

Biophysik des Gehörs

Manfred Euler

Teil II:

Die kontraintuitive Effektivität nichtlinearer Dynamik in der biologischen Informationsverarbeitung

Die Nichtlinearitäten des Innenohrverstärkers korrespondieren mit einer Reihe bemerkenswerter Eigenschaften des Gehörs. Die nichtlineare Dynamik strapaziert heftig unser Anschauungsvermögen und bringt eine Reihe überraschender Verhaltensweisen hervor, die sich für biologische und technische Prozesse der Informationsverarbeitung als sehr wirksam erweisen. Man

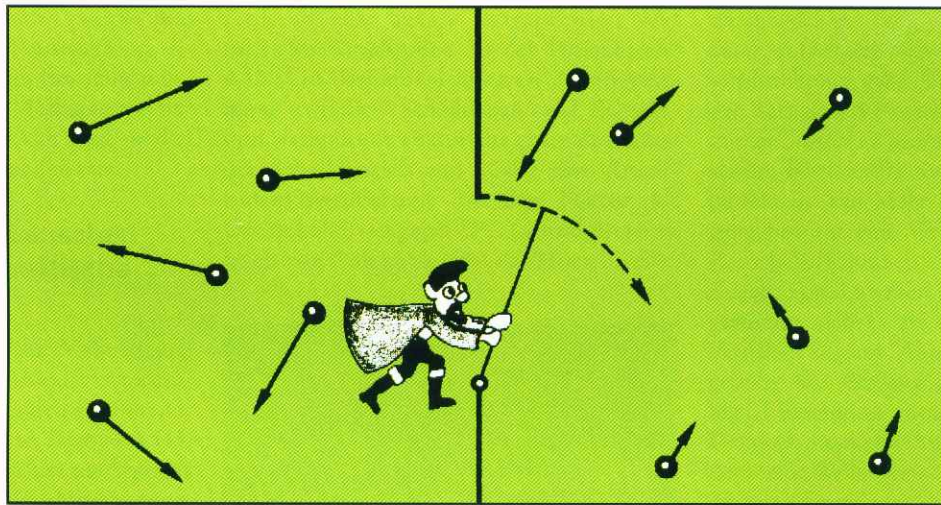


Abb. 1. Der Maxwell-Dämon betätigt einen Schalter und sortiert so Moleküle nach ihrer Geschwindigkeit (nach [11]).

beginnt allmählich, das trickreiche Zusammenspiel linearer und nichtlinearer Verarbeitungsprozesse beim Hören in seiner Gesamtheit zu verstehen. Wir präzisieren die im ersten Teil bereits näher ausgeführte kontraintuitive Effektivität nichtlinearer Mechanismen, die dem „blinden“ materiellen Substrat so etwas wie ein zielgerichtetes, sinnvolles, intelligentes Verhalten zu verleihen scheinen.

Lauschen und Rauschen – welche Schwingungsamplituden sind hörbar?

Wie effektiv das Gehör als akustischer Sensor arbeitet, ergibt sich aus einer direkten Messung von Schwingungsamplituden im intakten Innenohr. Abbildung 2 zeigt die Basilmembranamplitude in Abhängigkeit vom erregenden Schalldruck [16]. An der Hörschwelle liegen Auslenkungen im Bereich von Nanometern (10^{-9} m) vor. Es ergibt sich ein charakteristischer nichtlinearer Verlauf. Bei sehr hohen Schalldrücken besteht dagegen eine lineare Beziehung. Hier nimmt entsprechend der logarithmischen Dezibelskala bei einer Zunahme des Schalldruckpegels um 20 Dezibel die Amplitude um einen Faktor 10 zu. Bei niedrigeren Schalldrücken unter 60 Dezibel tritt eine Abweichung von der Linearität auf. Die Amplitude bleibt über einen relativ breiten Bereich nahezu konstant, obwohl das erregende Schallsignal abnimmt.

Diese Schulter im Kurvenverlauf ist ein Ergebnis der aktiven Prozesse im Innenohr. Sie verstärken das Signal, und ihre Nichtlinearität führt zur Sättigung. Bei hohen Schallpegeln jenseits der Sättigung der Verstärkerprozesse verhält sich die Basilmembran wie ein passives und lineares System. Der Kennlinienverlauf ist mit der Annahme von Verstärkungsmechanismen erklärbar, doch zugleich konfrontiert er uns mit einem neuen Rätsel.

Wären keine aktiven Prozesse vorhanden, würde eine lineare Extrapolation der bei hohen Pegeln gemessenen Amplituden auf weniger als 10^{-12} m an der Hörschwelle führen. Damit wären Auslenkungen kleiner als der hundertste Teil des Durchmessers eines Wasserstoffatoms hörbar. Wie kann ein Signal aus der subatomaren Welt sensorische Wandlungsprozesse auslösen, beispielsweise Ionenkanäle öffnen oder Transmitterstoffe freisetzen, die auf molekularer Skala mehr als drei

Größenordnungen darüber ablaufen? Durch aktive Prozesse wird die Amplitude in die Größenordnung von 10^{-9} m angehoben. Die tatsächliche, verstärkte Amplitude der Basilmembran liegt also „nur“ im atomaren Bereich; eine etwas bequemere Vorstellung, doch auch hier stellt sich immer noch das Problem des Rauschens.

Messungen an Stereocilien von isolierten Haarzellen bei Zimmertemperatur haben ergeben, daß die feinen Härchen aufgrund der Brownschen Molekularbewegung statistische Schwingungen mit Amplituden im Bereich von $3 \cdot 10^{-9}$ m ausführen [2]. Die thermischen Schwankungen der mechanischen Sensoren liegen in der gleichen Größenordnung wie die durch aktive Prozesse angehobene Schulter in Abbildung 2. Beim Hören im Schwellenbereich geht es anschaulich gesprochen darum, eine winzige Stecknadel, das Signal, im Heuhaufen des um Größenordnungen

stärkeren thermischen Rauschens zu finden oder die Nadel mit mechanischen Sensoren zu erfassen, deren Zittern die Größe des zu greifenden Objekts bei weitem übersteigt.

Eine Strategie zur Rauschunterdrückung besteht in der parallelen Verarbeitung. Wird das Muster nicht von einer, sondern von „n“ unabhängig arbeitenden Haarzellen abgetastet, dann nimmt das Rauschen in der Summe um den Faktor der Wurzel aus n ab. Eine Abtastung mit 100 Haarzellen verbessert somit das Signal-Rausch-Verhältnis um den Faktor 10. Selbst wenn alle rund 40 000 äußeren Haarzellen des menschlichen Innenohrs parallel einen Frequenzkanal abtasteten, würde dies nur eine Verbesserung des Rauschens um einen Faktor 200 bewirken. Im Innenohr müssen demnach noch weitere Mechanismen der Rauschunterdrückung wirksam und in den Verstärkungsprozeß eingebunden sein.

Möglichkeiten zum Lauschen im Rauschen – stochastische Resonanz

Ein überraschender Effekt zur Verbesserung des Signal-Rausch-Verhältnisses ist erst kürzlich entdeckt worden. Es handelt sich um das Phänomen der stochastischen Resonanz [15, 21]. Normalerweise ist Rauschen ein Ärgernis und schädlich. Es stört die Signalübertragung, wie jeder vom Empfang schwacher Signale entfernter Radiostationen weiß. Je stärker das Rauschen, desto schlechter der Empfang. In der üblichen Strategie zur Rauschunterdrückung durch Filter wird ein Teil des Rauschens gewissermaßen abgeschnitten.

Daneben kristallisiert sich in jüngster Zeit eine Alternative heraus, die das Rauschen zur Empfangsverbesserung nicht unterdrückt oder abschneidet, sondern als unvermeidlich akzeptiert und es sogar zur Signalverstärkung einspannt. Der Effekt tritt bereits in einfachen Systemen auf, etwa in mechanischen oder elektronischen Schaltern, bei denen eine Erhöhung des Rauschens entgegen unserer Erwartung den Empfang verbessern kann. Rauschen in nichtlinearen Systemen ist nicht unbedingt schädlich. Im Gegenteil, es kann nützlich, ja sogar funktionsnotwendig sein. Ein Mehr an Rauschen kann unter gewissen Umständen das Signal-Rausch-Verhältnis erhöhen.

Läßt sich dieses kontraintuitive Phänomen anschaulich verstehen? Wir betrachten dazu ein bistabiles System, einen Kippschalter [10].

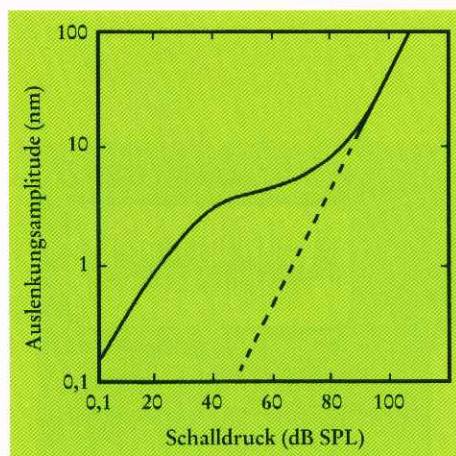


Abb. 2. Typische Abhängigkeit der Basilar-membranamplitude vom Schalldruck des akustischen Signals [16]. Die gestrichelte Linie ist eine lineare Extrapolation und führt zu Amplituden an der Hörschwelle $< 10^{-12}$ m. Bei einem linearen Zusammenhang zwischen Schalldruck und Schwingungsamplitude entspricht einer Zunahme des Schalldruckes um 20 dB eine Amplitudenvergrößerung um den Faktor 10. Der Schalldruckpegel SPL (sound pressure level) von 0 dB entspricht der Hörschwelle.

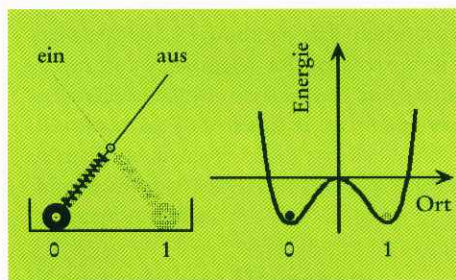


Abb. 3. Ein mechanischer Ein-Aus-Schalter als einfaches bistabiles Element und seine Schalterstellungen im Energiediagramm.

Dies ist der Prototyp eines nichtlinearen Elements (Abbildung 3). Seine Antwort verhält sich nicht proportional zur einwirkenden Kraft. Befindet sich der Schalter in einer unentschiedenen Stellung in der Mitte, dann läßt ihn die komprimierte Feder in die linke oder rechte Stellung schnappen. Hierzu genügen winzige Kräfte. Ist der Schalter dagegen in einer seiner Ruhestellungen, dann benötigt man eine große Kraft, um ein Umschalten zu erzielen.

Die Schaltvorgänge lassen sich anhand eines Energiediagramms veranschaulichen, das wie ein abgerundetes W geformt ist und zwei Minima besitzt. Der Schalterstellung entspricht die Position einer Murmel, die in dem Energiegebirge unter dem Einfluß von Schwerkraft und Reibung rollt und schließlich in ei-

nem der beiden Minima zur Ruhe kommt. Treibt man den Schalter mit einem nur schwachen sinusförmigen Signal an, dann wackelt er um eine der beiden Schalterstellungen. Entsprechend führt die Murmel kleine Oszillationen um das jeweilige Energieminimum aus. Um die Kugel periodisch in das andere Minimum zu treiben, müßte man die Antriebsstärke vergrößern. Es gibt aber auch einen anderen Weg, ein Umschalten zu erreichen, nämlich durch die Zugabe von Rauschen.

Bei schwachem, zusätzlichem Rauschen schafft der Schalter gelegentlich den Übergang. Die Schaltvorgänge erfolgen zwar in unregelmäßiger Folge, doch sie treten immer dann auf, wenn das Sinussignal in Umschalttrichtung geht. Eine weitere Steigerung der Rauschstärke macht die Synchronisation immer besser. Es gibt eine optimale Rauschstärke, bei der die Synchronisation nahezu perfekt ist. Ein Mehr an Rauschen am Eingang bewirkt eine Verbesserung des Signal-Rausch-Verhältnisses am Ausgang. Durch Zugabe von Rauschen wird das System so abgestimmt, daß es zu einem resonanzartigen Verhalten kommt. Abbildung 4 zeigt das Ergebnis: Am Eingang geht das sinusförmige Signal zumindest visuell im Rauschen unter. Dennoch ist es am Ausgang wieder vorhanden; seine Wellenform ist zwar verzerrt, doch die Periodizität wird rekonstruiert. Nach diesen technischen Vorbemerkungen wollen wir zeigen, daß das Phänomen der stochastischen Resonanz auch für die Bewegungen von Cilien der Haarzellen in Betracht gezogen werden muß.

Schalter als mechanoelektrische Wandler – mechanische Grundlagen unserer sensorischen Empfindlichkeit

Es mag als Zumutung erscheinen, sich in biologischem Kontext mit den Eigenschaften von mechanischen Kippschaltern auseinanderzusetzen, doch die konsequente Anwendung des Kippschaltermodells auf mechanoelektrische Wandlungsprozesse in den Haarzellen des Innenohrs und die resultierenden Konsequenzen für die Empfindlichkeit des Wandlungsprozesses belohnen die mechanischen Mühen.

Untersuchungen von Hudspeth und Mitarbeitern haben zu einem konsistenten Bild der mechanoelektrischen Transduktion in Haarzellen geführt [8]. Danach enthalten die Cilien der Haarzellen Ionenkanäle im Bereich der

Spitzen, deren Öffnung vor allem zum Einstrom von Kaliumionen aus der K^+ -reichen Endolymphe führt. Man nimmt an, daß die Ionenkanäle durch direkte mechanische Einwirkung bei der Verbiegung eines Cilienbündels geöffnet werden (Abbildung 5). Das Öffnen und Schließen der bistabilen molekularen Tore entspricht dem mechanischen Verhalten des in Abbildung 3 gezeigten Kippschalters.

Die einzelnen Härchen sind relativ biegesteif. Im Bereich der Spitze sind sie durch elastische Verbindungen gekoppelt. Die durch die Bewegung der Basalmembran hervorgerufene Verbiegung der Haarzellen ist in erster Linie eine Drehbewegung der Cilien um ein elastisches Gelenk am Fußpunkt. Eine Verbiegung des gesamten Haarzellenbündels führt zu einer Scherbewegung zwischen den einzelnen Härchen. Eine Verbiegung zum längeren Ende hin ist das exzitatorische Signal, das die elastischen Verbindungen anspannt, die ihrerseits direkt an den molekularen Toren der Ionenkanäle angreifen. Die Kanäle öffnen sich quasi wie eine Schnapptür, an der man mit einer Feder zieht. Eine umgekehrte Bewegung der Härchen läßt die molekularen Tore wieder zuschnappen.

Unser akustisches Gefühlsleben beruht daher in dem am weitesten peripher gelegenen sensorischen Teil auf der Wirkung mechanischer Schalter. Die Mechanisierung der Informationsverarbeitung reicht bis auf die molekulare Ebene hinab. Die ohne chemische Überträgerstoffe wirkenden mechanischen Schaltvorgänge bieten für die Verarbeitung schneller Schallsignale unbestreitbare Vorteile. Die mechanische Steuerung der Membranpermeabilität bewirkt eine schnelle sensorische Verarbeitung, und zwar um etliche Größenordnungen schneller als die üblichen biologischen Verstärkungsprozesse in Sinneszellen (zum Beispiel beim Sehen), wo Kaskaden von chemischen Botenstoffen die Verstärkung vermitteln [14].

Für das Schnapptürmodell spricht der Zusammenhang zwischen der Steifigkeit des Härchenbündels und seiner Durchlässigkeit für Ionen. Die elastischen Torfedern mit den Membranschaltern machen einen Teil der Steifigkeit des Cilienbündels aus. Es sollte daher ein Zusammenhang zwischen der Zahl der geöffneten Kanäle, gemessen über die Ionenleitfähigkeit der Härchen, und der Steifigkeit des Haarzellenbündels bestehen, was auch das Experiment in voller Übereinstimmung mit dem Modell zeigt [7].

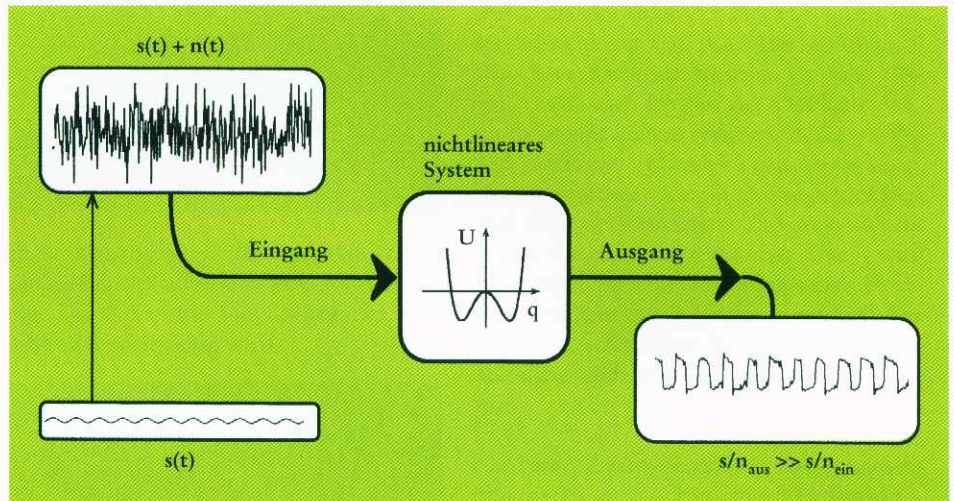


Abb. 4. Wirkung der stochastischen Resonanz. Ein schwaches sinusförmiges Signal, das im Rauschen unterzugehen scheint, wird von einem bistabilen System in seiner Periodizität wieder rekonstruiert. $s(t)$ – Signal, $n(t)$ – Rauschen als Funktion der Zeit.

Die mechanischen Schalter in den Haarzellen öffnen sich aufgrund der thermischen Bewegung der Haarzellen statistisch, und es ist eine naheliegende Hypothese, daß diese statistischen Schwankungen im Schaltvorgang ein schwaches Signal verstärken. Stochastische Resonanz an Ionenkanälen ist bislang experimentell noch nicht völlig gesichert [12, 17]. Man kann aber zuversichtlich interessante Ergebnisse erwarten.

Konstruktives Rauschen – stochastische Resonanz bei schwingenden Cilien

Wir wollen die Möglichkeit der stochastischen Resonanz auf der untersten molekularen Ebene des sensorischen Systems nicht weiter verfolgen, sondern mittels Computersimulationen zeigen, daß sich ein verstärkender Einfluß von Rauschen ebenfalls auf der nächst höheren Ebene in dem Schwingungsverhalten der Haarzellenbündel manifestiert, obwohl dieses System anders als der Kippschalter keine Bistabilität zeigt.

Ausgangspunkt unseres Computermodells sind die Messungen der Steifigkeit von Haarzellenbündeln, die von Hudspeth und Mitarbeitern durchgeführt wurden [7]. Aus dem Physikunterricht ist bekannt, daß die rücktreibenden Kräfte F eines elastischen Systems, zum Beispiel einer Schraubenfeder, der Auslenkung s aus der Ruhelage proportional sind. Mit einem Proportionalitätsfaktor, der Federkonstanten D , ergibt sich das bekannte

Hookesche Gesetz, das eine lineare Näherung des mechanischen Verhaltens für kleine Auslenkungen darstellt:

$$F = D \cdot s.$$

Als elastische Elemente sollten Haarzellen bei kleinen Verbiegungen ebenfalls diesem linearen Kraftgesetz genügen, doch die mechanische Betätigung der Schalter in den Haarzellenspitzen führt zu Abweichungen von der Linearität. Wie wir oben sahen, ist ein Kippschalter ein Musterbeispiel für nichtlineares Verhalten. Versucht man den Schalthebel durch Zug über eine elastische Feder umzuschalten, dann spannt sich zunächst die Feder bis zu der für den Schaltvorgang notwendigen kritischen Kraft und erschlafft dann beim Umkippen des Schalters.

Eine Verbiegung der Haarzellen in exzitatorischer Richtung (Abbildung 5) führt neben dem Öffnen der molekularen Schalter zu einem Erschlaffen der elastischen Torfedern. Die Feder wird nachgiebiger. Die Federsteifigkeit ist keine Konstante, sondern sie nimmt bei exzitatorischer Verbiegung des Haarzellenbündels so lange ab, bis die Hälfte der Tore geöffnet ist. Bei einer weiteren Verbiegung steigt sie durch erneutes Anspannen der elastischen Verbindungen in den Spitzen der Cilien wieder an. Abbildung 6 zeigt einen typischen Verlauf der Federkonstanten D in Abhängigkeit von der Auslenkung [7], welcher unserem Computermodell der Haarzellenschwingung zugrunde liegt.

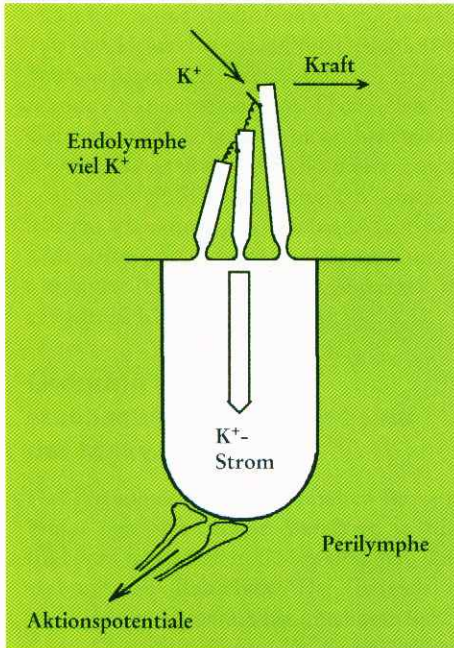


Abb. 5. Der mechanoelektrische Transduktionsprozeß in Haarzellen. Eine Verbiegung öffnet Ionenkanäle wie eine Schnapptür. Dadurch kommt es zu einem Anstieg der Ionenleitfähigkeit.

Abb. 7. Stochastische Resonanz von Haarzellenbündeln. Eine schwache sinusförmige Schwingung infolge einer periodischen Erregung wird durch die Zugabe von Rauschen verstärkt.

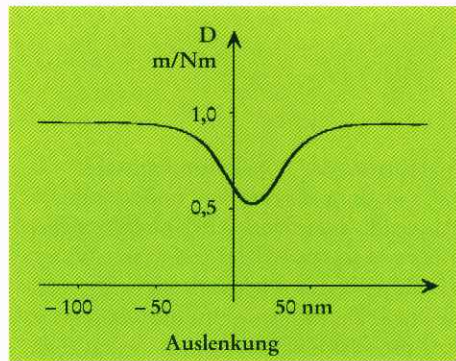
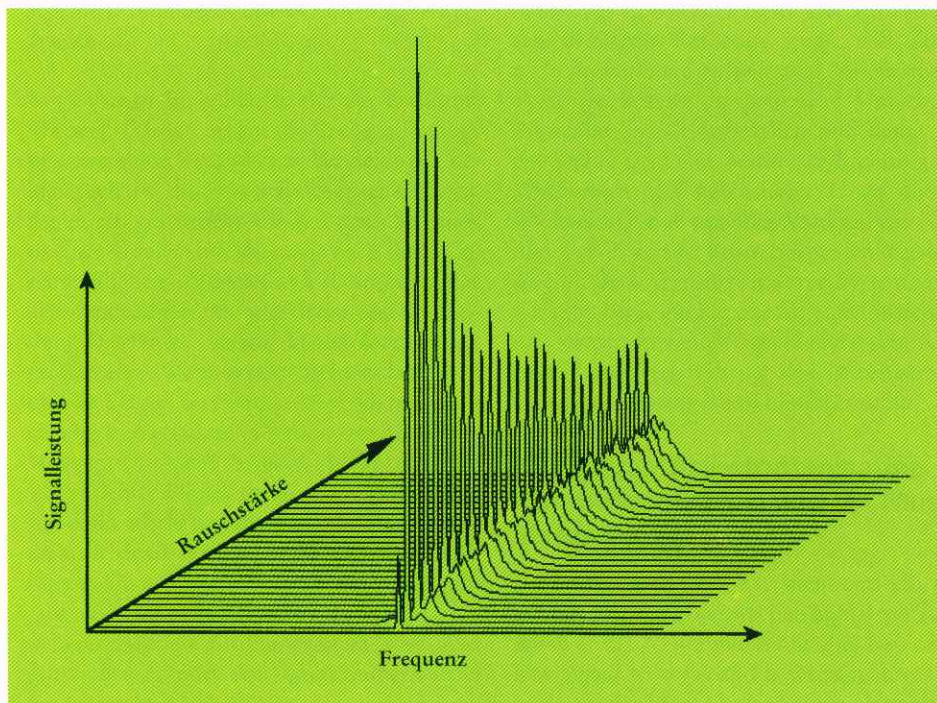


Abb. 6. Abhängigkeit der Federkonstante D eines Haarzellenbündels von der Auslenkung. Die Abnahme von D bewirkt, daß das Bündel nachgiebig wird.

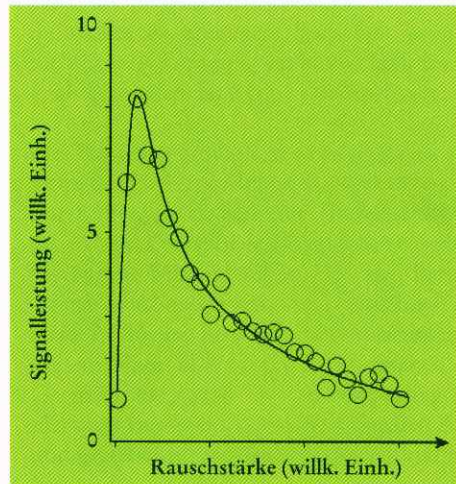


Abb. 8. Der Effekt der stochastischen Resonanz bei Haarzellenbündeln. Es ist die Signalleistung von Abbildung 7 in Abhängigkeit von der Rauschstärke aufgetragen.

Durch die Zunahme der Nachgiebigkeit mit der Auslenkung hat das Haarzellenbündel keine feste Resonanzfrequenz. Bei sehr kleinen Amplituden reagiert der Oszillator steifer. Es ist eine höhere Frequenz nötig, um ihn zum optimalen Mitschwingen zu bringen. Mit zunehmender Amplitude reagiert er weicher, und sein Resonanzmaximum verschiebt sich zu niedrigeren Frequenzen. Damit wird das System für eine Steuerung seines Resonanzverhaltens durch Rauschen sensibel. Die Zugabe von Rauschen bringt das System in Resonanz und hebt so die Signalamplitude an.

Abbildung 7 zeigt berechnete Frequenzspektren, denen ein mechanisches Oszillatormodell zugrunde liegt, das mit einer sinusförmigen Kraft sowie mit Rauschen angetrieben wird. Die Steifigkeit des elastischen rücktreibenden Elements verändert sich entsprechend Abbildung 6. Man erkennt, daß ohne Rauschen nur ein kleines Signal vorhanden ist. Durch Zugabe von Rauschen nimmt der breite statistische Untergrund zu. Gleichzeitig wächst die Signalamplitude an. Mehr Rauschen führt also zur Verstärkung der Haarzellenschwingung (Abbildung 8).

Dieses Computermodell zeigt überzeugend den konstruktiven Einfluß des Rauschens im motorischen Teil des cochlearen Verstärkers (Verstärkung der Schwingungsamplitude). Rauschen spielt offenbar bei der Abstimmung des Innenohrverstärkers eine wichtige Rolle. Es ist eine naheliegende Hypothese, daß die stochastisch resonante Verstärkung auch auf den sensorischen Teil einwirkt (Öffnung der Ionenkanäle). Die sensorisch-motorischen Prozesse sind ineinander verschränkt und lassen sich nur schwierig trennen. Der Mechanismus der stochastischen Resonanz im sensorischen wie im motorischen Zweig des Innenohrverstärkers ist ein aussichtsreicher Kandidat, um die oben erwähnte Nachweislücke zu schließen und mechanische Signale auf der Basilarmembran zu detektieren, die drei Größenordnungen unter dem thermischen Rauschen liegen.

Die vorliegenden theoretischen Ergebnisse sollten Anstöße für Experimente liefern. Ein Nachweis der stochastischen Resonanz am intakten Innenohr steht noch aus, es existieren aber bereits Untersuchungen an einem anderen Haarzellensystem. Messungen der neuronalen Entladungen an Haarzellen beim Flußkrebis demonstrierten erstmals im Experiment den verstärkenden Einfluß von Rau-

schen bei sensorischen Neuronen [3]. Dieser Typ von Haarzellen ist auf die Detektion von Wasserströmungen spezialisiert. Entsprechende Experimente an Haarzellen des Gehörs sind bislang noch nicht durchgeführt worden. Es ist aber aufgrund dieser Evidenzen und der Modellrechnungen unstrittig, daß das Phänomen der stochastischen Resonanz sowohl im sensorischen als auch im motorischen Teil des Innenohrverstärkers eine gewichtige Rolle spielen sollte.

Ordnung aus Chaos – stochastische Resonanz und der Maxwell-Dämon

Das Phänomen der stochastischen Resonanz bringt eine interessante Wendung in unser Bild vom molekularen Chaos und dem damit verbundenen Rauschen. Der Bereich der nichtlinearen Dynamik hat unter dem Schlagwort Chaostheorie in der populärwissenschaftlichen Literatur für viele Schlagzeilen gesorgt. Bereits sehr einfache nichtlineare Systeme (zum Beispiel gekoppelte Pendel der Physik oder populationsdynamische Modelle der Biologie) verhalten sich höchst komplex. Sie können deterministisches Chaos erzeugen, ein Verhalten, das sehr regellos aussieht, aber dennoch einer subtilen Ordnung genügt. Im Effekt der stochastischen Resonanz zeigen sich nichtlineare Systeme von einer ganz anderen Seite. Sie machen das Chaos (hier das unvermeidliche thermische Rauschen) bezähmbar und helfen mit, aus etwas scheinbar Sinnlosem etwas Sinnvolles zu erzeugen.

In gewissem Sinne betritt hier der berühmte Maxwell-Dämon erneut die Szene, allerdings in einer etwas veränderten Verkleidung. Bekanntlich ist dies ein hypothetischer Geist, der durch geschicktes Öffnen eines Schalters in einer Trennwand Moleküle nach ihrer Geschwindigkeit sortieren und so spontan eine Temperaturdifferenz generieren soll (Abbildung 1). Man könnte mit diesem Temperaturgefälle eine Wärmekraftmaschine betreiben und so die im Gas vorhandene Wärme vollständig in mechanische Arbeit wandeln. Dies widerspricht dem zweiten Hauptsatz der Wärmelehre. Dieses intelligente Wesen kann nur dann arbeiten, wenn es ein offenes System darstellt, das die bei seiner Arbeit entstehende interne Unordnung (Wärme) nach außen abgibt (Entropieexport). Der dann von ihm im Gas erzeugte Ordnungseffekt wird aber durch den Export von Unordnung wieder wettgemacht.

Der Haarzellenoszillator des vorigen Abschnitts besitzt wie sein dämonischer Vetter einige überraschend intelligente Eigenschaften. Wie der Maxwell-Dämon ist er zwar unfähig, Energie durch das Gleichrichten von Schwankungen zu gewinnen. Er kann aber die Energie, die in den Fluktuationen steckt, von einem Frequenzbereich in andere Bereiche schaufeln, das heißt von Rausch- in Signalbänder. Dies widerspricht nicht dem 2. Hauptsatz, denn dabei werden keine Schwankungen gleichgerichtet. Dennoch ist er in der Lage, aus dem strukturlosen Rauschen etwas Sinnvolles zu erzeugen: Rauschen ist über nichtlineare Kopplung zu einem Teil des Signals geworden. Es ist nun mit ihm korreliert.

Das Rauschen ermöglicht es erst, Signale weit unter der Größenordnung zu detektieren, die durch die diskrete Struktur des Substrats gegeben ist. Die molekularen Schaltvorgänge benötigen Mindestamplituden im Bereich atomarer Abmessungen. Die tatsächlich erzielte Auflösung liegt jedoch weit darunter. In diesem Sinne überwindet das Rauschen die Grenzen, die durch die Diskretisierung beziehungsweise den Atomismus gegeben sind, und gestattet sogar subatomare Empfindlichkeit.

Für viele Menschen ist die Rolle des Zufalls bei biologischen Evolutionsprozessen suspekt und schwer einsehbar, da ein ungerichtetes, blindes Ausprobieren aller Möglichkeiten schlicht zu lange dauern würde, um etwas Sinnvolles hervorzubringen. Der Prozeß der stochastischen Resonanz zeigt, daß Zufall nicht immer blind wirken muß. Stochastische Vorgänge können in geeigneter Umgebung schwache Signale verstärken und damit die Entwicklung in eine bestimmte Richtung beschleunigen und stabilisieren. Unter diesem Blickwinkel muß man das Vorurteil des blinden Zufalls erneut kritisch überdenken. Unsere an dem Verhalten linearer Systeme entwickelte Intuition hat uns für eine Einsicht in die konstruktiven Möglichkeiten des Rauschens zur Verbesserung der Informationsverarbeitung weitgehend blind gemacht.

Klänge der Selbstorganisation – Kombinationstöne und die Musik im Innenohr

In nichtlinearen Systemen kann eine Überlagerung von einem schwachen Signal mit Rauschen etwas Neues und Sinnvolles bewirken: Das Signal wird verstärkt. Wenn mehrere Signale auf das Innenohr einwirken, wird eben-

falls Neues erzeugt, das aus der Sicht eines inneren Beobachters, der die Signale abliest und interpretiert, Sinn macht. Durch die nichtlineare Arbeitsweise können sowohl Signale unterdrückt als auch neue Signale erzeugt werden. Wir beschränken uns auf die Diskussion der Wechselwirkung zweier sinusförmiger Signale.

Sind beide Signale hinreichend benachbart, so kann ein starkes Signal das schwächere unterdrücken, so daß es nicht wahrgenommen wird. Dies ist der akustische Verdeckungseffekt. Auf ihm beruhen moderne Verfahren der Datenkompression bei der Übertragung und Speicherung akustischer Signale. Daneben entstehen aus der nichtlinearen Wechselwirkung der Signale neue Frequenzkomponenten, die man als Kombinationsprodukte bezeichnet. Beide Effekte treten auch im Modellexperiment der angetriebenen Orgelpfeife, das im Teil I bereits vorgestellt wurde, auf. Abbildung 9 zeigt Messungen an einer Orgelpfeife, die selbsttätig schwingt und von außen mit einem Sinuston über einen Lautsprecher angetrieben wird.

Die Unterdrückung von Signalen entspricht dem Einrasteffekt. Statt zweier Signale ist nur noch eines vorhanden. Außerhalb des Bereichs der Signalunterdrückung treten neue Kombinationsfrequenzen f_{komb} der folgenden Form auf:

$$f_{\text{komb}} = m f_1 \pm n f_2$$

mit natürlichen Zahlen m, n .

Abbildung 9 zeigt solche neuen Frequenzen neben der Pfeifenfrequenz f_1 und der Antriebsfrequenz f_2 . Analoge Kombinationstöne werden auch im menschlichen Gehör erzeugt, wo sie subjektiv wahrgenommen und objektiv gemessen werden können.

Verdeckung und Kombinationstonerzeugung sind nicht erst Produkte höherer Verarbeitungsprozesse im Nervensystem. Entsprechende Effekte lassen sich auf allen Ebenen nachweisen. Insbesondere treten Kombinationsfrequenzen bereits in den mechanischen Schwingungen isolierter Haarzellen auf [9], und im Bereich der Basilmembranschwingung sind sie ebenfalls objektiv meßbar [18]. Daneben kann sie jeder aus der subjektiven Sicht des inneren Beobachters an sich selbst in geeigneten Experimenten wahrnehmen. In musikalischem Kontext ist die Bedeutung von Kombinationstönen vor etwa 200 Jahren von Musikern erstmals beschrieben worden [19].

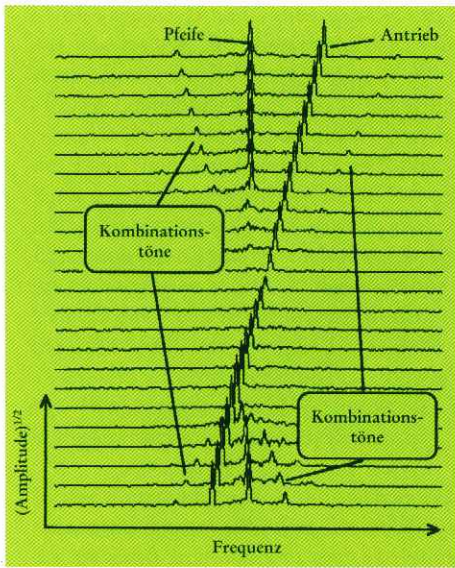


Abb. 9. Einrasten und Kombinationstöne bei einer angetriebenen Orgelpfeife. Das Experiment entspricht dem Aufbau von Abbildung 11 im 1. Teil dieses Beitrags (BIUZ 3/96).

Mit den akustischen Möglichkeiten heutiger Computer fällt ihre Beobachtung leicht (siehe „Das Experiment“ in diesem Heft).

In den nichtlinearen dynamischen Abläufen, welche die äußeren Schallsignale intern verarbeiten, entsteht sozusagen eine Mathematik, in der natürliche Zahlen eine besondere Rolle spielen. Die nichtlineare Wechselwirkung erzeugt je nach Frequenzverhältnis der Signale Muster unterschiedlicher Komplexität. Wirken zwei Töne gleichzeitig auf das Gehör ein, so passen die zugehörigen mechanischen Erregungsmuster um so besser aufeinander, wenn ihre Frequenzen f_1 und f_2 im Verhältnis möglichst kleiner ganzer Zahlen m und n stehen:

$$f_1/f_2 = m/n.$$

Neben dem statischen Effekt des Aufeinanderpassens von Mustern spielen auch dynamische Aspekte eine Rolle. Jede Abweichung vom rationalen Frequenzverhältnis ruft zeitliche Fluktuationen des Erregungsmusters hervor, die je nach Frequenz als Schwebung oder als mehr oder minder unangenehme Rauigkeit empfunden werden.

Es besteht daher durchaus ein Zusammenhang zwischen seinen „musikalischen“ Fähigkeiten und der Empfindlichkeit des Ohrs als akustisches Präzisionsinstrument, das mini-

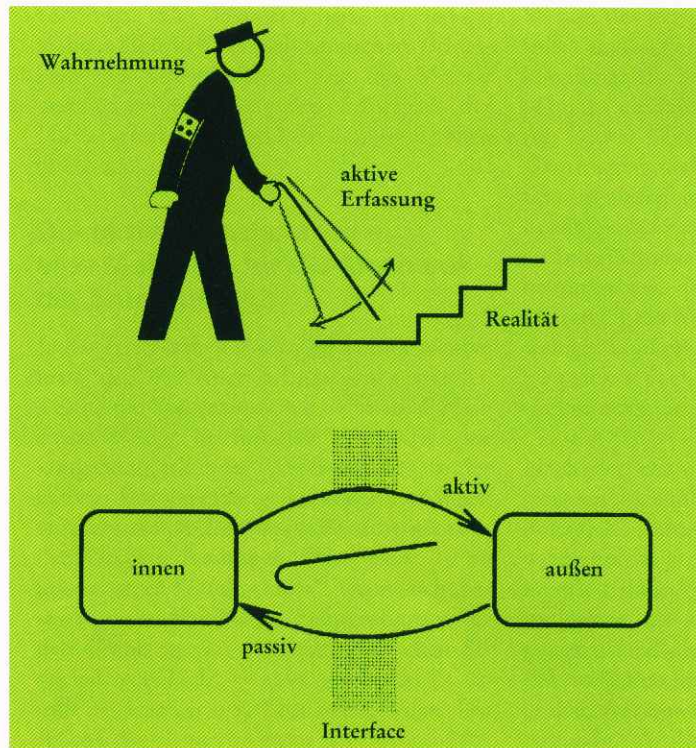


Abb. 10. Der Blinde mit Spazierstock: eine mechanische Metapher für aktive Wahrnehmungsprozesse und für die Verbindung zwischen draußen und drinnen. An der Trennlinie von innen und außen (Interface), deren Setzung einer gewissen Willkür unterliegt, treten aktive und passive Komponenten der Wechselwirkung auf, die von außen objektiv meßbar sind und von innen wahrgenommen werden können.

male Schallintensitäten verstärkt, Rauschen unterdrückt und Frequenzen als raum-zeitliche Muster auf der Basilmembran analysiert.

Die Dynamik des informationsverarbeitenden Substrats liefert gewissermaßen die physikalische Basis der musikalischen Empfindung. Im Zusammenwirken von Verstärkung und Hemmung, Kombination und Verdeckung, entstehen jene raum-zeitlichen Erregungsmuster, welche die Grundlage dessen bilden, was wir schließlich als akustische Realität interpretieren.

Gleichwohl muß man sich bewußt sein, daß es noch ein weiter Weg vom mechanischen Anregungsmuster im Innenohr zum komplexen Prozeß des musikalischen Empfindens ist, das auf Erfahrungen beruht und höhere geistige Prozesse einschließt. Dennoch ist die Behauptung nicht überzogen, daß Musikalität in dem Zusammenspiel linearer und nichtlinearer Schwingungsphänomene bereits in der akustischen Signalverarbeitung angelegt ist, zumal im Bereich der neuronalen Verarbeitung (Periodizitätsanalyse) ebenfalls vergleichbare lineare und nichtlineare Schwingungsphänomene zusammenwirken!

Der Philosoph Leibniz hat einmal gesagt, die Musik sei eine verborgene mathematische

Übung der Seele, die sozusagen unbewußt Mathematik treibe. Das Schlüsselexperiment ist eine Entdeckung, die den Pythagoreern zugeschrieben wird: Zwei gleichgespannte Saiten ertönen in einem einfachen, angenehmen und harmonischen Zusammenklang, wenn ihre Längen im Verhältnis kleiner ganzer Zahlen stehen. Das Phänomen des guten Zusammenklings verbindet das „Gehörte“ mit dem „Unerhörten“. Es zeigt, daß unsere Wahrnehmungen und Empfindungen durchaus etwas mit rationaler Mathematik zu tun haben. Die dabei auf magische Weise ins Spiel kommenden Verhältnisse kleiner ganzer Zahlen erfahren nun eine ganz natürliche Deutung. Die dazu nötige unbewußte Mathematik entsteht im Zusammenwirken linearer und nichtlinearer Prozesse auf dem informationsverarbeitenden biologischen Substrat.

Informationsdynamik aus linearem und nichtlinearem Verhalten – ein kreativer Zirkel für das Entstehen von Neuem

Es ist eine erstaunliche Wendung, wenn bereits einfache, nichtlineare Systeme ein Verhalten zeigen, das man unter Informationsaspekten nur als höchst sinnreich bezeichnen kann. Unter dem Stichwort Selbstorganisation hat die „neue“ Physik gezeigt, daß Materie

keineswegs so „dumm“ und „passiv“ ist, wie wir das bislang im Physikunterricht vorge-setzt bekommen haben [1]. Materie in einer offenen Umgebung kann sich selbst strukturieren und komplexes Verhalten entwickeln, das man eher dem „intelligenten“ geistigen Bereich zuordnen würde [6]. Das Entstehen neuer Eigenschaften (man spricht auch von Emergenz) ist es, was die nichtlinearen Systeme so interessant macht. In diesem Sinne liefern die einfachen nichtlinearen Modellsysteme der Physik, wie etwa die Orgelpfeife, die akustische Selbstorganisation betreibt, vielfältige Denkanstöße zum Verständnis der viel komplexeren biologischen Systeme.

In der Entwicklung des akustischen Nachrichtenempfängers Ohr hat der Schritt von der passiven und linearen zur aktiven und nichtlinearen Funktionsweise das Leistungsvermögen des Gehörs entscheidend verbessert, nämlich in bezug auf:

- Vergrößerung der Ansprechempfindlichkeit
- Vergrößerung des Dynamikbereichs
- Einengung der Bandbreite beziehungsweise Vergrößerung der Frequenzselektivität
- Rauschreduktion oder Nutzung stochastischer Prozesse für die Signalverarbeitung in Schwellennähe.

Die Bedeutung dieser Funktionsverbesserung im Sinne evolutionärer Vorteile liegt auf der Hand. Darüber hinaus entsteht Bedeutung in einem weiter gefaßten Kontext. Der Preis der Aktivität liegt in der wesentlich nichtlinearen Arbeitsweise, die neue Phänomene hervorbringt. Lineare Systeme, wie etwa Hi-Fi-Anlagen, sind gerade so konstruiert, daß sie möglichst sauber übertragen. Das Ausgangssignal soll ein unverzerrtes Abbild des Eingangssignals sein. Biologische Verstärker arbeiten im Vergleich dazu schmutzig, aber höchst effektiv, wie ihr Rauschverhalten zeigt.

Diese Nebeneffekte der aktiven Arbeitsweise verändern die zu verarbeitenden Signale. Dabei kann sowohl Information erzeugt als auch vernichtet werden. Wenn die veränderten Signale aus der Sicht eines inneren Beobachters bewertet werden, kann man durchaus davon sprechen, daß auf diese Weise ein primitives Konzept von Bedeutung entstanden ist – es ist etwas Neues erzeugt worden, das der innere Beobachter als Teil jener äußeren Realität interpretiert, die er selbst intern her-

vorbringt. Das Hervorbringen ist jedoch nicht willkürlich. Die dynamischen Prinzipien der Selbststrukturierung der Materie draußen stimmen mit den Prinzipien der Musterverarbeitung und Erkennung drinnen überein.

Der aktive Spazierstock – eine Metapher für die Mechanik der Empfindung?

In der griechischen Naturphilosophie glaubte man, daß das Auge Schstrahlen aussendet, welche die Szenerie optisch abtasten, ähnlich einem Blinden, der mit dem Stock aktiv seine Umgebung erkundet (Abbildung 10). In der aktiven Verschmelzung von außen und innen wird etwas von dem Wesen des zu erkennenden Objekts übertragen. Plato nennt die so übertragenen Bilder „eidola“. Wenn auch dieses mechanische Nahewirkungskonzept für den Empfang von elektromagnetischen Signalen, von Licht, obsolet geworden ist, so trifft es dennoch den Kern beim Hören. Die äußeren Signale werden intern aktiv nachgebildet.

In der Psychologie wird Wahrnehmung als aktiver mentaler Prozeß verstanden; der Wahrnehmende entscheidet, was er als Information akzeptiert. Das Gehör entspricht diesem aktiven Wahrnehmungskonzept bereits auf der mechanischen Verarbeitungsebene. Die aktive Erkundung durch den schwingenden Spazierstock ist eine tragfähige Metapher für die Mechanik der Wahrnehmung und die Wechselwirkung zwischen innen und außen. Auf der untersten mechanischen Ebene entspricht dem Wackeln des Spazierstocks das Fluktuieren der molekularen Schalter in den Cilien beim mechanoelektrischen Transduktionsprozeß. In der nächsthöheren Funktionseinheit oszillieren einzelne Härchen oder Härchenbündel. Analog zum erkundenden Spazierstock arbeiten die äußeren Haarzellen im Innenohrverstärker aktiv und passiv.

Im Prozeß der Wahrnehmung informiert sich der Empfänger: Sein interner dynamischer Zustand ändert sich und paßt sich dem externen Signal an. Dazu ändert er seine mechanischen Eigenschaften. Daß die Cilien weicher und nachgiebiger werden, ist dafür ein Beispiel. In den Echos und Kombinationsprodukten, welche die aktiven Elemente generieren, wirkt die interne Aktivität und Anpassungsfähigkeit nach außen zurück.

Die aktive, nichtlineare Dynamik informativ-stragender Freiheitsgrade ist die moderne

Version des platonischen „Eidos-Konzepts“. Innen und außen sind verschränkt (Phasenkopplung); die inneren dynamischen Prozesse bilden die äußeren Abläufe nach. Trotz ihres höchst abstrakten Charakters ist die Übertragung und Verarbeitung von Information auf mechanische Modelle abbildbar: neue dynamische Strukturen werden generiert, die als Informationsträger für die folgende Verarbeitungsebene dienen. Je höher wir in der Hierarchie der Verarbeitung aufsteigen, desto weniger konkret und greifbar wird der Spazierstock – doch seine aktiven Oszillationen sind immer präsent.

Nach der neuomechanischen Vorverarbeitung im Innenohr sind neuronale Aktionspotentiale Informationsträger. Auch hier wiederholt sich das Wechselspiel von Nichtlinearität und (Quasi-) Linearität. Der Nervenimpuls als diskreter neuronaler Erregungszustand kommt durch nichtlineare elektrochemische Rückkopplungsvorgänge in der Nervenmembran als aktivem Medium zustande. Analog zu den otoakustischen Emissionen zeigen auch die neuronalen Impulse eine gewisse Spontanaktivität, die statistischen Schwankungen unterliegt. Für die Informationsdynamik im Nervensystem ist es wichtig, daß die spontane Impulsrate verändert (moduliert) werden kann. Auf dieser Ebene sind es die neuronalen Signale, die den leicht modulierbaren Oszillationen des aktiven Spazierstocks entsprechen.

Die Besonderheit der neuronalen Codierung akustischer Signale besteht darin, daß die Impulsrate (bis zu 500 Imp/s) im Bereich der zu codierenden niederfrequenten akustischen Signale liegt. Ein akustisches Eingangssignal kann die neuronalen Impulse auf Gleichschritt bringen (synchronisieren). Dieser nichtlineare Phasenkopplungseffekt ist uns bereits durch das Modellexperiment der angetriebenen Orgelpfeife vertraut. Die Information wird nicht nur in Form der Impulsrate codiert, sondern sie ist wesentlich auch im zeitlichen Muster der Impulse enthalten.

Abbildung 11 zeigt den Prozeß schematisch [4]. Fasern des akustischen Nerven, die von benachbarten Bereichen der Basalmembran ausgehen, werden praktisch vom gleichen Signal angetrieben. Ihre Antworten enthalten zwei Komponenten:

- einen statistischen Anteil, der sich im Schwanken des zeitlichen Abstands zwischen den Impulsen äußert, sowie

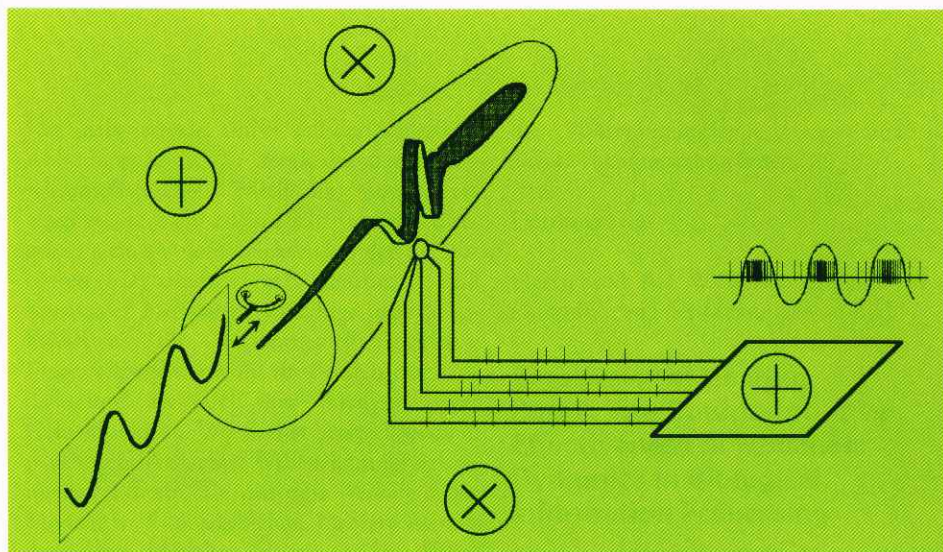


Abb. 11. Schematische Darstellung des Zusammenwirkens linearer und nichtlinearer Strukturprinzipien im Innenohr und auf der nachfolgenden neuronalen Verarbeitungsebene. Auf der Basilarmembran des Innenohrs wird aus der kontinuierlichen Welle (+) über nichtlineare Prozesse (×) ein teilchenartiger lokalisierter Anregungszustand. Im neuronalen System wird umgekehrt aus der Überlagerung von diskreten Objekten ((×), Nervenimpulse) durch Superposition (+) die Periodizität des akustischen Signals rekonstruiert. Obwohl neuronale Signale nach dem Alles-oder-Nichts-Prinzip arbeiten, können sie Signale quasi analog übertragen. Akustische Signale werden intern also sowohl teilchenartig (diskret) als auch wellenartig (kontinuierlich) repräsentiert.

● einen systematischen Anteil, der durch die Phasenkopplung mit dem Antriebssignal hervorgerufen wird.

Um in dem mechanischen Bild zu bleiben, schwingt ein System von Spazierstöcken im Gleichtakt, allerdings ist jeder einzelne von Rauschen gestört. Eine Überlagerung der Antworten führt zu einer Folge von neuronalen Salven, deren Einhüllende die Periodizität des Eingangssignals weitgehend rekonstruiert. Auch hier auf der Ebene der neuronalen Prozesse spielt das Phänomen der stochastischen Resonanz eine wesentliche Rolle [13]. Das Auftreten derartiger kohärenter neuronaler Entladungsmuster erlaubt eine Übertragung der periodischen Struktur des akustischen Signals im Nervensystem. Dies ist der neuronale Periodizitätsmechanismus des Hörens, ein zweiter Kanal der internen Repräsentation von akustischen Signalen, der neben der Frequenz-Orts-Abbildung auf der Basilarmembran für die Tonhöhenempfindung maßgebend ist.

Gekoppelte aktive Oszillatoren als Modellsysteme für Wahrnehmung und für kognitive Prozesse

Auch höhere mentale Prozesse basieren offenbar wesentlich auf kohärenten neuronalen Oszillationen und der Kopplung mehr oder

weniger periodischer, kollektiver neuronaler Aktivitätsmuster.

Diese zeigen sich beispielsweise in den Spektren elektrisch meßbarer Gehirnaktivität im Elektroencephalogramm (EEG), die sich in charakteristischer Weise bei geistiger Aktivität ändern. Viele Aspekte bewußter geistiger Aktivität werden heute zunehmend mit der Synchronisation von neuronalen Oszillationen in Verbindung gebracht. Insofern stellen aktive Oszillatoren eine außerordentlich weitreichende Klasse von Modellsystemen für Wahrnehmungsvorgänge dar, deren Tragfähigkeit sich nicht nur auf die Ebene peripherer Prozesse beschränkt.

Wenn unser bewußtes Ich ein Signal von der „Welt da draußen“ oder von dem eigenen Innenleben empfängt, geht es im Prinzip immer darum, wie ein System, das zu autonomen Schwingungen fähig ist, seinen internen Zustand als Antwort auf äußere oder innere Signale hin ändert. Abbildung 12 visualisiert die selbstreferentiellen Verstrickungen dieses Ansatzes. Wahrnehmungen der Außenwelt, ebenso wie innere Empfindungen, beruhen darauf, daß eine innere Instanz, der mehrfach erwähnte innere Beobachter, die Impulsfolgen beobachtet und richtig liest (interpretiert), die ihm das Nervensystem zuspiziert. Dies ist der aktive Part, den der innere Beobachter leistet.

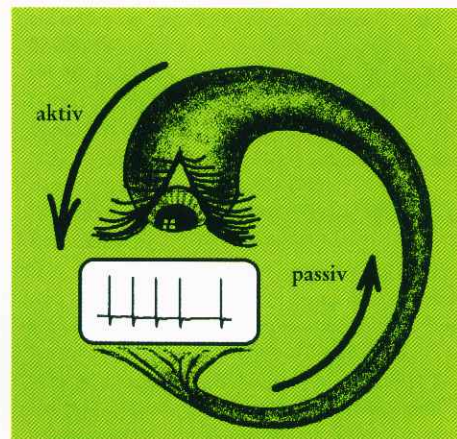


Abb. 12. Ein rätselhafter Rückkopplungskreis: Der bewußte Beobachter empfängt Informationen aus seiner Umwelt sowie über seinen internen Zustand, indem er die neuronalen Signale liest und interpretiert (aktiver Teil). Zugleich entsteht der oder die Beobachtende aus der Aktivität seines oder ihres zentralen Nervensystems (passiver Teil).

Zugleich gibt es in dieser seltsamen Rückkopplung einen passiven Zweig. Der bewußte Beobachter entsteht aus der Aktivität seiner Neuronen, die sich zu vielfältig vernetzten und verschachtelten neuronalen Kreisen des zentralen Nervensystems organisiert haben.

Im vorliegenden Kontext läßt sich das in seinen philosophischen Verästelungen sehr anspruchsvolle Leib-Seele-Problem auf einfacher erscheinende Teilfragen reduzieren:

- Wie kommt es vom physikalischen Reiz über die Codierung in Nervensignale und deren Verarbeitung in neuronalen Netzwerken zur Empfindung?
- Wie entsteht der innere Beobachter, der diese Empfindung selbstbewußt interpretiert?
- Ist diese Empfindung nichts als eine Reaktion einer komplexen biochemischen Maschine auf bestimmte physikalische Parameter?
- Sind wir damit am Ende eines reduktionistischen Programms angelangt?
- Hat nunmehr, wie ein Philosoph griffig formuliert, das Leib-Seele-Problem lautlos abgedankt [20]?

Der analysierende, aktive Teil der Schleife in Abbildung 12 ist der zergliedernden naturwissenschaftlichen Methodik noch vergleichsweise leicht zugänglich. Tatsächlich ergeben sich aus dem Blickwinkel der nichtlinearen Dynamik von Neuronen und neuronaler Netzwerke vielfältige neue Möglichkeiten für experimentell prüfbare Fragestellungen sowohl im Bereich der Modellierung als auch der Analyse realer Gehirnfunktion. Wir finden beispielsweise in psychophysikalischen Wahrnehmungsexperimenten Effekte, die mit dem Verhalten der Modelle im Einklang stehen. Insofern kommt derartigen Modellen durchaus ein hohes Deutungspotential zu. Aus physikalischer Sicht ist es unstrittig, diese Klasse von Modellen in die Kategorie „mechanistisch“ einzustufen. Auch die neuronalen Netzwerkmodelle, die man in der künstlichen Intelligenz nutzt, sind letztlich vom gleichen Typ wie die betrachteten nichtlinearen Oszillatoren.

Der synthetische Teil von Abbildung 12 ist dagegen höchst problematisch, wengleich auch hier wiederum aktive, kohärente Schwingungen eine wesentliche Rolle zu spielen scheinen, zum Beispiel bei dem Bindungsproblem [5]. Es ist für den Geist, der seinen eigenen Grundlagen auf der Spur ist, rational schwer vollständig nachvollziehbar, wie aus rückgekoppelten materiellen Systemen etwas entstehen kann, das zu einer sinnvollen Selbstreflexion fähig ist. Gerade darum üben nichtlineare Schwingungsphänomene, die wir in der Natur, in der Musik und in unserem eigenen Kopf finden, eine enorme Anziehungskraft aus. Kreative nichtlineare Rückkopplungen liegen offenbar nicht nur den geistigen Fähigkeiten im analysierenden Gehirn, sondern auch dem schöpferischen Potential der Natur zugrunde. Die faszinierenden Signale aus dem Gehör, die sowohl nach draußen dringen als auch drinnen die Hörempfindungen beeinflussen, sind mechanische Zeugnisse dieses kreativen Zirkels.

Für manche Forscher gleicht das Universum eher einem großartigen Gedanken denn einer Maschine. Insofern ist der Weg nach drinnen zu den Strukturprinzipien unserer Wahrnehmung ebenso bedeutsam wie der Weg nach draußen, der übliche Weg der Naturwissenschaft. Der Leser ist aufgerufen, sich aktiv auf diesen Weg zu begeben und die Experimente zum Hören in diesem Heft selbst nachzuvollziehen. Nachdem wir versucht haben, die diffizilen Funktionsprinzipien des Gehörs so gut es geht zu visualisieren, sollen diese durch

die Wahrnehmungsexperimente auralisiert, also hörbar gemacht werden.

Danksagung

Herrn Stud. Ref. W. Weritz danke ich für die Durchführung der Messungen zu Bild 9.

Biophysics of Hearing. Part II: The Counterintuitive Effectiveness of Nonlinear Dynamics in Biological Information Processing

Inner ear sensitivity provides an interesting hyperacuity puzzle. It can resolve vibration amplitudes of up to three orders of magnitude lower than those inferred by naive expectations considering the limits set by thermal noise and by the discrete action of molecular switches. It is shown that the phenomenon of stochastic resonance may play an essential role in the aural amplifier. Stochastic resonance is generic to nonlinear systems and uses noise in a constructive way.

Literatur

- [1] P. C. W. Davies (1989) *The new physics*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- [2] W. Denk, W. W. Webb (1992) Forward and reverse transduction at the limit of sensitivity studied by correlating electrical and mechanical fluctuations in frog saccular hair cells. *Hearing Res.* **60**, 89–102.
- [3] J. K. Douglass, L. Wilkens, E. Pantazelou, F. Moss (1993) Noise enhancement of information transfer in crayfish mechanoreceptors by stochastic resonance. *Nature* **365**, 337–340.
- [4] M. Euler (1993) Inner ear neuromechanics and principles of acoustic pattern recognition. *Materials Science Forum* **123–125**, 393–402.
- [5] C. M. Gray, P. König, A. K. Engel, W. Singer (1989) Oscillatory responses in cat visual cortex exhibit intercolumnar synchronization which reflects global stimulus properties. *Nature* **338**, 334–337.
- [6] H. Haken, A. Wunderlin (1991) *Die Selbststrukturierung der Materie*. Vieweg, Braunschweig.
- [7] A. J. Hudspeth (1989) How the ears work. *Nature* **341**, 397–404.
- [8] A. J. Hudspeth, V. S. Markin (1994) The ear's gears: mechano-electrical

transduction by hair cells. *Physics Today* **47**, 22–28.

- [9] F. Jaramillo, V. S. Markin, A. J. Hudspeth (1993) Auditory illusions and the single hair cell. *Nature* **364**, 527–529.
- [10] P. Jung, P. Hänggi (1991) Stochastische Resonanz. *Phys. Blätter* **47**, 1005–1007.
- [11] W. Kuhn (Hrsg.) (1993) *Physik*. Westermann, Braunschweig.
- [12] L. S. Liebovitch (1991) Interpretation of protein structure and dynamics from the statistics of the open and closed times measured in a single ion-channel protein. *J. Stat. Phys.* **70**, 329–337.
- [13] A. Longtin, A. Bulsara, F. Moss (1991) Time-interval sequences in bistable systems and the noise-induced transmission of information by sensory neurons. *Phys. Rev. Lett.* **67**, 656–659.
- [14] A. Maelicke (Hrsg.) (1990) *Vom Reiz der Sinne*. VCH-Verlagsgesellschaft, Weinheim.
- [15] F. Moss, K. Wiesenfeld (1995) The benefits of background noise. *Sci. Amer.* **273** (8), 50–53.
- [16] R. B. Patuzzi, G. K. Yates, B. M. Johnstone (1989) Outer hair cell receptor current and sensorineural hearing loss. *Hearing Res.* **42**, 47–72.
- [17] D. Petracchi, C. Ascoli, M. Barbi, S. Chillemi, M. Pellegrini, M. Pellegrino (1991) Periodic forcing of ion channel gating: An experimental approach. *J. Stat. Phys.* **70**, 393–401.
- [18] L. Robles, M. A. Ruggero, N. C. Rich (1991) Two-tone distortion in the basilar membrane of the cochlea. *Nature* **349**, 413–414.
- [19] J. G. Roederer (1993) *Physikalische und psychologische Grundlagen der Musik*. 2. Auflage, Springer, Berlin.
- [20] H. Tetens (1994) *Geist, Gehirn, Maschine*. Reclam, Stuttgart.
- [21] K. Wiesenfeld, F. Moss (1995) Stochastic resonance and the benefits of noise: from ice ages to crayfish and SQUIDS. *Nature* **373**, 33–36.

Zum Autor

Der Autor ist den Lesern aus BIUZ 3/96 bereits bekannt.