



Universität Karlsruhe

Fakultät für Informatik

Institut für Rechnerentwurf und Fehlertoleranz

Seminar „Informationsverarbeitung in Lebewesen“ im Sommersemester 2003

Das menschliche Ohr (Teil 1)

Alexander Liebrich

Betreuer: Firdtjof Feldbusch

4. Juli 2003

Zusammenfassung

Diese Seminararbeit befasst sich mit dem Aufbau und der Funktionsweise des menschlichen Ohrs. Dabei wird schrittweise immer mehr ins Detail gehend der genaue Vorgang der Perzeption des Schalls untersucht.

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	2
1.1	Motivation	2
1.2	Gliederung	2
2	Grundlegendes	2
2.1	Der Schall	2
2.2	Das menschliche Gehörfeld	2
2.2.1	Frequenzbereich	2
2.2.2	Schallpegel	3
2.2.3	Audiogramm	3
2.2.4	Weitere Eigenschaften der Wahrnehmung	3
2.2.5	Das räumliche Hören	3
2.3	Das Ohr im Überblick	4
2.4	Schutzfunktionen im Mittelohr	5
2.4.1	Druckausgleich über die Ohrtrompete	5
2.4.2	Stapedius Reflex	5
3	Das innere Ohr	6
3.1	Vestibularapparat	6
3.2	Ohrschnecke	7
3.3	Basilarmembran	8
3.4	Wellenausbreitung in der Schnecke	9
3.5	Cochlea Frequenzkarte	10
4	Das Organ von Corti	11
4.1	Lage	11
4.2	Aufbau	11
4.3	Sensorische Haarzellen	12
4.4	Die Stereovilli und der Mechanisch-Transduktive Prozess	14
4.5	Unterschiede und Aufgaben der beiden Haarzellentypen	15
4.6	Otoakustische Emission	15
5	Offene Fragen	15
5.1	Transduktiver Prozess und die Funktion der Tip Links	15
5.2	Elektromotilität und ihre Steuerung	15

1 Einleitung

1.1 Motivation

Das Hören teilt sich in eine Reihe sehr komplexer Vorgänge auf, die noch nicht bis ins letzte Detail erforscht sind. Das Ohr ist das einzige Sinnesorgan, das zwei völlig verschiedene Aufgaben erfüllt: Es nimmt Geräusche auf und ist zudem für den Gleichgewichtssinn verantwortlich. Ohne Gehör, wie auch ohne Gleichgewicht, ist der Mensch in jeder Hinsicht beeinträchtigt. Das Gehör ist das wichtigste und diffizilste Sinnesorgan des Menschen und zugleich das aktivste.

Es ermöglicht die Kommunikation mit der Umwelt, insbesondere den Dialog mit anderen. Es macht uns zu einem sozialen Wesen. Das Ohr ist der Eingang für jegliche Art von Akustik in unser Gehirn, wo Schallwellen verarbeitet und umgesetzt werden.

Es besteht aus einem empfindlichen Mechanismus der sich unter anderem aus der Ohrmuschel, dem Trommelfell und kleinen filigranen Knöchelchen zusammensetzt. Diese winzigen Knochen heißen Hammer, Amboss und Steigbügel. Der Steigbügel hat lediglich die Größe eines Reiskorns.

Das Gehör des Menschen ist bereits im fünften Monat nach dessen Zeugung weitgehend ausgebildet und funktionsfähig. Untersuchungen über das vorgeburtliche Leben haben ergeben, dass das Kind schon in diesem Stadium seiner Entwicklung Töne aufnehmen und Stimmen unterscheiden kann.

Dem Gehör kommt eine Schlüsselfunktion zu, welche die zwischenmenschliche Kommunikation dominiert. Es ist das zentrale Sinnesorgan und in permanentem Einsatz. Während beispielsweise die Augen geschlossen werden können, bleiben die Ohren stets offen und für akustische Phänomene aufnahmebereit.

In Laufe der Evolution ist das Sinnesorgan für die Wahrnehmung des Schalls aus dem Seitenliniensystem der Fische entstanden. Es hat sich dabei im Wege über Reptilien und Vögel zu seiner ausgereiftesten Form bei den Säugetieren entwickelt.

Das genaue Verständnis der Arbeitsweise des Hörvorgangs gibt Heilungschancen bei Defekten, seien sie angeboren oder durch Ausfall bedingt. Des weiteren ist es möglich die Natur nach zu bilden und so die Welt der Technik um Innovationen zu bereichern.

1.2 Gliederung

Im vorliegenden Text werden wir zunächst auf die Eigenschaften des menschlichen Hörens eingehen und uns darauf folgend mit dem Aufbau des Sinnesorgans beschäftigen. Einem Überblick über die Vorverarbeitung im äußeren und mittleren Ohr schließt sich eine genauere Beleuchtung der Schnecke an, in welcher die mechanischen Signale in Nervenimpulse umgewandelt werden an.

2 Grundlegendes

2.1 Der Schall

Die verarbeitete Information des Ohres ist der Schall. Dieser wird durch zwei Parameter definiert. Zum einen durch die Frequenz, welche in Hz, in Schwingungen in der Sekunde gemessen wird. Abgesehen von theoretischen Annahmen, tritt meist eine komplexe Überlagerung von vielen Frequenzen auf, beispielsweise sind im Spektrum eines Knalls alle Frequenzen enthalten. Zum anderen wird der Schalldruck, die Intensität in dB gemessen.

2.2 Das menschliche Gehörfeld

2.2.1 Frequenzbereich

Der für ein junges und gesundes menschliches Gehör wahrnehmbare Frequenzbereich liegt zwischen 20 und 20'000 Hertz. Frequenzen unterhalb von 20 Hz werden Infraschall, oberhalb von 20 kHz Ultraschall genannt. Diese Werte fallen bei den verschiedenen Lebewesen natürlich sehr

unterschiedlich aus, so liegt die untere Schwelle beim Maulwurf unterhalb 10 Hz, hingegen ist die Fledermaus befähigt Frequenzen bis zu 160 kHz wahrzunehmen.

2.2.2 Schallpegel

Beim Schallpegel wird der Wahrnehmungsbereich des menschlichen Gehörs als "Hörfeld" bezeichnet. Die untere, Hörschwelle genannte Hörgrenze, ist die Lautstärke, bei der ein Ton von 1.000 Hz in ruhiger Umgebung gerade noch wahrgenommen werden kann. Diese liegt für das gesunde Gehör eines jüngeren Menschen zwischen 0 und 10 Dezibel. Die als Schmerzgrenze bezeichnete obere Hörgrenze, bei der keine Hör-, sondern lediglich noch eine Schmerzempfindung erfolgt, liegt bei ca. 120 Dezibel. Daneben wird noch eine Unbehaglichkeitsschwelle definiert, die je nach Höhe des Tons zwischen 90 und 110 Dezibel liegt.

2.2.3 Audiogramm

Im nun folgenden Audiogramm in Abb. 1 ist die menschliche Hörschwelle, bzw. Schmerzgrenze in Bezug auf verschiedene Frequenzen zu sehen. Der hellgrüne Bereich kennzeichnet das menschliche Gehörfeld. Wie dort zu erkennen ist, hängt die Hörgrenzen in hohem Maße von der Frequenz ab. So ist zur Wahrnehmung sehr tiefer und sehr hoher Töne ein weitaus höherer Schalldruck erforderlich als für die mittleren Frequenzen. Die höchste Empfindlichkeit zeigt das menschliche Ohr im Bereich zwischen 500 und 5'000 Hertz, auf welchem sich auch die menschlichen Sprache arbeitet. Dieser wird durch den dunkelgrünen Bereich gezeichnet. Bei Verlust bzw. Beeinträchtigung der Hörfähigkeit in diesem Bereich, wird die sprachliche Kommunikation eingeschränkt.

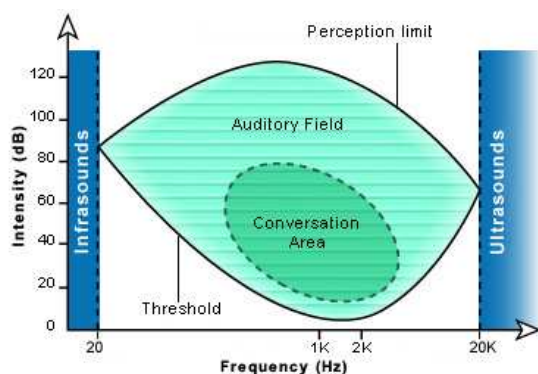


Abb. 1: audiogramm [?]

Bei ungefähr 2 kHz liegt die Wahrnehmungsschwelle nahe bei 0 dB. An dieser Stelle, bei fast 130 dB trifft auch die Schmerzgrenze auf ihr Maximum.

2.2.4 Weitere Eigenschaften der Wahrnehmung

Auf diesem Frequenzbereich kann das menschliche Ohr einem Frequenzabstand von nur 0.2 % unterscheiden, was im Vergleich zu einem Abstand von 6 % zwischen einem musikalischen Halbtonschritt sehr differenziert erscheint.

Zwischen den Signalen der beiden Ohren können Zeitunterschiede im Bereich von 6-10 Mikrosekunden, von geübten Personen, wie z.B. ein Dirigent sogar von nur 3 Mikrosekunden wahrgenommen werden.

2.2.5 Das räumliche Hören

Eine weitere Fähigkeit des menschlichen Gehörs ist die räumliche Wahrnehmung: Dank der Position der beiden Ohren und dem dazwischen liegenden Abstand ist das gesunde menschliche Gehör in der Lage, Schallwellen zu orten, sprich in einem Raum sofort festzustellen, in welcher Richtung sich

eine Geräuschquelle befindet. Die unterschiedliche Schallintensität und die wenigen Mikrosekunden, um die die Wahrnehmung der Schallwellen von einem Ohr zum anderen differiert, gestatten zumeist eine rasche Information über die Herkunft des Schalls. Zudem kann sich der Mensch seiner Stimme und seines Gehörs wie eines Echolots bedienen.

2.3 Das Ohr im Überblick

In der folgenden Abb. 2 ist ein Schnitt durch das menschliche Ohr zu sehen. Auf die drei gekennzeichneten Zonen wird anschließend noch eingegangen.

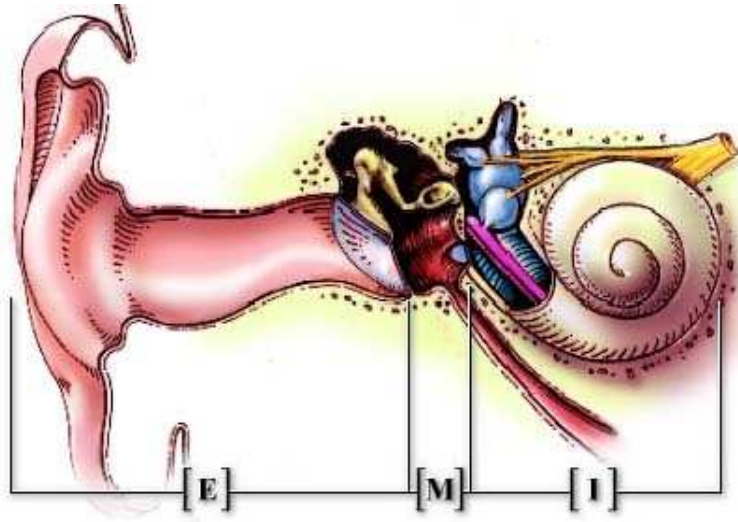


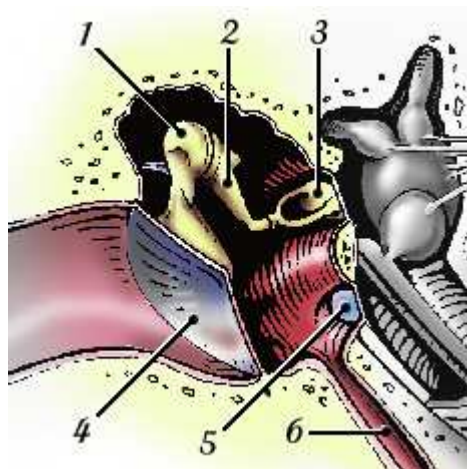
Abb. 2: Ohrüberblick

Namentlich

- E) Außenohr: Ohrmuschel (lat. Auricula) mit Gehörgang
Die Ohrmuschel, welche durch Knorpel gestützt und durch Falten versteift, ähnlich einem Parabolspiegel dem Einfangen des Schalls dient, ist der einzig außen sichtbare Teil des Sinnesorgans. Zusammen mit dem Gehörgang bezeichnet man diese beiden als Außenohr. Der Gehörgang (lat. Meatus acusticus) erstreckt sich über eine Länge von 2,5 - 3,5 cm und beschreibt bei einem Durchmesser von ungefähr 6-8 mm eine leichte S-Form. Damit durch die sog. Orgelpfeifenresonanz im Frequenzbereich zwischen 2 - 6000 Hz eine Verstärkung um Faktor 2 erzeugt.
- M) Mittelohr: Trommelfell, Paukenhöhle und darin liegende und Gehörknöchelchen. Das Trommelfell besitzt die Form eines nach innen gerichteten Trichters, an dessen Spitze der Untere Ansatz des Hammergriffs liegt. Durch die spezielle Form des Gehörgangs, sowie die besondere Art der Faseranordnung des Trommelfells erreicht die Schwingungsamplitude unterhalb des Nabels, der Spitze des Trommelfells, ihr Maximum. Dieser Teil des Ohres stellt eine Verbindung zwischen dem Gehörgang und dem Innenohr, spez. der Schnecke (Cochlea) her und ist im Normalfall von der Außenwelt abgeschlossen. Zwei Schutzfunktionen sind hier untergebracht auf welche in Abschnitt 2.4 eingegangen wird.

Für Details siehe Abb. 3.

Ein Verhältnis von 20 zu 1 zwischen der Oberfläche des Trommelfells und des ovalen Fensters, bzw. des Vorhoffensters erlaubt eine ausreichende Energieübertragung des Schalldrucks zwischen der Luft und den um beinahe tausendfach dichteren Flüssigkeiten des Innenohrs. Ohne diese Mechanik würde ca. 98 Prozent der Energie reflektiert. Desweiteren wird auf diese Art



1. Hammer (malleus)
2. Amboss (incus)
3. Steigbügel an der Vorhoftreppe bzw. Vorhoffenster
4. Trommelfell
5. Paukenfenster
6. Ohrtrumpete (Eustachische Röhre)

Abb. 3: Mittellohr

der Schall ein weiteres mal um Faktor 2 - 3 verstärkt. Hinzu kommen die mechanischen Eigenschaften der Ohrknöchelchen, welche in ihrem Ansprechbereich zwischen 1 und 3 kHz eine Vergrößerung der Vibration um bis zu Faktor 180 auf die Membran der Vorhoftreppe bringen. Jedoch werden bestimmte Frequenzbereiche von dieser Mechanik auch unterdrückt, was somit entscheidend die Parameter des Frequenzbereichs und des Ansprechverhaltens bestimmt.

- I) Innenohr: Hier nun sitzt der sensorische Teil, bestehend aus dem Vestibularapparat, des Organs für Gleichgewicht und Bewegung, sowie die Cochlea, das Organ der Hörfähigkeit. Sie teilen einen gemeinsamen embryonalen Ursprung und besitzen gemeinsame Bestandteile, die sich jedoch gemäß dem Zweck in Anordnung und Funktion unterscheiden. Auf genaueres wird in Abschnitt 3 eingegangen.

2.4 Schutzfunktionen im Mittelohr

2.4.1 Druckausgleich über die Ohrtrumpete

Das Mittelohr ist über die Ohrtrumpete mit dem Mund- und Rachenraum verbunden, aber dennoch durch das Geschlossensein der Trompete dorthin abgetrennt. Lediglich zum Druckausgleich, beispielsweise beim Überwinden von Höhenunterschieden kann sie durch Schlucken geöffnet werden. So gibt es auch den Ratschlag bei einer Explosion den Mund zu öffnen (und natürlich die Ohren zu zu halten, damit das Trommelfell nicht beschädigt wird.

2.4.2 Stapedius Reflex

In der Abbildung 4 wird ersichtlich, wie die Übergangsfunktion der ossicularen Kette verringert werden kann. Durch An- bzw. Entspannung der an den Gehörknöchelchen angebrachten Muskeln kann die Wirksamkeit der Übertragung auf die Schnecke verändert werden. Ein reflexartiges zusammenziehen des Muskels am Steigbügel kann die Bewegung desselben gehemmt werden. Dieser Effekt hat, im Gegensatz zu dem oben genannten keine Auswirkungen bei einem lauten Knall, bzw. einem starken Impuls und setzt erst ab ungefähr 1 - 2 kHz ein. Damit spielt er beispielsweise für Sänger, aber auch beim normalen Sprechen eine wichtige Rolle, da sonst die eigene Stimme unerträglich laut wäre.

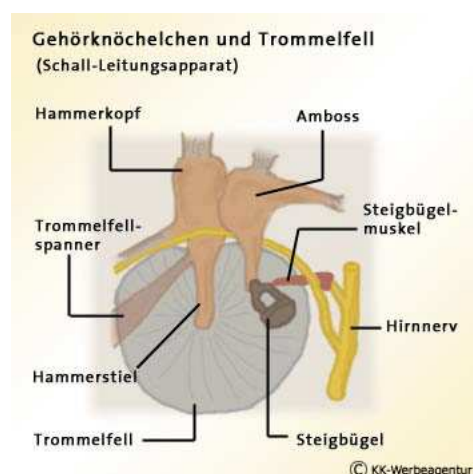


Abb. 4: Stapedius Reflex

3 Das innere Ohr

Das Innenohr besteht, wie zuvor schon erwähnt, aus der Ohrschnecke oder Cochlea, deren Aufgabe in der Erfassung von Schallwellen besteht, sowie dem Gleichgewichtsorgan, welches die Winkel zum Schwerkraftvektor, sowie Beschleunigung, in alle drei Richtungen erfasst. Die folgende schematische Abbildung 5 stellt diese Beiden dar.

3.1 Vestibularapparat

Der Teil des Innenohres, der dem Gleichgewichtssinn zugeordnet ist besteht aus dem schlauchförmigen Utriculus (Vorhofsäckchen), den drei häutigen Bogengängen (Ductus semicirculares), dem rundlichen Sacculus und dem an Utriculus und Sacculus angeschlossenen Gang des häutigen Labyrinths (Ductus endolymphaticus).

Die in drei Ebenen aufeinander senkrecht stehenden Bogengänge entstehen aus dem Utriculus. Sie besitzen jeweils eine basale Auftreibung (Ampulle), in der auf einem Vorsprung (Crista) und in eine haubenartige Gallertmasse (Cupula) eintauchend, die Sinneshaare liegen.

Hierbei unterscheiden sich die Teile für die Dreh-, sowie für die Linearbeschleunigung.

Bei Drehbewegungen mit der Cupula zusammen, werden durch die Trägheit der Endolymph aus den Bogengängen die Sinneshaare abgelenkt und danach gereizt. Alle Bogengänge zeigen eine Verdickung, kurz bevor sie mit dem Vorhofsäckchen zusammenlaufen. In dieser Verdickung, genannt Ampulla, liegen die Sinnesorgane, die Winkelbeschleunigung perzipieren. In diesen Ampullen befinden sich Felder von Haarsinneszellen, die als Cristae ampullares bezeichnet werden. Diese Cristae sind bedeckt von einer gelatinösen Masse, der Cupula, die von den Haarsinneszellen bis zum Dach der Ampulle zieht. Bei jeder Relativbewegung der Flüssigkeit in den Bogengängen wird diese Cupula ausgelenkt und damit die in diese hineinragenden Haarsinneszellen bewegt, was zu einer Aktivitätsveränderung dieser Zellen führt. In jeder Crista sind die Haarsinneszellen einheitlich ausgerichtet. Die Crista eines Bogenganges reagiert daher auf eine Drehrichtung mit einer Aktivitätserhöhung, in die andere mit einer Aktivitätssenkung. Zusätzlich liegt auf der contralateralen Seite das gleiche Organ mit der umgekehrten Ausrichtung. Keine orthogonale Ausrichtung der Bogengänge in Relation zu den Körperachsen, könnte etwas mit dem besten Arbeitsbereich der Haarsinneszellen zu tun haben. Die Empfindlichkeit des Systems ist sehr hoch und kann Winkelbeschleunigungen von 0,1 Grad pro sek wahrnehmen. Dies entspricht der Auslenkung der Cupula von nur 10 nm!

Für die Linearbeschleunigung sind die sog. Otolithenorgane (Otolithos = gr. Ohrsteine) zuständig, welche sich in den zwei sackartige Ausbuchtungen, dem Sacculus und dem Utriculus

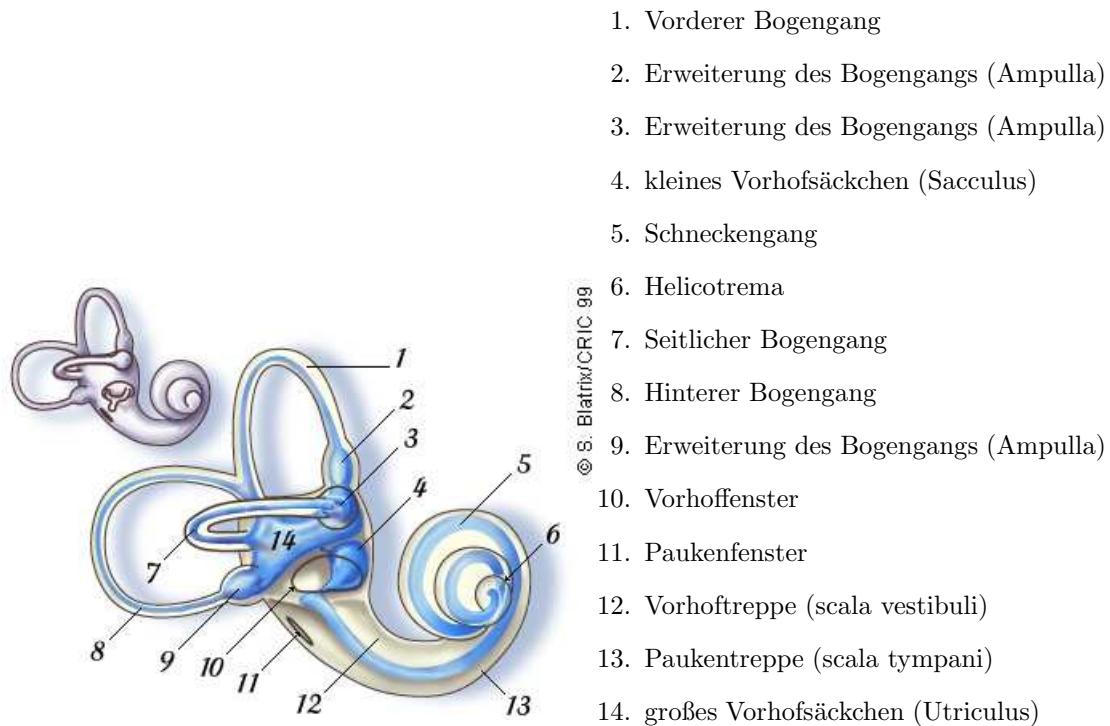


Abb. 5: Das Innenohr

befinden. Kennzeichnend für diese Organe ist eine Anordnung von Haarsinneszellen in einer sogenannten Macula. Auf dieser Macula liegt eine gelatinöse Membran, in die zahlreiche Calcium-Carbonat Kristalle eingelagert sind und die daher als Otolithenmembran bezeichnet wird. Die Haarzellen reichen mit ihren Stereocilien in diese Membran hinein. In den Otolithenorganen sind die Haarsinneszellen nun mit unterschiedlicher Orientierung vorhanden, d.h. jede Zelle hat eine andere Ausrichtung. Die Ausrichtungen der einzelnen HSZ sind nicht wahllos verteilt, vielmehr gibt es in den Maculae eine Ausrichtung auf eine Linie hin, die Striola. Die Otolithenorgane im Sacculus und Utriculus sind unterschiedlich ausgerichtet: Bei normaler Kopfhaltung ist der Utriculus horizontal ausgerichtet, während der Sacculus vertikal ausgerichtet ist. Damit können beide Organe Linearbeschleunigungen in alle Raumrichtungen und damit die Stellung des Kopfes in jeder Position an das Zentralnervensystem melden.

3.2 Ohrschnecke

Die Cochlea wiederum besteht aus drei schneckenförmig gewundenen Kanälen, die mit zwei verschiedenen Flüssigkeiten, Perilymphe und Endolymphe, gefüllt sind. Die Basilarmembran trennt die Paukentreppe vom Schneckengang und trägt das Cortische Organ. Dieses enthält die als Haarzellen bezeichneten Sinneszellen. Zwischen Schneckengang und Vorhoftreppe befindet sich die Reissners' Membran.

Eingefangene Schwinungen werden vom Trommelfell über die Ossiculare Kette der Gehörknöchelchen und den Steigbügel auf die Vorhoftreppe übertragen. Die am Übergang, dem Vorhoffenster entstehenden Druckunterschiede bilden nun in den Schneckengängen eine Druckwelle aus, welche sich bis zur Spitze hin, das Helicotrema passierend, entlang der Paukentreppe zurück bis zum Paukenfenster gelangt.

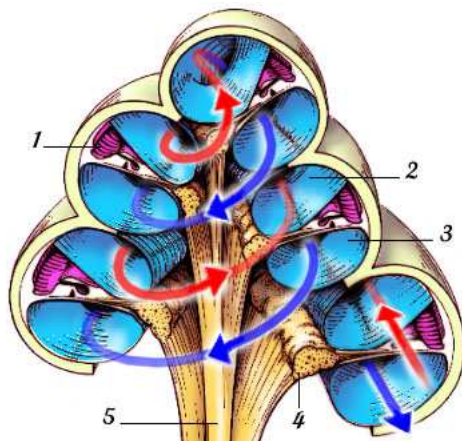


Abb. 6: Schnitt durch die Schnecke

Dieser Schnitt durch die Mitte des Modiolars zeigt das Umwickeln des

1. Schneckengangs, welcher Endolymph enthält und der
 2. Vorhofftreppe (scala vestibuli), sowie der
 3. Paukentreppe (scala tympani), welche Perilymph enthalten.
- Innerhalb des Modiolus sind das
4. gewundene Ganglion und
 5. die Gehörnerv Fasern zu sehen.

Der rote Pfeil kommt vom Vorhoffenster und führt über den blauen zum Paukenfenster. Für eine einzelne Umdrehung im Detail siehe Abb. 4.1

3.3 Basilarmembran

Wie zuvor schon erwähnt, werden eingefangene Schwingungen vom Trommelfell über die Ossiculare Kette und den Steigbügel auf die Vorhofftreppe übertragen. Die am Übergang, dem Vorhoffenster entstehenden Druckunterschiede bilden nun in den Schneckengängen eine Durckwelle aus, welche sich bis zur Spitze hin über das Helicotrema auf der Unterseite, Paukentreppe zurück bis zum Paukenfenster verläuft.

Durch die Beschaffenheit der Basilarmembran liegen die Amplitudenmaxima dieser Wellen für jede Schallfrequenz an einem anderen Ort der Cochlea. So werden die spektralen Komponenten des Schallreizes getrennt und an verschiedenen Orten der Cochlea repräsentiert. Somit hat jede Stelle in der Ohrschnecke ihre charakteristische Frequenz. Diese Eigenschaft ist in erster Linie der Basilarmembran zu schreiben und wird als passive Tonotopi bezeichnet.

Das sich Ausbilden eines Amplitudenmaximums an einer bestimmten Stelle auf der Basilarmembran und somit der Übertragung auf das Organ von Corti, ist zum einen der von der Basis zur Spitze der Schnecke hin zunehmenden Breite, zum anderen der in gleicher Richtung beständig abnehmenden Festigkeit und Masse und damit der Dicke zu schreiben. In dieser Weise werden an der Spitze der Schnecke die niedrigsten Frequenzen wahrgenommen.

Abbildungen 7 und 8 sollen verdeutlichen, wie die Schallwellen vom äußerer Gehörgang auf die Innenohrflüssigkeiten und auf die Basilarmembran des Organs von Corti gebracht werden.

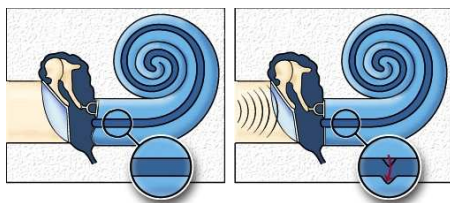


Abb. 7: Schnecke unter hoher Frequenz

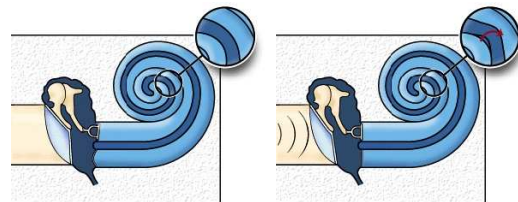


Abb. 8: Schnecke unter niedriger Frequenz

Die Verteilung der Kennfrequenzen entlang der Schnecke und die Höhe und Form des Amplitudenmaximums der Wanderwelle hängt nicht nur von den passiven mechanischen Eigenschaften des Organs und der umgebenden Flüssigkeiten, sondern auch von den aktiven Eigenschaften der äußeren Haarzellen ab. Diese besitzen die Fähigkeit nicht nur die Bewegungen des Cortischen Organs zu verarbeiten, sie sind auch in der Lage durch eine einzigartige Form der zellularen Motilität, Kräfte zu erzeugen. Diese Elektromotilität ist eine Spannungsabhängige Änderung der Länge des

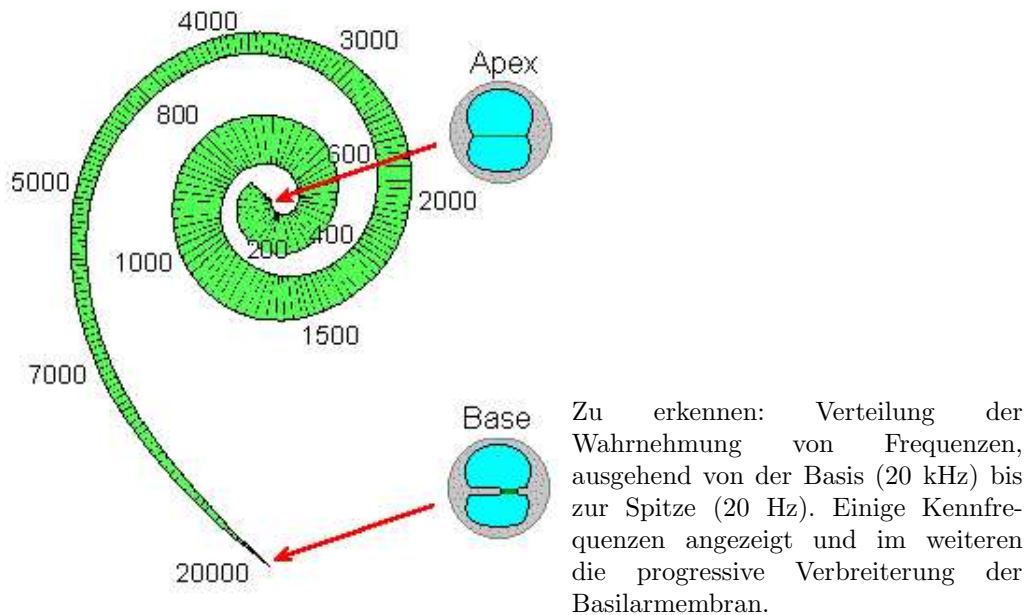


Abb. 9: Frequenzverteilung auf der Schnecke

Zellkörpers. Hierzu sei auf Abschnitt 4.5 verwiesen.

3.4 Wellenausbreitung in der Schnecke

Die am Vorhoffenster entstehenden Druckunterschiede lassen sich in zwei Komponenten unterteilen. Zum einen gibt es den durchschnittlichen Druck, welcher durch die Ohrknochen übertragene Druckwelle über die Schnecke fortpflanzt, diese bewegt sich beinahe mit der Schallgeschwindigkeit im Wasser. Die andere, für die Bewegung der Basilarmembran, sowie des Cortischen Organs zuständige Komponente, ist der Druckunterschied zwischen Vorhof- und Paukentreppe. Dieser zweite Bestandteil pflanzt mit einer sehr viel geringeren Geschwindigkeit als die der zuvor genannten Druckwelle fort und ist abhängig vom Querschnitt der mit Flüssigkeit gefüllten Fächer und von den mechanischen Eigenschaften der Basilarmembran, sowie von denen des Cortischen Organs. Dieser Druckunterschied wird durch das Ausgleichen der Druckwelle am Paukenfenster verursacht, mit dem Ergebnis, daß der Druckunterschied zwischen Vorhof- und Paukentreppe am Paukenfenster beinahe dem Druck, der in der Vorhof- und Paukentreppe durch den Steigbügel entsteht, entspricht. Nur durch das Vorhandensein des Paukenfensters läuft die Wanderwelle zur Spitze der Schnecke.

Die mechanische Tätigkeit der Basilarmembran und des Cortischen Organs ist jedoch komplizierter. Bei akustischen Frequenzen sind die Trägheits- und Zähigkeitskräfte auch wichtig. Die Kombination der Schwungkraft und der Steifheit der grundlegenden Membrane und des Organs von Corti sind für eine von der Basis am Vorhoffenster bis zu Spitze geordnete Resonanzfrequenz entlang der Schnecke zuständig. Die höchsten Resonanzfrequenzen sind am Anfang der Schnecke zu beobachten, da die Masse dort am niedrigsten und die Steifigkeit größer, als an der Spitze ist.

Um so steifer der Complex des Organs von Corti mit Basilarmembran, desto schneller bewegt sich die Wanderwelle. Genauso ist eine höhere Trägheit der Flüssigkeit verantwortlich für eine langsamere Ausbreitung.

Für eine Sinustonanregung, pflanzt sich die Wanderwelle nach der Spitze auf der Basilarmembran zum Paukenfenster hin fort, bis sie sich dem Bereich ihrer Resonanzfrequenz nähert. Dort verlangsamt sich die Welle und die Amplitude erreicht ihr Maximum. Nur knapp danach wird sie wieder stark abgedämpft.

Die Position des Amplitudenmaximums kennzeichnet die „charakteristische Stelle“ für die Anregungsfrequenz. Andersherum wird die Frequenz, die gut einen bestimmten Platz anregt als „Kennfrequenz“ bezeichnet.

Nach dem aktuellen Stand des Wissens ist die Masse und Steifigkeit der Basilarmembran und der Cortischen Organs schwierig vorauszusagen. Dies ist bedingt durch die vielen Details wie zum Beispiel des Musters einer Erschütterung, der Elastizität der Basilarmembran und der zellulären Bestandteile des Cortischen Organs.

Andererseits ist das Verhältnis zwischen der Kennfrequenz und der Position auf der Cochlea experimentell in vielen Spezies untersucht worden (am Bsp. Mensch, siehe Abb 9).

3.5 Cochlea Frequenzkarte

Im Jahre 1961 entwickelte Don Greenwood eine Funktion, welche die „Charakteristische Frequenz“ (CF) in Abhängigkeit von der Entfernung zur Spitze der Schnecke (x) in Relation bringt.

$$CF = A \left(10^{\frac{ax}{L}} - K \right)$$

Wobei:

- A – Konstante zur Bestimmung der maximalen Frequenz an der Schneckenbasis (Hz)
- a – Steigung der Frequenzverteilung
- L – Länge in mm
- K – Verhalten unter niedrigen Frequenzen

A	a	K	L
165	2.1	1.0	35

4 Das Organ von Corti

Das Organ von Corti ist nach einem der ersten Anatomen benannt, welcher sich mit dem Aufbau des Inneren Ohres beschäftigte. Folgend (in Abb. 4.1) ist eine schematische Detailansicht eines Schnittes durch den Schnecken gang zu sehen.

4.1 Lage

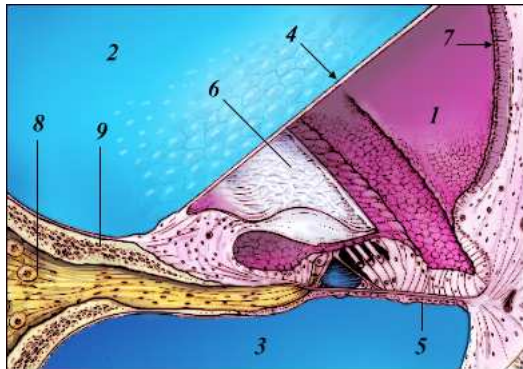


Abb. 10: Schnitt durch den Schlauch der Schnecke

Der Cochlearschacht, bestehend aus:

1. Schnecken gang
2. Vorhof-treppe
3. Paukentreppe
4. Reissners' Membran
5. Basilarmembran
6. Tektorische Membran
7. Stria Vascularis
8. Nervenfasern, welche zum gewundenen Ganglion führen
9. knöchernes gewundenes Lamina

4.2 Aufbau

In der Abb. 11 ist ein Querabschnitt einer unteren Umdrehung einer Säugetierschnecke im Detail zu sehen. Die neuro-sensorische Schnecke sitzt auf der Basilarmembran und besteht aus sensorischen Zellen, genannt Haarzellen, Neuronen und einige Arten von Unterstützungszellen.

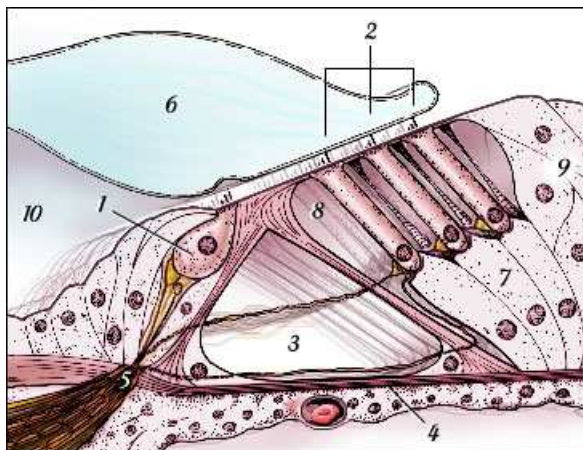


Abb. 11: Schematische Zeichnung des Organs von Corti

Auf den beiden Seiten, des von Pfosten umgebenen Tunnels von Corti (3) lassen sich zwei Arten von sensorischen Zellen erkennen: innere (IHZ: 1) bzw. äußere Haarzellen (ÄHCs: 2). Die in Endolymphe schwimmende Tektorische Membran (6), umfaßt die Haarzelle und bettet die

höchsten Stereovilli der äußeren Haarzellen ein. Betrachtet man die Tektorische Membran von unten, so lassen sich die W-förmigen Abdrücke dieser Haarzellenausstülpungen erkennen.

Die Inneren Haarzellen werden von Unterstützungszellen umgeben, während die Membran der äußeren Haarzellen fest auf den Zellen Deiters' (7) angebracht sind. Diese Zellen haben direkten Kontakt mit Corticolympe, welches fast identisch zum Perilymphe, auch den Tunnel von Corti (3) und die Räume von Nuel ausfüllt (bilden kutikuläre Platte 8). Der mit Endolympe gefüllte Schneckengang wird durch Hensens Zellen (9) und das Retikuläre Lamina (5) versiegelt. Im Weiteren ist die Basilar-membran (4) zu sehen, welche von ankommenden, bzw. verlassenden Nervenzellen durchdrungen wird.

Das Organ von Corti ist locker strukturiert, aber fest genug um Vibrationen von der Basilar-membran an die Stereovilli weiterzugeben. Diese Festigkeit variiert im Verlauf der Schnecke, wie zuvor schon erwähnt. Mit der zunehmenden Breite der Basilar-membran zur Spitze hin, wächst auch die Größe der Zellen, wie auch die Länge und Weichheit der Haarzellen. In gleichem Maße nimmt auch die Masse der Tektorische Membran zu.

Da die Basilar-membran an ihren beiden seitlichen Enden mit dem Knochen und Seitenwand verbunden ist, so ist der Bereich der maximalen Vibration, derjenige der dritten, höchsten Reihe der äußeren Haarzellen. Die darüberliegende Tektorische Membran ist nicht so flexibel und verbiegen somit die Stereovilli mit der auf und ab Bewegung des Cortischen Organs.

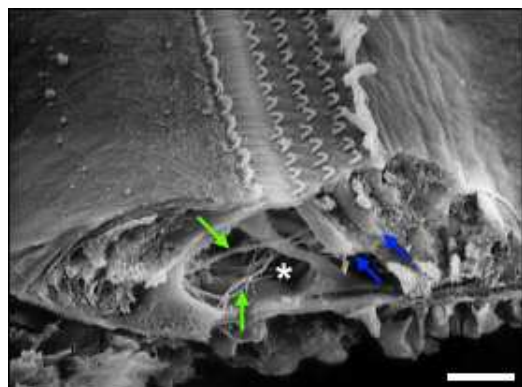


Abb. 12: Elektronenmikroskopie des Organs von Corti (Meerschweinchen)

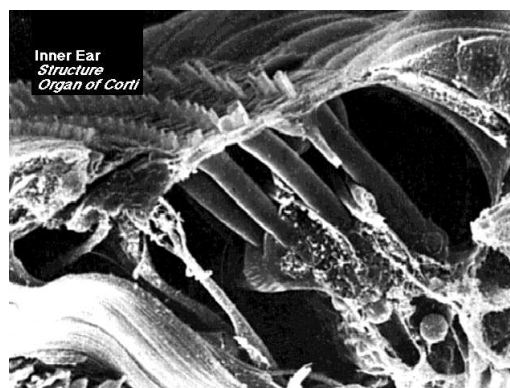


Abb. 13: Elektronenmikroskopie des Organs von Corti

4.3 Sensorische Haarzellen

Cochlear-, sowie die vestibulären, im Gleichgewichtsorgan befindlichen, sensorischen Zellen werden Haarzellen genannt. Der Name kommt von deren fingerartigen Ausstülpungen, den Stereovilli, welche sich von der an der Spitze der Zelle befindenden kutikulären Platte in den Endolympe gefüllten Raum erstrecken. Haarzellen gehören zu den Mechanorezeptoren, da sie als Antwort auf das Abbiegen ihrer Stereovilli mit einer Membranpotentialsänderung und deren Weiterleitung an die Nerven reagieren. Sie wandeln damit mechanische Energie in Nervenimpulse um.

Der Zellkörper selbst wird vom Perilymphefach beschränkt (siehe Abb. 11). Schematisch unterscheiden sich die beiden Arten von Zellen, die innere Haarzellen und die äußere Haarzellen, durch ihre Form und das Muster ihrer Stereovilli. Während die Stereovilli der äußeren Haarzellen ein W oder ein U beschreiben, so sind die der inneren in einer Linie angeordnet.

Jedes Stereovilli ist von einer Plasmamembran aus Zellmantel Material überzogen. Dieser Mantel stellt ein negativ geladenes Netz für die externe Oberfläche jedes Stereovillis und erhält einen geringen Abstand zwischen zwei benachbarten Stereovilli.

Zwischen benachbarten Stereovilli befinden sich feine seitliche Verbindungen, sowie an deren Spitze sogenannte Tip Links, welche mit der dahinterliegenden, größeren Reihe verknüpft sind. So bewegen sich die Stereovilli, sobald nur die Spitzen der größten in Bewegung gesetzt werden.

Die Stereovilli der äußeren Haarzellen sind in mehreren Reihen angeordnet, welche sich in Ihrer Länge unterscheiden. Diese Eigenschaft soll deren umknicken verhindern und die Empfindlichkeit erhöhen.

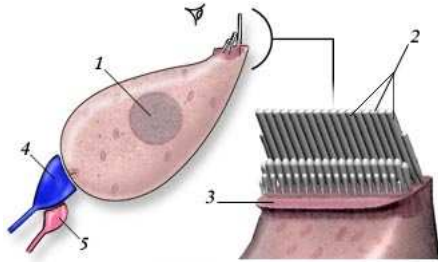


Abb. 14: innere Haarzelle allgemein

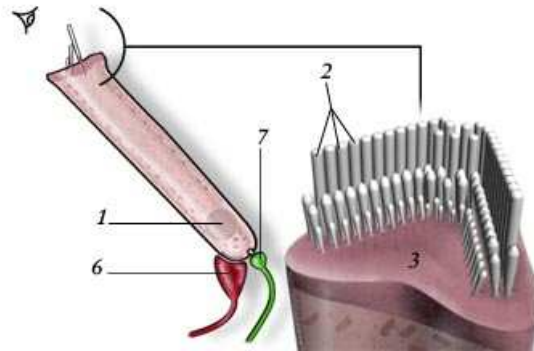


Abb. 15: äußere Haarzelle allgemein

Zu Abb. 14 , 15 :

1. Kern
2. Stereovilli
3. Kutikuläre Platte
4. Zuführendes Synapsenradialende (blau)
5. Seitliches wegführendes Synapsenende (rosafarben)
6. Wegführendes Synapsenmittelende (rot)
7. Gewundenes zuführendes Synapsenende (grün)

In der menschlichen Schnecke gibt es ungefähr 3.500 innere und ca. 12.000 äußere Haarzellen. Diese Zahl ist gering, wenn sie mit den Millionen der Fotorezeptoren in der Retina oder in den Chemorezeptoren in der Nase verglichen wird! Zu dieser geringen Anzahl kommt hinzu, dass diese schon nach der zehnten Schwangerschaftswoche erreicht wird und von diesem Stadium der Schnecke nur Haarzellen verlieren kann.

4.4 Die Stereovilli und der Mechanisch-Transduktive Prozess

Meist um die hundert Stereovilli sind im Allgemeinen in drei Reihen, der Länge nach geordnet auf der Oberseite der Haarzelle angebracht. Zusätzlich zu den dünnen Tip Links (siehe Abb. 16, gezeigt in Rot), welche eine wichtige Bedeutung im mechanisch-transduktiven Prozeß (siehe 4.4) besitzen, sind desweiteren durch seitliche Querverbindungen derselben Reihe, sowie von Reihe zu Reihe Verknüpft.

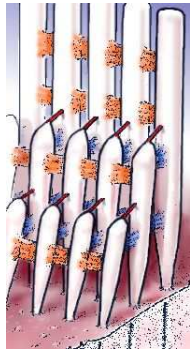


Abb. 16: Anordnung der Stereovilli mit Tip Links

Der Mechanisch-Transduktive Prozess ist zuständig für die Erfassung der mechanischen Energie, bzw. Vibrationen und deren Umwandlung in Nervenimpulse. Diese Haarzelledepolarisierung basiert nach einer mechanischen Öffnung der kationischen Führungen, welche auf den Stereovilli gelegen, somit einen Ausgleich der Membranpotentiale auslöst.

Die Tip Links erlauben eine schnelle Öffnung, welche für alle Stereovilli synchronisiert ist, wenn sie in Richtung zur Stria Vascularis verbogen werden. Wegen der hohen Konzentration im Endolymphe von Kalium (K^+), dringt dieses in die Zelle ein und depolarisiert deren Membrane.

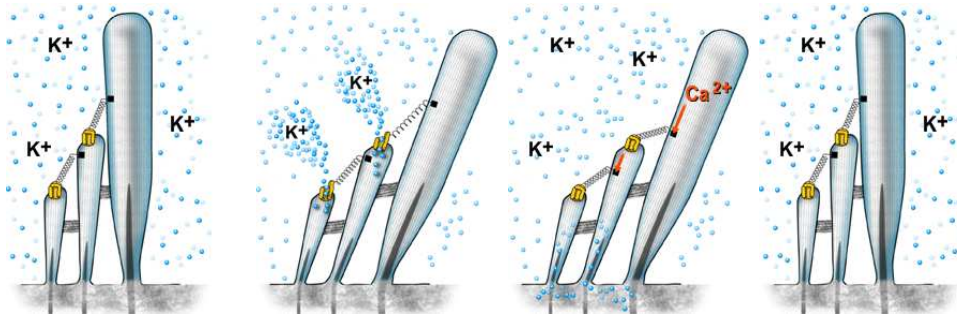


Abb. 17: Mechanischer Transduktionsprozess

Das Schliessen der Öffnungen tritt vor einer Rückkehr der Stereovilli zu ihrer Ausgangsposition auf. Diese Rückstellereinheit wird von Ca^{2+} aktiviert, dessen interne Konzentration steigt, solange die Öffnungen das K^+ einströmen lassen. Das Ca^{2+} aktiviert ein Bewegungprotein, das den Rückstellantrieb von der Spitze nach unten auslöst. Diese Einheit verringert die Zeitkonstante der Öffnung. Auf diese Weise lassen sich die Zyklen der mechanischen Transduktion in schneller Reihenfolge, d.h. für Hochfrequente Schwingungen umsetzen.

Da es sich bei dieser Transduktion um den Ausgleich elektrischer Potenziale, welche während, bzw. nach einem Reiz wieder aufgefüllt werden müssen, handelt, so ist eine zeitliche Gewöhnung der Hörschwelle zu beobachten. Eine Person nimmt einen Dauerton nach gewisser Zeit deutlich weniger laut wahr als wenn derselbe Ton nach einer kurzen Pause erneut erfolgt. Zur Wiederherstellung der Potentiale gibt den sog. Hörermüdungstest, bei welchem ein Dauerton mehrfach um 5 db erhöht wird, damit er wieder vom Patienten wahrgenommen wird. Wenn die Hörschwelle

um 30 dB abwandert, wird eine neurale Schwerhörigkeit diagnostiziert. Das heißt, ein gewisses Grundpotential muß immer erhalten bleiben.

4.5 Unterschiede und Aufgaben der beiden Haarzellentypen

Die beiden Haarzellen im Cortischen Organ unterscheiden sich nicht nur in ihrer Geometrie. So ist z.B. die Anzahl der äußeren Haarzellen um mehr als das dreifache größer, als die der inneren. Noch verwunderlicher ist die Tatsache, das 95 % der zum Gehirn führenden Nerven mit den inneren Haarzellen verbunden sind, also die vom Gehirn erhaltenen Informationen über die akustische Welt vorwiegend von den inneren Haarzellen stammt. Hingegen sind lediglich die äußeren Haarzellen mit den vom zentralen Nervensystem kommenden Bahnen verbunden.

Da man damals nur an toten Objekten Untersuchungen anstellte, so war der Grund für diese Tatsache unbekannt. Auch die Frequenzselektivität der menschlichen Hörfähigkeit, wie sie experimentell nachgewiesen wurde, konnte durch eine langjährige Analyse des Cortischen Organs von Ingenieuren nicht erklärt werden. Erst in den späten siebzigern wurde das Konzept, daß eine Quelle mechanischer Energie in der Cochlea existiert, untersucht. Experimentell validiert wurde die Behauptung durch den Nachweis im Innenohr erzeugter Geräusche. Dieser Effekt wird Otoakustische Emission genannt (siehe Abschnitt 4.6).

Innerhalb von fünf Jahre entdeckte man die Fähigkeit der äußeren Haarzellen, sich unter elektrischer Anregung zu verlängern und zu verkürzen. Diese Fähigkeit wird als Elektromotilität bezeichnet und wird in Bezug auf die Hörfähigkeit als die eines Cochlearverstärkers wahrgenommen, der die Empfindlichkeit und Frequenzselektivität der mechanischen Erschütterungen der Schnecke verfeinert. Ohne diese Eigenschaft der äußeren Haarzellen würde die untere Hörschwelle um ca. 50 dB angehoben, wobei ab diesem Nivaeu die Hörfähigkeit wieder normal wäre.

4.6 Otoakustische Emission

Entdeckt wurde die Otoakustische Emission im Jahr 1978. Damals konnte man diese nicht völlig erklären, was erst mit dem Verständnis des aktiven Mechanismus' der äußeren Haarzellen möglich war. Kontraktionen, bzw. Verlängerungen der äußeren Haarzellen selbst bringen die Schneckenflüssigkeiten zum vibrieren. Der Weiterleitungsmechanismus über die Gehörknöchelchen funktioniert auch in umgekehrter Richtung und bringt diese Vibrationen zurück an die Luft des äußeren Gehörgangs. Dort konnte man die Schallwellen mithilfe eines empfindlichen Mikrophons messen.

Heut zu Tage wird die Otoakustische Emission routinemäßig bei einer Untersuchung gemessen, um Schäden bei der Hörfähigkeit festzustellen.

5 Offene Fragen

5.1 Transduktiver Prozess und die Funktion der Tip Links

Nach Verlust der Tip Links gehen die Transduktionskanäle in einen offenen Zustand über und zeigen trotzdem noch „tonische Mechanosensitivität“. Diese Ergebnisse lassen sich nicht mit den Tip Links als einziges sogenanntes „Gating-Element“ erklären. Um die Eigenschaften der Transduktionskanäle besser verstehen zu können, werden die pharmakologische Blockierbarkeit und die Wirkung spezieller Antikörper auf das Verhalten der Haarsinneszellen untersucht.

5.2 Elektromotilität und ihre Steuerung

Neben der Kraftamplitude und der Geschwindigkeit der Elektromotilität ist der richtige Zeitpunkt der Krafteinkopplung durch die äußeren Haarzellen von entscheidender Bedeutung. Ein falsches „Timing“ würde eine Abschwächung der Basilarmembranauslenkung und damit eine Abnahme der Empfindlichkeit bewirken. Mit Hilfe dreidimensionaler Schwingungsmessungen konnte gezeigt werden, daß das Schwingungsverhalten der auf dem Cortischen Organ liegenden Tektorialmembran für den richtigen Zeitpunkt der Krafteinkopplung von entscheidender Bedeutung ist.

Das einfache Modell der Elektromotilität der äußeren Haarzellen läßt viele Fragen offen. Da sich das Hörvermögen der Säugetiere bis weit in den Ultraschallbereich erstrecken kann, muß die Elektromotilität sehr schnell sein, um tatsächlich als Motor der cochlearen Verstärkung in Frage zu kommen.

Die Geschwindigkeit der Elektromotilität isolierter äußeren Haarzellen wurde untersucht und es konnte nachgewiesen werden, daß die elektrisch induzierten Längenänderungen bis zu einer Stimulationsfrequenz von 100 kHz arbeitet.

Literatur

- [Broc96] Brockhaus Lexikon in 24 Bänden
19. Überarbeitete Auflage
- [WieF77] Wie Funktioniert das? Der Mensch und seine Krankheiten
1977
- [DPFa96] Peter Dallos, Arthur N. Popper, Richard R. Fay
The Cochlea
Springer Verlag
ISBN 0-387-94449-4
- [Earl03] Earlab at Boston University
<http://earlab.bu.edu/>
- [Coch02] Promenade round' the cochlea
<http://www.iurc.montp.inserm.fr/cric/audition/>
- [Ghrg03] Der Gehörratgeber
<http://www.gehoerratgeber.de/>
- [MaNo03] F. Mammano, R. Nobili
The Cochlea
<http://www.vimm.it/cochlea/>
- [Mamm03] F. Mammano
The Cochlea
Graphic tour of the inner ear's machinery
<http://www.sissa.it/multidisc/cochlea/cochlea.html>
- [CBPL02] Bobby R. Alford, William Brownell, Ph.D.
Cochlear Biophysics Laboratory
Department of Otorhinolaryngology and Communicative Sciences
<http://www.bcm.tmc.edu/oto/research/cochlea/>