

Biophysik des Gehörs

Teil I: Von der passiven zur aktiven Wahrnehmung

Manfred Euler

Eine Redeweise besagt: „Das Auge bringt den Menschen in die Welt, das Ohr die Welt in den Menschen.“ Unter anderem drückt dieser Satz unsere Alltagsüberzeugung aus, daß das Gehör eher ein passives, empfangendes Organ ist. Im Lichte neuerer Erkenntnisse über die Funktionsweise des Innenohrs müssen wir diese naive Sicht allerdings revidieren. Das Ohr ist kein passiver Empfänger, der nur zum Mitschwingen angeregt wird, sondern es erzeugt selbst aktiv Schwingungen. Mit der Aktivität gehen Nichtlinearitäten einher, die zu neuen, überraschenden, jedoch überaus sinnvollen Systemeigenschaften führen. Erst dadurch werden die überragenden Leistungen des Gehörs in bezug auf Empfindlichkeit, Trennschärfe und Dynamikumfang ermöglicht. Wir veranschaulichen die aktive Funktionsweise des komplexen neuro-mechanischen Innenohrsystems anhand einfacher physikalischer Modellexperimente. Sie liefern Einblicke in die konstruktive Rolle von nichtlinearen Funktionsprinzipien, nicht nur für das akustische System, sondern für den Gesamtbereich der biologischen Informationsdynamik.

Unser Gehör besticht durch sein exquisites Leistungsvermögen, das wir als selbstverständlich hinnehmen und kaum bewußt reflektieren. Es vermag winzigste periodische Schwankungen des Luftdrucks in hörbare Töne umzusetzen. Die dazu nötigen Schalldrücke und die beteiligten Energien sind außerordentlich klein. An der Hörschwelle ist die Amplitude der wahrnehmbaren Schalldruckänderungen ungefähr das 10^{-10} -fache des Atmosphärendrucks. Im empfindlichsten Frequenzbereich des menschlichen Ohrs bei etwa drei Kilohertz (kHz) ruft bereits eine Schallintensität von $0,5 \times 10^{-16}$ Watt/Quadratcentimeter (W/cm^2) eine akustische Wahrnehmung hervor [22].

Da solch winzige Zahlen kaum direkt unserer Anschauung zugänglich sind, ist in Abbildung 1 die Größenordnung des benötigten Energiestroms visualisiert.

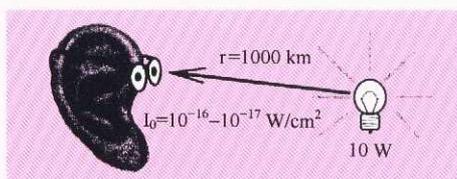
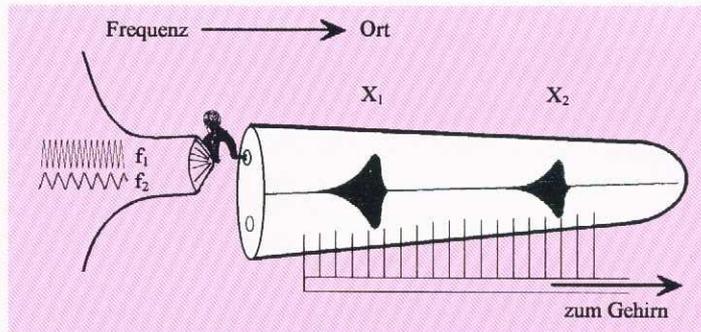


Abb. 1. Veranschaulichung der Größenordnung von Hör- und Sehschwelle. Im empfindlichsten Frequenzbereich bei 3 kHz ruft ein Energiestrom von $0,5 \times 10^{-16}$ Watt, der auf die Eingangsfläche des Gehörgangs von etwa 1 cm^2 trifft, eine akustische Wahrnehmung hervor. Eine Quelle mit einer Leistung von 10 Watt im Abstand von 1000 km wäre damit theoretisch wahrnehmbar. Die minimal sichtbare Lichtintensität liegt mit $10^{-17} \text{ W}/\text{cm}^2$ noch etwas niedriger. Rund 100 Photonen pro Sekunde sind im empfindlichsten grünen Spektralbereich sichtbar.

Facetten des Gehörs – erstaunliche Leistungen eines komplexen Systems

Beinahe könnten wir „das Gras wachsen hören“. Eine weitere Steigerung der Empfindlichkeit würde die thermischen Schwankungen des Trommelfells als Rauschen hörbar machen, die vom Aufprall der Luftmoleküle herrühren. Auf Energie bezogen ist das Ohr kaum weniger empfindlich als das Auge, dessen Empfindlichkeit so weit hinabreicht, daß Helligkeitsschwankungen durch das statistische Aufblitzen einzelner Lichtquanten (Photonen) gerade nicht mehr wahrnehmbar sind. Fluktuationen, hervorgerufen durch die körnige Struktur der Materie (thermisches Rauschen beim Ohr) oder der Energie (Quantenrauschen beim Auge), enthalten keine Information. Daher würde eine weitere Empfindlichkeitserhöhung dem Organismus

Abb. 2. Schematische Darstellung der Basilarmembran in der ausgerollten Innenohrschnecke sowie der Signalanalyse via Frequenz-Orts-Transformation. Der Energiestrom des Schallsignals wird über Wanderwellen



zum Ort maximaler Auslenkung transportiert. Besteht das ankommende Signal aus der Überlagerung zweier Töne verschiedener Frequenz, so entstehen an verschiedenen Orten Schwingungsmaxima, die von mechanisch empfindlichen Sinneszellen abgetastet werden.

keinen Vorteil bringen. Trotz der Verschiedenartigkeit der verarbeiteten physikalischen Signale bei Auge und Ohr wird ein allgemeines Prinzip erkennbar: Die Empfindlichkeit beider Organe ist bis an eine physikalisch sinnvolle Grenze vorangetrieben, die durch Schwankungserscheinungen des mikroskopischen „Untergrunds“ gegeben ist. Dieses Evolutionskriterium gilt offenbar auch für andere Sinnesorgane [4].

Die an der Hörschwelle vorliegenden mechanischen Schwingungsamplituden im Innenohr liegen im Bereich atomarer Größenordnungen (10^{-9} m). Die effektiv wahrnehmbare Signalamplitude liegt sogar noch niedriger. Die Verstärkungswirkung des Gehörs reicht in atomare Größenordnungen hinunter und bringt uns als „makroskopische“ Wesen beinahe in direkten Kontakt mit dem Mikrokosmos, wo bekanntlich unsere Alltagsanschauung versagt. Wie erzielt ein „grobes“ biologisches System diese geradezu unglaubliche Empfindlichkeit? Wie wird es dabei mit dem unvermeidlichen Rauschen fertig?

Trotz seiner hohen Empfindlichkeit kann das Gehör auch mit sehr lauten Schallen umgehen. Zwischen dem berühmten eben hörbaren Fall einer Stecknadel und dem ohrenbetäubenden Start eines Düsenflugzeugs liegen rund zwölf Größenordnungen der Energie (10^{-16} bis 10^{-4} W/cm²). Neben diesem großen Dynamikbereich ist die Empfindlichkeit des Gehörs als Klanganalysator bemerkenswert. Musikalisch geschulte Ohren vermögen zwei aufeinanderfolgende Töne noch zu trennen, wenn ihre Frequenzen sich um 1 Hz unterscheiden.

Es wird sich zeigen, daß die Natur in der Evolution des Gehörs außerordentlich gut

moderne Physik „gelernt“ hat. Für ein Verständnis der maßgebenden biophysikalischen Funktionsprinzipien muß man quasi das Gesamtrepertoire von Konzepten der Schwingungs- und Wellenphysik heranziehen. Das Ohr nutzt Rückkopplungs- und Verstärkungsprinzipien, die sowohl bei Musikinstrumenten als auch in der Elektronik sowie in der Laserphysik eine Rolle spielen. Mehr noch: einige funktionelle Aspekte der Mikromechanik des Gehörs, vor allem die sehr trickreiche nichtlineare Signalverarbeitung und Rauschunterdrückung, führen an die Front aktueller physikalischer Forschung.

Die gefühlsmäßige und musikalische Seite des Gehörs

Jenseits seines beeindruckenden Leistungsvermögens entziehen sich andere Facetten unseres Hörsinnes einer Reduktion auf technische Daten und transzendieren die verkürzende Sichtweise des Ohrs als eines bloßen akustischen Nachrichtenempfängers. Hören ist mit Erlebnis und mit Emotionen verbunden. Eine durch die objektive Brille der Physik betrachtete „belanglose“ Schalldruckkurve läßt einen Konzertbesuch erleben oder den Klang der Stimme einer vertrauten Person entstehen. Das Gehör als geheimnisvolles „Tor zur Seele“ hat im kollektiven Bewußtsein der Menschheit schon immer eine eher magisch-mystische Rolle gespielt. Klänge als Sprache des Gehörs vermitteln ein unmittelbares, ganzheitliches Gefühl des Beteiligten.

Diese andere subjektive, gefühlsmäßige, musikalische Seite des Gehörs trennt man gemeinhin fein säuberlich von seinen objektiven biophysikalischen Funktionsprinzipien. Musikalische Empfindung wird zumeist nur mit

höheren kognitiven Funktionen und kulturellen Traditionen in Verbindung gebracht. Dennoch gibt es bereits auf der physikalischen Ebene der Schwingungen im Innenohr eine Art „Musikalität“, die in der aktiven Funktionsweise des Innenohrs angelegt ist. Das Ohr ist wesentlich mehr als nur ein Mikrofon oder ein passives Empfangsorgan für akustische Signale. Es ist eher einem Musikinstrument vergleichbar, das eben jene nichtlinearen dynamischen Prinzipien sinnreich nutzt, welche auch Musikinstrumente zu selbsttätigem Klingen bringen. Einerseits resultiert daraus die erstaunliche Empfindlichkeit des Innenohrs, andererseits tragen diese Prozesse wesentlich zu seinen Eigenschaften als intelligentes Instrument akustischer Mustererkennung bei. Insofern ist das Gehör auch unter erkenntnistheoretischen Aspekten hochinteressant [7]. Es liefert ein biophysikalisches Modell für die Struktur von Wahrnehmungsprozessen.

Das Verständnis akustischer Wahrnehmungsvorgänge umfaßt somit einen außerordentlich interessanten Komplex physikalischer, biologischer, technischer, medizinischer und erkenntnistheoretischer Fragestellungen. Wir werden im ersten Teil des Beitrags die mechanisch aktive, nichtlineare Funktion des komplexen Systems Innenohr darstellen unter Bezug auf das analoge Verhalten einfacher Schwingungssysteme (Musikinstrumenten-Analogie), um dann im zweiten Teil (BIUZ 4/96) auf die unerwartet konstruktive Rolle dieser Prozesse zur Unterdrückung von Rauschen einzugehen.

Die Cochlea – ein intelligentes Interface

Die Schnittstelle zwischen außen und innen, zwischen akustischen Signalen und dem neuronalen System, liegt in der Cochlea, dem schneckenartigen Hörorgan des Innenohrs. Dort findet die Umsetzung von Schall in Nervenimpulse statt. Dies ist jedoch nicht die einzige Funktion der Cochlea: Der Wandlung geht bereits eine schnelle mechanische Vorverarbeitung voraus. Der sequentielle Strom der akustischen Signale wird in vielen parallelen, langsameren Kanälen neuronal weiterverarbeitet. Im Innenohr befindet sich eine schwingungsfähige Struktur, die Basilarmembran. Deren Schwingungsmuster wird von mechanisch empfindlichen Sinneszellen abgetastet. Die Membran ist mechanisch so gestaltet, daß eine Zerlegung von Schallsignalen in ihre Frequenzbestandteile stattfindet (Fre-

quenzanalyse). Abbildung 2 stellt ein stark vereinfachtes Schema dar, das die schneckenartige Cochlea aus Gründen der Übersicht entrollt zeigt. Die Parallelisierung ist vor allem deswegen notwendig, da sich die höherfrequenten Signale (>1 kHz) viel zu schnell ändern, um noch vom Nervensystem direkt übertragen und verarbeitet werden zu können.

Die Cochlea besteht aus drei mit Flüssigkeit gefüllten Kanälen. Abbildung 3a zeigt einen Querschnitt (vergleiche auch [16]). Der mittlere Kanal (Scala media) enthält Endolymphe, die reich an Kaliumionen ist, während die beiden anderen (Scala vestibuli oder S. tympani) mit Perilymphe gefüllt sind, eine an Natriumionen reiche Flüssigkeit. Die für die Schallverarbeitung in der Cochlea maßgebende Basilarmembran trennt die Scala media von der Scala tympani. Schallwellen der Luft werden über Außenohr, Trommelfell und Gehörknöchelchenkette in die Cochlea eingekoppelt. Die Steigbügelbewegung ruft Kompressionswellen der Lymphe hervor, die ihrerseits die Basilarmembran zum Mitschwingen anregen.

Das Schwingungsmuster der Basilarmembran wird über die gesamte Länge von mechanischen Rezeptorzellen (Haarzellen) abgetastet. Sie befinden sich im Cortischen Organ (Abbildung 3b), das auf der Basilarmembran sitzt. Der Transduktionsprozeß, die Übertragung von mechanischen in elektrochemische Signale, findet in den Spitzen der feinen härchenartigen Fortsätze (Stereocilien) der Haarzellen statt. Jede Haarzelle enthält ein Bündel solcher Härchenfortsätze. Über dem Corti-Organ befindet sich die Deckmembran. Sie ist an der inneren Spirale der Schnecke befestigt und hat festen mechanischen Kontakt mit den Härchenbündeln der äußeren Haarzellen. Anders als es die schematische Abbildung 2 suggerieren könnte, erfolgt von außen keine mechanische Abtastung, sondern die Bewegung der Basilarmembran wird intern über die Mikromechanik des daran angekoppelten Systems aus Corti-Organ, Härchenbündel und Deckmembran detektiert. Eine Aufwärtsbewegung der Basilarmembran löst eine Scherbewegung zwischen Corti-Organ und Deckmembran aus, welche die dazwischenliegenden Härchenbündel verbiegt.

Die Verbiegung ist das eigentliche mechanische Eingangssignal zum neuronalen System. Es ruft Ionenströme in den Härchen und eine Depolarisierung des Membranpotentials der

Haarzelle hervor. Dieses elektrochemische Signal wird dann über Transmitterstoffe an den Hörnerv weitergegeben, der die Information in Form von Aktionspotentialen codiert und schließlich über die Hörbahn zur Großhirnrinde weiterleitet.

Es gibt zwei Gruppen von Haarzellen:

- eine Reihe von inneren Haarzellen sowie
- drei Reihen äußerer Haarzellen.

Die eigentliche Umsetzung in Nervenimpulse findet in den inneren Haarzellen statt. Sie sind afferent innerviert und übertragen Nervenimpulse zum Gehirn. Die äußeren Haarzellen sind dagegen efferent innerviert und tragen nicht unmittelbar zur Wandlung in neuronale Impulse bei. Sie besitzen neben ihrer passiven sensorischen auch eine aktive mechanische Funktion, die ganz wesentlich die Arbeitsweise des Innenohrs bei niedrigen Schallpegeln beeinflusst [20]. Soviel in aller Knappheit zum komplexen Aufbau des peripheren Hörorgans. Welche biophysikalischen Prinzipien führen nun im Zusammenwirken dieser Teile zu der herausragenden Empfindlichkeit des Gehörs?

Das Innenohr als Resonator

Modelle zur Innenohrfunktion sollten in der Lage sein, die erwähnten Leistungen des Gehörs zu deuten. Historisch lassen sich grob drei Abschnitte der Modellbildung unterscheiden. Ära 1 ist mit dem Namen Helmholtz verknüpft, der als erster eine umfassende Hörtheorie vorschlug, die auf dem Resonanzkonzept basiert [14]. Danach wird die Basilarmembran als ein schwingungsfähiges Gebilde aufgefaßt, dessen einzelne Abschnitte auf unterschiedliche Schwingungsfrequenzen abgestimmt sind. Stimmt die Antriebsfrequenz am Steigbügel mit der jeweiligen Eigenfrequenz überein, so schwingt ein begrenzter Abschnitt mit. Auf einem solchen Resonanzeffekt beruht beispielsweise das Mitschwingen der a-Saite eines Klaviers, wenn man genau den Ton „a“ hineinsingt und die Dämpfung der Saiten weggenommen hat.

Die Grundidee dieser frühen Resonanztheorie ist auch in den folgenden Modellen erhalten geblieben: Eine bestimmte akustische Anregungsfrequenz ist mit einem Ort maximaler Schwingungsamplitude auf der Basilarmembran gekoppelt. Man spricht von einer Frequenz-Orts-Abbildung. Sie ist allerdings nur

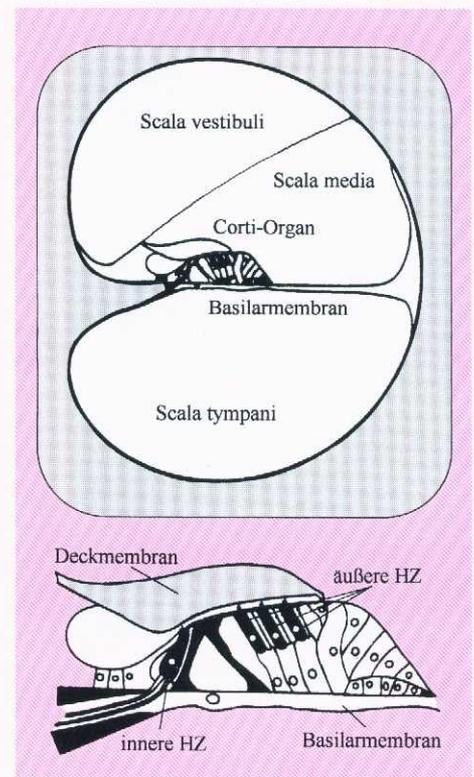


Abb. 3. Querschnitt durch eine Windung der Innenohrschnecke, Cochlea (a), sowie des Corti-Organ (b). Hz-Haarzellen.

einer der beiden Kanäle, aus denen das akustische System seine Tonhöheninformation bezieht. Der zweite Zugang besteht bei Frequenzen etwa unter einem Kilohertz in einer zeitlichen Analyse der Basilarmembran-Muster durch das Nervensystem (Periodizitätsanalyse).

Das Innenohr als Wellenleiter

Gegen die einfache Resonanztheorie spricht, daß die Basilarmembran nicht aus isoliert schwingenden diskreten Abschnitten besteht, sondern daß auch in Längsrichtung Kopplungskräfte wirken. Ihr Schwingungsverhalten entspricht dem einer schmalen elastischen Platte. Im Zusammenspiel der elastischen Rückstellkräfte der Membran mit der Trägheit der umgebenden mitbewegten Flüssigkeit kommt es zur Wellenausbreitung entlang der Membran. Hier setzt die zweite Ära der Modellbildung an, die mit dem Namen Békésy verknüpft ist. Seine Wanderwellentheorie hat die alte Resonanztheorie abgelöst [2].

Überträgt der Steigbügel einen Druckpuls auf die Innenohrflüssigkeit, dann löst die Druckdifferenz zwischen Scala vestibuli und Scala tympani eine wellenförmige Erregung der Ba-

silarmembran aus, die von der Schneckenbasis zur Schnecken Spitze läuft. Es handelt sich dabei um Grenzflächenwellen zwischen der Innenohrflüssigkeit und der elastischen Basilarmembran. Sie zeigen ähnliche Eigenschaften wie Oberflächenwellen, die ein ins Wasser geworfener Stein auslöst. Gegenüber Kompressionswellen im Flüssigkeitsvolumen besitzen Grenzflächenwellen eine stark verminderte Geschwindigkeit. Die Wanderwellengeschwindigkeit wird bis auf einige 10 m/s herabgesetzt und liegt damit in der gleichen Größenordnung wie die Nervenleitungsgeschwindigkeit. Der Wanderwellenprozeß ist sowohl unter Aspekten des Energiestroms wie auch des Informationsstroms optimal. Er ermöglicht nicht nur einen weitgehend verlustfreien Transport von Schwingungsenergie zu den Sinneszellen, sondern auch eine Anpassung der Geschwindigkeit der mechanischen Musterbildung im Innenohr an die Musterverarbeitung des neuronalen Systems, was beispielsweise für die Verarbeitung von Signalen durch beide Ohren (binaurale Verarbeitung) und die Lokalisation von Schallquellen unbedingt notwendig ist.

Passive Strukturbildung im Innenohr

Die Wanderwellenausbreitung bewirkt ebenfalls eine Frequenz-Orts-Abbildung. Dafür sorgen die speziellen mechanischen Eigenschaften der Basilarmembran. Ihre Breite nimmt von der Schneckenbasis zur Spitze hin zu, wodurch mehr Flüssigkeit bewegt wird. Die effektive Trägheit des Ausbreitungsmediums wird so mit wachsendem Abstand von der Basis größer, während in gegenläufiger Tendenz die Steifigkeit und damit die elastischen Rückstellkräfte kleiner werden (Abbildung 4). Die Basilarmembran verhält sich wie eine Schraubenfeder, deren Masse ortsabhängig zunimmt bei schlaffer werdenden Federkräften. Infolgedessen laufen Wellen im basalen Teil schnell und verlangsamen sich stetig zur Schnecken Spitze hin, wo die Membran nachgiebiger wird. Durch die Verlangsamung der Wellenausbreitung kommt es zu einer Verkürzung der Wellenlänge, verbunden mit einem Anstieg der Amplitude. Dieses Aufsteilen der Welle hat energetische Ursachen. Der Energiegehalt eines Wellenbergs wird wegen der abnehmenden Wellenlänge auf einem immer kleineren Raum konzentriert. Wenn die Energie erhalten bleibt, muß es zu einem Anstieg der Amplitude kommen. Ein vergleichbares Aufstiegsphänomen zeigen Brandungswellen, die gegen den Strand an-

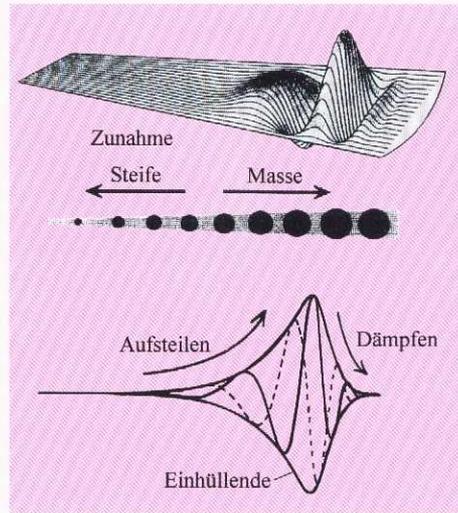


Abb. 4. Entstehung von Wanderwellen auf der Basilarmembran. Die zur Schnecken Spitze hin breiter und schlaffer werdende Basilarmembran verhält sich wie eine elastische Feder, deren Steifigkeit bei zunehmender Masse abnimmt. Infolgedessen vermindert sich die Ausbreitungsgeschwindigkeit ortsabhängig. Es kommt zu einer Verkürzung der Wellenlänge und zu einem Amplitudenanstieg. Das Zusammenwirken von Aufsteilen und Dämpfung der laufenden Welle führt zur Ausbildung eines Maximums in der Einhüllenden des Wellenmusters.

laufen und dabei ebenfalls langsamer werden. Dem Amplitudenanstieg wirkt die Schwingungsdämpfung durch die allgegenwärtige Reibung entgegen. Beide Effekte, Aufsteilen und Abklingen der Welle, bewirken, daß die Einhüllende des von einer bestimmten Frequenz erregten Wanderwellenmusters ein Maximum ausbildet, dessen Lage bei abnehmender Frequenz sich in die Schnecke hinein verschiebt. Hohe Frequenzen werden so auf den basalen Teil der Schnecke abgebildet, tiefe Frequenzen erregen den Bereich der Schnecken Spitze am stärksten. Die Basilarmembran wirkt wie ein Wellenleiter, der Signale je nach ihrer Frequenz „auseinanderzieht“ (Dispersionseffekt) und die Schallenergie zu einem Ort maximaler Erregung transportiert. In ihrer physikalischen Essenz beschreibt die Wanderwellentheorie eine passive Musterbildung abhängig vom Frequenzspektrum der akustischen Signale, beruhend auf dem Zusammenspiel von Dispersion (ortsabhängige Geschwindigkeit) und Dissipation (Energieabgabe durch Reibung). Grob vereinfacht wirkt im Resonanz- wie im Wanderwellenmodell die Basilarmembran ebenso

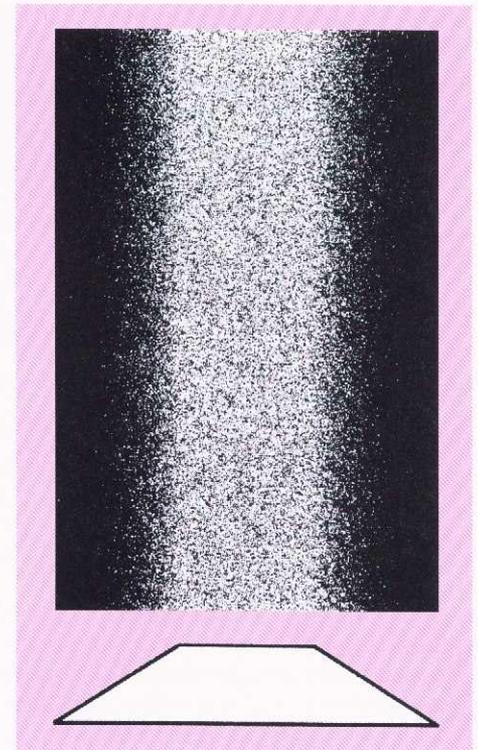


Abb. 5. Die Verschärfung optischer Muster durch neuronale Verrechnung (laterale Inhibition) führt zu charakteristischen Sinnesäuschungen. Sie verstärkt die Helligkeitsunterschiede an den Kanten des Musters so, daß in der Mitte des Musters helle Streifen sichtbar werden, obwohl dort die mittlere Helligkeit konstant ist. Im unteren Teil des Bildes ist die rampenartige Helligkeitsverteilung gezeigt, nach welcher der Computer das Muster statistisch erzeugt hat.

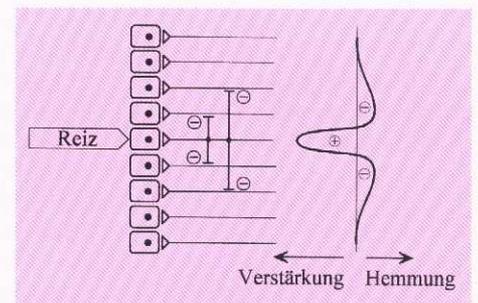


Abb. 6. Bei der lateralen Inhibition ist ein neuronales Netzwerk so verschaltet, daß eine erregte Nervenzelle ihre Nachbarzellen hemmt. Die Kombination einer kurzreichweitigen Verstärkung mit einer langreichweitigen Hemmung ist ein durchgängiges Strukturprinzip von Musterbildungs- und Mustererkennungsprozessen.

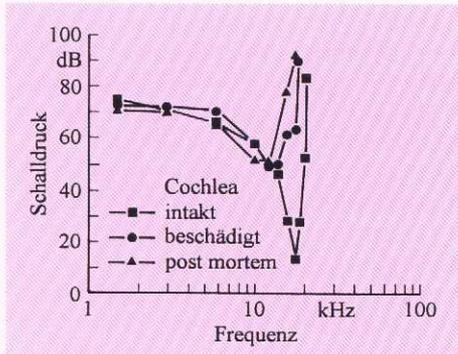


Abb. 7. Die gemessenen Abstimmkurven der Basilarmembran im Tierexperiment zeigen, daß bei intakter Cochlea ein bestimmter Ort auf der Membran selektiv nur von einem schmalen Frequenzbereich angeregt wird. Diese Frequenzselektivität verschwindet bei beschädigter Cochlea oder beim Tod des Versuchstieres. Solche Abstimmkurven werden gemessen, indem man die zur Erreichung einer bestimmten Amplitude benötigten Schalldrucke in Abhängigkeit von der Frequenz ermittelt. Im gezeigten Experiment ist es eine Geschwindigkeitsamplitude von 0,03 mm/s [19]. Man beachte die logarithmische Auftragung des Schalldrucks.

passiv wie die schwingungsempfindliche Membran eines Mikrophons: Sie wird durch den Schall angetrieben und so ins Mitschwingen gebracht. Als Modell des Hörvorgangs hat das passive Mitschwingbild einen Schönheitsfehler: Wir hören sozusagen besser als die passive Theorie erlaubt. Durch ihre Einbettung in die umgebende Flüssigkeit ist die Basilarmembran stark gedämpft. Man weiß aus der Schwingungsphysik, daß ein schwingungsfähiges System um so selektiver auf eine Frequenz anspricht, je weniger gedämpft es ist. Nur wenn man wie im obigen Beispiel das Klavier entdämpft, kann man selektiv auch nur eine Saite durch einen Ton gezielt anregen. Das trifft gleichermaßen auf die Resonanz- wie auf die Wanderwellentheorie zu. Infolge starker Dämpfung spricht die Membran nicht auf eine einzelne Frequenz an, sondern auf ein breites Frequenzband. Bei einem Modell, das auf passivem Mitschwingen beruht, ist es daher rätselhaft, wie das Gehör die beobachtete Trennschärfe für aufeinanderfolgende Töne bis hinab zu etwa einem Hertz zustandebringt. Zwei eben unterscheidbare Töne hätten innerhalb der Zeichengenauigkeit von Abbildung 4 praktisch das gleiche Anregungsmuster.

Entdämpfung und Feinabstimmung auf mechanischer Ebene

In der Entwicklung der Hörtheorien hat man zunächst einen neuronalen Verarbeitungsmechanismus angenommen, der die grobe mechanische Vorzerlegung des passiven Wellenleiters verfeinern sollte. Es war naheliegend, ein neuronales Netzwerk zu postulieren, das analog zur Kontrastverschärfung beim Sehen das breite Anregungsmuster durch laterale Inhibition verschärft [3]. Dieser neuronale Strukturbildungsprozeß ist im Nervensystem weit verbreitet. Ihm liegt eine Kombination von Erregung und Hemmung zugrunde, wobei beide Prozesse durch verschiedene Reichweiten gekennzeichnet sind [9, 17]. Die Abbildungen 5 und 6 zeigen das Phänomen am Beispiel optischer Musterverschärfung.

Diese hypothetische Neuronenschaltung bezeichnete man als zweites Filter, da man annahm, daß es die unvollkommene Leistung des ersten mechanischen Filters verbesserte [13]. Die Suche nach dem zweiten neuronalen Filter erwies sich als erfolglos. Bereits einzelne Fasern des Hörnerven zeigen ein hochselektives Abstimmverhalten. Ebenso ergaben Messungen des mechanischen Schwingungsverhaltens der Basilarmembran bei intaktem Innenohr eine vergleichbare scharf abgestimmte Empfindlichkeitsspitze (Abbildung 7, [19]). Diese verschwindet endgültig beim Tod des Versuchstieres oder reversibel bei einer kurzzeitigen Unterbrechung der Sauerstoffzufuhr zur Cochlea. Im toten Innenohr (wie in den von Békésy untersuchten Innenohrpräparaten) findet man genau das Verhalten, was man nach der Schwingungsphysik bei starker Dämpfung erwarten würde, im lebenden System ist die Reibung dagegen scheinbar unwirksam.

Wie kommt es zur mechanischen Feinabstimmung des lebenden Systems? Äußert sich hier etwa ein rätselhafter „Elan vital“, welcher der allgegenwärtigen Reibung und Energiedissipation entgegenwirkt? Mit etwas Augenzwinkern muß man diese Frage bejahen. Man benötigt aber keine neue „lebendige Kraft“, die der toten Materie Leben einhaucht. In lebenden Systemen sind es bekanntlich chemische Stoffwechselfvorgänge, die das Ungleichgewicht aufrechterhalten und das Lebewesen vor dem chemischen Gleichgewicht, dem Tod, bewahren. Eine Vielzahl zyklischer chemischer Prozesse greifen dabei ineinander und gewährleisten eine dynamische Selbsterhaltung der Lebensprozesse. Analog gibt es

im Innenohr auf neuro-mechanischer Ebene Rückkopplungsvorgänge, die dem mechanischen Gleichgewicht, der Dämpfung und dem Stillstand durch Reibung, durch zyklische mechanische Energiezufuhr entgegenwirken. Als Nebenprodukt erzeugt das Ohr selbst Schwingungen. Anders als ein Mikrophon schwingt es nicht nur passiv mit, es tönt aktiv.

Echos und spontane Emissionen aus dem Gehör

Mit dem experimentellen Nachweis von akustischen Signalen, die das Gehör selbst erzeugt, setzt die dritte Ära von Innenohrmodellen ein, die durch das Stichwort Aktivität gekennzeichnet ist. Die vom Ohr aktiv generierten Schallsignale bezeichnet man als otoakustische Emissionen. Sie können mit empfindlichen Sondenmikrophonen im Gehörgang gemessen werden. Man unterscheidet spontane und evozierte Emissionen. Letztere emittiert das Gehör als Antwort auf äußere Reize. Die von definierten Schallsignalen hervorgerufenen Emissionen nennt man nach ihrem Entdecker auch Kemp-Echos [15]. Die aktiven Echos des Innenohrs besitzen frequenzabhängige Verzögerungszeiten bis zu etwa 30 ms, welche die frequenzabhängige Wanderwellenlaufzeit spiegeln. Bei den Spontanemissionen, die das Gehör ohne äußeren Stimulus aussendet, handelt es sich zumeist um unterschwellige schmalbandige Signale mit einer oder mehreren Frequenzen [21].

Offensichtlich laufen in der Cochlea Prozesse ab, die Energie in die Basilarmembranschwingung pumpen. Eine geeignete Energiezufuhr im richtigen Takt wirkt der Dämpfung entgegen und erlaubt eine frequenzselektive mechanische Feinabstimmung der Basilarmembran. Als Nebeneffekte der aktiven Arbeitsweise treten Schallemissionen auf. Das Ohr wird selbst zum Schallsender. Wie bringt das Ohr derartig schnelle mechanische Bewegungen hervor, deren Frequenz weit über den typischen Kontraktionsfrequenzen von Muskeln liegt?

Äußere Haarzellen wirken nicht nur sensorisch über die passive Verbiegung, sondern sie arbeiten auch in umgekehrter Richtung motorisch als Stellglieder [20]. Abbildung 8 zeigt einen Rückkopplungskreis, ein plausibles Modell, welches die mechano-elektrische Wandlung (passiver Teil) und die elektro-mechanische Wandlung (aktiver Teil) in den äußeren Haarzellen verbindet. Im aktiven

Teil ist dieser Kreis experimentell allerdings noch nicht vollständig gesichert. Das Schallsignal bewirkt via Basilarmembranschwingung eine Verbiegung der Haarzellen. Durch die dabei ausgelösten Ionenströme kommt es zu Potentialänderungen in der Endolymphe. Anders als die langsamere Depolarisation des Membranpotentials der Haarzellen können diese schnellen elektrischen Signale des Innenohrs auch den hochfrequenten Schallsignalen des Hörbereichs folgen, ähnlich wie ein Mikrophon Schall frequenzgetreu in elektrische Signale wandelt. Man bezeichnet diese Signale daher auch als cochleare Mikrophoniesignale. Sie sind so kräftig, daß man reizesynchrone Mikrophoniespannungen im elektrischen Fernfeld auf der Kopfhaut des Menschen frequenzselektiv messen kann [6].

Die Potentialänderungen ihrerseits können zu einer Änderung der mechanischen Eigenschaften der Haarzelle führen. Sowohl Längenänderungen der Haarzellen als auch aktive Bewegungen der Cilien sowie Änderungen mechanischer Parameter (Steifigkeit) sind möglich. Jeder dieser Prozesse erlaubt es theoretisch, Stoffwechselenergie in die mechanische Schwingung zu pumpen. Auch relativ komplizierte Pumpbewegungen im System Corti-Organ – Deckmembran werden als mögliche elektro-mechanische Kopplungsprozesse diskutiert [1]. Während der passive Wandlungsteil in den Grundzügen klar ist, bleibt der aktive Teil noch weitgehend unverstanden, vor allem wegen der Notwendigkeit einer sehr schnellen Krafterzeugung. Bekanntlich müssen in manchen Säugetierohren (zum Beispiel bei den Fledermäusen) die mechanischen Verstärkungsprozesse im Ultraschallbereich bis über 100 kHz wirksam sein. Eine derart hochfrequente Wandlung konnte bislang experimentell noch nicht gezeigt werden. Die bisher gemessenen Grenzfrequenzen der elektro-mechanischen Wandlung liegen bei etwa einem Kilohertz [18].

Unabhängig von den noch strittigen Details läßt sich die Rückkopplung im Innenohr als ein direkter neuro-mechanischer Musterbildungsprozeß auffassen, der erheblich schneller als die rein neuronalen Verschärfungsprozesse abläuft (Abbildung 9). Es erfolgt eine ähnlich intelligente Vorverarbeitung und Verschärfung des Erregungsmusters bereits auf mechanischer Ebene, wie sie bei der lateralen Inhibition auf vielen Ebenen des neuronalen Systems stattfindet. Analog zur neuronalen Musterverschärfung wirkt hier mechanisch eine lokale Aktivierung (Verstärkung) sowie

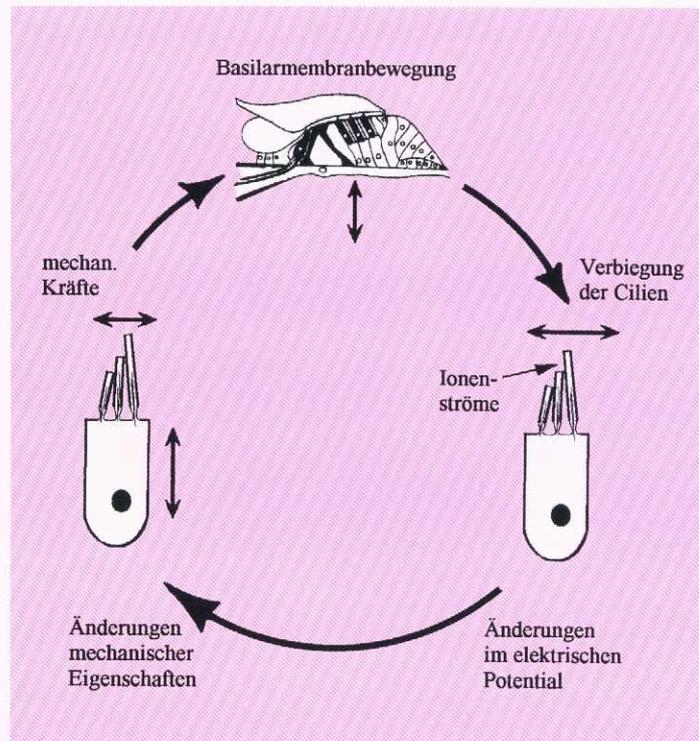


Abb. 8. Schematische Darstellung des Rückkopplungskreises beim mechanisch aktiven Hören. Beim Innenohrverstärker ist die sensorische Funktion der äußeren Haarzellen mit ihrer motorischen Funktion gekoppelt. Eine Verbiegung der Haarzellen löst Ionenströme aus. Die damit verbundenen elektrochemischen Prozesse modulieren die mechanischen Eigenschaften der Haarzellen, wodurch Energie eingekoppelt wird.

eine langreichende Inhibition (Dämpfung) des Schwingungsmusters.

Die Prinzipien der Verschärfung von Strukturen hat die Natur also nicht erst auf neuronalem Substrat implementiert, sondern sie liegen in einer weitgehend analogen Form bereits auf mechanischer Ebene im Innenohr vor. Diese Passung von quasi blinden, nicht zielgerichteten, der nichtlinearen Mechanik inhärenten Strukturprinzipien und intelligenten, zweckgerichteten Verarbeitungsstrategien, die der biologischen Evolution unterliegen, macht das Innenohr zu einem physikalisch ebenso wie biologisch faszinierenden Studienobjekt.

Analogien zu selbsterregt schwingenden Musikinstrumenten

Die unserer Anschauung weitgehend fremden, teils recht überraschenden und kontraintuitiven Eigenschaften nichtlinearer Systeme wollen wir zunächst an einfachen akustischen Modellen verdeutlichen. In der aktiven Funktion des Gehörs hat die Natur Prinzipien verwirklicht, wie sie ganz ähnlich Musikinstrumente zu selbsterregten Schwingungen erklingen lassen (zum Beispiel Flöten, Orgelpfeifen, gestrichelte Saiteninstrumente). Gleichgültig, ob die aktiven Prozesse auf me-

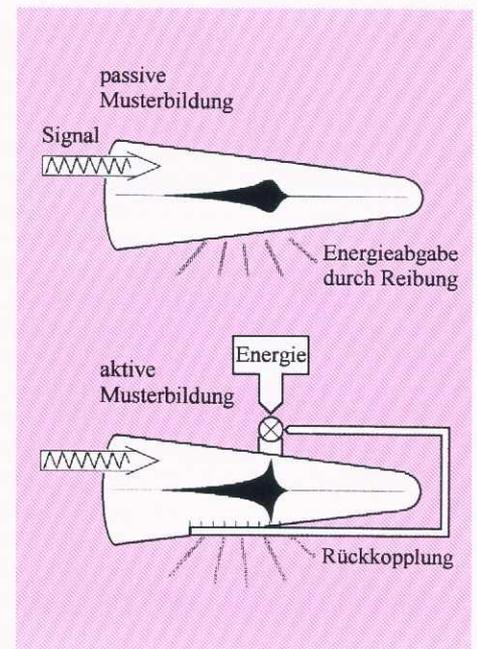


Abb. 9. Mechanische Vorverarbeitung und Verschärfung im Innenohr. Das breite Maximum der Einhüllenden des Wanderwellenmusters auf der passiven Basilarmembran wird durch aktive Prozesse verstärkt. Die nichtlineare Rückkopplung erzeugt einen eng lokalisierten Schwingungszustand und verschärft so die Frequenz-Orts-Abbildung.

chanischem oder biologischem Substrat realisiert sind, immer sind Rückkopplungen und Nichtlinearitäten beteiligt. Rückkopplungen steuern die Energiezufuhr aus einem kontinuierlichen Energiereservoir selbsttätig im richtigen Takt, so daß ein periodischer Prozeß entsteht, der Energieverluste kompensiert. Die Periodik wird nicht extern vorgegeben, sondern entsteht durch die internen Abläufe. Das System organisiert sein Verhalten selbst. Entsprechend dem in Abbildung 10 gezeigten zyklischen Schema hält eine Vielzahl von Systemen in Natur und Technik periodische Prozesse per Selbstorganisation selbsttätig aufrecht. Das Schema läßt sich auch auf die Bildung raum-zeitlicher Muster in offenen Systemen erweitern. Hier setzt die Synergetik an [10–12].

Eine positive Rückkopplung würde theoretisch zu unbegrenztem Wachstum führen. Daher muß es zu einer Begrenzung der Schwingungsamplitude kommen, was durch inhärente Nichtlinearitäten zumeist automatisch geschieht (zum Beispiel Grenzen der Ressourcen, Energiezufuhr). Abbildung 10 zeigt das Zusammenwirken von linearen und nichtlinearen Strukturprinzipien beim Zustandekommen der selbsterregten Schwingungen der Orgelpfeife. Das lineare Schwingungssystem ist das Pfeifenrohr, das sich durch Überlagerung von hin- und zurücklaufenden Wellen zur Resonanz aufschaukeln läßt. Die Pfeife bezieht ihre Energie aus einem Gebläse, das einen kontinuierlichen Luftstrom erzeugt. Die Strömung im Pfeifenmaul ist das nichtlineare Element. Sie verhält sich instabil, kann durch winzige Anstöße kippen und außen oder innen an der Pfeifenlippe vorbeiströmen. Der dabei entstehende Druckpuls wird im Pfeifenkörper durch Resonanz verstärkt und wirkt auf den Luftstrom steuernd zurück. Geschieht diese Rückkopplung im richtigen Takt, so wird eine kontinuierliche Schwingung angefacht.

Analog zum Ohr wirken zwei Teilsysteme zusammen. Dem Resonator der Pfeife entspricht ein kleiner Abschnitt der Basilarmembran, der zum passiven Mitschwingen ange-regt wird. Der Resonator ist mit dem Generator gekoppelt, der als aktives Element die Energiezufuhr steuert. Die Haarzellen des Innenohrs arbeiten als Teile des Generatorprozesses analog zum Luftstrom im Labium. Sie vereinen sensorische und motorische Funktionen, ähnlich wie der Luftstrom passiv auf Schall reagiert und zugleich aktiv Druckpulse erzeugt.

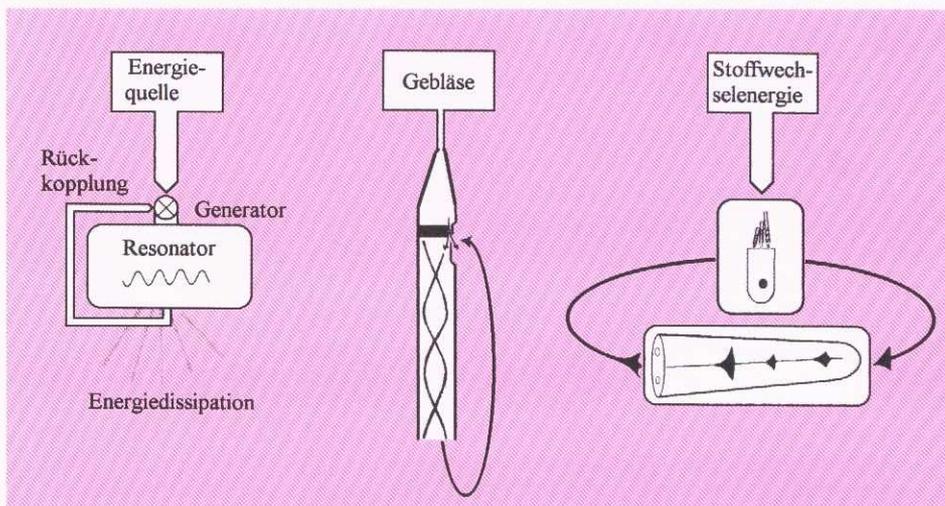


Abb. 10. Die Erzeugung selbsterregter Schwingungen unterliegt einem nichtlinearen Rückkopplungsprozeß, der den Energiestrom durch das offene System selbsttätig steuert (a). Bei der Erzeugung von Schwingungen der Orgelpfeife (b) kann man ebenso wie im Gehör (c) einen Generator- und einen Resonatorprozeß unterscheiden. Der Resonator arbeitet weitgehend linear, während im Generator nichtlineare Abläufe den Energiestrom steuern.

Das berühmte Goethe-Zitat: „Wär’ nicht das Auge sonnenhaft, die Sonne könnt’ es nicht erblicken“ ist eine eher poetisch-metaphorische Umschreibung der Sehvorgänge. Die Aussage gilt nur in einem sehr verschlungenen indirekten Sinn, insofern als die biologische Evolution erfolgreich optische Prinzipien implementiert hat. Hätte Goethe sich stattdessen auf das Gehör berufen und etwa gesagt: „Wär’ nicht das Ohr orchesterhaft, wir könnten keinen Klängen lauschen“, so hätte er in einem durchaus wörtlichen Sinne recht behalten. Das aktive Gehör benutzt zum Nachweis von Schall dynamische Prinzipien, die der Schallerzeugung in selbsterregten Schwingern isomorph sind, wie das Beispiel der angetriebenen Orgelpfeife zeigt.

Das Einrasten interner Oszillatoren

Obwohl Schwingungsphänomene ein sehr altes physikalisches Thema darstellen, ist das komplexe Verhalten nichtlinearer Schwingen ein höchst aktuelles Forschungsgebiet. Eine Einsicht in die äußerst konstruktive Rolle nichtlinearer Prozesse beim Hören markiert die vierte Ära der Hörmodelle, in die wir derzeit eintreten. Erst allmählich zeichnet sich ein umfassendes Verständnis des subtilen Zusammenwirkens neuro-mechanischer Innenohrprozesse ab, und die überraschende Bedeutung nichtlinearer Schwingungen vor al-

lem bei der Bändigung des unvermeidlichen Rauschens wird zunehmend klarer.

Nichtlineare Systeme funktionieren oft anders als es die an weitgehend linearen Systemen orientierte Schulphysik lehrt. Sie haben ein breites Repertoire von Entwicklungsmöglichkeiten, das periodisches, quasi-periodisches und scheinbar irreguläres, chaotisches Verhalten umfaßt. Kleine Parameteränderungen führen unter Umständen zu einem Umschlagen des Verhaltens. Die gewöhnlichen linearen Schwingungssysteme der Schulphysik können allenfalls eine Abschwächung oder Verstärkung sowie eine Filterung von Signalen herbeiführen. Demgegenüber sind nichtlineare Oszillatoren in der Lage, den Informationsstrom aktiv zu verändern; sie können sowohl neue Signale erzeugen als auch vorhandene unterdrücken. Damit liefern sie wichtige Einsichten in Grundprinzipien biophysikalischer Informationsdynamik.

Eine ganze Reihe der überraschenden Eigenschaften des Innenohrs stehen in enger Entsprechung zum Verhalten der Orgelpfeife. Sie lassen sich an diesem einfachen Modellsystem erarbeiten und in Korrespondenz zu dem wesentlich komplizierteren biologischen System setzen, dessen Funktion damit durchschaubarer wird. Wir untersuchen zunächst am Modell Orgelpfeife, was geschieht, wenn ein selbsttätig schwingendes System mit einem

weiteren Signal wechselwirkt. Eine durch ein Gebläse angetriebene Orgelpfeife möge selbsterregte Schwingungen ausführen. Nun wird die Orgelpfeife zusätzlich durch das Signal eines Lautsprechers von außen periodisch erregt (Abbildung 11). Bei schwacher Kopplung zwischen Orgelpfeife und Lautsprecher tritt eine Überlagerung beider Schwingungen auf. Ist die Frequenzdifferenz klein, so hört man einen in seiner Lautstärke auf- und abschwelenden Ton, eine Schwebung. Die Schwebungsfrequenz ist um so höher, je größer die Frequenzdifferenz beider Töne ist. Die Schwebung ist Ausdruck einer linearen Überlagerung von Schwingungen, wie wir sie vom Anschlagen leicht verstimmter Stimmgabeln aus dem Physikunterricht kennen. Bei der linearen Überlagerung koexistieren interne Orgelpfeifen- und externe Lautsprecherschwingung ohne wechselseitige Beeinflussung.

Erhöht man die Antriebsstärke des Lautsprechers oder den Kopplungsgrad, dann zeigt sich plötzlich ein völlig anderes Verhalten. Unterschreitet die Frequenzdifferenz einen gewissen Schwellenwert, dann ist das äußere Signal in der Lage, die Pfeifenschwingung gewissermaßen auf sich zu ziehen. Die Schwebungsfrequenz verschwindet, und es ist nur noch eine einzige Frequenz vorhanden. Die Orgelpfeife schwingt nicht mehr selbsttätig, sondern ihr Takt wird vom Antrieb vorgegeben. Das externe Signal zieht die interne Schwingung mit und synchronisiert diese. Es tritt eine Phasenkopplung beider Schwingungen ein, sie sind ineinander verschränkt oder eingerastet. Bei variabler Frequenz des Antriebs besteht die Phasenkopplung über einen gewissen „Mitzieh“-Bereich, dessen Breite von der Anregungsamplitude oder der Kopplungsstärke abhängt. Außen und innen sind sozusagen miteinander verschmolzen. Ein solches Umschlagen des Verhaltens bei einem gewissen kritischen Parameterwert ist für nichtlineare Phänomene typisch; es existiert eine Schwelle, unterhalb welcher kein Effekt auftritt.

Dieses Einrastphänomen der periodisch erregten aktiv schwingenden Orgelpfeife ist ein einfaches physikalisches Modell des aktiven Primärprozesses der Wahrnehmung. Auf dem wahrnehmenden biologischen Substrat laufen selbsterregte dynamische Prozesse ab. Diese äußern sich beispielsweise als aktive Schwingungen wie im Innenohr. Aber auch die Informationsträger des Nervensystems, die neuronalen Impulse, gehören in die gleiche

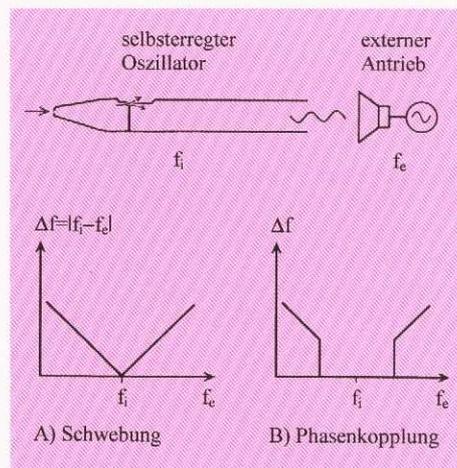


Abb. 11. Die angetriebene Orgelpfeife als Modell für aktive Wahrnehmungsprozesse. Die aktiv schwingende Orgelpfeife entspricht dem aktiven Gehör, das eine innere Schwingung mit der Frequenz f_i erzeugt. Der Lautsprecher erzeugt das externe akustische Signal der Frequenz f_e . Bei geringer Kopplung kommt es zu einer Schwebung mit der Frequenzdifferenz $f_i - f_e$. Bei starker Kopplung verschwindet die Schwebung. Die Frequenz f_i rastet auf das äußere Signal ein. Die innere Schwingung wird vom äußeren Signal mitgezogen.

Klasse selbsterregter Schwingungsphänomene und zeigen analoge Phasenkopplungseffekte. Im Wahrnehmungsprozeß treten die internen, selbsterregten dynamischen Prozesse mit einem äußeren Signal in Wechselwirkung, was einer Fremderregung entspricht. Das äußere Signal wird vom wahrnehmenden System dann wahrgenommen, wenn es ausreichend stark ist, um interne dynamische Prozesse auszulösen. Wie im Fall der Orgelpfeife treten Phasenänderungen der internen Signale auf. Ihre Frequenz oder Impulsrate ändert sich, so daß sie im günstigsten Fall mit dem äußeren Antrieb synchronisiert werden.

Experimenteller Nachweis von Verstärkung und Rauschunterdrückung

Wir zeigen diesen Synchronisierungseffekt anhand von spontanen otoakustischen Emissionen beim Menschen, die wir mit einem kleinen Mikrofon im Gehörgang gemessen haben. Diese Schallemissionen sind ein Abfallprodukt der aktiven Funktion des Ohrs. Die Rückkopplungsprozesse im Innenohr regeln sich selbsttätig im Normalzustand so ein, daß das Ohr nur unterschwellig, also nicht hörbar klingt. Möglicherweise kommt es durch Inhomogenitäten in der Cochlea bei den meisten Menschen zu dauerhaften unter der Hörschwelle liegenden Emissionen aus

dem Gehör, häufig bei verschiedenen Frequenzen im Bereich von wenigen Kilohertz.

Bei einer Frequenz von etwa 1240 Hz ist, wie Abbildung 12 zeigt, eine Spontanemission bei der Versuchsperson vorhanden. Die Linie ist verbreitert, was auf statistische Fluktuationen in der Emission hinweist. Bei tieferer Frequenz erkennt man eine weitere Linie im Frequenzspektrum. Es handelt sich dabei um einen Sinuston, der zusätzlich von außen mit einer Amplitude knapp unter der Hörschwelle eingespielt wurde. Bei diesem Frequenzabstand beeinflussen sich beide Signale noch nicht, und sie koexistieren. Verschiebt man die Frequenz des externen Sinustones in die Nähe der Spontanemission, dann wird diese durch das äußere Signal unterdrückt. Im gleichen Maß, wie die Unterdrückung zunimmt, steigt die Signalamplitude an. Das Signal wird verstärkt. Es zieht quasi spontane Aktivität auf sich. Oberhalb einer kritischen Frequenz rastet die Spontanemission wieder aus – beide Signale koexistieren erneut.

Ein- und Ausrasten der Spontanemission entsprechen dem Verhalten der angetriebenen Orgelpfeife mit dem Unterschied, daß die Pfeife eine scharfe Frequenz aussendet, während die Spontanemission, wie die Linienbreite zeigt, Schwankungen unterworfen ist. Da die Messungen in der Nähe der Hörschwelle stattfinden, sind thermische Schwankungserscheinungen eine naheliegende Ursache. Abbildung 12 demonstriert am intakten menschlichen Gehör, wie das aktive Innenohr mit Rauschprozessen umgeht. Das Rauschen wird von einem ausreichend starken Signal weitgehend unterdrückt. Das Signal wird dabei verstärkt. Für das Gehör stellen die spontanen otoakustischen Emissionen eher einen Schmutz- oder Nebeneffekt der aktiven Arbeitsweise dar. Sie resultieren vermutlich aus Inhomogenitäten der Basilarmembran, die zu Reflexionen und zu lokalisierten Schwingungszuständen führen. Ihr Verhalten liefert jedoch einen Schlüssel zur Einsicht in das Wesen aktiver Wahrnehmungsprozesse.

Mathematische Modelle für Einrastphänomen und Rauschunterdrückung

Das Verhalten selbsterregter Oszillatoren läßt sich mathematisch mit der Van der Pol-Differentialgleichung modellieren, die auch als Modell für das aktive Gehör vorgeschlagen wurde [5]. Sie entspricht der aus der Schallphysik bekannten Gleichung für gedämpfte

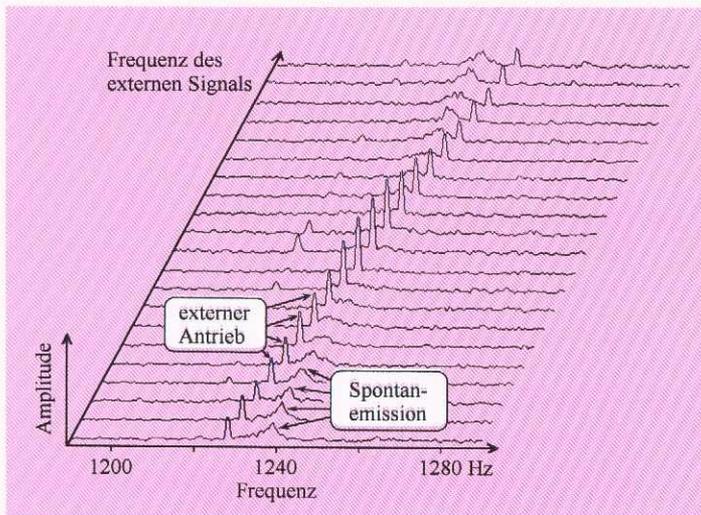


Abb. 12. Wechselwirkung spontaner otoakustischer Emissionen mit einem externen, knapp unter der Hörschwelle liegenden Sinuston. Bei geeigneter Frequenz unterdrückt der Sinuston die Spontanemission und wird verstärkt.

harmonische Schwingungen mit dem Unterschied, daß sie einen zusätzlichen nichtlinearen Term enthält, der eine amplitudenabhängige Entdämpfung beschreibt. Mit dem mathematischen Modell der Van der Pol-Gleichung läßt sich das Verhalten aktiver Oszillatoren bei Erregung mit Sinustönen und mit Rauschen in der Computersimulation untersuchen. Eine einfache Betrachtung von Schwingungssystemen, die durch die Van der Pol-Gleichung beschrieben werden, unter weitgehendem Verzicht auf höhere Mathematik, findet sich in [8].

Je nach Stärke des Rauschens ist es möglich, das Verhalten der angetriebenen Orgelpfeife oder der spontanen otoakustischen Emissionen nachzubilden. Abbildung 13a zeigt die Anregung des Van der Pol-Oszillators nur mit einem Sinuston, was dem Orgelpfeifenexperiment entspricht. Bei ausreichendem Abstand zwischen der äußeren Erregerfrequenz und der internen Frequenz tritt eine weitgehend ungestörte Überlagerung beider Schwingungen auf. Ganz ungestört ist die Überlagerung nicht, denn gleichzeitig werden neue Frequenzkomponenten sichtbar, die sich aus der Kombination von internem und externem Signal ergeben (Kombinationsprodukte). Auf diese gehen wir im zweiten Teil (BIUZ 4/96) noch genauer ein. Sie machen sozusagen die Musik im Innenohr. Unterhalb eines kritischen Frequenzabstands zieht der Antrieb die innere Schwingung abrupt auf sich. Die interne Schwingung rastet auf den externen Antrieb ein. Es ist nur noch die Antriebs-

frequenz vorhanden. Das interne System hat das externe Signal „wahrgenommen“.

Regt man außer mit einem Sinuston noch mit zusätzlichem Rauschen an, dann zeigt die Computersimulation in Abbildung 13b praktisch das gleiche Verhalten wie die Spontanemissionen des menschlichen Ohrs in Abbildung 12. Durch das Rauschen ist keine stabile Schwingung möglich. Die scharfe Frequenz der ungestörten selbsterregten Schwingung wird verbreitert, da das Rauschen zu Amplituden- und Phasenschwankungen führt. Die Amplitude der breiten verrauschten Emissionslinie wird von einem zusätzlichen Anregungssignal um so stärker vermindert, je näher dessen Frequenz heranrückt. Dieser kontinuierliche Unterdrückungseffekt entspricht trotz anderem Aussehen dem Einrasteffekt aus Abbildung 13a. Es ist lediglich der scharfe Übergang beim Verschmelzen von interner und externer Schwingung verbreitert, da der verrauschte Oszillator nicht mit einer einzigen Frequenz schwingt. Bei diesem statistischen Einrasteffekt wächst das Signal im gleichen Maß an wie das Rauschen unterdrückt wird. Das Ergebnis sieht so aus, als würde das Nutzsignal (Antrieb) das Störsignal (Rauschen) anziehen und das „nutzlose“ Rauschen in ein „sinnvolles“ Signal wandeln. Das System arbeitet mit Rauschen nicht wesentlich schlechter als ohne Rauschen. Im Teil II werden mikromechanische Verstärkungsprozesse an Haarzellen diskutiert, bei denen das Rauschen sogar zu einer besseren Arbeitsweise des Systems führt.

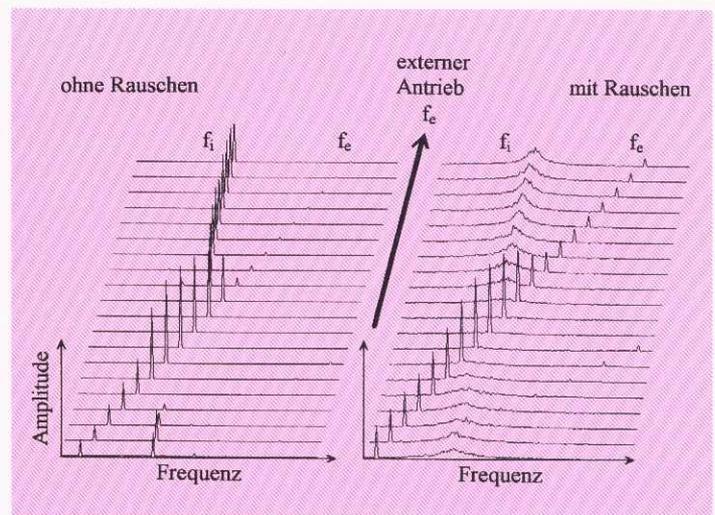


Abb. 13. Ergebnisse einer Modellrechnung zur Untersuchung der Wechselwirkung eines selbsterregten Oszillators mit einer zusätzlichen sinusförmigen äußeren Anregung im Computermodell (Van der Pol-Oszillator). (a) ohne Rauschen, (b) mit zusätzlichem Rauschen.

Das nichtlineare Gehör – ein höchst intelligentes Wahrnehmungsorgan

Die Übereinstimmung der Messungen mit dem Modellexperiment und der mathematischen Beschreibung zeigt, daß das Einrasten aktiver Oszillatoren eine zutreffende Beschreibung des akustischen Wahrnehmungsprozesses liefert. Vieles ist in diesem nichtlinearen, aktiven Einschwing-Bild der Wahrnehmung anders als in einem passiven Mitschwing-Bild. Während lineare Systeme, zum Beispiel Hi-Fi-Verstärker, Signal und Rauschen gleichermaßen verstärken, arbeitet das nichtlineare Gehör in Schwellennähe erheblich trickreicher. Mit der nichtlinearen Arbeitsweise gehen weitere Effekte einher, denen man eine sinnvolle Funktion zubilligen muß.

Das nichtlineare Schwellenverhalten stellt eine solche höchst intelligente Verarbeitungsstrategie dar. Es unterdrückt automatisch unterschwellige Signale, wodurch bereits in der mechanischen Vorverarbeitung eine Reduktion des Datenstroms und Rauschverminderung stattfindet. Das Einrasten aktiver Oszillatoren bewirkt neben Verstärkung und Empfindlichkeitserhöhung auch eine Wandlung des Informationsgehalts. Im Zusammenwirken mit einer schwingungsfähigen mechanischen Struktur, der Basilmembran, werden aktiv Muster generiert und verschärft. Die Intelligenz der Datenreduktion und der Strukturerkennung, die man im Nervensystem ansiedeln würde, ist bereits auf biomechanischer

Ebene vorhanden. Ja sie läßt sich sogar noch eine Stufe tiefer ansiedeln, in dem höchst sinnreichen Zusammenwirken von Komponenten im Rahmen der nichtlinearen Dynamik. Diese überraschenden Verhaltensweisen bedürfen keiner komplizierten Maschinerie; sie treten bereits an einfachen physikalischen Systemen auf, deren Nichtlinearität komplexes Verhalten ermöglicht.

Zwischen Sein und Sinn – die erstaunliche Effektivität simpler Mechanismen

Man denkt gewöhnlich nur an die biologische Evolution, wenn es darum geht, Fähigkeiten zu entwickeln, die das Kriterium der Passung an die jeweiligen Erfordernisse des Lebensraumes optimal erfüllen. Doch auch materielle Systeme besitzen offenbar ein gewisses evolutionäres Potential, das sie befähigt, sich in einer offenen Umgebung selbst zu organisieren und komplexes Verhalten sowie Strukturen zu entwickeln, die man von einer höheren Warte aus als sinnvoll und harmonisch zusammenwirkend bezeichnen kann. Angesichts solcher Einsichten in die erstaunliche Passung materieller Prozesse schwindet die altehrwürdige Grenzlinie zwischen Geist und Materie.

Im Teil II wird das harmonische Zusammenspiel von linearen und nichtlinearen Prinzipien in der akustischen Informationsverarbeitung weiter ausgeführt. Als eines der markantesten Beispiele für die kontraintuitive Effektivität nichtlinearer Prozesse wird gezeigt, daß die Innenohrdynamik nicht nur Rauschen unterdrückt, sondern daß sie es konstruktiv nutzt, um damit Signale zu verstärken. Ein mehr an Rauschen sorgt für ein besseres Funktionieren des (nichtlinearen) Systems. Die evolutionär blinde Mechanik und der blinde Zufall werden sich in diesem Zusammenhang als erstaunlich zielstrebig und sinnreich erweisen, was hinreichend Stoff zum weiteren Nachdenken gibt.

Biophysics of Hearing Part I: From Passive to Active Perception

The biophysical principles underlying the exquisite performance of the mammalian inner ear are reviewed. Passive receiver systems alone are not sufficient to account for the highly sensitive and intelligent mechanical preprocessing of oscillations by inner ear dynamics. Simple model experiments based on self-or-

ganizing acoustic oscillators are presented, elucidating the constructive function of nonlinear processes, especially with respect to noise suppression.

Literatur

- [1] J. F. Ashmore (1994) The Cellular Machinery of the Cochlea. *Experimental Physiology* **79**, 113–134.
- [2] G. v. Békésy (1961) *Experiments in Hearing*. Mc Graw-Hill, New York.
- [3] G. v. Békésy (1967) *Sensory Inhibition*. Princeton University Press.
- [4] W. Bialek (1987) Physical Limits to Sensation and Perception. *Ann. Rev. Biophys. Chem.* **16**, 455–478.
- [5] W. P. Bialek, H. P. Wit (1984) Quantum Limits to Oscillator Stability: Theory and Experiments on Acoustic Emissions from the Human Ear. *Phys. Lett. A* **104**, 173–178.
- [6] M. Euler, J. Kießling (1983). Far Field Cochlear Microphonics in Man and their Relation to Cochlear Integrity, *EEG Clin. Neurophysiol.* **56**, 86–90.
- [7] M. Euler (1990) Biophysik des Gehörs unter dem Paradigma der Selbstorganisation. In: K. W. Kratky, F. Wallner (Hrsg.): *Grundprinzipien der Selbstorganisation*. Wiss. Buchgesellschaft Darmstadt, 31–58.
- [8] M. Euler (1995) Synergetik für Fußgänger I + II. *Physik in der Schule* **33**, 189–194, 237–242.
- [9] A. Gierer (1981) Physik der biologischen Gestaltbildung, *Naturwissenschaften* **68**, 245–251.
- [10] H. Haken (1980) *Erfolgsgeheimnisse der Natur*. DVA, Stuttgart.
- [11] H. Haken (1983) *Synergetics, an Introduction*. Springer Verlag, Berlin.
- [12] H. Haken, A. Wunderlin (1991) *Die Selbststrukturierung der Materie*. Vieweg, Braunschweig.
- [13] J. L. Hall (1988) Cochlear Models: Evidence in Support of Mechanical Nonlinearity and a Second Filter, *Hearing Research* **2**, 455–464.
- [14] H. v. Helmholtz (1863) *Die Lehre von den Tonempfindungen als physiologische Grundlage für die Theorie der Musik*. Vieweg, Braunschweig.
- [15] D. T. Kemp (1978) Stimulated Acoustic Emissions from within the Human Auditory

System. *J. Acoust. Soc. Amer.* **64**, 1368–1391.

- [16] R. Klinke (1993) Gleichgewichtssinn, Hören, Sprechen. In: R. F. Schmidt, G. Thews (Hrsg.): *Physiologie des Menschen*, Springer Verlag, Berlin.
- [17] G. F. Oster (1988) Lateral Inhibition Models of Developmental Processes. *Math. Biosci.* **90**, 265–286.
- [18] G. Reuter, M. Kössl, W. Hemmert, S. Preyer, U. Zimmermann, H.-P. Zenner (1994) Electromotility of Outer Hair Cells from the Cochlea of the Echolocating Bat *Carollia perspicillata*. *J. Comp. Physiol. A* **175**, 449–455.
- [19] P. M. Sellick, R. Patuzzi, B. M. Johnstone (1982) Measurement of Basilar Membrane Motion in the Guinea Pig Using the Moessbauer Technique. *J. Acoust. Soc. Amer.* **72**, 131–141.
- [20] H. P. Zenner, A. H. Gitter (1987) Die Schallverarbeitung des Ohres. *Physik in unserer Zeit* **18**, 97–105.
- [21] P. M. Zurek (1985) Acoustic Emissions from the Ear: A Summary of Results from Humans and Animals. *J. Acoust. Soc. Amer.* **78**, 340–344.
- [22] E. Zwicker, H. Fastl (1990) *Psychoacoustics*. Springer Verlag, Berlin.

Danksagung

Herrn Dipl.-Phys. W. Schneider danke ich für die Durchführung der Messungen zu Bild 12.

Zum Autor



Manfred Euler, geb. 1948. 1972 Diplom in Physik und 1975 Promotion an der Universität Gießen. Danach wissenschaftlicher Mitarbeiter an der Universität GH Duisburg. 1981 Habilitation. 1987 Professor für Physik an der FH Hannover. Seit 1991 Professor für Didaktik der Physik an der Universität GH Paderborn.

Anschrift

Prof. Dr. M. Euler, Universität GH Paderborn, FB Physik, Warburger Str. 100, D-33095 Paderborn. E-mail: EU-EU@physik.uni-paderborn.de