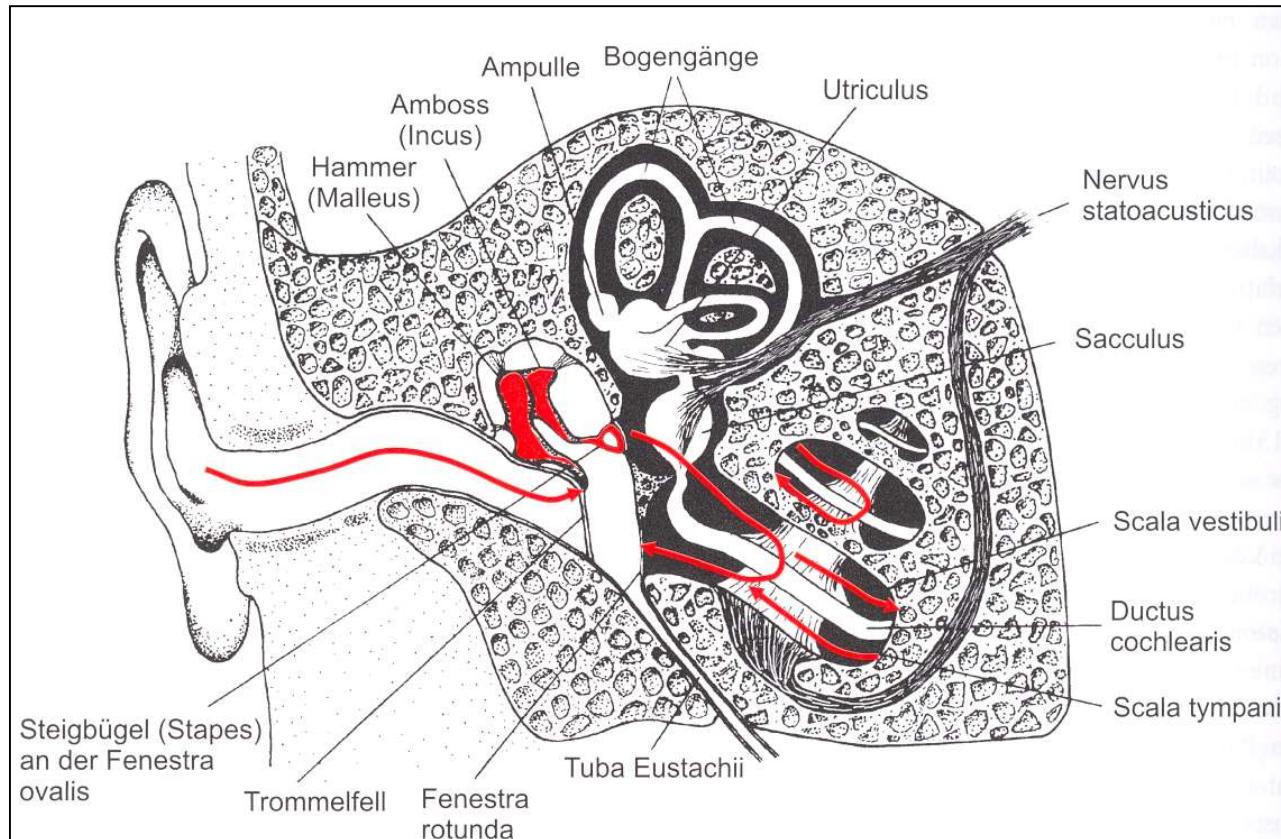
Abb. 16.9. Kniegelenk von *Tettigonia viridissima* LINNAEUS, mit Spalten, die zu den Tympana führen. Nach WEBER.

Abb. 16.10. *Decticus verrucivorus* LINNAEUS. Das tibiale Tympanalorgan. Nach SCHWABE aus WEBER. a) Nach Wegnahme der Dorsalwand der Tibia mit einem Schnitt, dessen Richtung durch einen Pfeil in Abb. (b) angezeigt worden ist. b) Querschnitt, dessen Richtung durch einen Pfeil in der Mitte der Abb. a angegeben worden ist. ä äußere Wand der Tympanalhöhlen-Duplikatur, die sich über die Tympana wölbt; BK Blutkanal mit Blutkörperchen; Bltk; Cr (di) distale Crista acustica; FZ Fettzellen; H gallertige Hüllsubstanz des Skolopidium; hT hinteres Tympanum; hTr hintere Trachee; i innere Wand der Duplikatur, die sich über die Tympana legt; in Abb. (a) wird damit die Tympanalhöhle bezeichnet; KZ Kappenzelle, welche die skolopale Kappe bedeckt und einhüllt; M Muskeln im Muskelkanal; MK N1—N5 afferente Axone, die den Tympanalnerv bilden; N2 afferente Axone des Subgenualorgans; pr proximale Crista acustica; S Sehne; SG Subgenualorgan; St Steg zwischen den beiden Tracheenästen; Sti Stift des Skolopidium; SZ Sinneszellen; T Tympanalnerv; Tr Beintrachee; vT vorderes Tympanum; vTr vordere Trachee; ZO Zwischenorgan. Anheftungsstelle der Kappenzellen des Subgenualorgans an der Tibienwand.



Ohr des Menschen

Penzlin p 722



Äußeres Ohr:

- Pinna
- Gehörgang
- Trommelfell

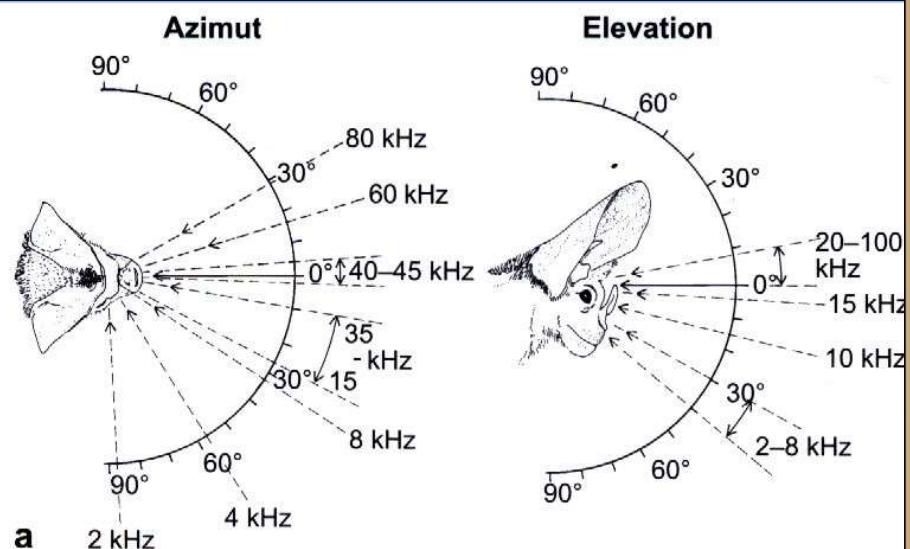
Mittelohr:

- Malleus, Incus, Stapes
- Paukenhöhle mit Tuba Eustachii
- Ovales Fenster
- Rundes Fenster

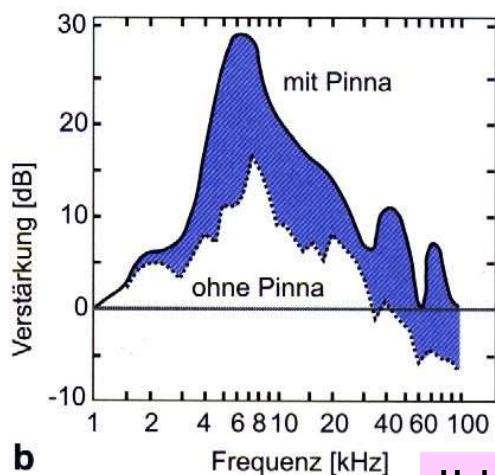
Innenohr

- Vestibulum (Sacculus, Utriculus, Bogengänge)
- Cochlea (Scala vestibuli, S. media, S. tympani)

Äußeres Ohr: Richtcharakteristik



a



b

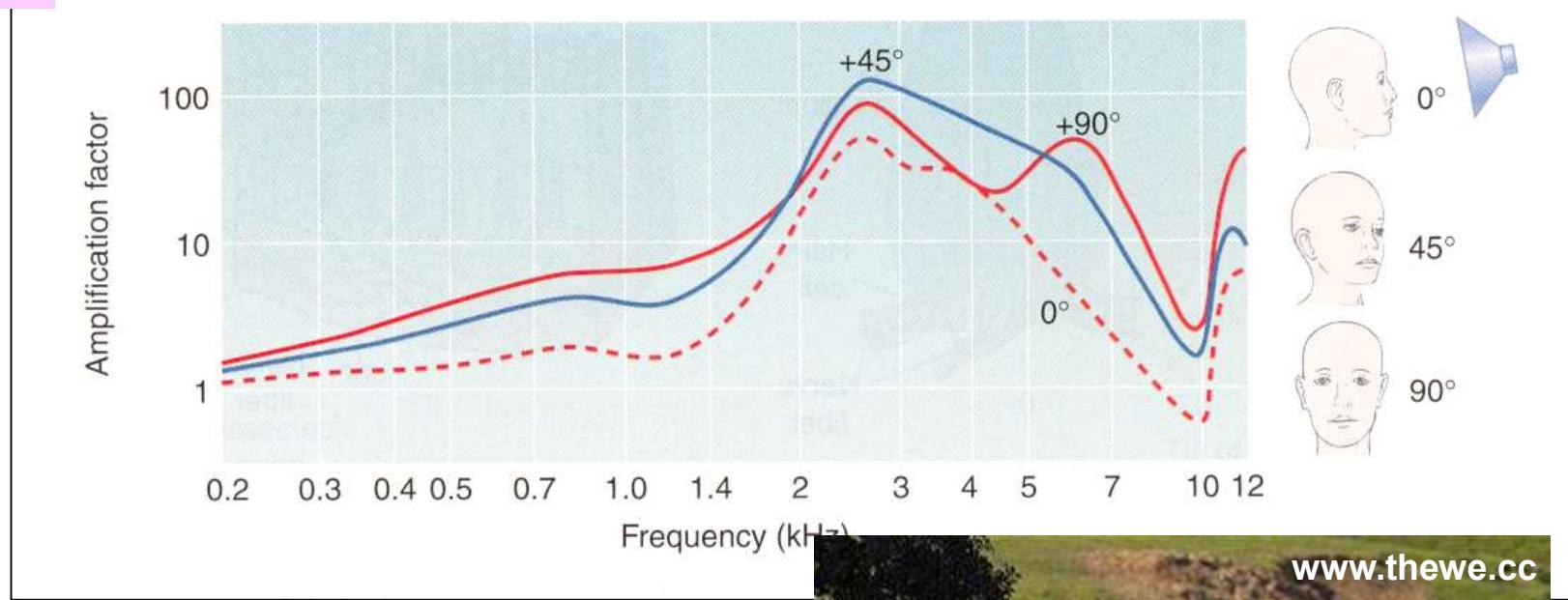
Heldmaier p.254



Abb. 8.14 a, b. Die Funktion des Außenohrs am Beispiel der Fledermaus *Macroderma gigas*, die mit ihren in der Mitte zusammengewachsenen Riesenohrmuscheln leiseste Bodengeräusche ihrer Beute (große Insekten und kleine Wirbeltiere) detektieren und präzise lokalisieren kann. a Die Richtung empfindlichsten Hörens wird als akustische Achse bezeichnet (gestrichelte Linien mit Pfeil zum Ohr). Sie ändert sich mit der Frequenz. b Die Verstärkerwirkung der Ohrmuscheln ist bei *Macroderma gigas* im Frequenzbereich von 4-30 kHz besonders groß. Natürliche Raschelgeräusche enthalten in diesem Frequenzband die meiste Energie. Die Restverstärkung bei zurückgeklappter Ohrmuschel (ohne Pinna) stammt vom Gehörgang. Aus Neuweiler 1993

Äußeres Ohr: Richtcharakteristik

"Eckert" p 244



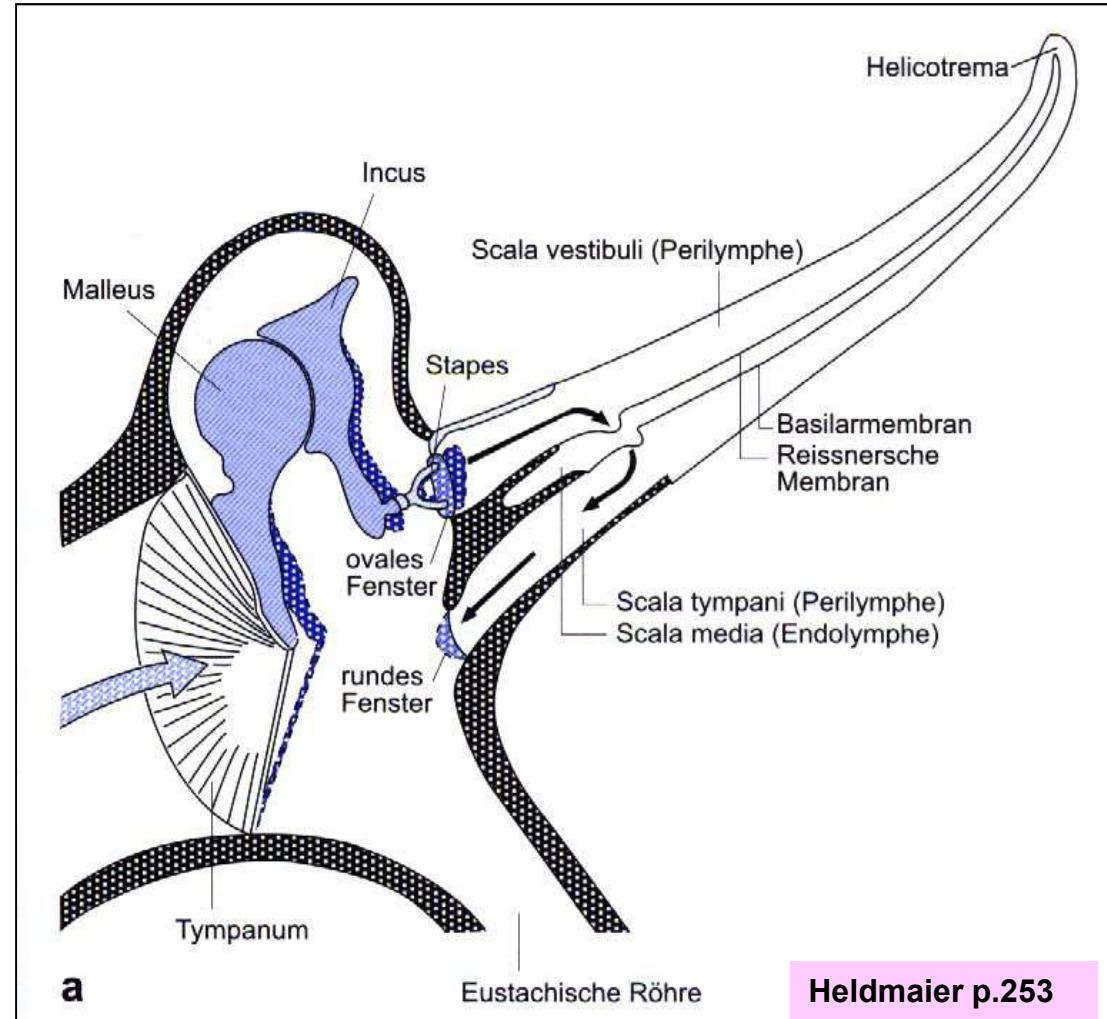
Verstärkung des Schallsignals im Gehörgang relativ zu dem ohne äußeres Ohr auftretenden Signal. Die Verstärkung hängt von der Frequenz und der Richtung ab.



Mittelohr: Impedanzwandlung

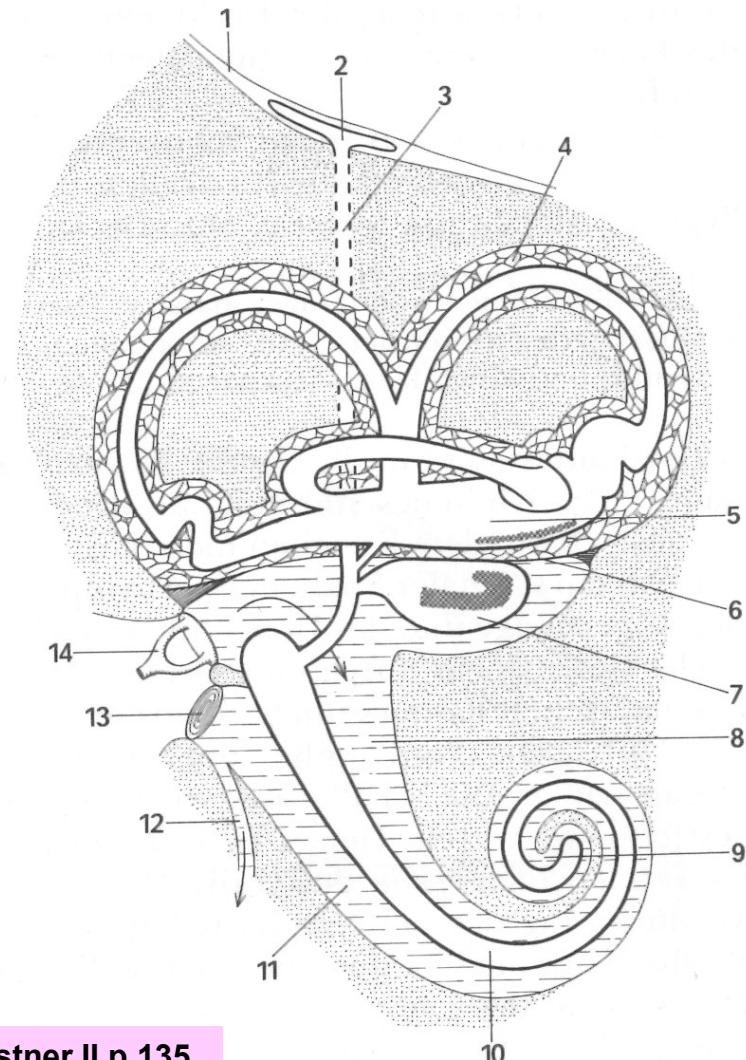
(mehr Kraft, weniger Amplitude der Schwingung)

- **Trommelfell vs Ovales Fenster:** Flächenverhältnis
 - Mensch 17:1
 - Katze 35:1
 - Fledermäuse 16-56:1
- Untersetzung durch das Hebelsystem der **Gehörknöchelchen:** mehr Kraft, weniger Geschwindigkeit
- Trommelfellschwingung: nicht weich, sondern **bistabil**, "wie Eindellung eines Blechdeckels". Daher mehr Kraft, weniger Geschwindigkeit



Heldmaier p.253

Innenohr: Cochlea und Vestibulum



Kästner II p 135

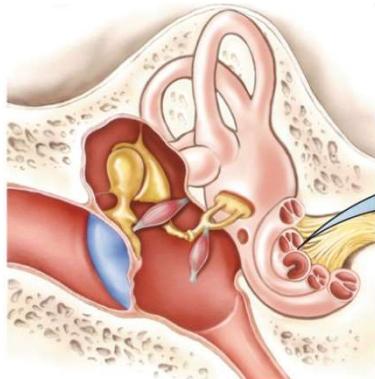
Vestibulum

- Bogengänge
- Sacculus (7)
- Utriculus (5)

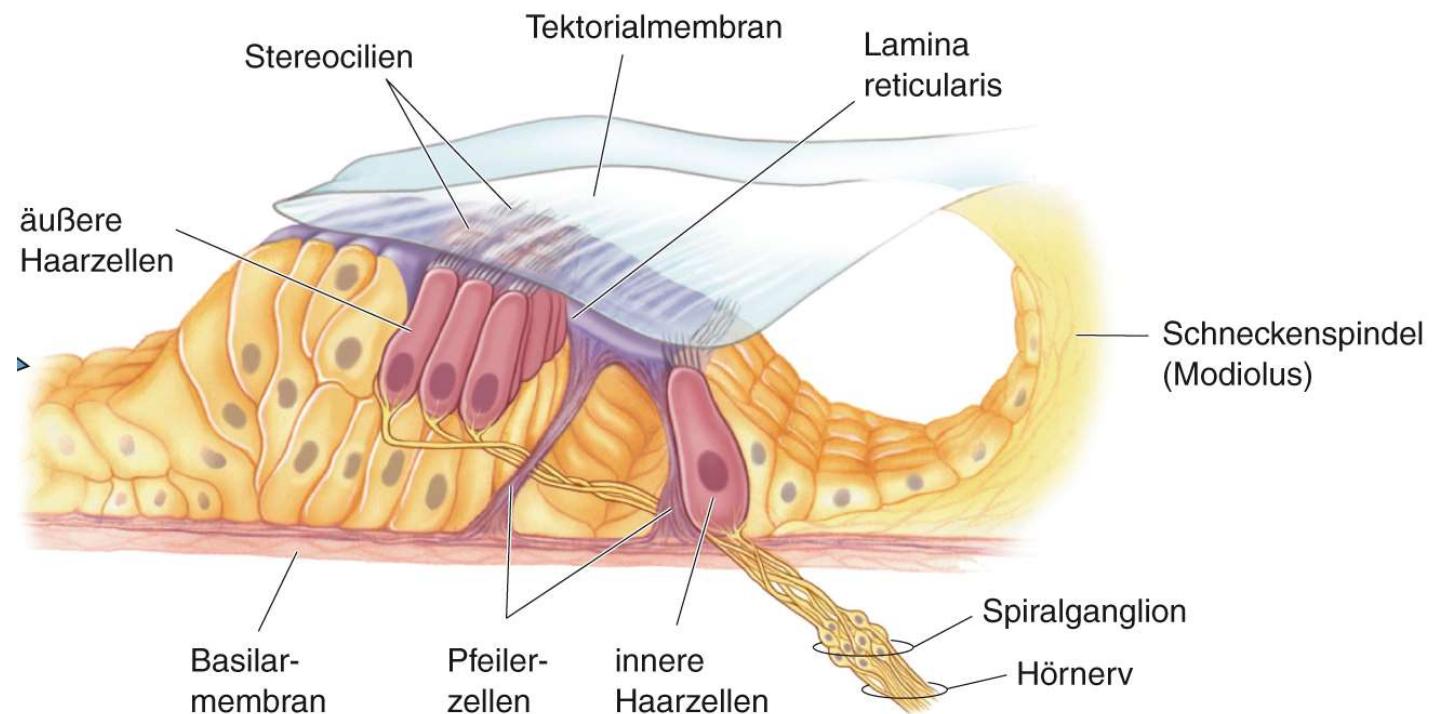
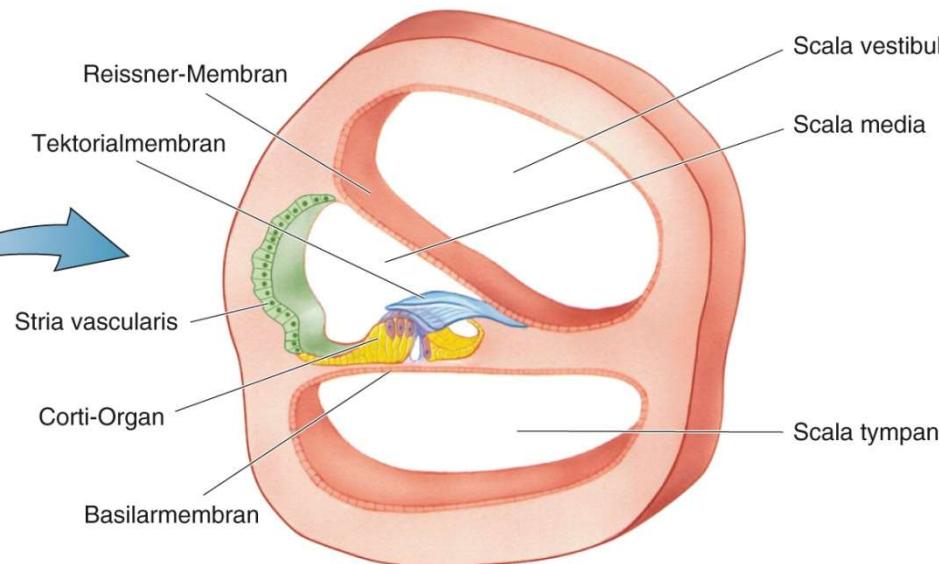
Cochlea

- 3 Scalen
 - Scala vestibuli (8)
 - Scala media = ductus cochlearis = Lagena (10)
 - Scala tympani (11)
 - Helicotrema (9)

Skalen und Cortisches Organ

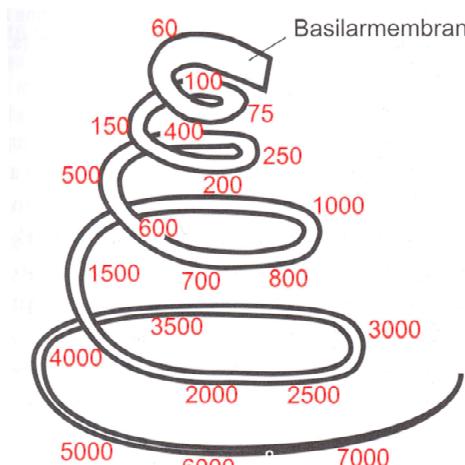


Bear p
386, 390

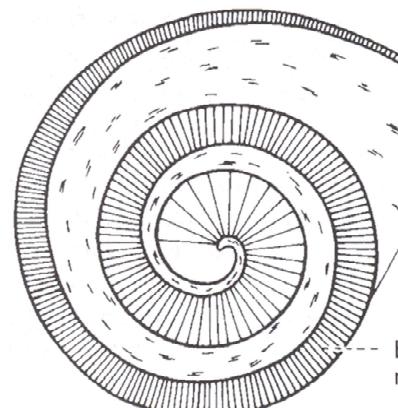


Frequenzkodierung

Penzlin p 723

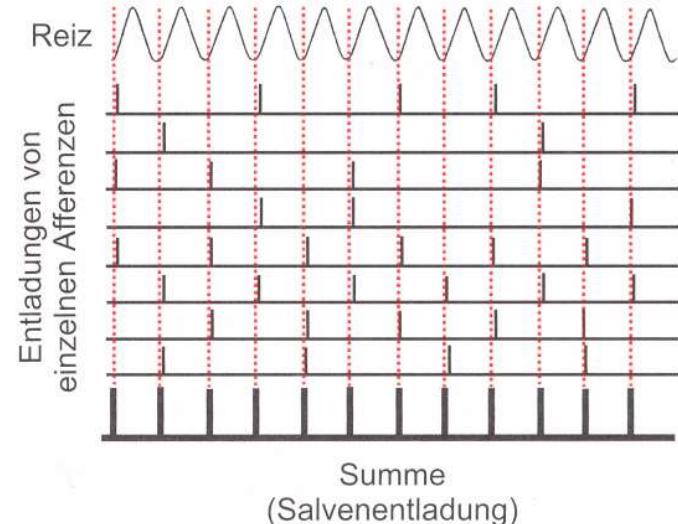


Penzlin p 713
(18.4)

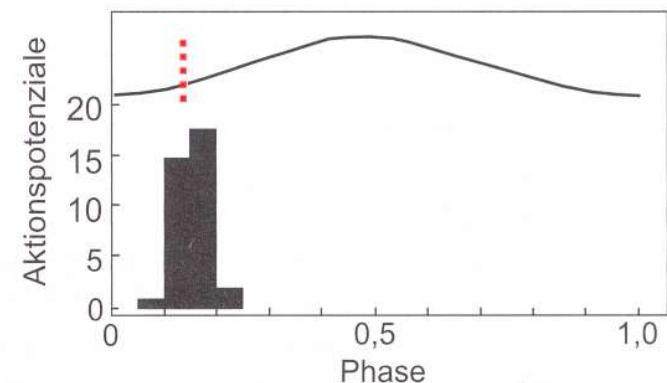


oben: Tonotopie (= Ortskodierung der Frequenzen) in der Basisalmembran. Links Meerschweinchen, rechts Mensch

rechts: Salvenprinzip. Frequenzen über 1000 Hz können nicht mit Spikefolgen gleicher Frequenz beantwortet werden. Bis etwa 5kHz können Populationen allerdings noch zeitlich synchrone Spikefolgen erzeugen

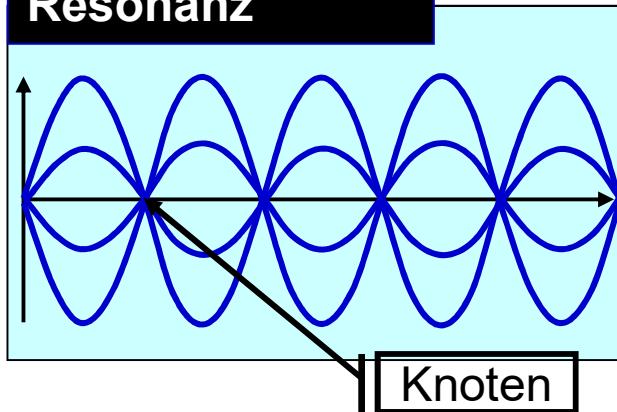


Phasenhistogramm:

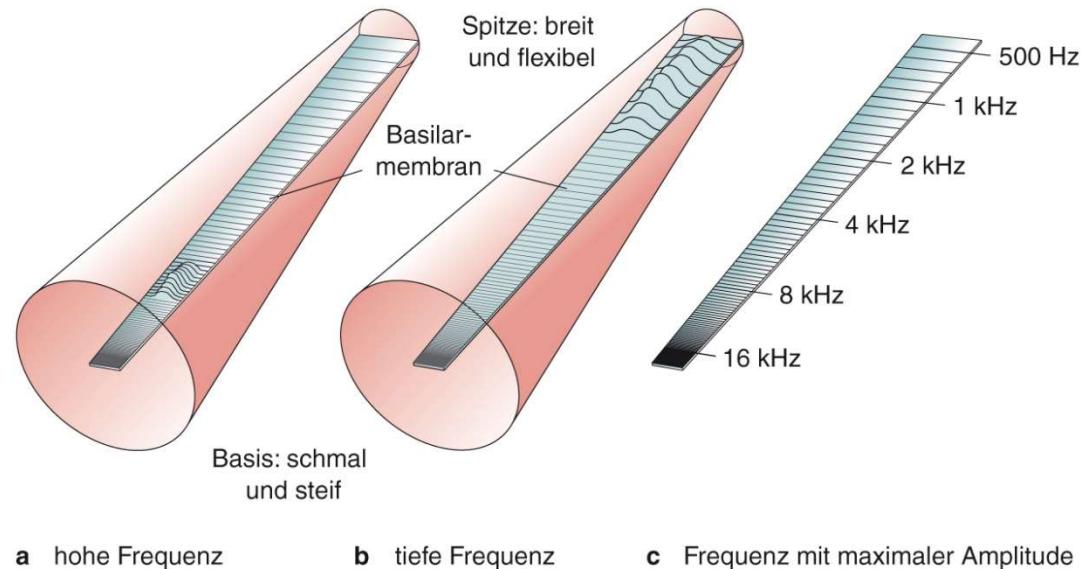
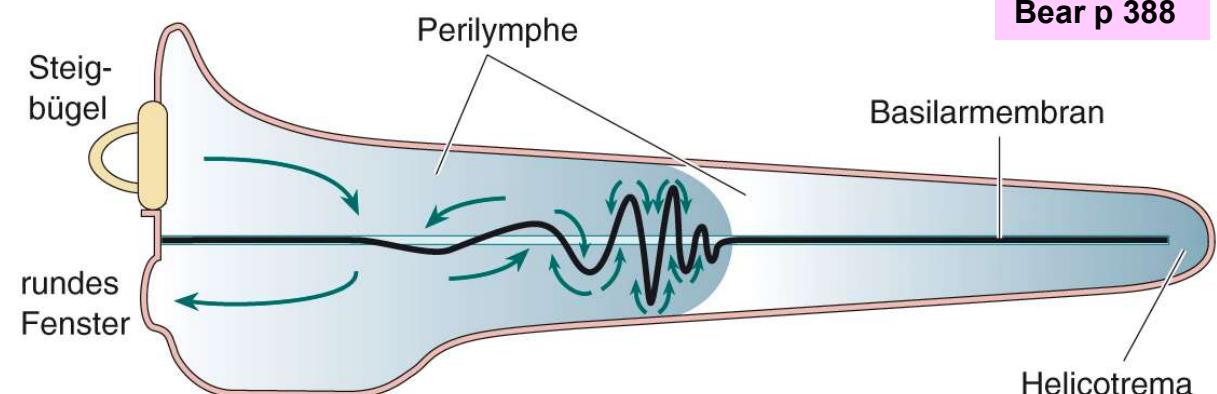
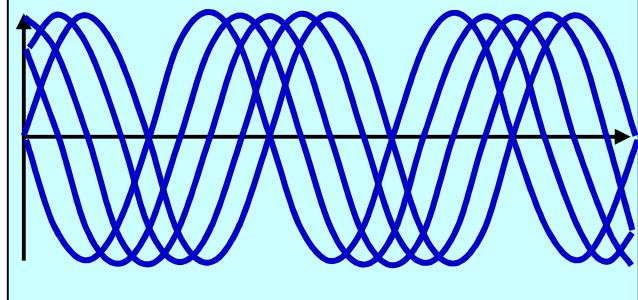


Die Hydrodynamik der Cochlea erzeugt die Frequenzkodierung durch die Wanderwelle

Stehende Welle:
Resonanz



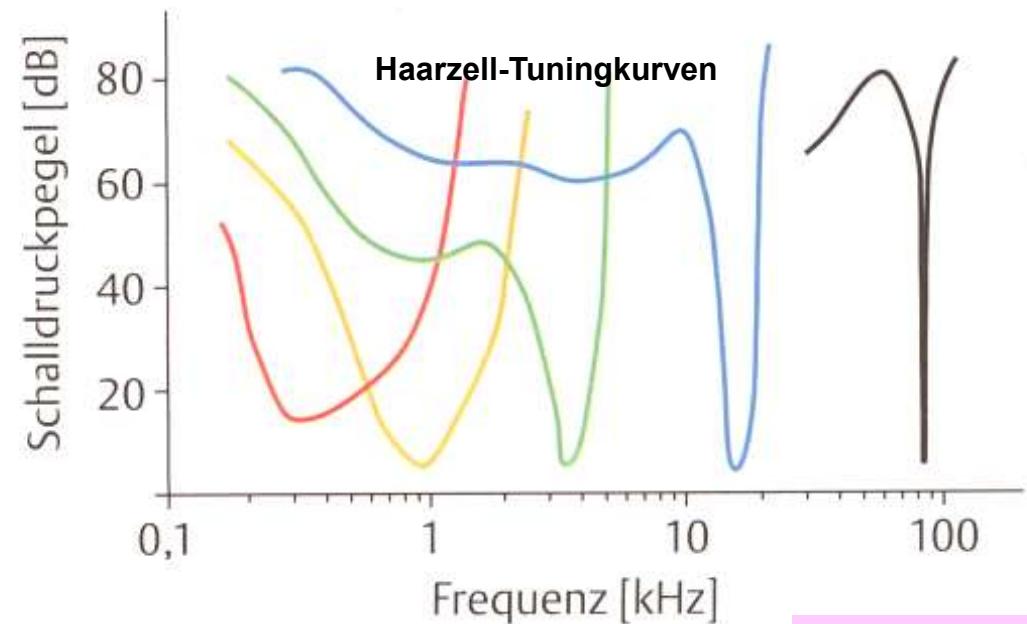
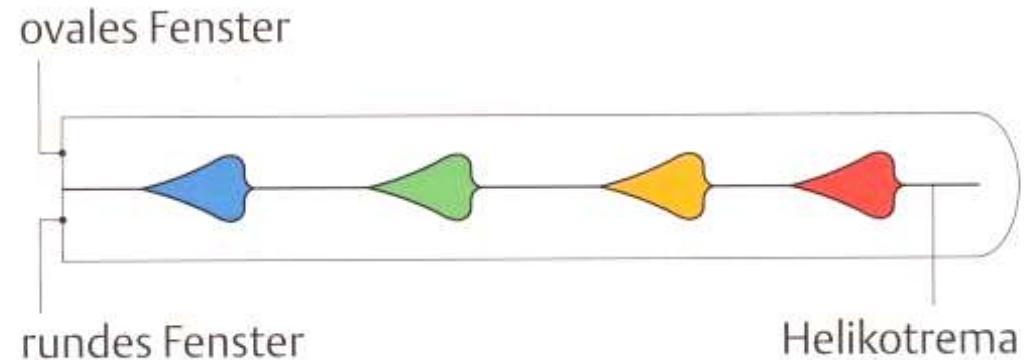
Wanderwelle:
keine festen Knoten



Frequenzanalyse

Oben: Einhüllende der Wanderwelle für verschiedene Frequenzen

Unten:
Frequenztuningkurven für Haarzellen. Dargestellt ist der für die Erregung der Zelle jeweils erforderliche Schalldruckpegel. Die Vorzugsfrequenz erscheint in dieser Darstellung als Minimum.



Wehner p 445

Frequenzanalyse



Toccata et Fuga
d-Moll, BWV 565

Johann Sebastian Bach (1685–1750)

Adagio

Musica

Pedal

Prestissimo

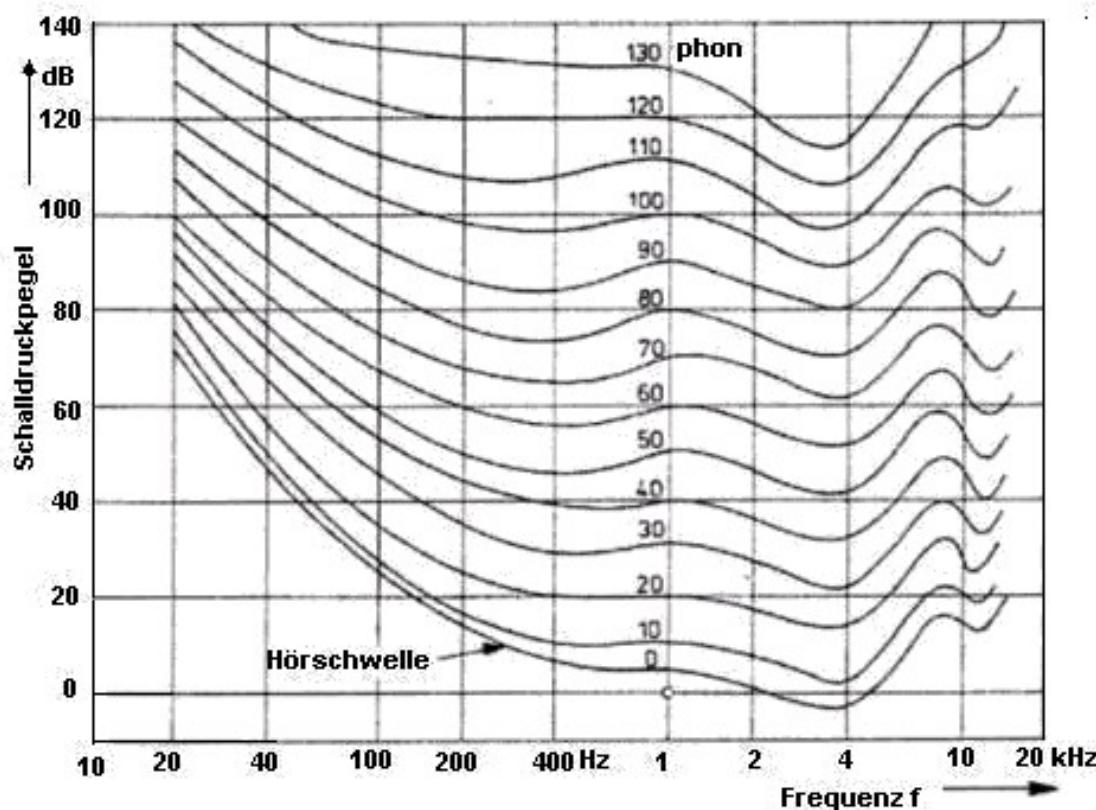
© 2004 by Naxos Music (www.naxos-music.com)

SIR 113

Musical score for Johann Sebastian Bach's Toccata and Fugue in D Major, BWV 565. The score consists of two staves: 'Musica' (treble clef) and 'Pedal' (bass clef). The 'Adagio' section features a series of eighth-note chords. The 'Prestissimo' section is filled with rapid sixteenth-note patterns. A circular copyright notice from Naxos Music is overlaid on the bottom right of the score.

<https://www.youtube.com/watch?v=dyenMluFaUw>

Lautstärke



Schalldruck: Mittlere ("effektive") Amplitude der Druckwelle in Pa (Pascal)

Schalldruckpegel: Logarithmisches Maß des Verhältnisses eines Schalldrucks zu einem Referenzdruck von $20\mu\text{Pa}$ (\approx Schwelle bei 1kHz).

$$L_p = 10 \log_{10} \frac{p^2}{p_o^2} = 20 \log_{10} \frac{p}{p_o}$$

Einheit dB (Dezibel).

Wahrgenommene Lautstärke: Schalldruckpegel eines gleich laut wahrgenommenen Tones von 1000 Hz. Einheit ist das "phon".

Cortisches Organ

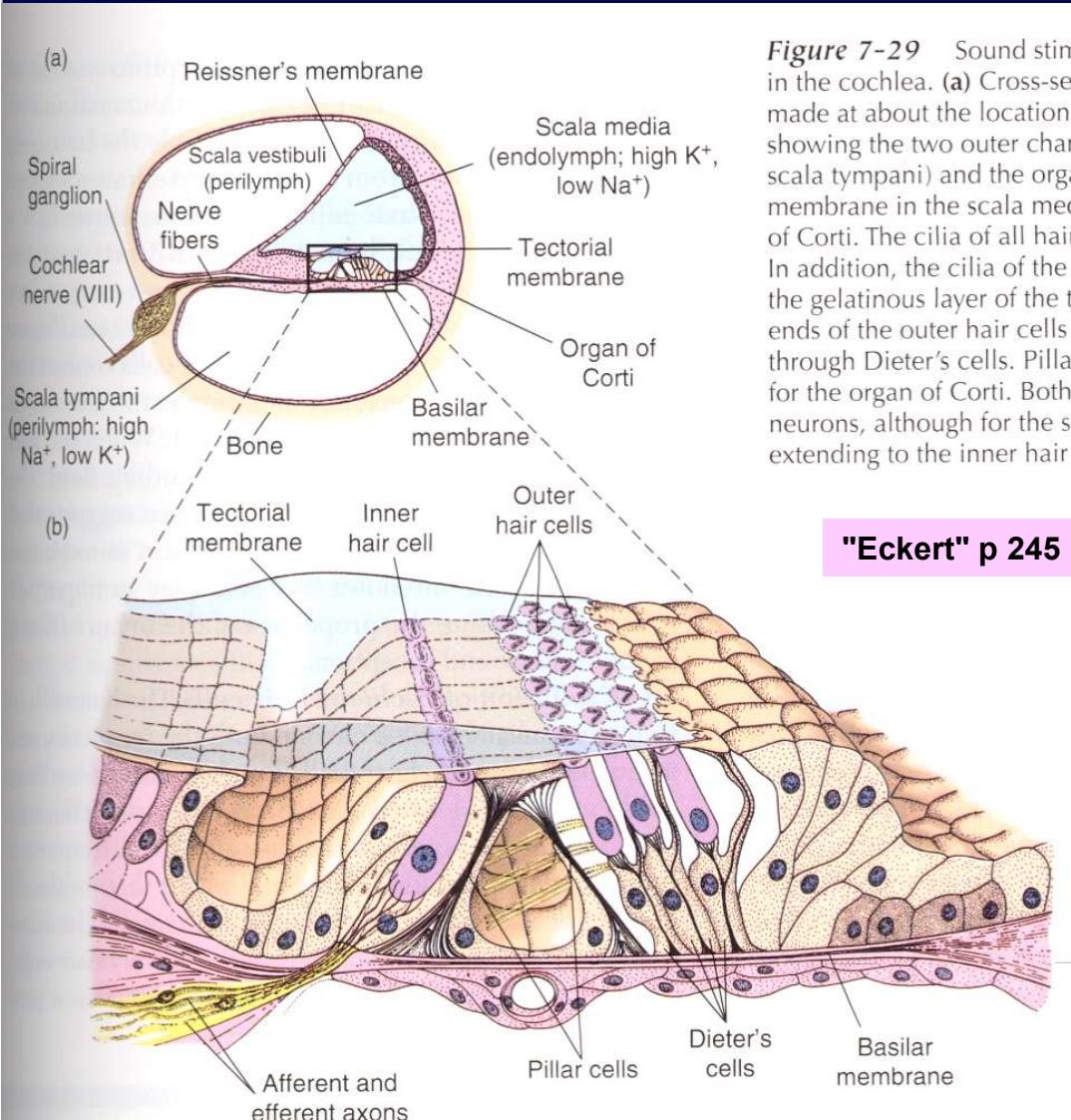
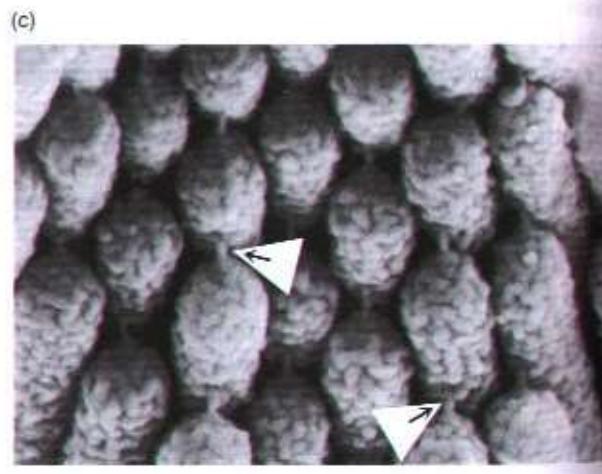
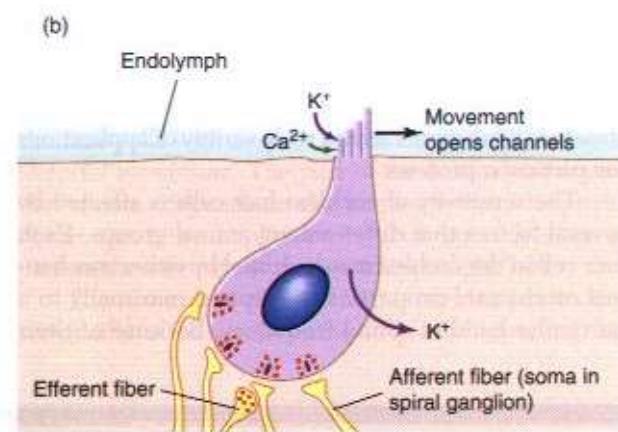
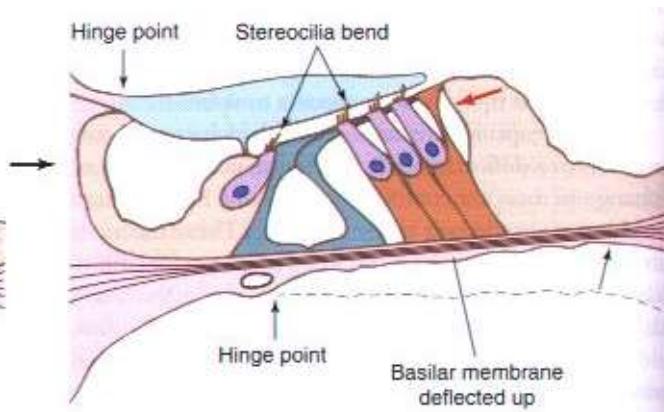
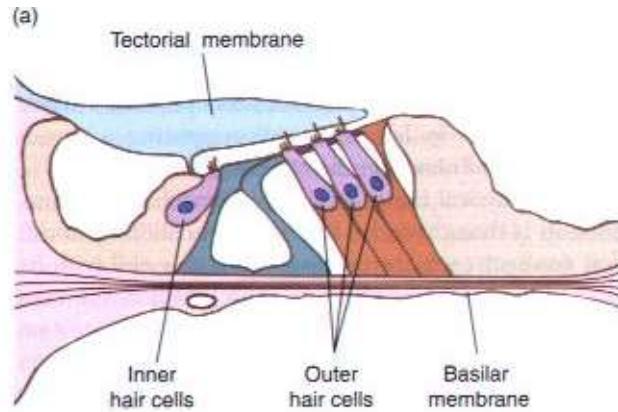


Figure 7-29 Sound stimuli are transduced by hair cells in the cochlea. (a) Cross-section through cochlear canal, made at about the location illustrated in Figure 7-27b, showing the two outer chambers (the scala vestibuli and the scala tympani) and the organ of Corti attached to the basilar membrane in the scala media. (b) Enlargement of the organ of Corti. The cilia of all hair cells are bathed in endolymph. In addition, the cilia of the outer hair cells are embedded in the gelatinous layer of the tectorial membrane. The basal ends of the outer hair cells connect to the basilar membrane through Dieter's cells. Pillar cells provide structural support for the organ of Corti. Both inner and outer hair cells contact neurons, although for the sake of clarity only the fibers extending to the inner hair cells are shown in this diagram.

"Eckert" p 245

- Aufgelagert auf Basilar-membran zwischen Scala media und Scala tympani
- Tectorialmembran
- Innere Haarsinneszellen
- Äußere Haarsinneszellen (3 Reihen)

Bewegungsablauf im Cortischen Organ

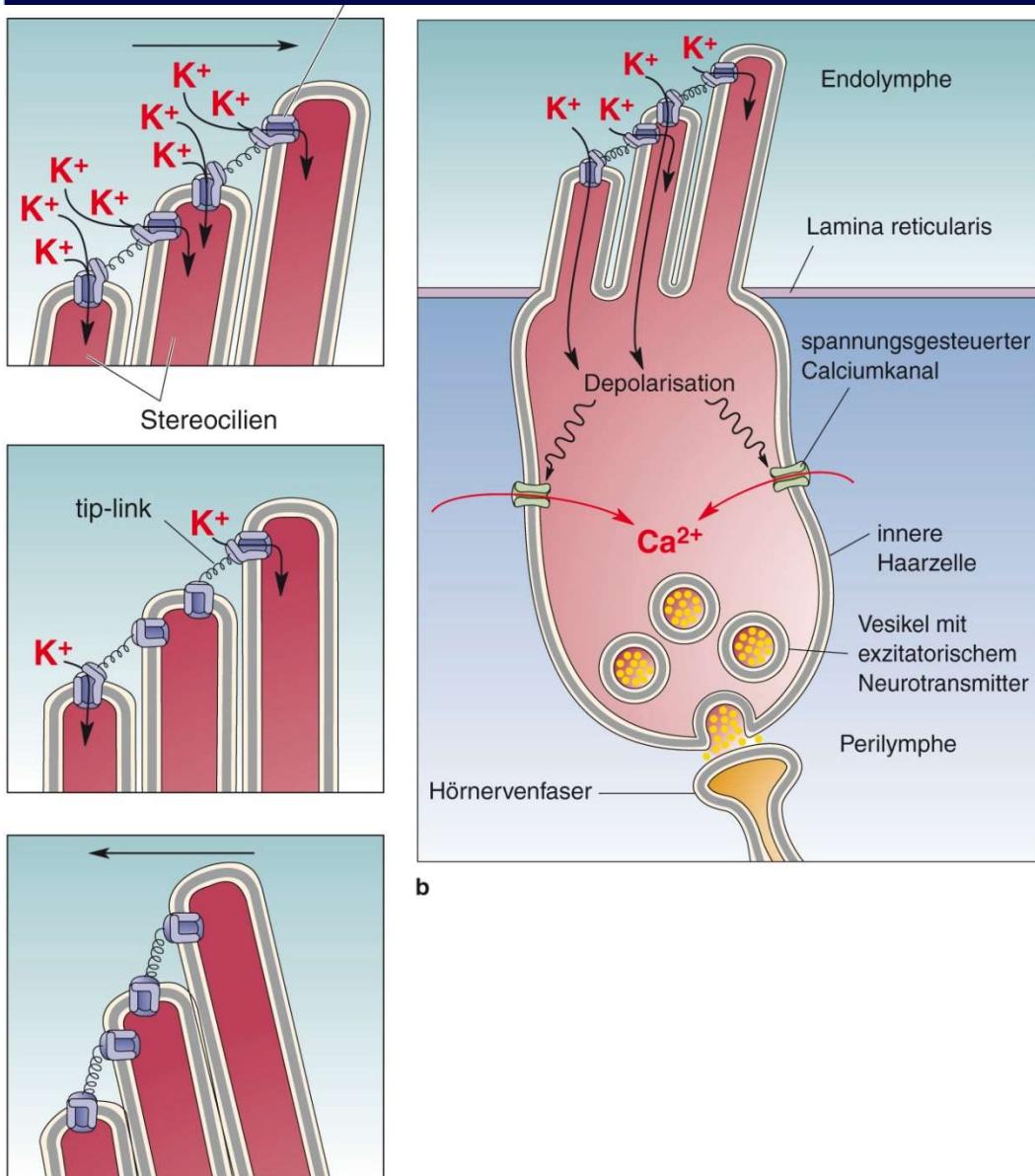


- Schwingung der Basilarmembran erzeugt Scherung der Stereovilli der Haarzellen
- Mechanosensitive K^+ -Kanäle; K^+ -Einstrom aus Endolymphe
- Depolarisation erzeugt Ca^{2+} -Einstrom, dieser Ausschüttung von Neurotransmitter
- Raster EM-Aufnahme zeigt *tip links*

"Eckert" p. 248

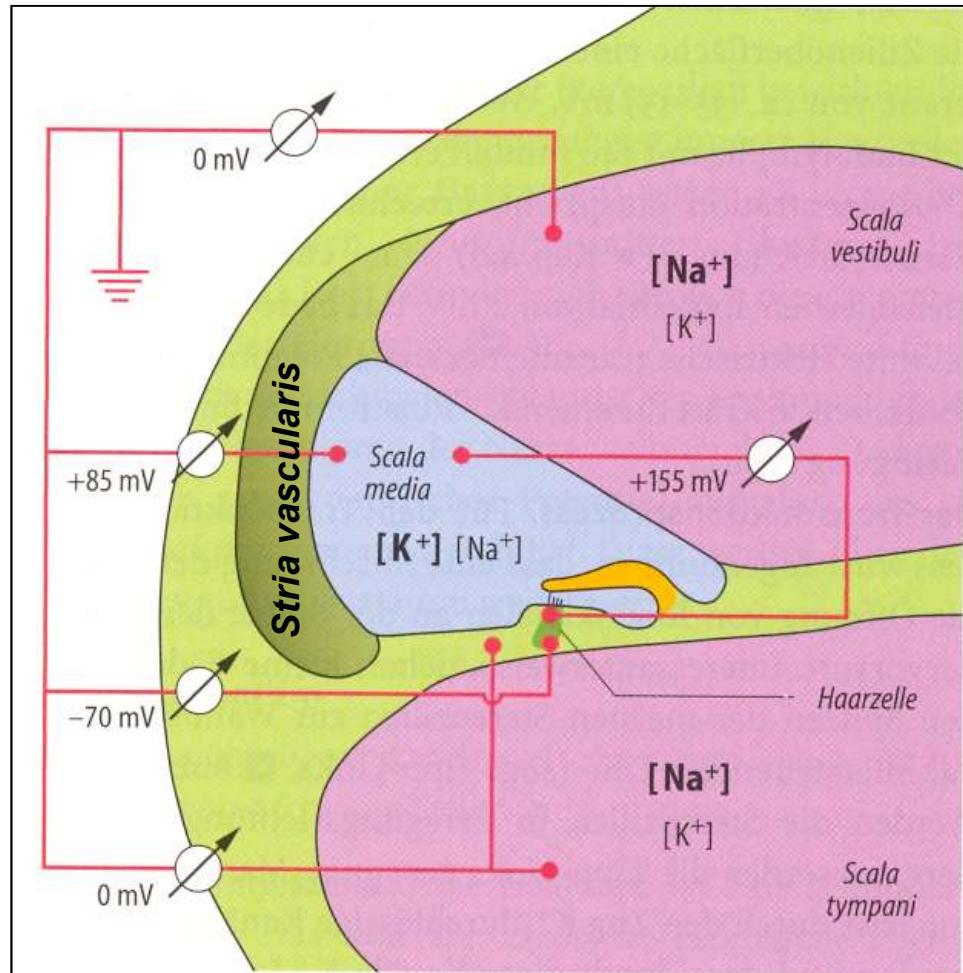
<https://www.youtube.com/watch?v=lrOHVBiQMwY>

Transduktion: Innere Haarsinneszellen



- Auslenkung der Stereovilli aktiviert oder deaktiviert K^+ -Kanäle über tip-links
- Aus Endolymphe strömt K^+ ein (Potential -155 mV)
- Über Ca^{2+} Kanäle wird Ausschüttung von Neurotransmitter ausgelöst
- K^+ wird in Perilymphe abgegeben (gegen +70 mV)
- Auslenkungsrichtung der Stereovilli wird in Aktivierung vs. Inhibition codiert.

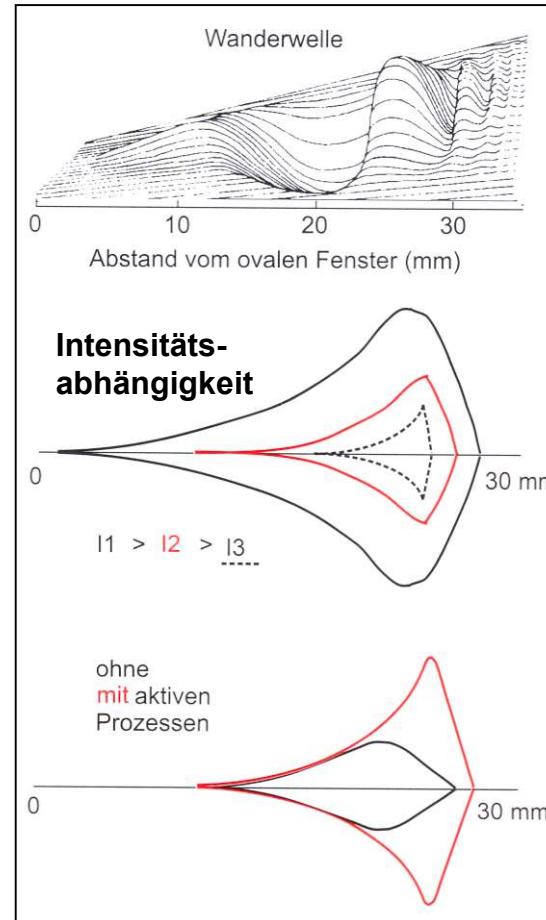
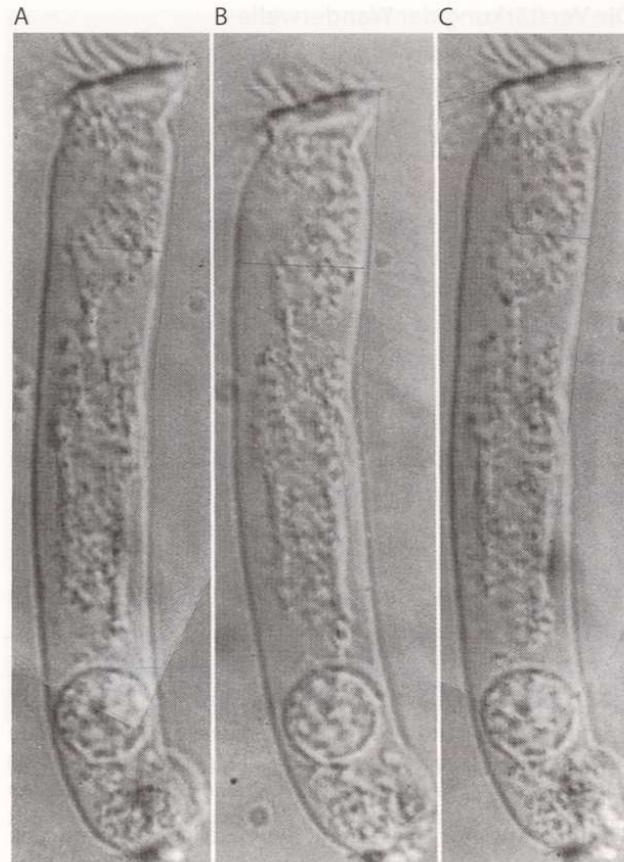
Endo- und Perilymphe



Schmidt 343

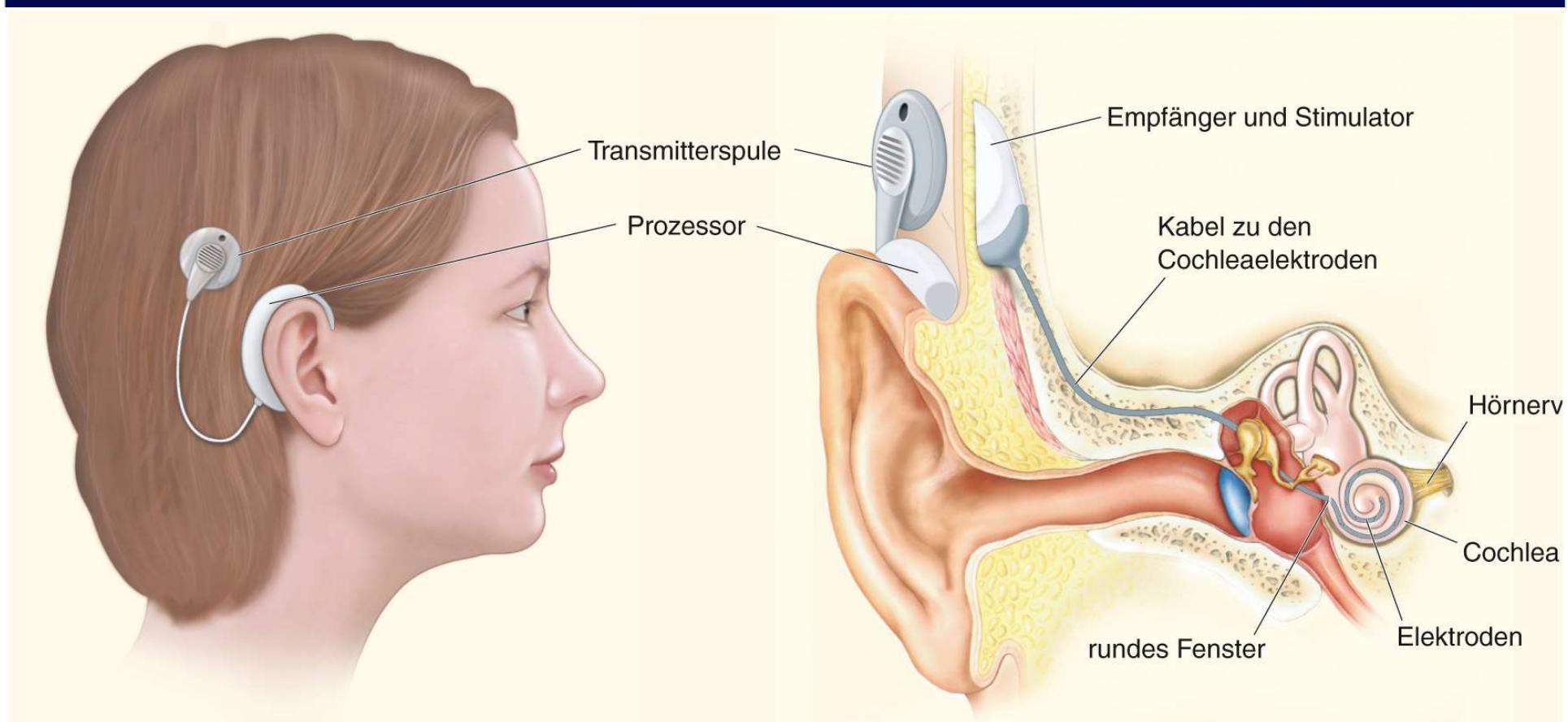
- Perilymphe (Scala vestibuli, Scala tympani): Na^+ -reiche Extrazellulärflüssigkeit
- Endolymphe (Scala media) hat die Ionenzusammensetzung einer intrazellulären Flüssigkeit (K^+ -reich), ist aber positiv geladen (+85mV) gegenüber Perilymphe.
- Stria vascularis sezerniert K^+ -Ionen in Endolymphe.
- Haarzellen zwischen Peri- und Endolymphraum. Potential -70 mV gegen Perilymphe = -155 mV gegen Endolymphe

Äußere Haarsinneszellen



- Äußere Haarsinneszellen sind kontraktile durch Prestin
- Efferente Innervierung
- Auslösung der Kontraktion durch efferente und sensorische Aktivierung
- Verschärfung der Umhüllenden der Wanderwelle

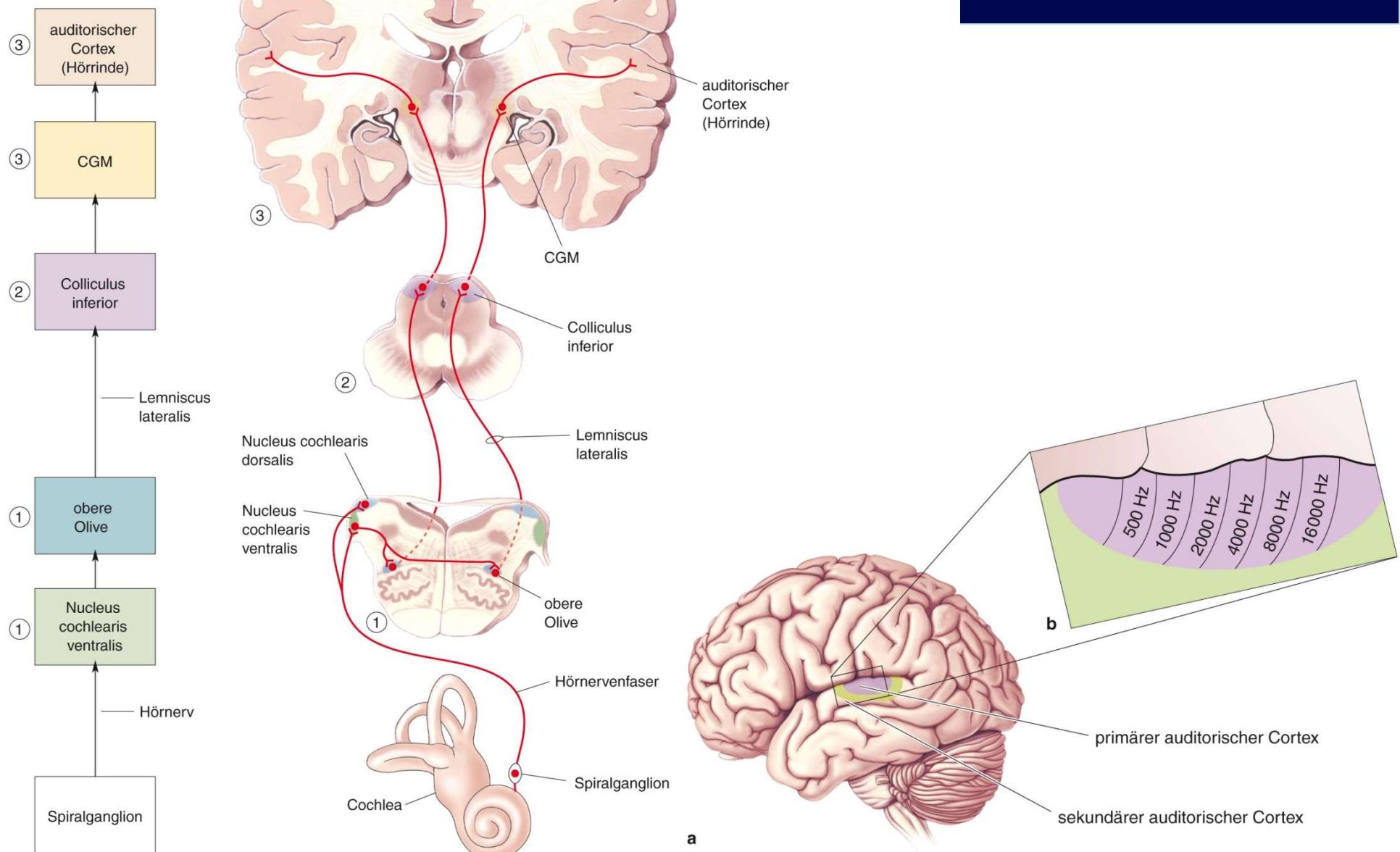
Cochlea Implant



Mikrophon, Datenverarbeitung und
Sender außen am Kopf

Elektrode wird durch rundes Fenster
in Scala tympani eingeführt. Ortsauf-
gelöste Stimulation der Dendriten
des Spiralganglions

Hörbahn



Richtungshören

Penzlin p 713

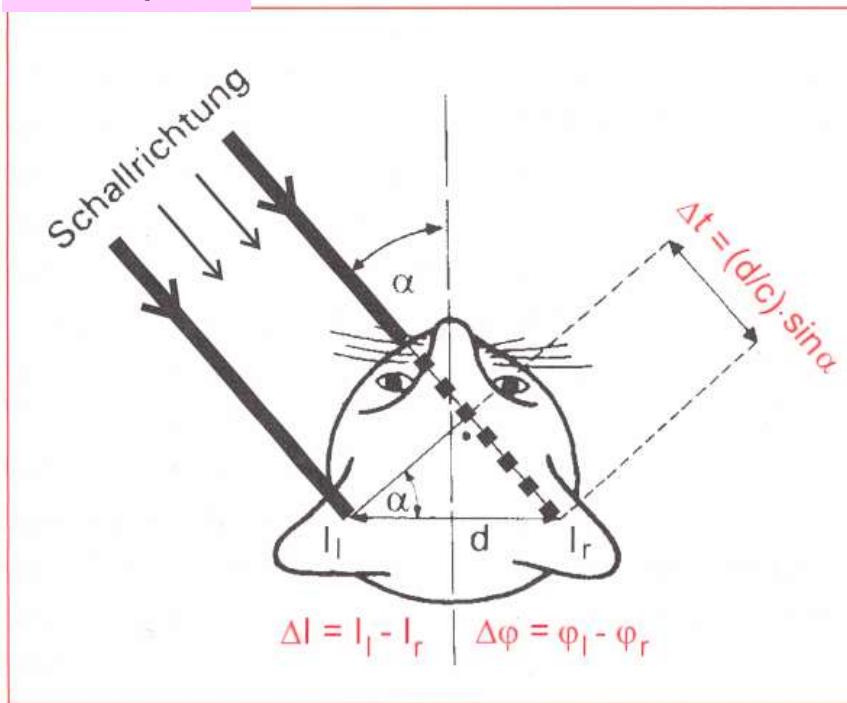


Abb. 18.3 Parameter, die von einem Tier mit zwei Ohren zur Analyse der horizontalen Schallrichtung verwendet werden können. Der Schall hat den Winkel α zur Symmetrieebene des Kopfes. Δt = Laufzeitunterschied des Schalls, ΔI = Intensitätsunterschied durch Schattenwirkung des Kopfes, $\Delta\phi$ = Phasenunterschied (nur nutzbar, falls $< 360^\circ$). d = Ohrabstand, c = Schallgeschwindigkeit, l, r = links, rechts.

Laufzeitdifferenz

$$\Delta t = \frac{d}{c} \sin \alpha$$

$$\frac{d}{c} \approx \frac{0,06 \text{ m}}{300 \text{ m/s}} = 0,0002 \text{ s} = 200 \mu\text{s}$$

daher

$$\Delta t \approx 200 \mu\text{s} \sin \alpha$$

Bei Schallfrequenzen von 5 kHz entspricht $200 \mu\text{s}$ einer Periode. Laufzeitdifferenzen sind dann nicht mehr sicher zu detektieren.

Richtungshören bei *Tyto alba* (Schleiereule)

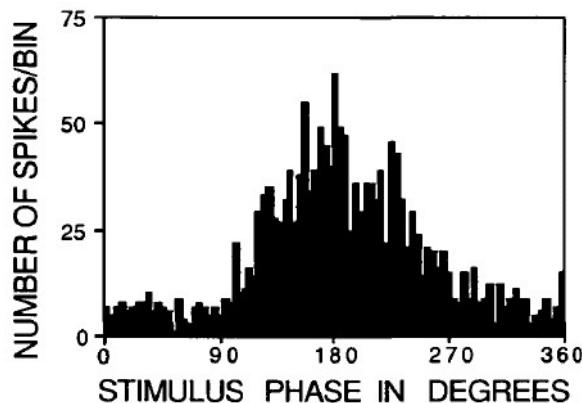


FIG. 1. Period histogram computed for a magnocellular neuron with a best frequency of 4,500 Hz contains 1,698 spikes, has a mean phase of 187 degrees and a vector strength of 0.47. (From Carr and Konishi, 1990.)

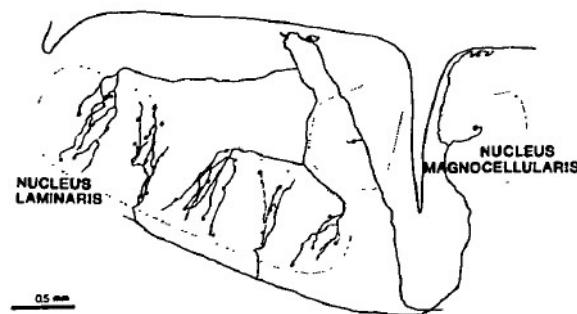


FIG. 2. Transverse section through the dorsal brainstem showing the bilateral projection from the nucleus magnocellularis to the nucleus laminaris. Laminaris neurons are sparsely and evenly distributed through the nucleus laminaris. Those neurons close enough to be reached by the labelled axons are shown as black dots. (From Carr and Konishi, 1988.)

Carr CE (1993) Delay lines models of sound localization in the barn owl. American Zoologist 33:79-85, 1993

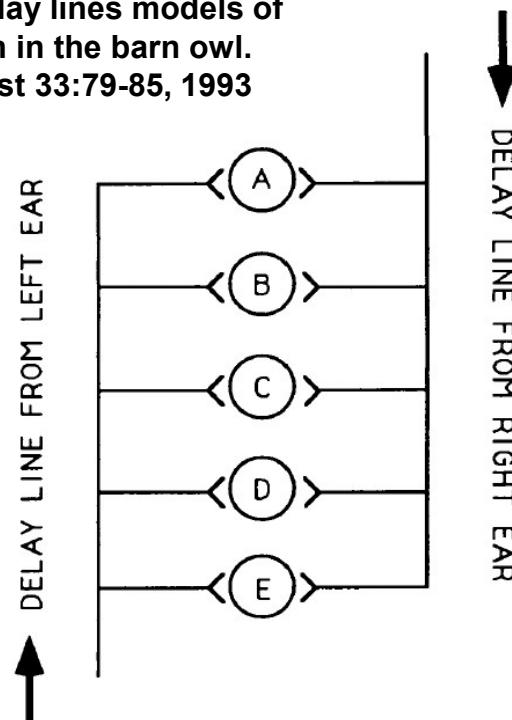
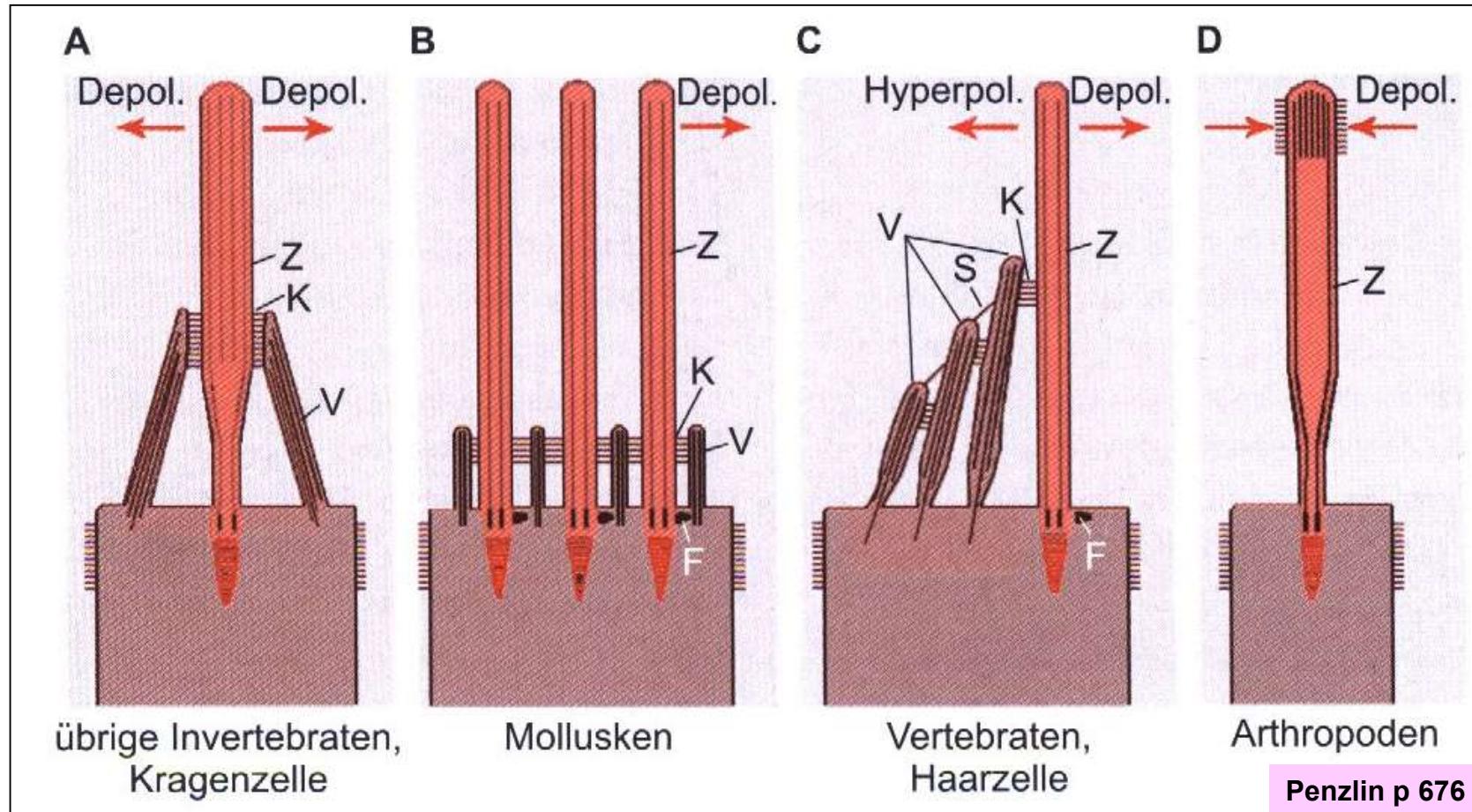


FIG. 3. The Jeffress (1948) model, where the inputs act as delay lines and the postsynaptic cells as coincidence detectors (A-E). The pattern of inputs creates conduction delays in the nucleus that are equal but opposite to the interaural time differences. When these time differences are compensated for the delay lines, the postsynaptic cell fires maximally. A map of interaural time differences is thus created by the array of cells (modified from Konishi *et al.*, 1988).

vergleiche Heldmaier p 294ff

Epitheliale Mechanorezeptoren



Z: Cilium

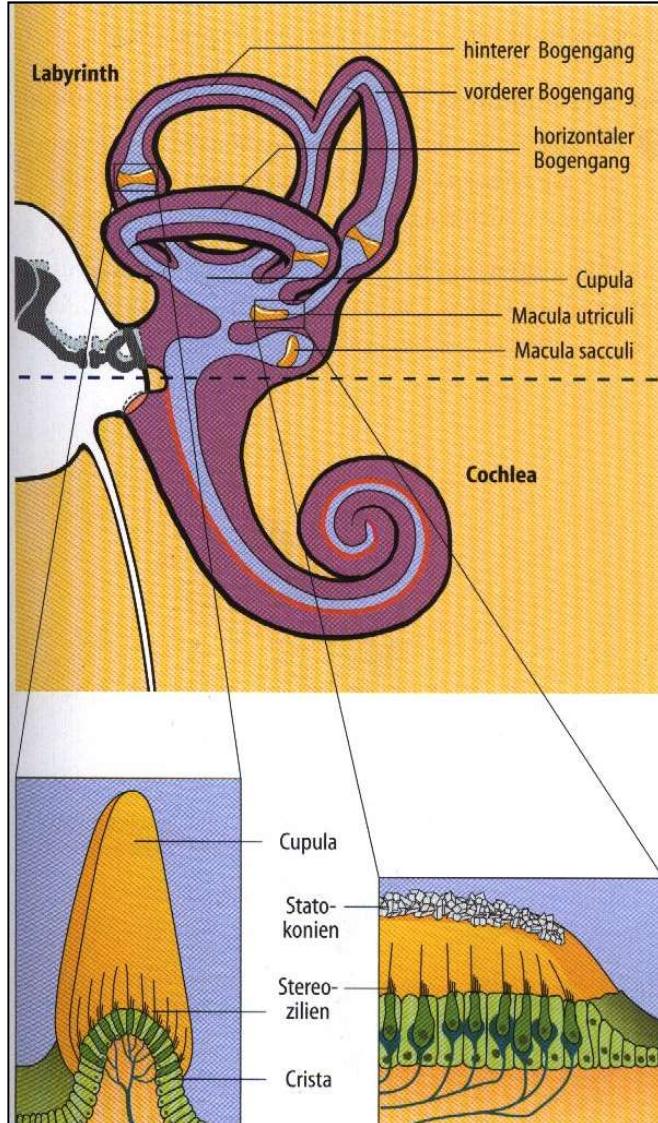
V: Stereovilli

K: Konnektoren

S: Spitzenfilament

F: Basalfuß (asym. Anhängsel des Basalkörpers)

Vestibularorgan



- Das Vestibularorgan besteht aus den auf dem Utriculus aufsetzenden Bogengängen und dem Sacculus.
- Jeder Bogengang enthält in seiner "Ampulle" einen Sensor für Beschleunigungen
- Utriculus und Sacculus enthalten je eine "Macula", ein Schweresinnesorgan aus Statolithen und Haarsinneszellen

Schmidt p 359

Endolymphströmungen

Penzlin p 705

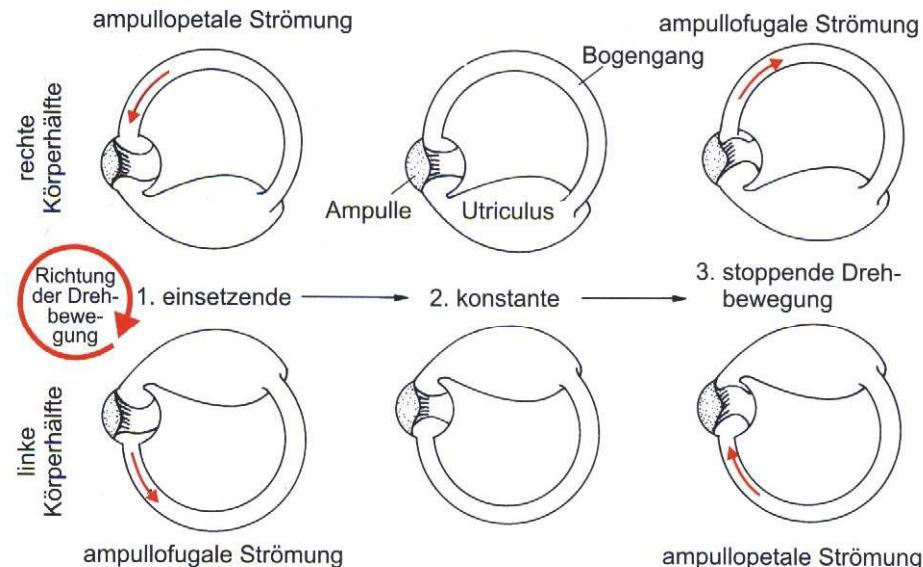
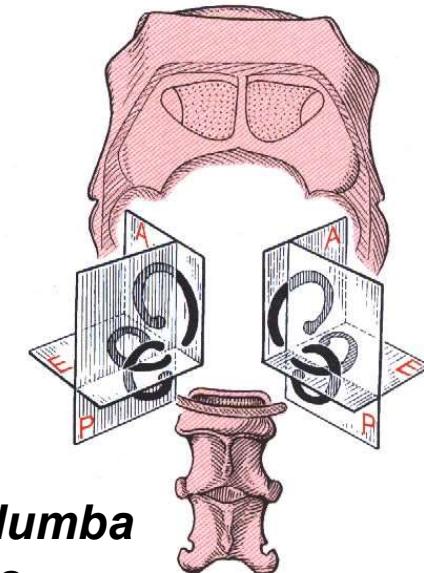


Abb. 17.33 Skizze zur Veranschaulichung der Strömungsrichtung der Endolympe in den horizontalen Bogengängen bei Rechtsdrehung um die Vertikalachse.

Endolymphströmung durch Trägheit

- Bewegungsbeginn: Gegenströmung
- Gleichförmige Drehung: keine Strömung
- Bewegungsende: Nachlaufende Strömung

Penzlin p 704



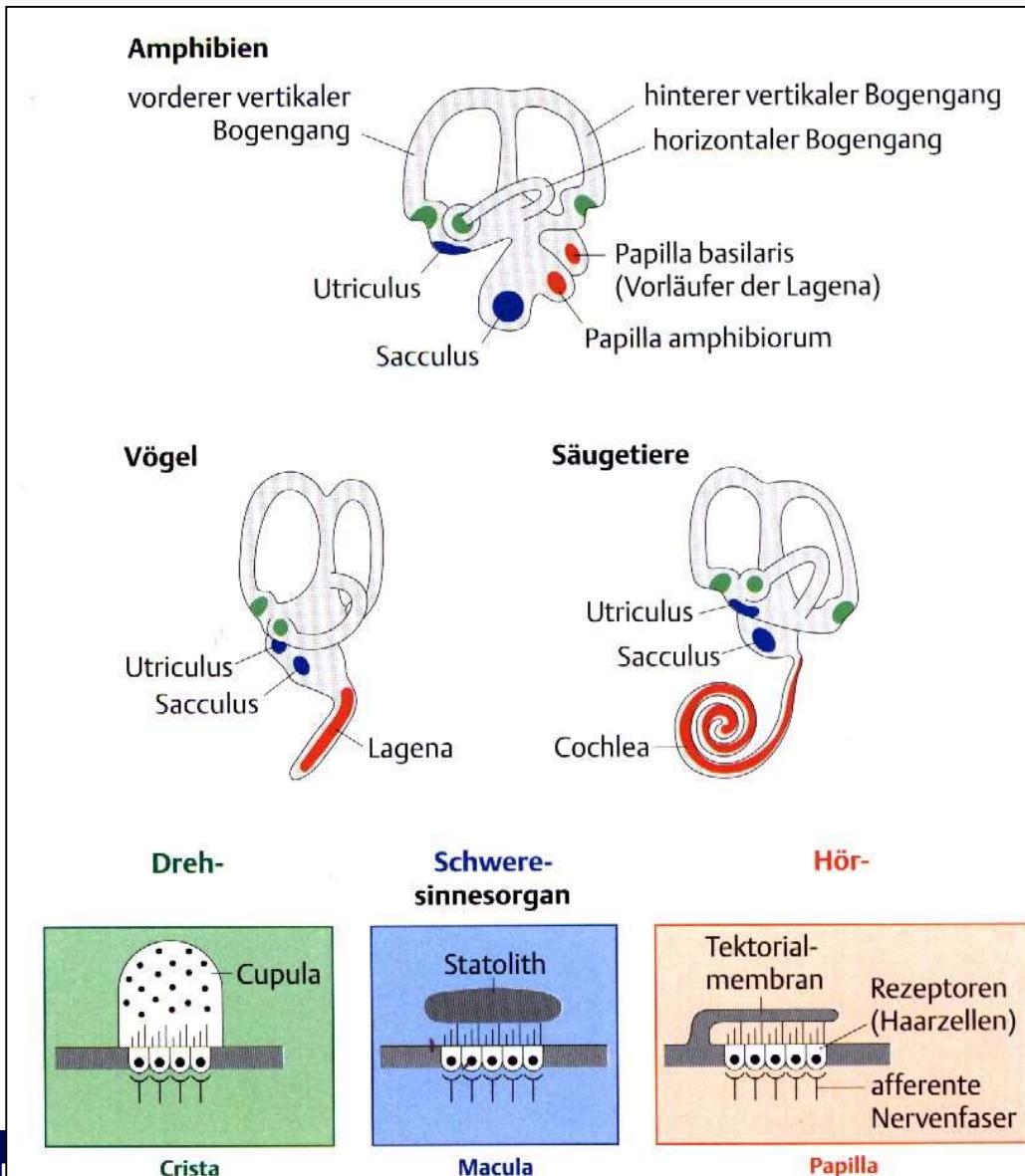
**Columba
livia**

Abb. 17.32 Lage der Bogengänge im Schädel der Taube (von hinten gesehen). A = Canalis anterior, E = C. externus, P = C. posterior. Nach EWALD 1965.

Rotationsachsen

auf einer Seite: paarweise
fast orthogonal

Zusammenfassung: Cochlea und Vestibularorgan



Bogengangsystem, Utriculus und Sacculus bei Knorpel- und Knochenfischen sowie Tetrapoden.

Lagena verlängert bei Sauropsiden und Säugern.

Cochlea bei Säugern.

Haarsinneszellen in Crista, Macula, und Cortischem Organ.

Seitenlinienorgan:

Epidermalneuromasten und Kanalneuromasten

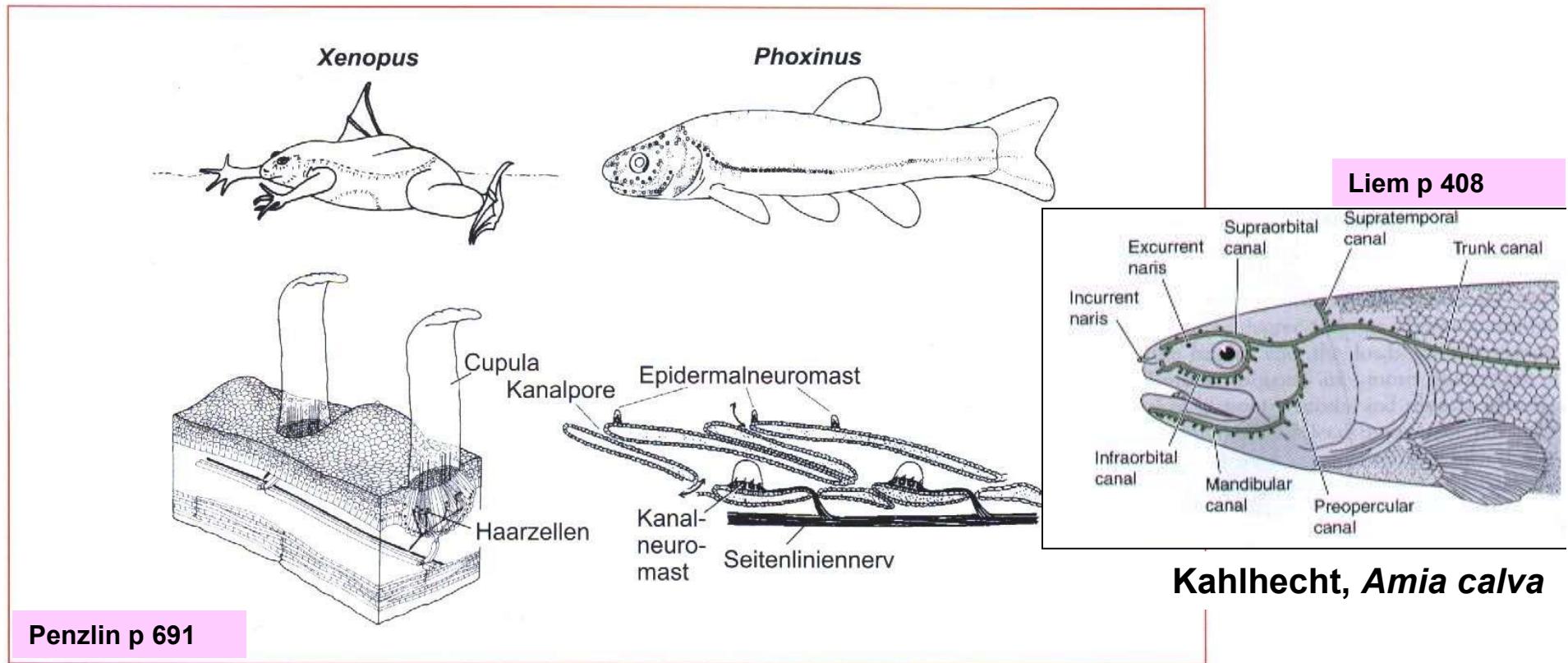


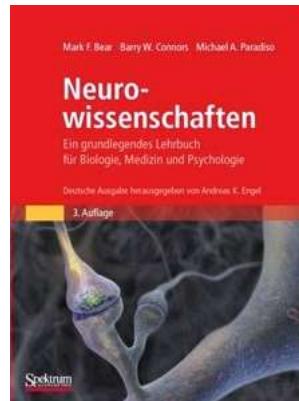
Abb. 17.18 Anordnung der Seitenlinieneuromasten beim Krallenfrosch *Xenopus laevis* (nach KRAMER 1933) und bei der Elritze *Phoxinus laevis* (nach DIJKGRAAF 1934). Punkte = Epidermalneuromasten, Kreise = Poren der Seitenlinienkanäle. Zwei

Epidermalneuromasten des Krallenfroschs (links unten, nach GÖRNER 1963) und Längsschnitt durch Teile des Rumpfseitenlinienkanals einer Forelle (rechts unten). Nach KROESE und SCHELLART 1992.

Zusammenfassung

- Die Ohren der Wirbeltiere detektieren **Schalldruck**, die der Insekten Schalldruck oder **Schallschnelle**.
- Das Ohr der Säugetiere besteht aus **Außen-, Mittel- und Innenohr**. Das Außenohr erzeugt eine Richtcharakteristik.
- Das Mittelohr dient der **Impedanzwandlung** durch das Flächenverhältnis von Trommelfell und ovalem Fenster sowie durch Hebelwirkungen der Mittelohrknöchelchen.
- Das Innenohr besteht aus **Vestibularorgan** und **Cochlea**. Die **Hydrodynamik** der drei cochlearen "Skalen" codiert die Schallfrequenz in Position.
- Im Cortischen Organ liegen innere und drei Reihen äußere **Haarzellen**, deren Stereovilli bei der Bewegung geschert werden.
- Bei der Öffnung mechanorezeptiver Kanäle in den Stereovilli werden die inneren Haarzellen durch **Einstrom von K⁺** aus der Endolymphe depolarisiert.
- Das Ohr wird vom **8. Gehirnnerven** innerviert. Die Verarbeitung erfolgt überwiegend kontralateral im Hirnstamm und aufsteigend bis zum auditorischen Cortex.
- Beim **Richtunghören** können binaurale Zeitdifferenzen von bis zu 10 µs genutzt werden.
- Das Vestibularsystem besteht aus dem Utriculus mit den **Bogengängen** und dem Sacculus. Die Bogengänge messen Drehbeschleunigungen.

lesen Sie zu diesem Kapitel...



MF Bear, BW Connors, MA Paradiso.
Neurowissenschaften. Ein grundlegendes Lehrbuch für Biologie, Medizin und Psychologie.
Spektrum Verlag, 3. Auflage 2009

Kapitel 11: Das auditorische und vestibuläre System

Weitere verwendete Literatur

- Heldmaier: Heldmaier G, Neuweiler G, Vergleichende Tierphysiologie. Band 1, Berlin etc.: Springer 2003
- Kästner IA/B: Kästner, Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Band I Wirbellose, 3. Teil Insecta: A. Allgemeiner Teil bzw. B. Spezieller Teil. Stuttgart: G. Fischer 1972
- Kästner II: D. Starck (Hrsg) Lehrbuch der Speziellen Zoologie begründet von Alfred Kästner. Band II Wirbeltiere, 5. Teil: Säugetiere. Jena 1995: G. Fischer
- Moyes: Moyes CD, Schulte PM, Tierphysiologie. München etc: Pearson Education 2008
- Eckert: Randall D, Burggren W, French K. Eckert Animal Physiology. New York: WH Freeman 2002
- Penzlin H, *Lehrbuch der Tierphysiologie*. 7. Auflage, München: Elsevier 2005.
- Schmidt RF, Lang F, Thews G, Physiologie des Menschen. 29. Auflage, Heidelberg: Springer 2005
- Wehner R, Gehring W, *Zoologie*. 27. Auflage, Stuttgart: Thieme, 2007