

University of Groningen

## Auditory mechanics of the frog basilar papilla

Schoffelen, Richard Leonard Maria

**IMPORTANT NOTE: You are advised to consult the publisher's version (publisher's PDF) if you wish to cite from it. Please check the document version below.**

*Document Version*

Publisher's PDF, also known as Version of record

*Publication date:*

2009

[Link to publication in University of Groningen/UMCG research database](#)

*Citation for published version (APA):*

Schoffelen, R. L. M. (2009). *Auditory mechanics of the frog basilar papilla*. s.n.

### Copyright

Other than for strictly personal use, it is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

The publication may also be distributed here under the terms of Article 25fa of the Dutch Copyright Act, indicated by the "Taverne" license. More information can be found on the University of Groningen website: <https://www.rug.nl/library/open-access/self-archiving-pure/taverne-amendment>.

### Take-down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

*Downloaded from the University of Groningen/UMCG research database (Pure): <http://www.rug.nl/research/portal>. For technical reasons the number of authors shown on this cover page is limited to 10 maximum.*

# Gehoormechanica in de basilaire papilla van de kikker

## Samenvatting in het Nederlands

Onder gehoormechanica wordt in het algemeen de mechanica van het externe oor, het middenoor en het binnenoor verstaan. Dit proefschrift richt zich op de gehoormechanica in het binnenoor van de luipaardkikker, *Rana pipiens pipiens*, en in het bijzonder op de mechanische response van het tectoriaal membraan in de basilaire papilla op akoestische stimulatie van het ovale venster.

Hoofdstuk 1 geeft een korte inleiding op de anatomie van het binnenoor en de gehoormechanica in gewervelde diersoorten. Daarnaast bevat het een overzicht van de inhoud van de rest van het proefschrift.

Ieder gewerveld dier heeft twee oren. De binnenoren bevinden zich aan beide zijden van de schedel en bevatten de evenwichts- en gehoororganen. Het aantal afzonderlijke eindorganen in het binnenoor varieert van zes tot negen in verschillende diersoorten; één of twee hiervan worden exclusief gebruikt voor de detectie van geluid. De anatomie van het binnenoor varieert tussen de verschillende soorten, maar er zijn ook duidelijke overeenkomsten. Zo bestaat het binnenoor altijd uit twee gescheiden vloeistofcompartimenten, bevatten de eindorganen haarcellen voor de detectie van signalen, en vormt het membraan van het ovale venster de voornaamste ingang voor akoestische energie. Daarnaast is het opvallend dat de frequentieselectiviteit in de verschillende gehoororganen sterk overeenkomt.

In de meeste gehoororganen van gewervelden –waaronder het slakkenhuis (cochlea) van de mens– volgt de frequentieselectiviteit een tonotopisch patroon: de karakteristieke frequentie van de afferente zenuwvezels die met de sensorische haarcellen zijn verbonden varieert systematisch met de lokatie in het eindorgaan<sup>1</sup>. De frequentieselectiviteit is in het algemeen het resultaat van de passieve mechanica van het binnenoor en actieve versterking. In zoogdieren leveren de (passieve) mechanische eigenschappen van het basilaire membraan en de (actieve) motiliteit van de buitenste haarcellen de voornaamste bijdragen aan de frequentieselectiviteit. De frequentie-afhankelijke response van het basilaire membraan lijkt uniek te zijn voor zoogdieren. In andere soorten waar deze response is onderzocht lijkt hij geen frequentieselectiviteit te vertonen. In deze soorten, vormen de mechanische eigenschappen van de haarbundels en de elektrische eigenschappen van cellichamen van de haarcellen waarschijnlijk de basis voor de frequentieselectiviteit van de response.

---

<sup>1</sup>De richting waarlangs de karakteristieke frequentie varieert wordt de *tonotopische as* genoemd.

Door het bestuderen van gehoororganen met een verscheidenheid aan anatomische en fysiologische eigenschappen, kan het inzicht in de relatie tussen vorm en functie in deze organen worden vergroot. Hiermee hopen we de bijdrage van verschillende substructuren aan het functioneren van het binnenoor te kunnen onderscheiden.

In hoofdstuk 2 wordt een overzicht gegeven van de literatuur met betrekking tot het functioneren van het binnenoor van de kikker. Hierbij ligt de nadruk op de mechanica van de twee auditieve eindorganen van de kikker: de amfibische en de basilaire papilla. Anatomisch zijn deze organen bijzonder omdat ze geen basilair membraan bevatten; in andere gewervelden vormt dit membraan een flexibele basis voor de haarcellen, in de kikker staan deze haarcellen in zogenaamd 'limbisch' weefsel. De kennis en hypothesen over het functioneren van de auditieve eindorganen in de kikker zijn met name gebaseerd op anatomische beschrijvingen, modellen, metingen van de neurale responsies van de auditieve zenuw en metingen van otoakoestische emissies.

Het frequentiebereik van het gehoor van de kikker is verdeeld over de twee eindorganen. Het laagfrequente deel wordt in de amfibische papilla gedetecteerd (~ 100-1000 Hz, in 'echte kikkers'), terwijl het hoogfrequente deel in de basilaire papilla wordt geregistreerd (tussen ~ 1200 en 2500 Hz, in 'echte kikkers'). De amfibische papilla bestaat uit meerdere, tonotopisch georganiseerde auditieve filters, die een frequentieselectiviteit hebben die vergelijkbaar is met die in andere gewervelden. De basilaire papilla functioneert daarentegen als één relatief breedbandig filter.

De amfibische papilla kan worden opgedeeld in twee functionele delen. De laagfrequente helft bevat haarcellen die bio-elektrisch zijn afgestemd op hun karakteristieke frequentie en die het meest gevoelig zijn voor afbuiging langs de tonotopische as<sup>2</sup>. In het hoogfrequente gedeelte van de amfibische papilla daarentegen, staat de haarcelpolarisatie loodrecht op de tonotopische as. In dit gedeelte is er voor zover bekend geen elektrische tuning van de haarcellen. De aanwezigheid van spontane otoakoestische emissies in het frequentiebereik van dit hoogfrequente deel van de amfibische papilla suggereert dat het functioneert als een actief gehoororgaan. De twee auditieve eindorganen in het binnenoor van de kikker bestaan in totaal dus uit drie verschillende functionele zones: één in de basilaire papilla en twee in de amfibische papilla.

Hoofdstuk 3 geeft een gedetailleerde beschrijving van de anatomie van de basilaire papilla van de luipaardkikker. Deze beschrijving gaat uit van beelden gemaakt met scanning-elektronen-microscopie en lichtmicroscopie in gefixeerde en niet-gefixeerde preparaten. Onze bevindingen met betrekking tot de afmetingen van de basilaire papilla en vorm van het holte waarin hij zich bevindt waren in overeenstemming met eerdere bepalingen in verwante soorten.

Het tectoriaal membraan in de basilair papilla heeft de vorm van een halve maan. De rechte zijde is vormt een stugge verbinding tussen de beide zijkanten van het ovale lumen van de basilaire papilla. De half cirkelvormige rand is verbonden met een deel van de haarcellen in het eindorgaan. Het lumen van de basilaire papilla wordt ongeveer half afgesloten door dit tectoriaal membraan.

Het aantal haarcellen (gemiddeld 76) in het epitheel was vergelijkbaar met verwante soorten. In het epitheel van de basilaire papilla in de luipaardkikker kunnen vier types haarcellen worden onderscheiden; één type meer dan in de brulkikker. De haarbundeloriëntatie was

<sup>2</sup>Deze richting van maximale gevoeligheid wordt *haarceloriëntatie* of *haarcelpolarisatie* genoemd.

uniform van de laterale zijde naar de mediale zijde van het epitheel. Dit is in overeenkomst met andere basilaire papillae in kikkers en padden die als evolutionair 'geavanceerd' worden beschouwd. De afmetingen van het tectoriaal membraan en zijn verbinding met het zintuigepitheel leidde tot de conclusie dat een aanzienlijk deel van de haarcellen in de basilaire papilla hoogstwaarschijnlijk niet direct verbonden is met het tectorium. Alleen de haarcellen aan de mediale zijde van het epitheel leken direct met het overspannende tectoriaal membraan te verbonden te zijn. De stereovilli van deze cellen staken in gaten in het membraan. De haarcellen die direct met het tectoriaal membraan verbonden waren, stonden in een dicht en regelmatig patroon, in tegenstelling tot de vrijstaande haarcellen.

Voor de luipaardkikker vormen de gegevens in dit hoofdstuk de meest uitgebreide beschrijving van de basilaire papilla tot nu toe. De resultaten verschillen niet significant van gegevens voor verwante soorten. Ze bieden een referentiekader voor de interpretatie van de resultaten in de volgende hoofdstukken.

In hoofdstukken 4 en 5 worden metingen van de response van het tectoriaal membraan op akoestische verplaatsing van het ovale venster beschreven. Het operculum, een flexibele schijf van bot in het ovale venster, werd hiertoe sinusoidaal verplaatst met een mechanische stimulator. Met een digitale camera en stroboscopische belichting, legden we de response van het tectoriaal membraan vast in een driedimensionale film. De amplitude en fase van de response werden vervolgens geanalyseerd met behulp van zogenaamde 'optical-flow' algoritmes.

Deze metingen werden uitgevoerd in geïsoleerde preparaten van het complete binnenoor van de kikker. Naar we aannemen, had voor het begin van de metingen elke mogelijk bestaande actieve invloed van de haarcellen op de response reeds opgehouden te bestaan. Er waren geen aanwijzingen voor verdere verslechtering van de toestand van het preparaat gedurende de metingen.

Bij de metingen beschreven in hoofdstuk 4, werd de stimulusfrequentie gevarieerd tussen 0.5 en 3.0 kHz, terwijl de stimulusamplitude constant werd gehouden. De verplaatsing van het tectoriaal membraan in de basilaire papilla was het grootst nabij de verbinding tussen het tectoriaal membraan en het zintuigepitheel. Bij de opgespannen vrije rand van het membraan was er praktisch geen verplaatsing waarneembaar. De fase van de response was gelijk voor het gehele membraan. Deze gegevens toonden dat de beweging van het tectoriaal membraan vergelijkbaar is met die van een twee-dimensionale slinger, met de rotatieas bij de vrije rand van het membraan.

De maximale uitwijking van het tectoriaal membraan was ongeveer 15 dB groter dan de verplaatsing van het operculum. De versterking van de amplitude in het binnenoor is daarmee ongeveer gelijk aan de versterking tussen het ovale venster en het basilaire membraan in een passieve (dode) cochlea van een zoogdier.

De response van het tectoriaal membraan was frequentieselectief, waarbij de maximale response gemiddeld optrad bij een frequentie van 2.2 kHz. Dit correspondeert met de neurale maximum-gevoeligheid van de basilaire papilla in de luipaardkikker. De scherpheid van de tuning van de tectoriaal-membraan-response, uitgedrukt in  $Q_{10dB}$ , was vergelijkbaar met die van de neurale tuning. Dit leidde tot de conclusie dat de basilaire papilla van de kikker een gehoororgaan is waarvan de frequentieselectiviteit gebaseerd is op de mechanische response van het tectoriaal membraan.

In hoofdstuk 5 worden de overdrachtskarakteristieken tussen het operculum en het tecto-

riaal membraan in de basilaire papilla beschreven bij een stimulusfrequentie van 2.0 kHz. De response van het tectoriaal membraan nam lineair toe met toenemend stimulusamplitudes, en verzadigde voor grote stimulusamplitudes. Deze afvlakking van de mechanische response vond echter pas plaats bij stimulusniveaus van ongeveer 100 dB SPL (sound-pressure level), terwijl de neurale response al 20 dB onder dat niveau verzadigd raakt. De bovengrens van de neurale response werd daarom niet bepaald door de mechanische response van het tectoriaal membraan.

De faseverschillen tussen drie orthogonale componenten van de beweging van het tectoriaal membraan waren ofwel ongeveer  $0^\circ$ , ofwel ongeveer  $180^\circ$ . Dit was een indicatie dat de beweging van het membraan bij benadering langs een rechte lijn plaatsvond. De verhoudingen tussen de amplitudes van de verschillende bewegingscomponenten, in combinatie met hun faseverschillen, leidde tot de conclusie dat het tectoriaal membraan hoogstwaarschijnlijk langs het oppervlak van het zintuigepitheel beweegt.

Hoofdstuk 6 geeft tenslotte een korte discussie van de voornaamste resultaten van de voorgaande hoofdstukken, legt verbanden tussen de hoofdstukken en met relevante literatuur.

De anatomie en de gehoormechanica van de basilaire papilla in de kikker zijn eenvoudig en uniek in vergelijking met andere gehoororganen van gewervelde dieren. De afmetingen en de structuur van de basilaire papilla zijn bijzonder door het ontbreken van een basilair membraan en door de anatomie van het tectoriaal membraan. Op functioneel gebied lijkt de basilaire papilla het enige passieve gehoororgaan in een gewerveld dier te zijn, dat we kennen. Zijn frequentieselectiviteit is gebaseerd op de mechanische response van het tectoriaal membraan, terwijl de verzadiging van de neurale response gebaseerd is op de fysiologie van de de haarcellen en/of de afferente zenuwvezels die ermee verbonden zijn.

Het onderzoeken en begrijpen van de mechanica van het andere gehoororgaan van de kikker, de amfibische papilla, is een volgende uitdaging op weg naar een volledig beschrijving van de mechanica van het binnenoor van de kikker.