

13 Gehör

Das Gehör liefert uns neben dem visuellen System einen weiteren Zugang zur Welt der »Ferndinge«, also der Objekte, die wir nicht betasten, schmecken oder riechen können. Vor allem aber bildet es den überaus wichtigen Empfangskanal für die Kommunikation durch Sprache. Dementsprechend ist unser Gehör auch am empfindlichsten für den Frequenzbereich der gesprochenen Sprache.

Die Leistungen des auditorischen Systems, bestehend aus dem schallaufnehmenden Apparat, den weiterleitenden nervalen Strukturen sowie den zerebralen Analysestationen, sind sehr komplex. So besitzt es eine extreme Empfindlichkeit für Schallwellen sowie eine außerordentlich hohe Präzision bei der Analyse von Tonhöhen und bei der Ortung von Schallquellen im Raum.

13.1 Schall

Der adäquate Reiz für das Gehör ist der Schall. Schallquellen sind solche Körper, die zu Schwingungen befähigt sind, die sich auf die umgebende Luft bzw. ein anderes elastisches Medium übertragen können. Beim Übergang zur Luft entstehen Verdichtungszone, die mit Zonen dekomprimierter Luft alternieren. Diese Zustände breiten sich wellenförmig von der Schallquelle in die Umgebung aus (s. Abb. 13.1). Die Ausbreitung der Schallwellen kommt dadurch zustande, dass die sich bewegend Moleküle ihren Bewegungsimpuls durch

Zusammenprall an benachbarte Moleküle weitergeben, was zu einer wellenförmigen Fortpflanzung führt.

Schallwellen bewegen sich in Luft mit einer Geschwindigkeit von 335m/s von der Schallquelle weg. Treffen sie auf unser Ohr, so führen sie dort zu einem Effekt, der quasi komplementär zu ihrer Entstehung ist: Sie regen wiederum ein schwingungsfähiges Gebilde – das Trommelfell – zu Vibrationen an. Diese werden dann hinsichtlich ihrer dynamischen Eigenschaften durch einen mehrstufigen Transformationsprozess in Nervenimpulse umgewandelt.

Töne, Klänge und Geräusche. Die Akustik ist dasjenige Gebiet der Physik, das sich mit den Schallereignissen befasst. Schall setzt sich üblicherweise aus einer Mischung verschiedener Töne zusammen. Ein reiner Ton besteht lediglich aus einer einzigen Frequenz. Eine Stimmgabel, die aufgrund ihrer Bauart nur zu einer einzigen Schwingungsfrequenz befähigt ist, produziert einen reinen Ton. Schwingende Saiten dagegen erzeugen i.Allg. Klänge, da sie – einmal zur Schwingung angeregt – mit ihrer Grundfrequenz und Vielfachen davon schwingen. Die Grundfrequenz ist durch die Länge der Saite vorgegeben. Als Geräusch bezeichnet man ein Schallereignis, das aus sehr unterschiedlichen und in keinem systematischen Verhältnis zueinander stehenden Frequenzanteilen zusammengesetzt ist.

Merkmale einer Schallwelle. Zur Beschreibung einer Schallwelle sind zwei physikalische Merkmale von besonderer Bedeutung:

- (1) Die Amplitude – die Differenz zwischen Maximaldruck und Minimaldruck – macht die Lautstärke aus.
- (2) Die Frequenz – die Zahl der Schwingungsperioden pro Sekunde – definiert die Tonhöhe und wird in Hertz (Hz) angegeben, wobei 1Hz einer Periode pro Sekunde entspricht.

Unter der Schallintensität versteht man diejenige Schallenergie, die pro Zeiteinheit durch eine Flächeneinheit hindurchtritt. Sie ist dem Quadrat des Schalldrucks proportional und wird in Watt/m^2 angegeben (s. Vertiefung).

Nach der Formel für den Schalldruckpegel bedeutet eine Verzehnfachung des Schalldrucks eine Erhöhung

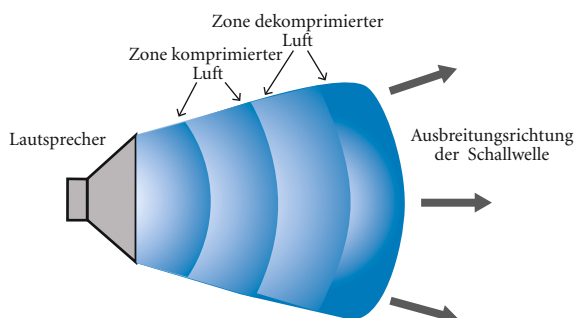


Abbildung 13.1 Schallwellen. Ein schwingender Körper überträgt Bewegungsenergie auf die Luftmoleküle. Die Luft wird dadurch im Wechsel komprimiert und dekomprimiert. Diese Zustandsänderungen breiten sich wellenförmig aus

des Schalldruckpegels um 20dB. Zwei Töne gleicher Frequenz können dann gerade als unterschiedlich laut erkannt werden (Unterschiedsschwelle), wenn diese sich im Schalldruckpegel um ca. 1 dB unterscheiden.

Typische Werte für den Schalldruckpegel sind Tabelle 13.1 zu entnehmen.

Vertiefung

Schalldruck

Der Druck wird in der Physik durch die Einheit N/m^2 (Newton pro Quadratmeter) gemessen. Eine darauf aufbauende Schalldruckskala hat allerdings eine enorme Spannweite. Der Grund dafür ist, dass der Intensitätsumfang der für unser Ohr hörbaren Schallereignisse äußerst hoch ist: Wenn man einem eben noch hörbaren Ton den Wert 1 zuordnet, so beträgt der Wert für eine Maschinengewehrsalve oder ein Jet-Triebwerk ungefähr 10 Millionen. Eine solch umfangreiche Skala für den Bereich hörbarer Schallwellen ist sehr schlecht zu handhaben, deshalb verwendet man für den Schalldruck eine logarithmisch transformierte Skala. Diese ergibt sich vereinbarungsgemäß aus:

$$S = 20 \log(p/p_0), \text{ gemessen in dB (Dezibel).}$$

S steht für Schalldruck, p für den Druck der Schallwelle in N/m^2 . p_0 ist ein Referenzdruckwert, der nach einer internationalen Vereinbarung auf $2 \times 10^{-5} \text{ N/m}^2$ festgelegt wurde. Dieser Referenzdruck wurde gewählt, da er ungefähr der Hörschwelle des Menschen entspricht.

Für den Schalldruck S verwendet man meist den Begriff »Schalldruckpegel« (engl. sound pressure level, SPL). Die Schalldruckpegelskala bewegt sich zwischen 0dB und maximal 160dB, wenn man den gesamten Bereich des hörbaren Schalls unterhalb der Schädigungsgrenze für das Gehör betrachtet.

Zusammenfassung

Geräusche sind die Folge der Schwingung von Objekten, die sich auf Luftmoleküle überträgt. Dadurch entstehen Bereiche komprimierter und dekomprimierter Luft, die sich wellenförmig von der Schallquelle weg ausbreiten. Die Frequenz dieser Welle bestimmt die Tonhöhe, ihre Amplitude die Lautstärke. Reine Töne sind Schallwellen einer einzigen Frequenz.

Tabelle 13.1 Typische Werte für den Schalldruckpegel (sound pressure level, SPL)

Geräusch	SPL (dB)
Kaum hörbares Geräusch	0
Blätterrascheln	20
Ruhiges Wohngebiet	40
Normales Gespräch	60
Laute Radiomusik / lauter Straßenlärm	80
Vorbeifahrende Eisenbahn	100
Startendes Propellerflugzeug	120
Startender Düsenjet (Schmerzschwelle)	140
Raketenstart in unmittelbarer Nähe	180

13.2 Aufbau des Ohrs

Unser Hörapparat besteht aus drei anatomisch und funktionell gut unterscheidbaren Teilen (s. Abb. 13.2):

- (1) dem äußeren Ohr,
- (2) dem Mittelohr und
- (3) dem Innenohr.

13.2.1 Äußeres Ohr

Das äußere Ohr besteht aus der **Ohrmuschel** (**Auricula**) und dem **äußeren Gehörgang**. Die Ohrmuschel ist ein überwiegend knorpeliges Gebilde, das Schallwellen – ähnlich einem Parabolspiegel – so bündelt, dass sie ihren Brennpunkt im Bereich des äußeren Gehörgangs haben. Der äußere Gehörgang hat eine Länge von etwa 3cm, wobei der Anfangsteil noch knorpelig ist, der innere Bereich dagegen knöchern. Der äußere Gehörgang endet am **Trommelfell** (Membrana tympani). Dieses trennt das äußere Ohr vom Mittelohr.

13.2.2 Mittelohr

Das Trommelfell hat einen Durchmesser von ca. 9mm. Das sich anschließende Mittelohr ist ein luftgefüllter Raum. Es besteht aus der **Paukenhöhle** (s. Abb. 13.3) und weiteren Hohlräumen. Letzere sind aber in Bezug auf die Schallleitung von untergeordneter Bedeutung. Der Luftdruck in der Paukenhöhle wird über die sog. **Eustachi-Röhre** (Eustachische Röhre, Tuba eustachii) an den Außendruck angeglichen, und zwar jedes Mal beim Schluckakt. Dieser Ausgleich ist beim Fliegen und Tau-

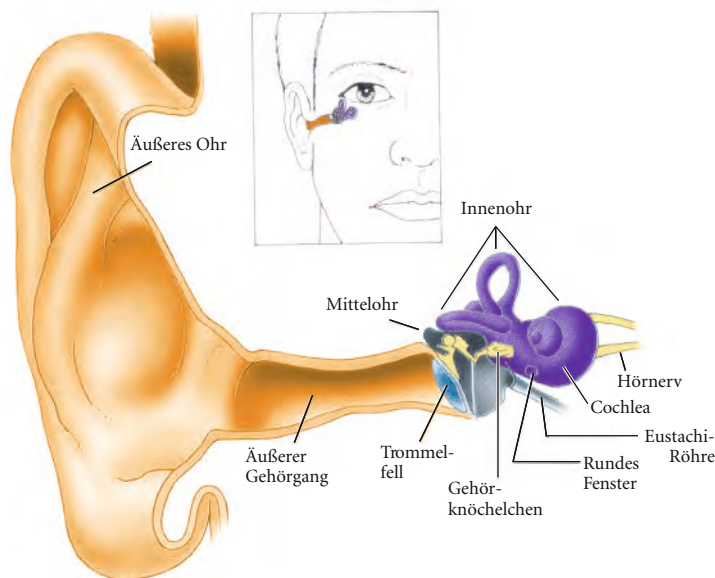


Abbildung 13.2 Aufbau des menschlichen Ohres. Es werden die Lage des äußeren Ohrs, Mittelohrs und Innenohrs im Kopf dargestellt

chen von besonderer Bedeutung. Wenn der Druckausgleich z.B. erkältungsbedingt nicht gelingt, bildet das Trommelfell keine plane Membran mehr, sondern es ist nach innen oder außen gewölbt – je nachdem, ob Über- oder Unterdruck herrscht. Dies führt zu einer Beein-

trächtigung seiner Schwingungsfähigkeit und infolgedessen zu Hörstörungen.

Gehörknöchelchen. In der Paukenhöhle befinden sich die **Gehörknöchelchen**: **Hammer** (Maleus), **Amboss** (Incus) und **Steigbügel** (Stapes). Über den »Griff« des Hammers wird die Verbindung des Gehörknöchelchen-Systems zum Trommelfell hergestellt. Dieser Griff ist mit dem Trommelfell fest verwachsen. Der Kopf des Hammers ist gelenkartig mit dem Amboss verbunden, sodass jede Bewegung des Hammers auch von einer Ambossbewegung begleitet wird. Das andere Ende des Amboss, das relativ lang ausläuft, ist mit dem Steigbügel ebenfalls gelenkig verknüpft. Die beiden Schenkel des Steigbügels gehen in die sog. Fußplatte über. Diese bildet den Übergang zwischen Mittelohr und dem flüssigkeitsgefüllten Innenohr. Die Fußplatte ist in dem »ovalen Fenster« zum Innenohr beweglich angebracht. Demnach ist die-

ses Fenster lediglich eine Öffnung, innerhalb derer sich die Fußplatte kolbenartig vor- und zurückbewegen kann. Auf diesem Wege geschieht die Schallweiterleitung vom Gehörknöchelchen-System in die Flüssigkeit als schallleitendes Medium des Innenohrs.

Störungsbild

Mittelohrentzündung

Die akute Mittelohrentzündung (Otitis media acuta) ist die häufigste Ohrerkrankung. Die Infektion nimmt i.Allg. den Weg über die Ohrtrompete vom Nasen-Rachen-Raum her, seltener kommt sie durch Trommelfellperforation zustande. Es handelt sich dabei meist um eine Entzündung der Paukenhöhlenschleimhaut. Diese kann verursacht werden durch Bakterien (Streptokokken, Staphylokokken und Pneumokokken), oder – seltener – durch Viren. Die Mittelohrentzündung tritt häufig im Kindesalter auf, da in diesem die Eustachische Röhre noch kurz und relativ

weit ist. Dadurch können eher Bakterien aus dem Nasenrachenraum aufsteigen. Der akute Beginn der Krankheit ist meist von Fieber, Ohrschmerzen und Schwerhörigkeit begleitet. Die Mittelohrentzündung kann eine Begleitkrankheit bei Scharlach, Masern und Grippe sein. Als schwere Komplikationen können auftreten: Meningitis, Hirnabszess und Lähmungserscheinungen im Gesichtsbereich. Eine Ausheilung erfolgt meist in 2–4 Wochen. Die Therapie geschieht i.Allg. mit Antibiotika, v.a. wegen der Gefahr von Komplikationen infolge der Ausbreitung der Entzündung.

Die Gehörknöchelchenkette wird durch zwei Muskeln (Musculus tensor tympani und Musculus stapedius) gehalten. Durch Kontraktion bzw. Relaxation dieser

Muskeln können die mechanischen Übertragungseigenschaften des Gehörknöchelchen-Systems dynamisch verändert werden. Bei sehr lauten Reizen etwa kontrahieren

diese Muskeln, schränken dadurch die Beweglichkeit der Gehörknöchelchen ein und bewirken damit eine Dämpfung der Übertragung vom Trommelfell zum Innenohr.

Auf das Innenohr wird aufgrund seiner größeren Bedeutung im Folgenden vertieft eingegangen.

Vertiefung

Physik der Schallübertragung im Ohr

Zunächst erscheint der Übergang vom äußeren Gehörgang zum Innenohr über ein dreigliedriges mechanisches System als eine Kuriosität. Allerdings macht die Physik der Schallleitung den Vorteil dieses Systems unmittelbar verständlich. Es dient dazu, den Übergang von Luftschall zu Flüssigkeitsschall (im Innenohr) mit möglichst geringen Verlusten zu gewährleisten. Da der Schallwellenwiderstand der Luft deutlich niedriger ist als derjenige einer Flüssigkeit, treten beim Übergang einer Schallwelle von Luft zu Flüssigkeit starke Reflexionen auf. Diese haben einen Energieverlust von ca. 98% zur Folge. Da der Übergang Luft – Flüssigkeit durch die Gehörknöchelchen-

Leitung geschieht, ist eine sehr viel effektivere Übertragung der Schallenergie auf das Innenohr möglich. Es kommt dabei eine beträchtliche Druckerhöhung zustande, die sich u.a. durch die unterschiedlich großen Flächen von Trommelfell und Steigbügelplatte ergibt (17:1) sowie die verschiedenen langen Hebelarme bei Hammer und Amboss. Insgesamt ergibt sich dadurch auf dem Weg vom äußeren Trommelfell zum Innenohr eine Drucksteigerung etwa um den Faktor 22. Die Übertragungscharakteristiken dieses Systems sind am günstigsten für eine Frequenz von ca. 300–3.000 Hz, also den Frequenzbereich der gesprochenen Sprache.

13.2.3 Innenohr

Streng genommen beherbergt das Innenohr zwei Sinnesorgane, nämlich das Gleichgewichtsorgan (s.Kap.14) und das Hörorgan im engeren Sinne, die **Cochlea** (Schnecke, Hörschnecke). Die Cochlea besteht aus knöchernem Material. Sie bildet gemeinsam mit dem Vestibularorgan das **Labyrinth**. Von außen gesehen erscheint sie als ein schneckenförmiges, spiralförmig eingedrehtes Rohr (s.Abb.13.3). Das Innere des Schneckengangs (s.Abb.13.4) ist in drei Kanäle unterteilt, die Scala vestibuli, Scala media und Scala tympani. Die Scala media ist mit Abstand der dünnste der drei Kanäle. Hier sind die neuronalen Strukturen eingelagert, in denen die Transduktion von akustischen Ereignissen in Nervensignale erfolgt. Die entsprechenden reizaufnehmenden Strukturen befinden sich auf der **Basilar-membran**. Diese bildet die Grenze zwischen Scala media und Scala tympani. Auf der Oberfläche der Basilar-membran befindet sich das **Corti-Organ** mit den mechanosensitiven Zellen. Das Corti-Organ wird von der Tektorialmembran wie von einem Dach abgedeckt.

Corti-Organ. Das Corti-Organ trägt eine einzelne Reihe von sog. inneren **Haarzellen** und drei Reihen von äußeren Haarzellen (s.Abb.13.5). Die Haarzellen sind die Sinneszellen für akustische Reize. Ihre Gesamtzahl

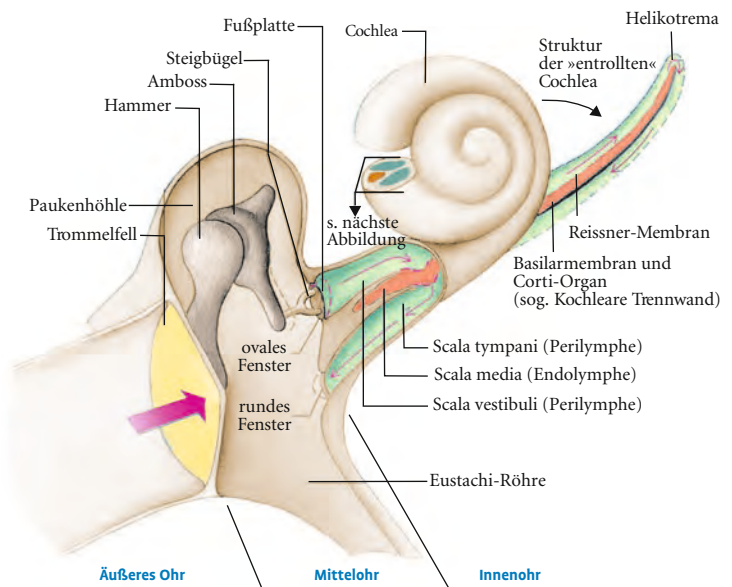


Abbildung 13.3 Mittelohr (Amboss, Hammer, Steigbügel) und Innenohr. Die Cochlea ist zusätzlich »entrollt« eingezeichnet, um die Innenohrkanäle in ihrem Verlauf besser darstellen zu können

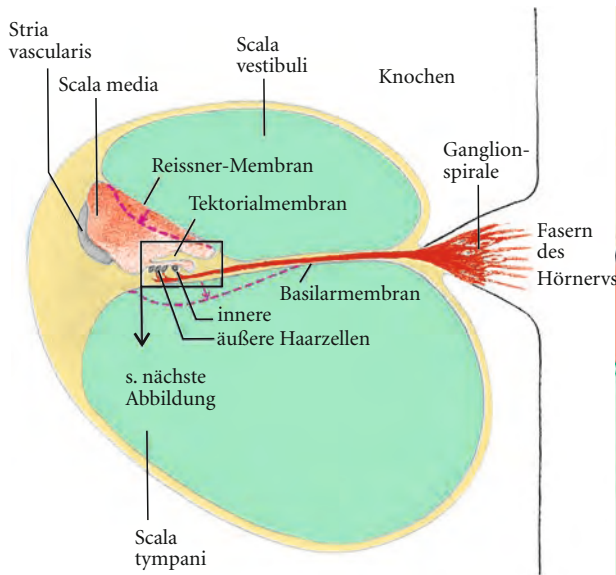


Abbildung 13.4 Querschnitt durch die Cochlea. Als unterbrochene Linie sind die Auslenkungen infolge von Schalleignissen der Basilarmembran und der Reissner-Membran eingezeichnet

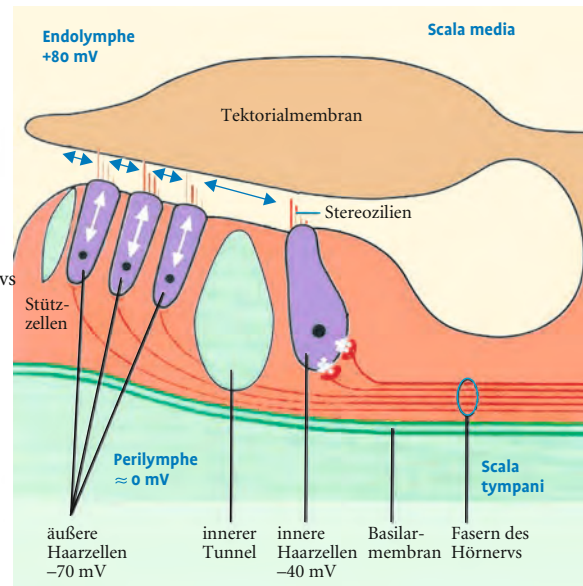


Abbildung 13.5 Querschnitt durch das Corti-Organ und den Prozess der Reiztransduktion. Die Schwingungen der Basilarmembran übertragen sich auf die Stereozilien der äußeren Haarzellen und lenken diese aus

beträgt etwa 16.000. Den Namen verdanken die Haarzellen der Tatsache, dass sie an ihrer Oberfläche feine Härchen, sog. **Stereozilien** (oder **Stereovilli**) tragen. Jede Haarzelle besitzt etwa 80 solcher Stereozilien. Diese haben verschiedene Längen und sind jeweils auf einer Haarzelle in absteigender Größe angeordnet. Die Spitzen der Stereozilien verlassen sehr dünne Stränge von Eiweißmolekülen, sog. Tip Links. Hier befinden sich Ionenkanäle, die Ionenwanderungsprozesse in Abhängigkeit von der mechanischen Deformation ermöglichen. Die Tip Links verlaufen von den Spitzen der kleinen Stereozilien zu den Spitzen der längeren Stereozilien. Sie gewährleisten, dass der Abstand der Stereozilien konstant bleibt und diese sich nur als gesamtes Bündel bewegen.

Die Spitzen der längsten Stereovilli der äußeren Haarzellen sind von unten an die Tektorialmembran angeheftet, die der inneren Haarzellen dagegen nicht.

Die Haarzellen erzeugen zwar ein Sensorpotenzial (s.u.), aber keine Aktionspotenziale, sie sind also sekundäre Sinneszellen. Innerviert werden sie von den zur Peripherie laufenden Dendriten der bipolaren Neuronen des Ganglion spirale.

Zusammenfassung

Das menschliche Ohr besteht aus drei Teilen:

- (1) dem äußeren Ohr,
- (2) dem Mittelohr und
- (3) dem Innenohr.

Das äußere Ohr dient der Aufnahme von Schallwellen und ihrer Fokussierung auf das Trommelfell, welches das äußere Ohr vom Mittelohr trennt. Das Mittelohr ist ein luftgefüllter Hohlraum, in dem sich die drei Gehörknöchelchen – Hammer, Amboss und Steigbügel – befinden. Das Innenohr besteht aus der Cochlea und dem Gleichgewichtsorgan. Die Schallleitung zwischen äußerem Ohr und innerem Ohr geschieht durch das Gehörknöchelchen-System. Dieses bewirkt zugleich eine Verstärkung des Schalldrucks.

13.3 Neurobiologie akustischer Reizverarbeitung

13.3.1 Schalltransduktionsprozess

Die Haarzellen des Innenohres sind die Sinneszellen mit der höchsten Empfindlichkeit überhaupt. Kleinste Bewegungen der Basilarmembran in der Größenordnung des Durchmessers eines Wasserstoffatoms ($= 10^{-10}$ m) vermögen diese Sinneszellen zu erregen. Damit arbeiten die Haarzellen des menschlichen Ohres an der Grenze des physikalisch Realisierbaren.

Die Anordnung der Haarzellen und ihre Verbindung mit der Basilar- bzw. der Tektorialmembran führt beim Einlaufen einer Wellenbewegung zu typischen Mikrobewegungen in diesem System (s. Abb. 13.6). Es kommt dabei zu einer Abbiegung der Stereozilien der äußeren Haarzellen. Bei einer Aufwärtsbewegung der Basilarmembran kommt es zu einem Abbiegen in die eine Richtung, das führt zur Öffnung von Ionenkanälen, den sog. Transduktionskanälen, ein Abbiegen in die andere Richtung (Abwärtsbewegung der Basilarmembran) dagegen zur Schließung. Bei einer Kanalöffnung strömen Kaliumionen entsprechend dem Potenzialgradienten aus der Endolymphe in das Innere der Haarzellen im Bereich der Stereozilien. Die äußeren Haarzellen besitzen ein Membranpotenzial von -70 mV, wogegen die umgebende Endolymphe ein Potenzial von ca. $+80$ mV aufweist. Die Folge des Kaliumeinstroms ist eine Depolarisation der Haarzellen und damit ein Sensorpotenzial. Bei der Abwärtsbewegung der Basilarmembran schließen sich die Kanäle wieder. Ein weiterer Einstrom und eine weitere Depolarisation werden dadurch verhindert.

Eine zügige Repolarisation der Haarzellen wird durch den zweiten Prozess an der basalen Zellwand der Haarzellen unterstützt. Dieser Teil der Haarzellen ist im Corti-Organ verankert, wo sich sowohl spannungsabhängige als auch kalziumgesteuerte Kaliumkanäle befinden, die den Ausstrom des Kaliums in den hier kaliumarmen Extrazellulärraum der Haarzellen gestatten. Durch das Ausströmen des Kaliums kommt es zur Repolarisation.

Noch ein weiterer Prozess ist hier im Spiel. Die Zellmembran der äußeren Haarzellen besitzt einen kontraktilen

Apparat, der – ähnlich wie bei Muskelzellen – vom Membranpotenzial abhängig ist. Eine Depolarisation bewirkt eine Streckung der Haarzellen in Richtung ihrer Längsachse. Analog dazu führt die Repolarisation zu einer Kontraktion. Dadurch können sich die äußeren Haarzellen aktiv synchron zur Schallwelle verlängern bzw. verkürzen, was die Schwingungsbewegung der Basilarmembran verstärkt. Diese erhöhten Auslenkungen der Basilarmembran führen zu einem Anwachsen der Schwingungen der Endolymphflüssigkeit und infolgedessen wird die sich längs der Basilarmembran fortpflanzende Wanderwelle weiter intensiviert. Dadurch können jetzt auch die Stereozilien der inneren Haarzellen abgebogen werden, in die jetzt ebenfalls Kaliumionen im Rhythmus der Schwingungen ins Zellinnere einströmen. Allerdings kommt es hierbei nicht zu einer aktiven Längenänderung wie bei den äußeren Haarzellen. Der Kaliumioneneinstrom führt an den inneren Haarzellen sekundär zu einem Kalziumioneneinstrom am entgegengesetzten Ende der Zelle. Hierdurch wird die Ausschüttung des Neurotransmitters Glutamat am synaptischen Kontakt zu einer afferenten Nervenfasern des Hörnervs (Nervus cochlearis) bewirkt und es kommt zu einer Depolarisation und damit schließlich zu dem fortgeleiteten Signal.

Die Kontraktionsfähigkeit der äußeren Haarzellen dürfte auch eine wichtige (mechanische) Schutzfunktion erfüllen. Da das Corti-Organ in hohem Maße gegen Überlastungen durch zu laute Schallereignisse empfindlich ist, kann eine zu starke Auslenkung der Basilarmembran durch eine reflektorische Kontraktion der äußeren Haarzellen begrenzt werden. Dadurch werden die Schwingungen der Endolymphe gemindert und demzufolge ist die Reizung der inneren Haarzellen jetzt abgeschwächt.

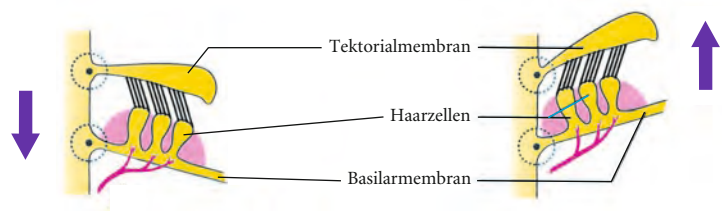


Abbildung 13.6 Bewegung der Stereozilien äußerer Haarzellen als Folge von Membranauslenkungen. Bei einer Aufwärtsbewegung der Basilarmembran zieht dies eine Verbiegung der Haarzellen in die eine Richtung nach sich, wogegen eine Abwärtsbewegung die Haarzellen in die andere Richtung auslenkt

Zusammenfassung

Das Innenohr enthält neben den Sinnesorganen für den Gleichgewichtssinn die Cochlea. Diese besteht aus drei flüssigkeitsgefüllten Kanälen: der Scala vestibuli, der Scala media und der Scala tympani. Die Reiztransduktion findet im Corti-Organ statt, das sich auf der Oberfläche der Basilarmembran zwischen Scala media und Scala tympani befindet. Sensorzellen sind die Haarzellen, die Synapsen mit dem Hörnerv bilden. Die Haarzellen werden aktiviert, wenn die Flüssigkeit im Innenohr infolge einer Schalleinwirkung in Bewegung, d.h. Schwingung gerät. Durch das Abbiegen der Haarzellen kommt es zu Potenzialschwankungen im Zellinneren.

13.3.2 Codierung der Schallfrequenz

Das Ohr des Menschen besitzt eine überaus große Unterscheidungsfähigkeit für Tonhöhen (= Tonfrequenzen). So beträgt die Frequenzunterscheidungsschwelle bei einem Referenzton von 1.000 Hz nur 3 Hz, also 0,3%. Diese hohe Präzision bei der Frequenzdiskrimination spielt v.a. eine wichtige Rolle bei der Analyse akustischer Sprachsignale.

Bei der Frage nach dem Mechanismus zur Frequenzcodierung der Schallwellen ist unmittelbar einsichtig, dass eine Eins-zu-Eins-Codierung der Schallschwingungen in Aktionspotenziale ausscheidet. Aufgrund der minimalen Dauer der Refraktärphase von ca. 1 ms sind Aktionspotenzialfolgen von mehr als 1.000 pro Sekunde nicht möglich. Damit läge die obere, durch diesen Mechanismus noch codierbare Frequenz bei etwa 1.000 Hz.

Ortskodierung

Zur Codierung der Frequenz wird in der Cochlea ein völlig anderes Prinzip verwendet, nämlich das Verfahren der Ortskodierung. Die Funktionsweise dieses Codierungsvorgangs hängt in hohem Maße mit der räumlichen Ausgestaltung der Cochlea zusammen. Die diesbezüglichen Vorgänge sind relativ komplex, konnten aber v.a. aufgrund der Arbeiten, die Georg von Békésy in den 1940er- und 1950er-Jahren durchführte, zu einem großen Teil aufgeklärt werden.

Forscherpersönlichkeit

Georg von Békésy (1899–1972) hatte eine Ausbildung als Physiker und Physiologe. Er war zunächst über 20 Jahre lang Direktor des Forschungslabors der ungarischen Telefongesellschaft. Später arbeitete er an den Universitäten Budapest, Stockholm und Harvard. Er konnte zahlreiche Detailprozesse der Reizverarbeitung in der Cochlea aufklären, so v.a. er den Grundprozess zur Umcodierung von Tonhöhen in Aktionspotenzialfrequenzen. Dazu baute er Cochleamodelle sowie überaus empfindliche Instrumente zur Messung elektrischer Phänomene im Innenohr. Auf der Basis seiner Forschungen ergaben sich wichtige Erkenntnisse zum Hörprozess sowie zu verschiedenen Formen von Taubheit. Von Békésy erhielt für seine Forschungsarbeiten 1961 den Nobelpreis für Medizin.

Trifft ein Schallereignis auf das Trommelfell, zieht dies eine Bewegung der Steigbügelfußplatte in Richtung auf die Cochlea nach sich, was wiederum zu einer momentanen Drucksteigerung im angrenzenden Flüssigkeitsvolumen der Scala media der Cochlea führt. Da Flüssigkeiten aber nahezu unkomprimierbar sind, muss ein Ausgleich des lokalen Druckanstiegs erfolgen. Dieser kann durch eine Ausbuchtung des runden Fensters nach außen geschehen (s. Abb. 13.3). Dabei biegt sich die Basilarmembran durch. Eine solche lokale Biegung der elastischen Basilarmembran bleibt naturgemäß nicht auf den Entstehungsort der Auslenkung begrenzt, sondern es kommt zu einer wellenförmigen Fortpflanzung dieser Auslenkung. Diese Welle läuft in Richtung auf die Spitze der Cochlea bis zum **Helikotrema** (s. Abb. 13.3).

Von großer Bedeutung ist, dass die Basilarmembran im Unterschied zur Saite eines Musikinstruments nicht über die ganze Länge die gleiche Form und damit die gleichen Schwingungseigenschaften besitzt (s. Abb. 13.7). An ihrer Basis, also da, wo sie am Trommelfell angreift, ist sie schmal (ca. 0,15 mm) und steif. An ihrem Ende (dem **Apex**) ist sie etwas breiter (0,5 mm) und flexibler. Ihre Steife beträgt nur noch ca. ein Zehntausendstel des Wertes an der Basis. Aus diesem Grund kann sich die Welle auch nicht in Form einer gleichförmigen Schwingung fortpflanzen.

Für jede Frequenz gibt es längs der Membran einen optimalen Bereich, innerhalb dessen sie besonders leicht in Schwingungen versetzt werden kann. An dieser

»Entrollte« Basilarmembran

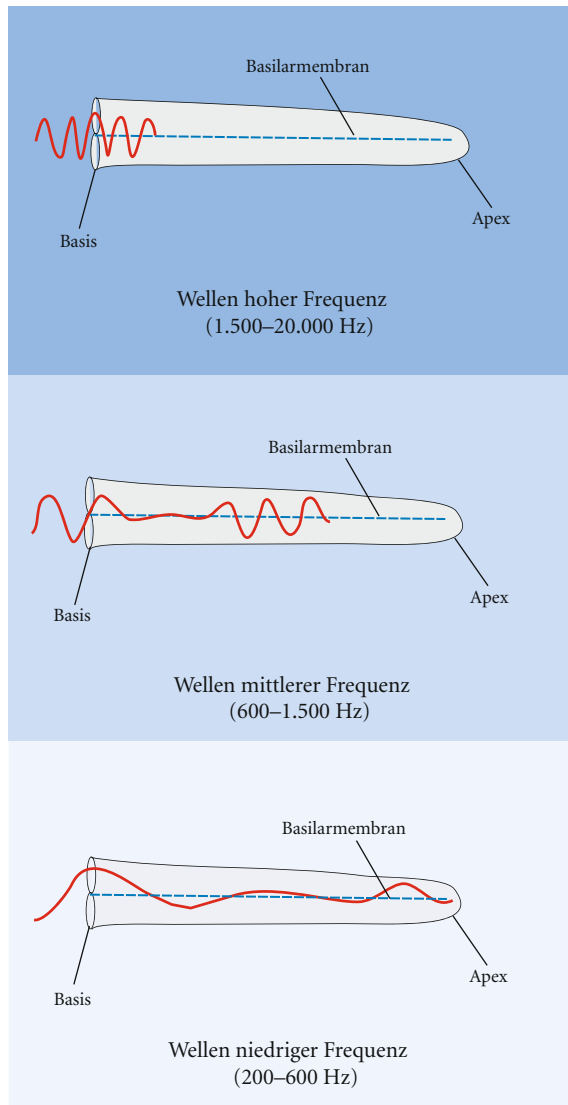


Abbildung 13.7 Frequenzcodierung längs der Basilarmembran. Für jede Frequenz gibt es längs der Membran einen optimalen Bereich, innerhalb dessen sie besonders leicht in Schwingungen versetzt werden kann. Hier findet Resonanz statt, die Basilarmembran schwingt hier mit maximaler Amplitude. Die Position dieses Ortes der maximalen Schwingung dient zur Umcodierung von Tonhöhen in neuronale Entladungsfrequenzen (Frequenzortsabbildung)

Stelle findet **Resonanz** statt, d.h., die Basilarmembran schwingt hier mit maximaler Amplitude. Eine Folge davon ist, dass an dieser Stelle die Energie der bis hierhin gewanderten Welle aufgrund der vergleichsweise großen Massenbewegungen der Membran nahezu vollständig verbraucht wird. Membranbereiche, die jenseits dieses Resonanzorts liegen, werden von der Wanderwelle nicht mehr erreicht und demgemäß auch nicht mehr erregt.

Frequenzortsabbildung. Der Ort dieses Maximums hängt in direkter Weise von der Schallfrequenz ab. Hohe Frequenzen erzeugen ein Maximum der Schwingungen in der Nähe des Trommelfells, wo die Membran schmal und steif ist, niedrige Frequenzen dagegen am Apex. Es kommt also zu einer eindeutigen Zuordnung zwischen Frequenzen und Orten der Basilarmembran, die maximal schwingen. Diesen Sachverhalt nennt man Frequenzortsabbildung. Damit wird die Tonfrequenz umcodiert in die räumliche Position der durch sie maximal erregten Sinneszelle. Auf diese Weise sind Frequenzen zwischen 20.000 Hz an der Basis der Cochlea bis herunter zu 200 Hz am Apex durch den Ort der Sinneszellen codierbar.

Für die Analyse der tiefen Frequenzen von 16 bis etwa 5.000 Hz steht ein weiteres Codierungsprinzip zur Verfügung, die sog. Periodizitätsanalyse. Diese arbeitet mit der Verrechnung der Entladungsmuster von akustischen Sinneszellen im Gehirn (s. Abschn. 13.3.3).

13.3.3 Verarbeitung akustischer Information im Gehirn

Die Verarbeitung akustischer Information auf der Ebene des Gehirns geschieht in bereits relativ differenzierter Weise zunächst auf subkortikalem Niveau. Hier finden basale Analyseprozesse hinsichtlich Tonhöhe, -intensität und -dauer statt. Auch die Analyse der Position der Schallquelle im Raum läuft überwiegend auf subkortikaler Ebene ab. Die Verarbeitung gesprochener Sprache ist naturgemäß eine der Funktionen, die den kortikalen Arealen vorbehalten bleibt.

Die Dauer des Schallereignisses ist codiert durch die Aktivierungsdauer der jeweiligen Faser. Die Intensität – also der Schalldruckpegel – erfährt seine Verschlüsselung durch die Entladungsrate. Bei sehr hohen Intensitäten, bei denen die Entladungsrate der Einzelfaser in ihren Sättigungsbereich gerät, wird zusätzlich die Intensität aus der Zahl der gleichzeitig erregten Fasern

berechnet. Da sehr intensive Reize größere Bereiche der Basilmembran in Bewegung versetzen, werden dadurch auch mehr Sinneszellen aktiviert.

Hörbahn

Die sog. Hörbahn beginnt in den Nuclei cochleares der Medulla oblongata (s. Abb. 13.8). Die Fasern des Hörnervs (Nervus cochlearis), die hierhin gelangen, erhalten ihre Signale von den Sinneszellen der Cochlea. Die Tonfrequenz ist – wie schon erwähnt – durch die Identität der jeweiligen Faser codiert. Diese tonotopische Gliederung muss demnach in den nachfolgenden Verarbeitungsstationen bis hin zum Kortex erhalten bleiben.

Nach einer Umschaltung in den Cochleariskernen (Nucleus cochlearis ventralis bzw. dorsalis) kreuzen die

Fasern der Hörbahn zum überwiegenden Teil auf die Gegenseite, ein kleinerer Teil zieht auf der ipsilateralen Seite nach oben. Das kreuzende Faserbündel enthält verschiedene Gruppen von Nervenzellen, deren Zellkörper Kerne ausbilden. Diese Kerne bilden die sog. **Oliva superior**. Hier werden einige Fasern zum zweiten Mal umgeschaltet. In den oberen Olivenkernen findet also über den Zusammenfluss der gekreuzten und ungekreuzten Fasern eine erste Integration der Information aus beiden Ohren statt. Die Zellen, die diese kombinierte Information verarbeiten und weiterleiten, sind von besonderer Bedeutung für das binaurale Hören und damit für die Lokalisation von Geräuschquellen im Raum.

Von der Oliva superior ziehen die Fasern der Hörbahn als sog. Lemniscus lateralis zu den **Colliculi inferiores**. Auch in diese Bahn ist links und rechts je ein Kern eingebettet (Nucleus lemnisci lateralis), wo ein Teil der Fasern umgeschaltet wird und z. T. wieder zurück auf die ursprüngliche Seite kreuzt, um hier in den Lemniscus lateralis der anfänglich ipsilateralen Seite einzutreten und dann zu den Colliculi inferiores zu ziehen.

Hier kreuzen wiederum einige Fasern zum gegenüberliegenden Colliculus inferior. Von den Colliculi inferiores ziehen die Fasern in das **Corpus geniculatum mediale** des Thalamus. Hier findet letztmalig vor dem Erreichen der primären Hörrinde (s. Abschn. 6.4.10) eine Umschaltung statt. Die Bahnen, die von hier aus zur primären Hörrinde ziehen, bezeichnet man als **Hörstrahlung**.

Von einiger Bedeutung ist die Tatsache, dass zahlreiche Fasern Kollateralen in die Formatio reticularis entsenden. Dadurch ist gewährleistet, dass bei lauten bzw. alarmierenden Tönen von hier aus über das aufsteigende retikuläre Aktivierungssystem (s. Abschn. 6.4.5) eine aufwärts gerichtete globale Erregung des Gehirns stattfinden kann. Daneben kann eine über das Rückenmark abwärts laufende Aktivierung der Peripherie erfolgen. Andere Kollateralen ziehen ins Kleinhirn, von wo aus ebenfalls unmittelbare Reaktionen auf laute Töne ausgelöst werden können.

Die Tatsache, dass an verschiedenen Stellen einige der ursprünglich gekreuzten Fasern wieder zur ipsilateralen Seite zurückkehren, bedeutet, dass die primäre Hörrinde einer Hemisphäre stets Informationen aus beiden Cochleae erhält. Dies hat einen positiven Effekt, wenn einseitige Schädigungen im Bereich der Hörbahn zwischen den Nuclei cochleares und Corpus geniculatum mediale vorliegen. Dann erreicht dennoch die

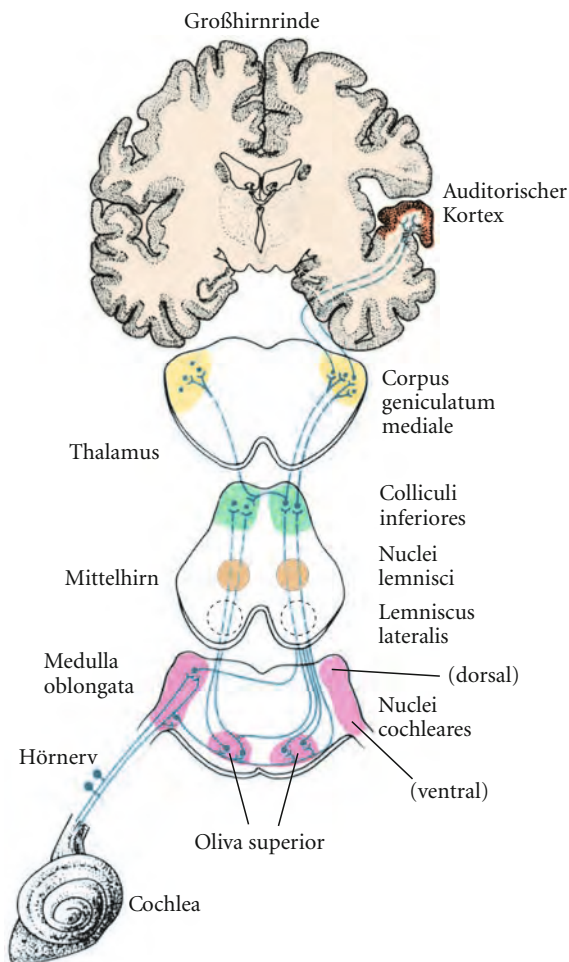


Abbildung 13.8 Verlauf der Hörbahn

(teilweise abgeschwächte) Information aus beiden Ohren die kortikale Hörrinde.

Bei der Weiterleitung akustischer Information von der Cochlea bis hin zu den kortikalen Projektionsarea-

len bleibt die **Tonotopie** erhalten. Das heißt, benachbarte Fasern und Zellkerne verarbeiten Tonhöhen, die ebenfalls aneinander angrenzend sind.

Zusammenfassung

Nach einer Umschaltung in den Cochlearkernen erreicht ein Teil der akustischen Fasern die Oliva superior. Über den Lemniscus lateralis gelangt die akustische Information zu den Colliculi inferiores. Von hier ziehen die Fasern in das Corpus geniculatum mediale des Thalamus. Nach einer Umschaltung im Thalamus bilden die Fasern auf dem Weg zur primä-

ren Hörrinde die sog. Hörstrahlung. Die primäre Hörrinde einer Hemisphäre erhält Informationen aus beiden Cochleae.

Auf der Höhe der Formatio reticularis entsenden zahlreiche Fasern Kollateralen. Dadurch kann bei lauten bzw. alarmierenden Tönen eine globale Erregung des Gehirns stattfinden.

Tonhöhenverarbeitung

Bereits auf der Ebene des Nucleus cochlearis dorsalis findet eine Vorverarbeitung akustischer Information statt. Hier werden Reizbeginn und Reizende codiert sowie Veränderungen in der Frequenz. Auf der Ebene der Colliculi inferiores dürften weitere zeitliche Merkmale eines akustischen Reizes extrahiert werden und damit zur Periodizitätsanalyse (s.u.) beitragen. Von einiger Bedeutung ist auch die Tatsache, dass die Colliculi inferiores Information von der Somatosensorik erhalten. Demnach findet bereits auf dieser Ebene eine polymodale Integration von Teilen unserer Sinneswelt statt.

Periodizitätsanalyse. Zur Analyse von Tonhöhen wird neben der sog. Orts-codierung (s. Abschn. 13.3.2) in einer zweiten Weise die vom Hörnerv gelieferte Information verarbeitet. Bis zu Frequenzen von ca. 1.000 Hz kann die Tonhöhe unmittelbar in der Aktionspotenzialfrequenz umcodiert werden, da die Aktionspotenziale noch der Aufeinanderfolge der Tonschwingungen folgen können. Durch einen bestimmten Verrechnungsmodus kann weitere Information bezüglich der Tonhöhe aus den Aktionspotenzialfrequenzen gewonnen werden. Dies geschieht auf dem Wege der Periodizitätsanalyse, die für die Analyse von Tonhöhen bis zu etwa 5.000 Hz geeignet ist.

Die Periodizitätsanalyse beruht auf dem Phänomen der **Phasenkopplung**. Diesem Prinzip liegt die Tatsache zugrunde, dass bei der Analyse der Frequenz eines einzelnen Tons (etwa von 2.000 Hz) stets mehrere Neuronen zusammenarbeiten (s. Abb. 13.9).

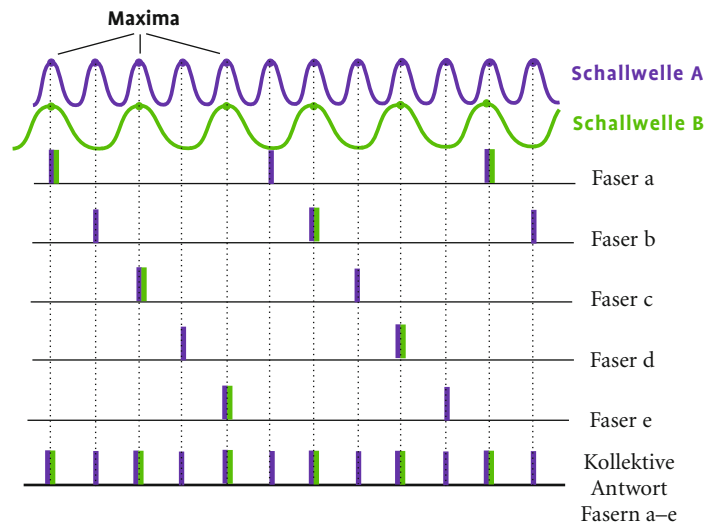


Abbildung 13.9 Periodizitätsanalyse. Die verschiedenen Fasern (a–e) werden von derselben wandernden Welle erregt, und zwar nacheinander aufgrund der räumlichen Anordnung der Sinneszellen in der Cochlea. Die Sinneszellen sind im dargestellten Fall in ihrer Empfindlichkeit so eingestellt, dass sie nur am Maximum der Schwingung zu einem Aktionspotenzial in der nachgeschalteten Faser führen. Das heißt, mit dem Fortschreiten der Welle können immer neue Fasern rekrutiert werden. Aus dem zeitlichen Abstand der Entladungen dieser Faserpopulation (kollektive Antwort) kann im Gehirn auf die Periodendauer und damit auf die Frequenz zurückgerechnet werden. Es ist ein Beispiel gezeigt, in dem Schallwelle B die halbe Frequenz von Schallwelle A hat. Man erkennt, dass sich in der kollektiven Antwort genau diese Verdopplung der Periode von A nach B widerspiegelt

- ▶ Wichtige Voraussetzung für die Phasenkopplung ist, dass alle durch diesen Ton erregten Nervenfasern *beim selben Intensitätswert* einer jeden Periode erregt werden. Dies könnte etwa jeweils das Maximum der Einzelperiode sein.
- ▶ Es kann nicht jede Faser zum Maximum *jeder einzelnen Periode* feuern, da die Refraktärzeit dies nicht erlaubt.
- ▶ Durch die Wanderung der Schallwelle werden in zeitlicher Serie verschiedene Fasern, die jeweils erst zu einem späteren Zeitpunkt von der Welle erreicht werden, anlässlich des Wellenmaximums erregt. In deren kollektivem Entladungsmuster herrscht dann eine feste Beziehung zur auslösenden Wellenform.
- ▶ Die von der betreffenden Faserpopulation zentralwärts weitergegebenen Impulse spiegeln die Frequenz des auslösenden Tons insofern wider, als die Abstände der Impulse über alle Fasern hinweg gese-

hen nur ganzzahlige Vielfache der Periodendauer des Tons sein können, da alle Fasern jeweils nur am Maximum der Schwingung Impulse weiterleiten. Über einen Verrechnungsmechanismus, der letztendlich noch nicht aufgeklärt ist, gelingt es dem Gehirn, hieraus die Grundfrequenz zu extrahieren. Diese Analyse findet vermutlich bereits auf der niedrigsten Ebene der zerebralen Hörbahn statt, nämlich im Nucleus cochlearis.

Ein Beleg für diesen Analysemechanismus ist die Tatsache, dass trotz einer Zerstörung des apikalen Teils der Cochlea – wo die niedrigfrequenten Töne über Schwingungen der Basilarmembran detektiert und nach dem Ortsprinzip analysiert werden – dennoch Töne niedriger Frequenz wahrgenommen werden können. Dies geschieht auf der Basis der Information, die vom nicht-beschädigten Teil der Cochlea kommt und über die Periodizitätsanalyse ausgewertet wird.

Exkurs

Cochleaimplantate

Bei Cochleaimplantaten geschieht die Tonhöhenanalyse ausschließlich über das Verfahren der Periodizitätsanalyse. Cochleaimplantate werden bei vollständig bzw. nahezu ertaubten Patienten in das Innenohr eingepflanzt. Voraussetzung ist, dass die Taubheit auf einen Innenohrdefekt zurückgeht und der Hörnerv und die Hörbahn intakt sind. Das Gerät besteht aus einem Mikrofon, das am oder im Ohr getragen wird und das über eine Induktionsspule die elektrischen

Impulse einem Mikroprozessor zuführt, der die Schallanalyse durchführt. Der Ausgang des Mikroprozessors ist mit einer Gruppe von Hörnervenfasern verbunden. Das generierte Impulsmuster ist den Aktionspotenzialfolgen ähnlich, die vom gesunden Innenohr durch Schallreize ausgelöst werden. Die mit einem solchen Cochleaimplantat ausgestatteten Patienten können nach intensivem Training zumeist wieder gesprochene Sprache verstehen.

Räumliche Ortung einer Schallquelle

Die Ortung einer Schallquelle im Raum geschieht über zwei unterschiedliche Mechanismen. Der eine beruht auf den Laufzeitunterschieden zwischen beiden Ohren, der andere auf dem Effekt der Abschattung eines der beiden Ohren. Beiden Mechanismen liegt die Tatsache zugrunde, dass das linke Ohr i. Allg. eine andere Position relativ zur Schallquelle hat als das rechte. Nur wenn sich die Schallquelle genau mittig vor oder hinter dem Kopf befindet, ergeben sich für beide Ohren identische Verhältnisse (s. Abb. 13.10).

- (1) Die **Laufzeitunterschiede** werden bereits auf der Höhe der oberen Olivenkerne aus den von beiden Seiten einlaufenden Aktionspotenzialserien extrahiert. Die Impulssalven von dem der Schallquelle näher gelegenen Ohr liegen zeitlich vor denjenigen

vom weiter entfernten Ohr. Von dem diesbezüglichen auditorischen Analyseapparat können extrem kleine Laufzeitunterschiede zwischen beiden Ohren bis hinunter zu etwa 30 Millionstel Sekunden erkannt werden.

- (2) Auch der Effekt des **Geräuschschattens** kann mit hoher Empfindlichkeit genutzt werden. Es kommt zu einem interauralen Intensitätsunterschied. Bei der Unterscheidung von Intensitäten genügt eine Differenz von nur 1 dB zwischen linkem und rechtem Ohr, um als Lautstärkeunterschied für die räumliche Ortung verwendet zu werden.

Auf der Basis dieser beiden Analyseprozesse ist es möglich, Auslenkungen einer Schallquelle von der Mittellinie – d.h. von einem Punkt, der sich exakt vor oder hinter uns befindet – von bereits drei Grad zu identifizieren.

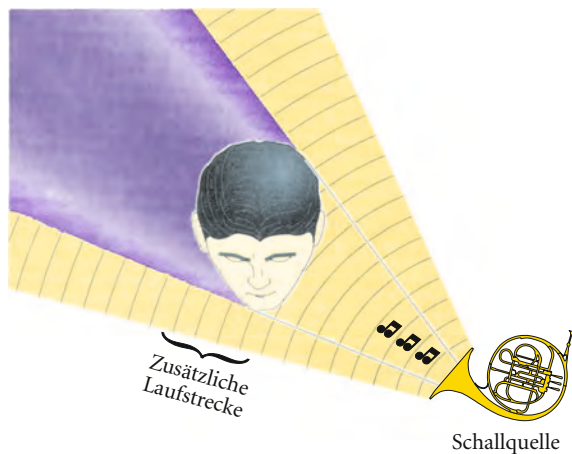


Abbildung 13.10 Laufzeitunterschiede zwischen den beiden Ohren und Geräuschschatten. Wenn die Schallquelle nicht genau mittig vor oder hinter den Ohren liegt, erhalten die beiden Ohren unterschiedliche Informationen.

- (1) Ein Ohr liegt im »Schatten« des Kopfes, weshalb hier die Schallintensität geringer ist als beim »freien« Ohr.
- (2) Die Wegstrecken Schallquelle – Ohr sind für die beiden Ohren unterschiedlich. Aus den Laufzeitunterschieden kann auf die Lage der Schallquelle geschlossen werden

Funktion der Ohrmuschel. Die bisher besprochenen Analyseformen (Laufzeit- bzw. Intensitätsdifferenz) sind in erster Linie geeignet, Schallquellen in der horizontalen Ebene, d.h. rechts und links vom Kopf im Raum zu orten. Ob sich die Schallquelle über, unter, vor oder hinter dem Kopf befindet, beinhaltet eine wesentlich schwierigere Analyse, die auf anderem Wege geschieht. Eine entscheidende Rolle spielt hier die Form der Ohrmuschel. Je nachdem, von welchem Punkt im Raum das Signal auf die Ohrmuschel trifft, wird es ganz

unterschiedlich verzerrt, bevor es auf das Trommelfell auftritt. So ist etwa das durch den äußeren Gehörgang zum Trommelfell transportierte Signal, das von einer vorne befindlichen Schallquelle kommt, durch die Form der Ohrmuschel deutlich anders modifiziert als jenes von einer Schallquelle, die sich hinter dem Kopf befindet. Dasselbe gilt für Quellen, die ober- oder unterhalb der Horizontalebene liegen, die durch die Ohren verläuft. Auf verschiedenen Ebenen der Hörbahn findet durch spezialisierte Neuronen eine Analyse dieser Schallcharakteristiken statt.

Zusammenfassung

Die Ortung von Schallquellen im Raum geschieht aufgrund verschiedener Mechanismen:

- (1) Laufzeitunterschiede zwischen dem linken und rechten Ohr
- (2) Intensitätsunterschiede zwischen linkem und rechtem Ohr
- (3) Analyse der Verzerrungen durch die Gestalt der Ohrmuschel. Diese Verzerrungen sind unterschiedlich je nach relativer Lage der Geräuschquelle zum Ohr.

Weiterführende Literatur

- Brown, M. C. & Santos-Sacchi, J. (2013). Audition. In L. R. Squire, D. Berg, F. E. Bloom, S. DuLac, A. Ghosh & N. Spitzer (Eds.), *Fundamental neuroscience* (pp. 553–576). Amsterdam: Elsevier.
- Pape, H.-C., Kurtz, A. & Silbernagl, S. (2014). *Physiologie* (7. Aufl.). Stuttgart: Thieme.
- Zenner, H.-P. (2007). Die Kommunikation des Menschen: Hören und Sprechen. In R. F. Schmidt, F. Lang & M. Heckmann (Hrsg.), *Physiologie des Menschen* (30. Aufl.; S. 334–366). Heidelberg: Springer.