

4.1 Das Vestibuläre System

Primäre Signalverarbeitung

Information kann von Zellen auf verschieden Arten kodiert werden:

1. Welche Zellen aktiv sind
2. Zeitliche Synchronisation mehrere Zellen
3. Frequenz
4. Aktivität nur bei besonderen Reizcharakteristiken
5. Zeitintervall zwischen Aktionspotentialen
6. **Amplitude**

ad 1) Im vestibulären System gibt es 3 Bogengangs-Paare:

- Links horizontal - Rechts horizontal
- Links anterior - Rechts posterior (LARP)
- Rechts anterior - Links posterior (RALP)

Stimulation eines einzelnen Bogenganges löst Augenbewegungen aus, die in der Ebene des stimulierten Bogenganges liegen.

ad 2) Besonders wichtig im auditorischen System (z.B. "Party-Problem": wie trennt man die Stimme einer Person vom restlichen Hintergrundlärm?)
Funktioniert z.T. auch für höhere Frequenzen!

ad 3) & 4) "tonic cells" und "phasic cells" (vergleiche auch "regular cells" und "irregular cells")
"tonic cells": sind immer aktiv
"phasic cells": sind nur während gewisser *Phasen* aktiv (z.B. während der Beschleunigung)

ad 5) Cerebellum

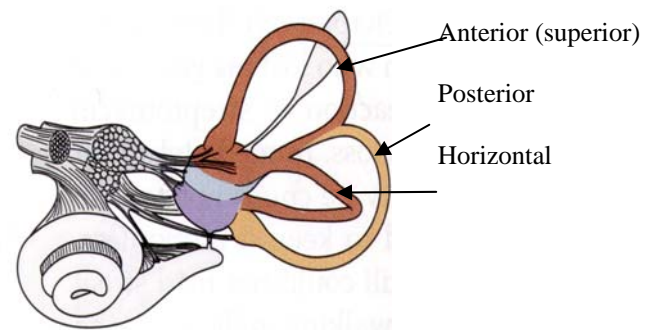


Abbildung 4.1 Das Gleichgewichtssystem hat auf jeder Seite drei annähernd rechtwinklig zueinander orientierte Bogengänge.

Sekundäre Signalverarbeitung

Paarweise Anordnung der Bogengänge

1) Diese Anordnung ("push-pull" Prinzip) hat verschiedene Vorteile:

- Linearität
- Redundanz (bei geringen Drehgeschwindigkeiten)
- Stabilität

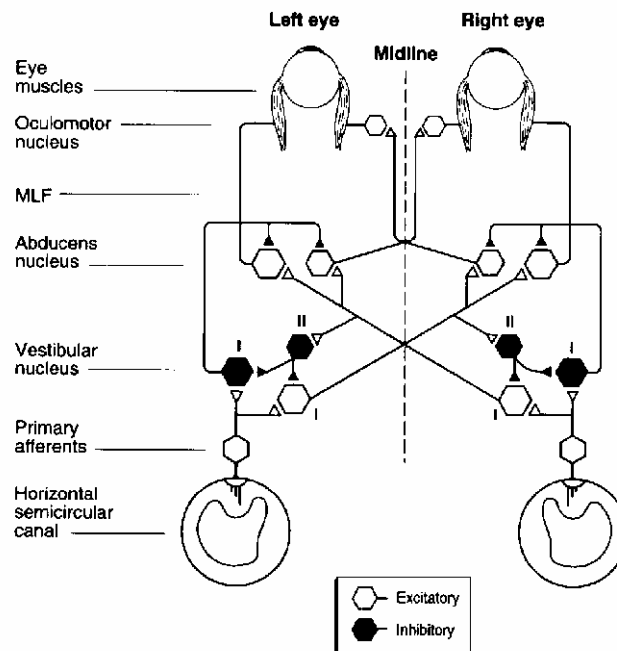


Abbildung 4.2: "3-neuron arc" - die Verschaltung des Vestibulo-Okulären Reflexes (VOR) (von Curthoys et al ¹)

Das *Gleichgewichts-System* oder *vestibuläre System*

besteht aus den *Bogengängen*, welche die Winkelgeschwindigkeiten in der jeweiligen Bogengangsebene messen, und den *Otolithen*, die lineare Beschleunigungen (und damit auch die Orientierung relativ zur Schwerkraft) detektieren.

¹ I. S. Curthoys and G. M. Halmagyi. Vestibular compensation: a review of the oculomotor, neural, and clinical consequences of unilateral vestibular loss. *J Vestib Res* 5:67-107, 1995.

Die Bogengänge

Hydrodynamik

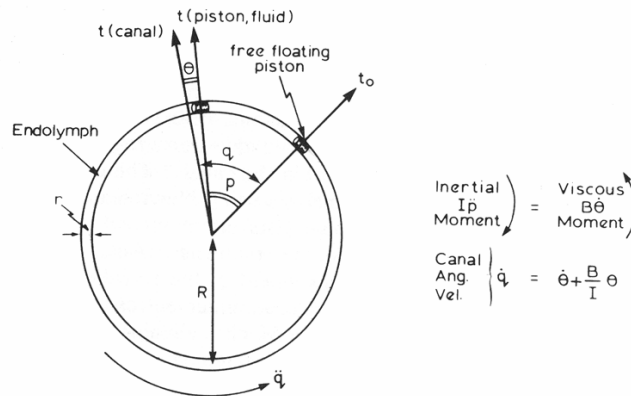


Figure 4.3 Vereinfachter Bogengang, ohne Cupula (aus Wilson / Melvill Jones)

$$I\ddot{p} = B\dot{\theta} \quad (4.1)$$

p... Auslenkung der Endolymphe; q .. Drehung des Gesamtsystems, θ ... relative Verschiebung. Mit $p = q - \theta$ ergibt sich, mit einfacher Integration

$$\dot{q} = \dot{\theta} + \frac{B}{I}\theta \quad (4.2)$$

Für eine Geschwindigkeitsstufe mit der Amplitude \dot{Q} ergibt sich eine Auslenkung

$$\theta = \frac{I}{B} \cdot \dot{Q} (1 - e^{-(B/I)t}) \quad (4.3)$$

Wenn also t gross ist bezüglich der exponentiellen Zeitkonstante I/B ergibt sich eine konstante Auslenkung, die proportional zur Geschwindigkeit \dot{Q} ist:

$$\theta \approx \frac{I}{B} \cdot \dot{Q} \quad (4.4)$$

Wie gross ist die Zeitkonstante $T_1 = \frac{I}{B}$?

$$I = ml^2 \stackrel{r \ll R}{\approx} 2\rho\pi^2 r^2 R^3 \quad (4.5)$$

Gemäss der Poiseuille-Hagen Gleichung für den laminaren Fluss in einem dünnen Rohr gilt

$$F = \frac{8\bar{V}\eta l}{r^2} \quad (4.6)$$

wo \bar{V} der Volumsfluss pro Sekunde ist, η die Viskosität, und l die Länge des Rohres. Mit dem Drehmoment $M = F \cdot R$ und der relativen Winkelgeschwindigkeit $\Omega = v/R$ ergibt sich nach Einsetzen

$$B = \frac{M}{\Omega} = 16\eta\pi^2 R^3 \quad (4.7)$$

Für die Zeitkonstante erhält man somit

$$T_1 = \frac{I}{B} = \frac{\rho r^2}{8\eta} \quad (4.8)$$

Für das menschliche Gleichgewichtssystem ergibt sich durch Einsetzen experimentell ermittelter Parameter eine Zeitkonstante $T_1=0.003$ s. Diese ist so kurz, dass in Gl.(4.4) das Näherungszeichen durch ein Gleichheitszeichen ersetzt werden kann. Ausserdem ergibt sich durch Gl.(4.4) der „gain“ des Systems als

$$G = \frac{I}{B} = \frac{\theta}{\dot{Q}} \quad (4.9)$$

Bedeutung der Cupula

Eine Ausbuchtung an einem Ende jedes der drei Bogengänge, die sogenannte „Ampulla“, bildet einen mechanischen Abschluss jedes Bogenganges. Sie besteht aus einer elastischen Membran, der „Cupula“, die bei Rotationsbeschleunigungen ausgelenkt wird. Dabei hat die Cupula zwei Aufgaben: zum einen bringt sie durch ihre Elastizität das System in den Ausgangszustand zurück; und zum anderen enthält sie die sensorischen Haarzellen, die bei einer Auslenkung der Cupula angeregt oder inhibiert werden.

4.1 Das Vestibuläre System

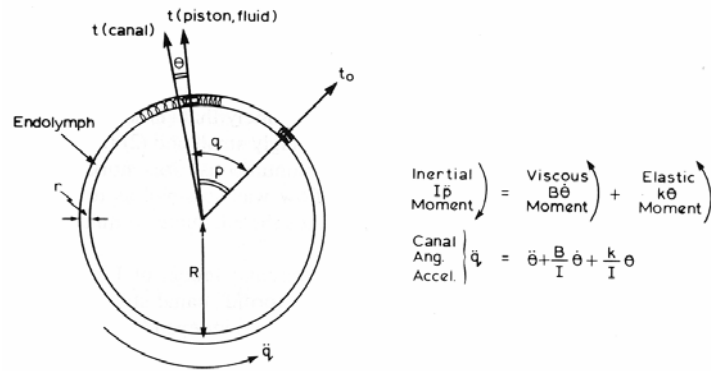


Figure 4.4 Auswirkung der Cupula (aus Wilson / Melvill Jones)

Durch Einbeziehen der Cupula erhält man anstatt Gl.(4.2) die Gleichung

$$\ddot{q} = \ddot{\theta} + \frac{B}{I} \dot{\theta} + \frac{K}{I} \theta \quad (4.10)$$

Für die Lösung solcher Differential-Gleichungen eignet sich die Methode der *Laplace-Transformation* besonders gut. Diese Methode wird später im Abschnitt über *Lineare Steuerungssysteme* näher besprochen.

Für $T_2 = B/K \gg T_1$ kann diese Gleichung gelöst werden durch

$$\frac{\theta}{\dot{q}}(s) = \frac{I}{K} \cdot \frac{s}{(T_1 s + 1)(T_2 s + 1)} \quad (4.11)$$

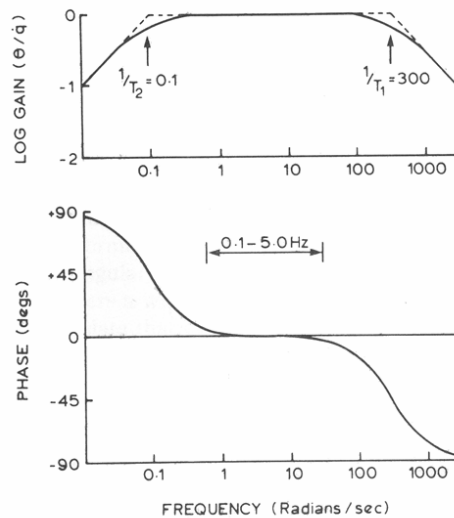


Figure 4.5 Frequenzverhalten als Funktion der Kopfgeschwindigkeit eines vereinfachten Bogengangmodells (aus Wilson / Melvill Jones)

Für den Gain des Systems ergibt sich somit für "typische" Kopfbewegungen ($0.1 \text{ Hz} < f < 10 \text{ Hz}$)

$$G_m = \frac{\theta}{\dot{q}}(t) = T_1 = \frac{I}{B} \quad (4.12)$$

Die Otolithen

Das menschliche Gleichgewichtssystem enthält 2 Otolithen, den *Utrikulus* (annähernd horizontal orientiert), und den *Sakkulus* (annähernd entlang der Mittel-Ebene orientiert).

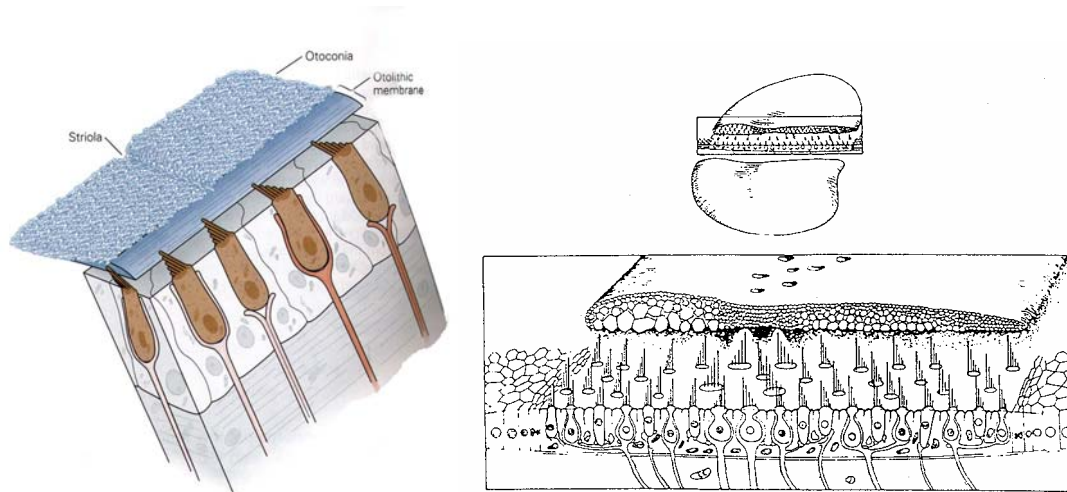


Figure 4.6 Links: Aufgrund der höheren spezifischen Dichte der *Otokonia-Schicht* führt eine Beschleunigung zu einer Auslenkung der Otokonia relativ zur Unterlage. Diese Auslenkung erzeugt in den peripheren vestibulären Nerven ein Signal, das an das *zentrale Nervensystem* weitergeleitet wird (aus Kandel/Schwartz/Jessel). **Rechts:** Ein schematischer Querschnitt durch eine Otokonia-Membran zeigt die Calzit-Kristalle, die in die Otokonia-Schicht eingebettet sind (aus Lindemann, 1969).

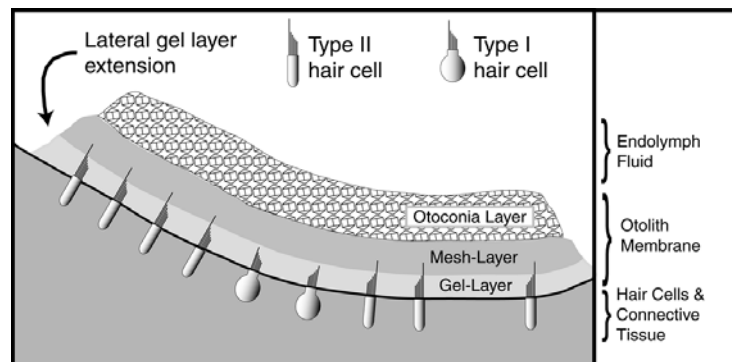


Figure 4.7 Realistischer Querschnitt durch einen menschlichen Sakkulus. Beachten Sie die Krümmung der ganzen Schicht.

Die mechanische Komplexität der Otolithen macht eine näherungsweise Abschätzung der Auslenkung, wie wir es bei den Bogengängen gemacht haben, sehr schwer. Die genaue Bewegung kann aber mit der Methode der *finiten Elemente* berechnet werden:

Numerische Simulation der Otolithen-Verschiebung

Die Bewegung jedes kontinuierlichen elastischen Materials muss den *Cauchy'schen Bewegungsgleichungen* genügen

$$\rho \frac{\partial^2 u_i}{\partial t^2} = \rho B_i + \sum_j \frac{\partial T_{ij}}{\partial x_j} \quad \text{mit } i, j = 1, 2, 3 \quad (4.13)$$

ρ effektive Material-dichte, u_i Verschiebungen entlang der I-Achse, B_i Komponenten der Körperkraft pro Volumseinheit (e.g. Schwerkraft oder Inertial-Kräfte), T_{ij} Komponenten des Cauchy'schen Spannungstensors. x_j Koordinaten.

Für linear elastische, isotrope Materialien erhält man für den Cauchy'schen Spannungstensor

$$T_{ij} = \lambda e \delta_{ij} + 2\mu E_{ij} \quad (4.14)$$

λ und μ sind die *Lamé Konstanten*; μ ist identisch dem Scher-modulus.

$$e = \sum_j \frac{\partial u_j}{\partial x_j} = \text{div}(\vec{u}) \quad \text{und} \quad E_{ij} = \frac{1}{2} \left(\frac{\partial u_i}{\partial x_j} + \frac{\partial u_j}{\partial x_i} \right) \quad (4.15)$$

E_{ij} Verzerrungstensor. Das führt zu den *Navier'schen Bewegungsgleichungen*²

$$\rho \frac{\partial^2 u_i}{\partial t^2} = \rho B_i + (\lambda + \mu) \frac{\partial e}{\partial x_i} + \mu \sum_j \frac{\partial^2 u_i}{\partial x_j^2} \quad (4.16)$$

Diese Gleichung gilt für rein elastische, isotrope Materialien, und kann mit der Methode der *finiten Elemente* gelöst werden. Die mechanischen Koeffizienten solcher Materialien werden üblicherweise dadurch bestimmt, dass eine zylinderförmige Material-Probe unter Spannung gesetzt wird. Der *Young-Koeffizient* beschreibt dann die Längenänderung, und das *Poisson'sche Verhältnis* die gleichzeitige Abnahme des Durchmessers. Die Lamé Konstanten λ and μ hängen mit E und ν über folgende Gleichung zusammen:

$$E = \frac{\mu(3\lambda + 2\mu)}{\lambda + \mu} \quad \text{und} \quad \nu = \frac{\lambda}{2(\lambda + \mu)} \quad (4.17)$$

² Beachte, dass diese Gleichung, die das Verhalten elastischer Materialien beschreibt, verschieden ist von der berühmten *Navier-Stokes Gleichung*, die das Verhalten von Flüssigkeiten charakterisiert.

Transformation der Auslenkung in Nervensignale

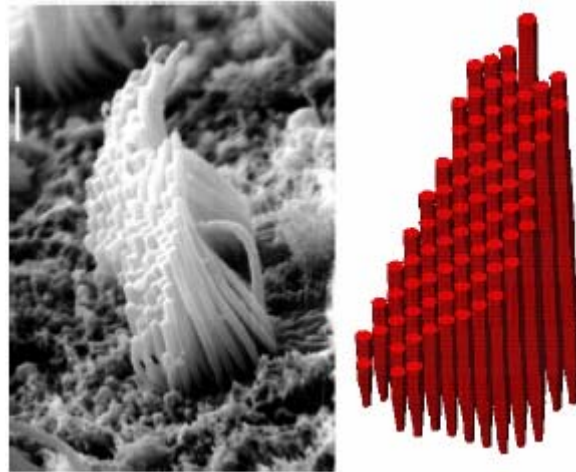


Figure 4.8 Scanning micrograph and reconstruction of a hair bundle (E. Peterson and W. Grant).

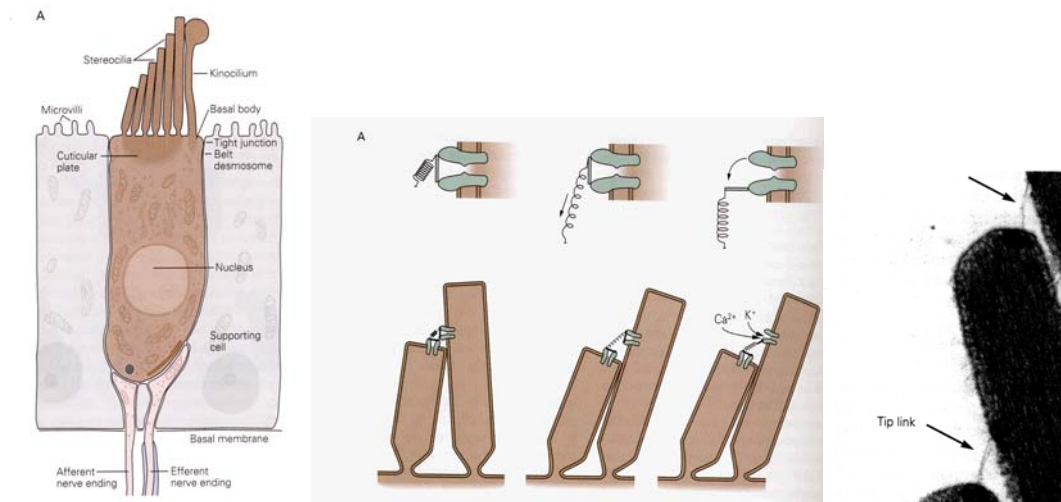


Figure 4.9 Links: Haarzelle im Gleichgewichtssystem (aus Kandel/Schwartz/Jessel). Mitte: durch Auslenkung der Haarzellen in Richtung *Kinocilium* werden mechanisch Ionenkanäle geöffnet, was zu einer Depolarisierung der Zelle (→ Aktionspotential) führt. Rechts: Elektronen-Mikroskop Aufnahme von *Stereocilia-Spitzen*

Literatur

- Wilson VJ und G Melvill Jones (1979) *Mammalian Vestibular Physiology*. Plenum Press, New York (Kommentar: physikalische Beschreibung, sehr gut)
- E. R. Kandel, J. H. Schwartz, and T. M. Jessell. *Principles of Neural Science*, McGraw-Hill, 2000. Chapters 31 & 40 (ok)
- Eine mehr medizinisch ausgerichtete Beschreibung findet man in R. J. Leigh and D. S. Zee. *The neurology of eye movements*, New York:Oxford University Press, 1999. (sehr gut)