

Das menschliche Hörorgan aus funktionaler Sicht

Herbert Hudde

Institut für Kommunikationsakustik, Ruhr-Universität Bochum, D44780 Bochum
Tel. 0234 322 3479, hudde@ika.ruhr-uni-bochum.de

Einleitung

Technische Anwendungen im Rahmen der Kommunikationsakustik bauen auf unseren Kenntnissen über das menschliche Hörorgan auf. Die Tiefe und Genauigkeit unseres Verständnis wird allerdings umso geringer, je tiefer wir in das Hörorgan eindringen, weil zum einen die Komplexität der Systeme zunimmt und zum anderen die Messmöglichkeiten abnehmen. Im peripheren Gehör (Außen-, Mittel- und Innenohr) können wir Schalldrücke, Vibrationen, Kräfte und elektrische Größen, also physikalische Größen, mehr oder weniger direkt und genau messen - zumindest bei Tieren oder mit Einschränkungen auch an menschlichen Felsenbeinpräparaten. Im zentralen Hörorgan kann man zwar mit Elektroden neurale Antworten ebenfalls messen, aber die Schwierigkeiten sind ungleich größer. Gründe liegen vor allem in der Komplexität des Systems (und damit in der uneindeutigen Interpretierbarkeit der Resultate) und in der schlechteren Zugänglichkeit der zu untersuchenden Bereiche. Nichtinvasive Messmethoden mittels Kopfelektroden und Auswertung von Magnetfeldern können über feine Details keine Auskunft geben.

Als Folge dieser Messprobleme müssen Gehörmodelle, die den gesamten Weg bis zur Wahrnehmung simulieren sollen, weitgehend psychoakustisch vermessen und beschrieben werden. Modelle dieser Art beschreiben das Gehör als komplexes, nichtlineares Signalverarbeitungssystem. Die Einbeziehung zu vieler physikalischer Details ist bei solchen Modellen nur hinderlich, zumindest wenn sie in Bezug auf die geplanten Fragestellungen irrelevant sind. Insbesondere wäre der Versuch, die Vorgänge im Gehirn rein physikalisch - etwa durch Verfolgung aller Aktionspotenziale auf den Nervenbahnen und durch Modellierung der elektrisch-chemischen Vorgänge in den auditorischen Verarbeitungszentren - zu beschreiben, nicht nur aussichtslos, sondern auch vom Ansatz her unsinnig, weil die Art der Informationsverarbeitung, nicht die dazu verwendete "Hardware" den Kern darstellt.

Daneben gibt es aber auch viele Fragestellungen, die sich direkt auf die physikalische Interaktion zwischen technischen Geräten und dem Gehör beziehen. Dies gilt z. B. für so gebräuchliche Geräte wie Kopfhörer, Gehörschützer und Hörgeräte. Eingehendere Kenntnisse werden benötigt, wenn man tiefer vordringt, etwa ins Mittelohr zur Optimierung von chirurgischen Verfahren, Prothesen und aktiven Mittelohr-Implantaten, oder ins Innenohr zur physikalischen Optimierung von Cochlea-Implantaten. Weiterhin müssen auch Knochen-schallbeiträge erfasst werden, die unter veränderten Bedingungen eine Rolle spielen können oder bewusst genutzt werden sollen, wie bei Knochenleitungshörgeräten.

In diesem Beitrag liegt der Fokus auf der physikalischen Beschreibung und somit auf dem peripheren Teil des Hörorgans. Die Funktionsweise der verschiedenen Teile des Gehörs soll möglichst kausal aufeinander aufbauend dargestellt werden. Dabei werden viele bekannte Details funktional mit einander verflochten, beginnend mit den Anforderungen der zentralen Informationsverarbeitung. Obwohl ein Blick in die Tierwelt zeigt, dass auch gänzlich andere "Entwurfsprinzipien" als beim Menschen existieren, soll doch versucht werden herauszufinden, warum unser Gehör so aufgebaut ist, wie es ist.

Zentrales Hörorgan

Unser Gehör ist selbst unter schwierigen Bedingungen in der Lage, Schallsignale zu analysieren. Die hierzu notwendige

Signalverarbeitung findet zwar zum größten Teil im zentralen Gehör statt, jedoch keineswegs ausschließlich. Dass dabei die räumliche Separation von Schallquellen durch das binaurale Hören eine wesentliche Rolle spielt, lernt man von Schwerhörigen, die ausschließlich über *ein* Ohr hören. Sie haben nicht nur Probleme mit der Ortung von Schallquellen, sondern vor allem bei gleichzeitiger Anwesenheit von Störschall, bei mehreren Schallquellen und in besonders halliger Umgebung. Auswertende Stufen im zentralen Hörorgan werden durch Kerne (Nuclei) gebildet. Auffällig ist, dass die afferenten Nervenfasern (Neuronen), die elektrische Pulse (Aktionspotenziale, "Spikes") in Richtung der zentraleren Gehirnstufen transportieren, überwiegend die Seite wechseln, also contralateral vom linken Ohr zu den Nuclei in der rechten Hirnstammhälfte und schließlich auch zum rechten auditorischen Cortex im Großhirn (und umgekehrt). Bereits von den ersten cochlearen Nuclei im Hirnstamm gelangt aber auch ein gewisser Teil der Nervenfasern zur ipsilateralen Seite. Es findet offenbar eine intensive Verkopplung der beiden Ohrsignale statt, was die gesuchte physiologische Grundlage binaurale Signalverarbeitung darstellt. Die binaurale Auswertung dient neben der akustischen Ortung vorwiegend der Verbesserung des Hörens unter ungünstigen Umständen.

Um Hören unter besonders kritischen Bedingungen zu erlauben, muss das Gehör soviel Information wie möglich aus den beiden Ohrsignalen extrahieren. Dazu gehört insbesondere die Auswertung temporaler und spektraler Merkmale. Die zentralen Stufen auditorischer Signalverarbeitung sind in der Lage, Intensitäten (Häufigkeit der Aktionspotenziale) und Zeitdifferenzen auszuwerten. Sie ermöglichen somit die Realisierung spezieller - höchst komplexer - Korrelatoren zur temporalen Analyse. Dagegen kann das Gehirn nicht Zahlen in der Weise eines digitalen Signalprozessors verarbeiten, also keine einer diskreten Fouriertransformation entsprechenden Operationen durchführen. Die spektrale Zerlegung muss daher "analog" im peripheren Hörorgan erfolgen. Dies wird eindeutig dadurch belegt, dass man bereits in den unmittelbar auf die Cochlea folgenden Nuclei tonotopisch geordnete Frequenzantworten vorfindet. Es besteht kein Zweifel, dass die Spektralanalyse in der Cochlea, also dem auditorischen Teil des Innenohres, durchgeführt wird.

Innenohr

Der grundlegende Sensor, der auf Auslenkungen bzw. Vibrationen reagiert, ist eine Haarzelle (beim Menschen ca. 100 μm lang). Hierin wiederum bilden die Sensorhärchen, meist biologisch nicht ganz korrekt als Cilien (unter 10 μm lang) bezeichnet, den funktionalen Kern der Anordnung. Die Cilien sind in eine starre Platte eingelassen, sind elastisch und reagieren auf Biegung. Es wäre also gut denkbar, dass die Cilien selbst als abgestimmte Elemente fungieren, etwa in der Weise eines Zungenfrequenzmessers, um auf diese Weise eine spektrale Zerlegung des anregenden Signals durchzuführen. Tatsächlich gibt es Insekten, bei denen Cilien direkt durch Luftschall angeregt werden.

Weit verbreitet, sowohl in der Tierwelt als auch beim Menschen, ist jedoch eine Platzierung der Haarzellen mit ihren Cilien in Flüssigkeit, eingebettet in eine feste Kapsel, nämlich die Cochlea. Diese Konstruktion hat eine Reihe von Vorteilen: (1) Die starre Kapsel bildet einen hervorragenden Schutz für die empfindlichen Sensorzellen. (2) Die Cilien können vibra-

torisch viel besser an eine Flüssigkeit als an Luft angekoppelt werden. Meist existiert zur Verbesserung der Kopplung eine gelatinöse Masse, in die sich die Cilien einhaken können (bei Säugern eine Deckmembran, die allerdings nur mit den Cilien der äußeren Haarzellen direkt gekoppelt ist). (3) In Flüssigkeit ist die Wellenlänge etwa 4.5 mal größer als in Luft. Welleneffekte mit zeitverzögertem Eintreffen der Anregung an verschiedenen Stellen werden damit reduziert. Bei der menschlichen Cochlea wird so eine phasengleiche Anregung bis hin zu mehreren kHz gewährleistet. (4) Die Einbettung in Flüssigkeit liefert die Möglichkeit zur Realisierung einer "Batterie" durch Lymphen mit verschiedenen Ionenkonzentrationen (Peri- und Endolympe). Zwischen der die Cilien umgebenden Endolympe und dem Inneren der äußeren Haarzellen besteht beim Menschen ein Ruhepotenzial von etwa 150 mV.

Als frequenzspezifisches Element in der Cochlea gilt seit von Békésy die Basilarmembran (etwa 30 mm lang), die die Scala tympani und die scala vestibuli trennt. Die Veränderung der Steife, vom steifsten Bereich an der Cochlea-Basis bis hin zum nachgiebigsten Bereich am Apex, führt zu einer Wanderwelle entlang der Basilarmembran, die niederfrequente Anteile tiefer in die Cochlea eindringen lässt als hochfrequente. Daher ist jeder Ort auf der Basilarmembran einer "Bestfrequenz" zugeordnet, für die hier eine maximale Erregung auftritt. Auf der Basilarmembran befindet sich das Corti-Organ, das die Haarzellen enthält, so dass die Schwingungen der Basilarmembran auf die Haarzellen übergekoppelt werden.

Es fällt auf, dass die ca. 12000 äußeren Haarzellen, die nur etwa 3500 inneren Haarzellen gegenüberstehen, vorwiegend mit efferenten, also von zentral nach peripher laufenden Nervenfasern verbunden sind. So sind die vorwiegend afferent innervierten inneren Haarzellen zwar der eigentliche Sensor, jedoch haben die äußeren Haarzellen offensichtlich ebenfalls eine wesentliche Bedeutung. Experimentell findet man, dass die äußeren Haarzellen das Tuning schärfer machen und gleichzeitig die Gesamtempfindlichkeit der Cochlea steigern. Beide Effekte treten allerdings nur bei niedrigen Schallpegeln auf. Hierfür wird der sogenannte cochleäre Verstärker verantwortlich gemacht. Neuere Deutungen sehen in den äußeren Haarzellen im Verbund mit der Deckmembran einen zweiten frequenzspezifischen Sensor ("bimodales Tuning"), etwa nach dem Vorbild der interdigitalen akustischen Oberflächenwellen-Filter (SAW).

Neben den erwähnten Vorteilen der flüssigkeitsgefüllten Cochlea-Kapsel und der damit verbundenen Erweiterung des konstruktiven Spielraums entsteht aber auch ein wesentlicher Nachteil: es sind höhere Kräfte (bei geringeren Bewegungen) notwendig als in einer vergleichbaren luftgefüllten Anordnung. Dies bedeutet ein höheres Impedanzniveau in Flüssigkeiten und somit die Notwendigkeit einer Anpassung, da die Cochlea ja letztlich durch Luftschall angeregt werden muss.

Mittelohr

Die Impedanzanpassung wird bekanntlich durch das Mittelohr realisiert, und zwar im Verbund mit dem Gehörgang. Die vielfach zitierte Abschätzung des Impedanzsprungs über die beiden spezifischen Wellenimpedanzen p_c in Luft und Wasser trifft den Sachverhalt zwar nicht, weil keine annähernd unendlich ausgedehnten Bereiche mit den beiden Medien vorliegen (in der Cochlea finden wir akustisch betrachtet eher ein konzentriertes Element vor). Trotzdem liefern die (frequenzabhängige) Abstrahlimpedanz des Gehörgangs und die (frequenzabhängige) Eingangsimpedanz der Cochlea eine ähnliche Größenordnung für den Impedanzsprung.

Ein "Anpassungstransformator" lässt sich im Mittelohr finden, wenn man von einer rotatorischen Schwingung der aus Malleus und Incus gebildeten Einheit um das "Hauptachsen-

band" ausgeht. Dann wird das Übertragerverhältnis \bar{u} vor allem durch das Verhältnis der Fläche des Trommelfells und der Fußplattenfläche des Stapes gebildet, der die Cochleaflüssigkeiten zum Schwingen anregt. Allerdings belegen neuere Messergebnisse und Rechnerimulationen mit finiten Elementen und verallgemeinerten Netzwerkmodellen klar, dass eine solche rotatorische Schwingung nur bei niedrigen Frequenzen angenähert existiert. Es existieren hingegen mehrere Eigenschwingungen der gelagerten Ossikelkette, die deutlich von der einfachen rotatorischen Schwingung abweichen. Bereits die niedrigste Resonanz des Mittelohres tritt bei einer Frequenz auf, bei der keine annähernd rotatorische Schwingung mehr vorliegt.

Das "flexible biologische Design" entspricht jedoch nicht nur besser den Möglichkeiten einer biomechanischen Konstruktion, es ergeben sich sogar erkennbare Vorteile. Die aus Sicht von Technikern zunächst vorzuziehende starre Achse würde auf Veränderungen im Mittelohr empfindlich reagieren, z. B. durch Verkantungseffekte, da ja die rotatorische Bewegung der Malleus-Incus-Einheit in eine eher kolbenförmige Bewegung des Stapes umgesetzt werden muss. Man kann im Einzelnen zeigen, dass die Flexibilität der Ossikelkette und ihrer Aufhängung in vielerlei Hinsicht zu einer geringen Empfindlichkeit gegenüber verschiedensten Parametern führt.

Die Flexibilität wird stark unterstützt durch ein rotatorisch sehr nachgiebiges Incudostapedialgelenk. Dies lässt Ausgleichsbewegungen in alle Richtungen zu, was zu einer großen Gesamtbeweglichkeit führt. Diese wiederum bewirkt, dass bei einer Anregung in Richtung des ovalen Fensters immer eine große Bewegungskomponente in diese Richtung übertragen wird. Die ebenfalls großen Komponenten in die anderen Richtungen kommen zwar nicht direkt der Wahrnehmung zugute, wirken sich aber nicht im Sinne einer uneffektiven Schwingungsform aus, sondern unterstützen die für die Wahrnehmung wichtige Komponente. Das Stapesköpfchen scheint die schlingernde Bewegung des langen Incus-Fortsatzes in Haupttrichtung "abzutasten".

Gleichzeitig ermöglicht diese Bauweise die Realisierung eines gut funktionierenden Überlastschutzes im Incudomalleargelenk. Am Incudomalleargelenk sind mit dem Malleus-Kopf und dem Incus-Körper die wesentlichen Massen der beiden Ossikel beteiligt. Diese Massen würden zu einem bereits bei relativ niedrigen Frequenzen einsetzenden Abfall der Mittelohr-Übertragungsfunktion führen, wenn sie translatorisch bewegt würden.

Umgekehrt wirkt das rotatorisch weiche Incusostapedialgelenk bei Einwirkung von Knochenschall oder mechanischen Stößen als Element, das die Krafteinwirkung auf den Stapes begrenzt. Hier entsteht eine Drehachse um das Gelenk selbst. Malleus und Incus führen an ihrem gemeinsamen Schwerpunkt große Schwingungen aus, die aber wegen der Drehbewegung um das Stapesköpfchen nur abgeschwächt auf den Stapes übertragen werden. Somit zeigt sich das biologische Konstruktionsprinzip dem bisher angenommenen technischen Design mit fixierter Lagerung im Hauptachsenband weit überlegen.

Selbstverständlich gelangt der Knochenschall nicht nur indirekt über eine Anregung der Gehörknöchelchen des Mittelohrs ins Innenohr, sondern auch durch direkte Einwirkung auf die Flüssigkeiten und die schwingungsfähigen Elemente innerhalb der Cochlea. Eine Simulation der Schädel-schwingungen mittels Finite-Elemente-Methoden zeigt, dass die Cochlea aufgrund ihrer sehr starren Wandungen vorwiegend als Ganzes schwingt. Auch dies bedeutet einen Schutz vor Knochenschall, weil die häufig vermuteten Schwingungen mit Deformation der Cochlea erheblich effektiver wären.