

# Trichter und Schnecken – zur Physik des Ohres

*Dr. Stefan Groote, Universität Mainz*

Antrittsvorlesung am 31. Oktober 2003

Mit der heutigen Antrittsvorlesung möchte ich einen Blick ins Ohr wagen – nicht wie ein Ohrenarzt, der gewiss andere Dinge zu Gesicht bekommt, sondern als der Physiker, der ich bin. Es ist klar, dass dabei nicht nur physikalische, sondern auch andere Gebiete wie Anatomie, Physiologie, Biologie und Chemie eine Rolle spielen werden, denn der menschliche Körper ist nun einmal ein Wunderwerk der Schöpfung, in dem Vieles, was wir in abstrakten Wissenschaften fassen, ineinander spielt, und von dem wir mit Respekt lernen können, ohne jemals etwas ihm Gleichwertiges selbst schaffen zu können.

Lassen Sie mich also damit beginnen, Ihnen die verschiedenen Stationen meiner Reise zu Wesen und Funktionsweise des Ohres anhand eines Bildes vor Augen zu führen (Abb. 1)<sup>1</sup>. In einem ersten, kurzen Abschnitt werde ich mit dem Außenohr beschäftigen, anschließend einen Blick ins Mittelohr werfen und schließlich recht lange im Innenohr verweilen.

## Inhaltsverzeichnis

<b>1</b>	<b>Das Außenohr</b>	<b>2</b>
<b>2</b>	<b>Das Mittelohr</b>	<b>2</b>
<b>3</b>	<b>Das Innenohr</b>	<b>4</b>
<b>4</b>	<b>Das Hörorgan</b>	<b>4</b>
<b>5</b>	<b>Die aktive Schnecke</b>	<b>12</b>

---

<sup>1</sup>Die Bilder dieses Vortrags zur Anatomie sind zum größten Teil dem „Taschenatlas der Anatomie - Nervensystem und Sinnesorgane“ von Werner Kahle (Thieme-Verlag, 2001) entnommen.

# 1 Das Außenohr

Der Bereich des Ohres bis zum Trommelfell wird als *Außenohr* bezeichnet. Deutlich sichtbarer Teil dieses Bereiches, der auch als Ohr schlechthin bezeichnet wird, ist die *Ohrmuschel*. Während wir auf Schnecken erst in einem späteren Teil (und damit etwas tiefer im Ohr gelegen) treffen werden, haben wir hier also schon den ersten Trichter vor uns. Sie ist für jeden Menschen, erblich bedingt, anders geformt und damit ein Hinweis auf Verwandtschaftsbeziehungen. Betrachten wir sie aber physikalisch, so handelt es sich bei ihr um ein geschicktes Schalleitungssystem. Der Schall wird nicht nur wie in einem normalen Schalltrichter auf die Ohröffnung hin konzentriert, ein Teil des Schalls wird vielmehr entlang des Randes geführt, und der je nach Einfallsrichtung unterschiedlich lange Schallweg macht (durch Überlagerung) eine Ortung der Schallquelle möglich.

Durch den *äußeren Gehörgang* gelangt der Schall nun auf das *Trommelfell*, das in der Tat in seiner Form einer Trommel sehr ähnlich ist (vgl. Abb. 2). Jedoch ist dies nicht der einzige Weg, den der Schall zurücklegen kann. Auch die *Knochenleitung* liefert einen Beitrag zum Hörempfinden (insbesondere der eigenen Stimme), der uns gemeinhin nicht bewusst wird, aber beim Erkennen von Schwerhörigkeit eine wichtige Rolle spielt.

# 2 Das Mittelohr

Von nun an bewegen wir uns in einem Bereich, den der Ohrenarzt gemeinhin nicht zu Gesicht bekommt. Doch schon auf dem Bild, das wir eben vom Trommelfell gesehen haben, war eine Fortsetzung zu erkennen: ein Knochenansatz war hier eingedrückt bzw. am Trommelfell befestigt, der für das *Mittelohr* eine entscheidende Bedeutung besitzt. Es handelt sich dabei um den ersten der drei *Gehörknöchelchen*, den *Hammer*.

Schauen wir uns die winzigen Gehörknöchelchen genauer an, wie in Abb. 3 gezeigt. Der Hammer ist wie gesagt fest am Trommelfell befestigt. Während die Verbindung zwischen Hammer und *Amboss* (im Gegensatz zur Wirklichkeit) eine eher starre ist, ist die

Verbindung zwischen Amboss und *Steigbügel* über ein Kugelgelenk beweglich. Dies führt dazu, dass diese Anordnung von Knöchelchen wie ein Winkelheber mit Kippeinrichtung funktioniert. Ich zeige Ihnen dazu in Abb. 3 eine schematische Zeichnung.

HERMANN VON HELMHOLTZ (1821–1894) hat dies als erster erkannt und beschrieben. Dieser Schalleitungapparat sorgt für eine *Impedanzwandlung* im Mittelohr, von der relativ großen Fläche des Trommelfells auf die kleinere Fläche des *ovalen Fensters* zum Innenohr. Dabei wird die Auslenkung um einen Faktor 1:1.3 verkleinert, die Kraft aber um den gleichen Faktor erhöht (was sich aus der Energieerhaltung ja auch ergeben muss). Der Zweck dieses Apparates ist es, die Ausbreitung der Schallwellen aus der Luft auf Schallwellen in einem flüssigen Medium wie der Perilymphe des Innenohres umzukoppeln, ohne dass es dabei zu merklichen Verlusten kommt. Ist bei der Mittelohrschwerhörigkeit dieser Apparat defekt, so reduziert sich das Hörvermögen um bis zu 20dB.

Es gibt ein zweites Fenster zum Innenohr, das tiefer gelegene *runde Fenster*. Dieses ermöglicht den Druckausgleich des Innenohres, wie wir sehen werden. Auch für den Druckausgleich des Mittelohres ist gesorgt. Die *Eustachische Röhre* führt in den Rachenraum. Sie ist normalerweise spaltförmig geschlossen. Da der Muskel, der diese Röhre verschließt, aber nervlich mit der Schluckmuskulatur gekoppelt ist, öffnet sie sich, wenn wir schlucken oder gähnen. Das haben Sie sicherlich schon einmal bei der Überwindung von Höhenunterschieden oder bei der Einfahrt in einen Tunnel feststellen können.

Ehe ich zum Innenohr vordringe, möchte ich noch auf zwei Muskeln aufmerksam machen, die sich im Mittelohr befinden (Abb. 1). Der *Trommelfellspanner* setzt am Hammer an und zieht diesen vom Trommelfell weg. Dies verändert die Klangcharakteristik des Ohres. Der *Stapedius-Muskel* schließlich, der kleinste Muskel des Körpers, kann den Steigbügel kippen und so eine Übertragung auf das ovale Fenster abschwächen. Sei Name rührt von der lateinischen Bezeichnung *stapes* für den Steigbügel her. Beide Muskeln werden willentlich oder unwillkürlich betätigt und sorgen damit schon einmal für eine Vorfilterung des Schalls, beispielsweise den Schutz vor zu lauten Schalleindrücken (Stapediusreflex).

### 3 Das Innenohr

Dringen wir nun bis ins *Innenohr* vor. Dies ist in der Praxis übrigens keine so leichte Aufgabe, da das Innenohr im härtesten Knochen des Körpers, dem *Felsenbein*, liegt. Es besteht aus dem *Gleichgewichtsorgan* mit drei in den drei Raumrichtungen liegenden ringförmigen Röhren und der *Schnecke* (da ist sie endlich!) oder auch *cochlea* auf lateinisch (Abb. 1). Auf das Gleichgewichtsorgan, mit dem wir die räumliche Orientierung in Bezug auf das Erdschwerefeld feststellen können, werde ich hier nicht näher eingehen. Nur soviel sei hier angemerkt, dass die Kombination von Gleichgewichtsorgan und Hörorgan dazu führt, dass uns bei lauten Schalleindrücken auch einmal schwindelig werden kann.

Ich hoffe, Sie erlauben mir, die Funktionsweise des Hörorgans für einen Moment zu überspringen und erst einmal darauf einzugehen, was mit den Informationen geschieht, die in der Schnecke gesammelt werden. Diese werden als elektrische Impulse entlang der Nervenbahnen ins Zentralnervensystem geleitet und von dort auf die Großhirnrinde projiziert. Der Weg, den die Nervenfasern bilden, wird als *Hörbahn* bezeichnet. Stationen sind verschiedene sogenannte Nervenleitungskerne im *Thalamus*, an denen auch die Verschaltung und der Abgleich der Eindrücke von linkem und rechtem Ohr geschieht, ehe die Nervenleitungen den im Zentrum des Großhirns gelegenen Thalamus über den *medialen Kniehöcker* verlassen und in der *primären Hörrinde* ihren Endpunkt finden. Diese primäre Hörrinde ist von der *sekundären Hörrinde* umgeben, in der komplexe Klänge analysiert, mit dem Kurzzeitgedächtnis ein Tonvergleich hergestellt, unangebrachte motorische Antworten (wie das Zusammenziehen der Muskeln) gehemmt und Effekte wie das *Lauschen* erbracht werden.

### 4 Das Hörorgan

Der große Naturforscher Helmholtz ist in seinen Untersuchungen des Ohres noch weiter gegangen und hat sich auch mit dem Hörorgan intensiv befasst. Eine Tatsache führte er dabei aber nicht bis zur letzten Konsequenz, die Tatsache nämlich, dass das Innenohr mit einer Flüssigkeit gefüllt ist. Doch sehen wir uns das Hörorgan genauer an.

In Abb. 4 zeige ich Ihnen einen schematischen Aufbau der Schnecke, inklusive des Weges, den der Schall in dieser zurücklegt. Sie erkennen zwei einander gegenüberliegende Kammern, die an der Spitze der Schnecke ineinander übergehen. Wie ich bereits erwähnt habe, gerät die Flüssigkeit im Innenohr, die *Perilymphe*, durch die Bewegung des ovalen Fensters in Bewegung. Die Schallwelle breitet sich, setzen wir zunächst eine starre Wand zwischen den beiden Kammern voraus, in der oberen Kammer entlang der Schnecke fort und kehrt in der unteren Kammer zurück, an deren Ausgang sie das runde Fenster bewegt.

Nun ist jedoch die Wand zwischen den beiden Kammern nicht starr, sondern eine elastische Membran. Genauer sehen Sie, dass es sich hierbei nicht um eine Membran, sondern zweie handelt, zwischen denen sich eine Struktur befindet. Dies ist das „Geheimnis“ des Hörorgans, und ALFONSO CORTI hat 1851 mit der Entdeckung des nach ihm benannten Cortischen Organs den Anfang zur Lüftung des Geheimnisses gegeben. Hermann von Helmholtz, wie gesagt, hat sich mit dem Hörorgan beschäftigt, und nach der Entdeckung dieses Organs ein erstes, mechanisches Modell für die Entstehung des Höreindrucks entwickelt. Wahrscheinlich war er zu der Zeit zu begeistert von dem ihm neuen Gebiet der Physik. Jedenfalls hat er die Abschnitte dieses Organs entlang der Schnecke als auf verschiedene Frequenzen getrimmte harmonische Oszillatoren betrachtet.

Ich möchte hier einige einfache Experimente vorführen. Sie sehen hier zwei Stimmgabeln, die beide auf den Kammerton A (440 Hz) gestimmt sind. Schlage ich eine der Stimmgabeln an, so überträgt sich der Schall resonant auf die andere Stimmgabel, die auch dann weiterschwingt, wenn die erste gedämpft wird (Exp. 1). Dies geschieht nicht mehr, wenn ich mit Hilfe eines Gewichtes die eine Stimmgabel verstimme (Exp. 2). Schlage ich beide Stimmgabeln fast gleichzeitig an, so ist eine deutliche Schwebung zu hören (Exp. 3).

Ganz so falsch lag Helmholtz mit dieser Sichtweise des Hörorgans als Spektralanalysator nicht, wie wir sehen werden, doch wies ihn sein jüngerer Königsberger Physikkollege MAX WIEN (1866–1938) darauf hin, dass dies nur bei einer Phasenverschiebung mit maximal  $180^\circ$  möglich ist. Die Idee einer solch mechanischen Frequenzanalyse überlebte bis zum Jahre 1927. In diesem Jahr füllte GEORG VON BÉKÉSY (1899–1972) eine Röhre aus Glas

und Kupfer mit zwei konisch zulaufenden Kammern, die durch eine Membran getrennt waren, deren Elastizität sich entlang der Längsachse änderte, mit Wasser und ließ eine Schallwelle durchlaufen. Nach mehreren Überlegungen, wie er die Auslese der Schalleindrücke bewerkstelligen könnte, legte er schließlich seinen Arm an das Rohr und konnte so mit dem Tastsinn seiner Haut den Ort des Schalls genau feststellen (Abb. 5), und zwar mit einer Genauigkeit, die ihn angesichts der einfachen Versuchsanordnung selbst überraschte.

Es hatte also den Anschein, als wäre für eine Frequenzanalyse eine solche Anordnung bereits ausreichend. Doch wie entstand der Schalleindruck nun in einer solche Anordnung? GEORG VON BÉKÉSY, der aus dem Bereich des Telegraphenwesens in den medizinischen Bereich übergewechselt war, verglich verschiedene Wellenformen wie die Resonanzwelle á la Helmholtz, eine Telegraphenwelle mit gleichförmiger Schwingung der gesamten Membran, die stehende Welle und die laufende Welle und stellte fest, dass einzig der Spannungszustand der Membran die Entstehung der verschiedenen Wellenformen bedingt. Die laufende Welle, so konstatierte er, konnte am ehesten das Hörereignis erzeugen.

## Kräfte innerhalb der Cochlea

Nun wird es physikalisch-mathematisch, denn ich möchte Sie einladen, mit mir zu überlegen, welche Kräfte in der Cochlea wirken können. Vielleicht kennen Sie noch das zweite Newtonsche Gesetz, das besagt, dass die Kraft, die auf einen Körper ausgeübt wird, gleich der mit seiner Masse multiplizierten Beschleunigung ist. In einer Flüssigkeit wird Kraft durch einen Druckunterschied hervorgerufen, und das Analogon zum Newtonschen Gesetz stellt dort die *Eulersche Gleichung*

$$\nabla p(\vec{x}, t) + \rho \vec{a}(\vec{x}, t) = 0, \quad \nabla p(\vec{x}, t) = \left( \frac{\partial p(\vec{x}, t)}{\partial x}, \frac{\partial p(\vec{x}, t)}{\partial y}, \frac{\partial p(\vec{x}, t)}{\partial z} \right), \quad \vec{a}(\vec{x}, t) = \frac{\partial \vec{v}(\vec{x}, t)}{\partial t} \quad (1)$$

dar, wobei  $p$  der Druck,  $\vec{v}$  die Geschwindigkeit und  $\rho$  die Dichte der Flüssigkeit ist, die wir als inkompressibel annehmen. Weiterhin setzen wir von ihr voraus, dass sie laminar ist, also keine Wirbel bildet. Damit ist das Geschwindigkeitsfeld ein Gradientenfeld,  $\vec{v} = \nabla \phi$ .

Wir können die Eulersche Gleichung räumlich integrieren und erhalten

$$p(\vec{x}, t) + \rho \frac{\partial \phi(\vec{x}, t)}{\partial t} = \text{konstant.} \quad (2)$$

Wir betrachten nun von Békésys Versuchsanordnung genauer, gehen aus von einem Querschnitt und zeichnen, beginnend am ovalen Fenster, entlang des Weges durch die Cochlea Linien gleichen Potentials  $\phi(\vec{x}, t)$  ein (siehe Abb. 6). Ich folge hier der Vorgehensweise von FABIO MAMMANO und RENATO NOBILI [1]. Ähnliche Untersuchungen wurden übrigens auch von einer Gruppe um GEORGE ZWEIG ausgeführt, die unter vereinfachenden Annahmen analytische Ergebnisse lieferten [2]. Als inkompressible Flüssigkeit erfüllt unsere Cochleafüllung die Bedingung konstanten Flusses, d.h. das Skalarprodukt aus Geschwindigkeit und auf ihr senkrecht stehender Fläche muss konstant sein (an Engführungen ist also mit stärkerer Strömung zu rechnen),

$$\vec{S}(\vec{x}) \cdot \vec{v}(\vec{x}, t) = \vec{S}(\vec{x}', t) \cdot \vec{v}(\vec{x}', t). \quad (3)$$

Da wir immer Bezug nehmen auf die Äquipotentialflächen bzw. den Ausbreitungsweg senkrecht zu ihnen, können wir die Vektorpfeile fortlassen und zu einer räumlich eindimensionalen Problemstellung übergehen. Die Potentialdifferenz zwischen zwei Punkten  $x_1$  und  $x_2$  entlang der Cochlea ergibt sich dann integral,

$$\phi(x_2, t) - \phi(x_1, t) = \int_{x'=x_1}^{x_2} v(x', t) dl(x') = S(x_1) v(x_1, t) \int_{x'=x_1}^{x_2} \frac{dl(x')}{S(x')}, \quad (4)$$

wobei  $dl(x)$  das infinitesimal kleine Wegelement darstellt ( $x = 1$  stehe für den Umkehrpunkt der Schnecke). Wählen wir schließlich  $x_1 = 0$ , d.h. das ovale Fenster, so erhalten wir

$$\phi(x, t) = S_0 \frac{\partial \sigma(t)}{\partial t} \int_{x'=0}^x \frac{dl(x')}{S(x')} + \phi_0, \quad (5)$$

wobei  $S_0$  die Fläche des ovalen Fensters und  $\sigma(t)$  seine durch die Schalleinwirkung bewirkte zeitliche Verschiebung darstellt.  $\phi_0$  ist eine Integrationskonstante, die in der Differenz, die wir am Ende bilden werden, wieder herausfällt. Lassen wir die Welle nun um das Ende der Cochlea herum- und wieder zurücklaufen, so erhalten wir am selben Ort  $x$  zwei Potentiale,

$$\begin{aligned} \phi_+(x, t) &= S_0 \frac{\partial \sigma(t)}{\partial t} \int_{x'=0}^x \frac{dl_+(x')}{S_+(x')} + \phi_0 \quad \text{und} \\ \phi_-(x, t) &= S_0 \frac{\partial \sigma(t)}{\partial t} \left( \int_{x'=0}^1 \frac{dl_+(x')}{S_+(x')} + \int_{x'=1}^x \frac{dl_-(x')}{S_-(x')} \right) + \phi_0, \end{aligned} \quad (6)$$

wobei „+“ und „-“ die obere bzw. untere Kammer kennzeichnen. Die Kraft pro Längeneinheit in  $x$ , die auf die Membran an dieser Stelle  $x$  ausgeübt wird, ist dann folgerichtig

$$\begin{aligned} F_S(x, t) &= b(x) (p_-(x, t) - p_+(x, t)) = \rho b(x) \frac{\partial}{\partial t} (\phi_+(x, t) - \phi_-(x, t)) = \\ &= -\rho S_0 b(x) \frac{\partial^2 \sigma(t)}{\partial t^2} \int_{x'=x}^1 \left( \frac{dl_+(x')}{S_+(x')} - \frac{dl_-(x')}{S_-(x')} \right) =: -G(x) \frac{\partial^2 \sigma(x)}{\partial t^2}, \end{aligned} \quad (7)$$

wobei  $b(x)$  die Breite der Membran am Ort  $x$  ist. Die Größe  $G(x)$  kann damit rein aus den geometrischen Gegebenheiten der (wirklichen) Cochlea bestimmt werden. Eine zweite, analoge Betrachtung schließt sich an. Angenommen, der Druckausgleich zwischen den beiden Kammern geschieht durch eine Verschiebung der Wand. Dann pflanzt sich diese (am Ort  $\bar{x}$  auftretende) lokale Zustandsänderung ebenfalls in der Cochlea fort. In diesem Fall erhalten wir ganz analog als zusätzliche Kraft am Ort  $x$

$$\begin{aligned} F_B(x, t) &= - \int_0^1 G(x, \bar{x}) \frac{\partial^2 \xi(\bar{x}, t)}{\partial t^2} d\bar{x}, \\ G(x, \bar{x}) &= \rho b(x) b(\bar{x}) \int_{x'=x}^1 \left( \frac{dl_+(x', \bar{x})}{S_+(x', \bar{x})} - \frac{dl_-(x', \bar{x})}{S_-(x', \bar{x})} \right), \end{aligned} \quad (8)$$

wobei die Äquipotentialflächen natürlich von der Lage von  $\bar{x}$  abhängen (vgl. Abb. 7) und die zusätzliche Integration sich aus der Summierung über alle Erregungspositionen  $\bar{x}$  ergibt.  $\xi(\bar{x}, t)$  ist die Auslenkung der Membran am Ort  $\bar{x}$  nach oben.

## Reaktion des Cortischen Organs

Gewähren wir uns eine kleine Atempause nach so viel Mathematik, und werfen wir einen genaueren Blick auf das Hörorgan (Abb. 8). Die Membran in der Versuchsanordnung von Békésys war ja nur eine erste Näherung der Situation. In Wirklichkeit erkennen wir unter der *Reissnerschen Membran* einen weiteren Hohlraum, der mit einer anderen Flüssigkeit, der *Endolymphe*, gefüllt ist. Wichtigstes Element am Boden dieses Raumes ist das *Cortische Organ*. Es besteht aus einer Deckmembran und einem Hügel, in den die Sinneszellen eingelagert sind. Diese Sinneszellen geben ein Signal, sobald ihre feinen Härchen umgebogen werden. Wird nun die Reissnersche Membran ausgelenkt, so tritt zwischen der Deckmembran und dem Hügel eine Scherung auf, die ein Signal auslöst.

Wie antwortet das Cortische Organ auf die Krafteinwirkung? Dazu erneut ein paar Versuche. Leider konnte ich mein Cello nicht in die Vorlesung bringen,<sup>2</sup> doch kann ich Ihnen an diesem schlichten Instrument, einem *Monochord*, ein paar der Parameter erläutern, welche die Klangcharakteristik der Membran, in diesem Fall durch eine Saite ersetzt, verändern. Natürlich gibt es viele Unterschiede zwischen Membran und Saite, aber eine Anschauung erhalten Sie doch, so hoffe ich. So hängt die Frequenz der Schwingung von der Dicke der Saite und damit von der Massenbelegung (Exp. 4), von der durch das Gewicht hervorgerufenen Spannung der Saite (Exp. 5) und von der Länge der schwingenden Saite ab, die über diesen Steg verändert werden kann (Exp. 6). Nach diesen recht anschaulichen und jedem Musiker bekannten Eigenschaften führe ich Sie nun erneut in die physikalische Modellbildung, um mit Hilfe der Strömungsmechanik die Antwort des Cortischen Organs auf die Krafteinwirkung zu bestimmen.

Zunächst ist da die Massenträgheit des Cortischen Organs. Wir beginnen also mit

$$F_m(x, t) = m(x) \frac{\partial^2 \xi(x, t)}{\partial t^2}. \quad (9)$$

Die Masse  $m(x)$  pro Längeneinheit kann als proportional zur Breite  $b(x)$  des Cortischen Organs angesetzt werden. Weiterhin besitzt das Organ eine Elastizität, wobei die Kraft wie bei einer Feder proportional zur Auslenkung geht,

$$F_k(x, t) = k(x) \xi(x, t). \quad (10)$$

Die „Federkonstante“  $k(x)$  wird gemeinhin als exponentiell fallend angenommen, in Referenz [1] beispielsweise  $k(x) = k_0 \times 10^{-3.5x}$ ,  $k_0 = 2 \times 10^5 \text{kg/m s}^2$ . Neben Massenträgheits- und Elastizitätsantworten gibt es aber auch strömungsmechanische Antworten. So erfährt die Bewegung des Cortischen Organs die Viskosität der umgebenden Flüssigkeit, die mit der Geschwindigkeit der Auslenkung geht. Die entsprechende Kraft ist

$$F_h(x, t) = h(x) \frac{\partial \xi(x, t)}{\partial t}, \quad h(x) \approx \tau_c \frac{b_c(x)}{\epsilon(x)} \sin \theta(x). \quad (11)$$

---

<sup>2</sup>Ich weiss noch, was für einen Eindruck es auf uns Studenten machte, als Professor Kleinknecht im dritten Semester an der Universität Dortmund seine Geige auspackte und uns die Aktustik vorstellte.

Nach etwas Überlegung wird einsichtig, warum der Koeffizient  $h(x)$  proportional zur Breite  $b_c(x)$  und umgekehrt proportional zur Höhe  $\epsilon(x)$  des Spaltes ist: Je größer dieses Verhältnis, desto stärker ist die Scherung, die auftritt. Ferner ist die Scherung proportional zum Sinus des Winkels  $\theta(x)$ , welchen die als parallel angenommene Deck- und Basilarmembran mit der Verbindungslinie ihrer Drehpunkte bilden. Dies kann ich an einem einfachen mechanischen Modell veranschaulichen (Abb. 9 und Handmodell). Die Proportionalitätskonstante ist die Viskosität der Endolymphe, die von Békésy mit  $\tau_c = 1.5 \times 10^{-3} \text{kg/m s}$  angibt [3]. Ein letzter Anteil ergibt sich aus der Scherung der Basilarmembranabschnitte gegeneinander (Modell Schwamm). Entscheidend ist hier nicht die Geschwindigkeit der Auslenkung, sondern die Änderung dieser Geschwindigkeit entlang der Schnecke. Wir erhalten

$$F_s(x, t) = \frac{\partial s(x)}{\partial x} \frac{\partial^2 \xi(x, t)}{\partial x \partial t}, \quad s(x) = \tau_s S_c(x), \quad (12)$$

wobei  $S_c(x)$  die Querschnittsfläche des Cortischen Organs an der Stelle  $x$  und  $\tau_s$  die mittlere Scherungviskosität ist, die gemäß Überlegungen zur Faserstruktur des Cortischen Organs auf etwa das zehnfache der Viskosität  $\tau_c$  der Endolymphe geschätzt werden kann. Wir sehen also, dass alle Antwortterme des Cortischen Organs auf die anregende Bewegung des ovalen Fensters durch geometrische Überlegungen und Bestimmungen modelliert und so in eine mathematisch verwendbare Form gebracht werden können.

## Aufstellung einer Integrodifferentialgleichung

Der mathematische Ausdruck, der sich ergibt, ist das Kräftegleichgewicht

$$F_B(x, t) + F_S(x, t) = F_m(x, t) + F_k(x, t) + F_h(x, t) + F_s(x, t). \quad (13)$$

Setzen wir die einzelnen Terme ein, so ergibt sich ein sehr komplizierter Ausdruck, eine sogenannte Integrodifferentialgleichung, in der es im Folgenden die Ursache  $\sigma(t)$  von der Wirkung  $\xi(x, t)$  zu trennen gilt,

$$\begin{aligned} -G(x) \frac{\partial^2 \sigma(t)}{\partial t^2} - \int_0^1 G(x, \bar{x}) \frac{\partial^2 \xi(\bar{x}, t)}{\partial t^2} d\bar{x} &= \\ = m(x) \frac{\partial^2 \xi(x, t)}{\partial t^2} + k(x) \xi(x, t) + h(x) \frac{\partial \xi(x, t)}{\partial t} + \frac{\partial s(x)}{\partial x} \frac{\partial^2 \xi(x, t)}{\partial x \partial t}. \end{aligned} \quad (14)$$

Zunächst können wir jedoch durch eine Fouriertransformation, also eine Entwicklung in ebene Wellen, den zeitlichen Anteil beseitigen, das Einsetzen von

$$\xi(x, t) = \int \tilde{\xi}(x, \omega) e^{i\omega t} d\omega, \quad \sigma(t) = \int \tilde{\sigma}(\omega) e^{i\omega t} d\omega \quad (15)$$

liefert

$$\begin{aligned} \omega^2 G(x) \tilde{\sigma}(\omega) + \omega^2 \int_0^1 G(x, \bar{x}) \tilde{\xi}(\bar{x}, \omega) d\bar{x} &= \\ = -\omega^2 m(x) \tilde{\xi}(x, \omega) + k(x) \tilde{\xi}(x, \omega) + i\omega h(x) \tilde{\xi}(x, \omega) + i\omega \frac{\partial s(x)}{\partial x} \frac{\partial \tilde{\xi}(x, \omega)}{\partial x}. \end{aligned} \quad (16)$$

Unter Verwendung der Deltadistribution kann man diese Gleichung schließlich auf eine geschlossene Integralform bringen,

$$\int_0^1 K(x, \bar{x}, \omega) \tilde{\xi}(\bar{x}, \omega) d\bar{x} = \omega^2 G(x) \tilde{\sigma}(\omega) \quad (17)$$

mit

$$K(x, \bar{x}, \omega) = \left( k(x) + i\omega h(x) - \omega^2 m(x) \right) \delta(x - \bar{x}) + i\omega \frac{\partial}{\partial x} \left( s(x) \frac{\partial}{\partial x} \delta(x - \bar{x}) \right) - \omega^2 G(x, \bar{x}). \quad (18)$$

## Lösung der Integrodifferentialgleichung

Die Integrodifferentialgleichung (17) lässt sich durch numerische Inversion des Integral-kerns lösen. Diese Inversion haben Mammano und Nobili durchgeführt [1], und ich zeige in den folgenden Abbildungen ihre Ergebnisse, die mit der Einschätzung von Békésys hervorragend in Einklang stehen. Für eine feste Frequenz der am ovalen Fenster eingestrahlteten Schallwelle ergibt sich die Lösung der Integrodifferentialgleichung als Funktion im Bereich der komplexen Zahlen, also als Amplitude und als Phase der Schwingung. Abbildung 10 zeigt deutlich, dass es sich bei der Lösung in der Tat um eine laufende Welle handelt, die an einer bestimmten Stelle, für eine Schallwelle von 3200 Hertz beispielsweise zwischen  $x = 0.4$  und  $0.5$ , einen Schwingungsbauch besitzt, welcher das Hörereignis verursacht.

Dass diese Stelle sich mit der Frequenz ändert, zeigen die in Abbildung 11 dargestellten Ergebnisse für verschiedene Frequenzen. Auffallend sind mehrere Dinge. So ergibt sich eine

etwa logarithmische Abhängigkeit des Schwingungsbauches von der Frequenz – für niedrige Frequenzen nahe des Schneckenendes, für hohe Frequenzen nahe der Schneckenmündung – und eine erstaunliche Konstanz der Amplituden dieses Schwingungsbauches, setzt man eine konstante Amplitude der Auslenkung des ovalen Fensters voraus. Diese Konstanz ist die Konsequenz der speziellen Form der Schnecke, insbesondere ihrer trichterförmigen Gestalt.

## 5 Die aktive Schnecke

Bisher haben wir das Hörorgan als ein passives Organ beschrieben, das durch seine Geometrie die Schallwellen zwar nach Frequenzen sortiert – ein an sich schon erstaunliches Ergebnis – aber nicht aktiv in das Geschehen eingreift, also auf das Hörereignis reagiert. Die aktive Mitarbeit des Hörorgans ist aber gefordert [4], denn es zeigt sich, dass die Trennschärfe für die Frequenzen in der Schnecke, wie sie bisher modelliert wurde, bei weitem nicht an das heranreicht, was das Ohr tatsächlich zu leisten vermag [5, 6]. Als aktiver Teil im Hörorgan wurden die *äußeren Haarzellen* ausgemacht (Abb. 8).

### Die aktive Rolle äußerer Haarzellen

WILLIAM BROWNELL und seine Mitarbeiter konnten zeigen, dass isolierte äußere Haarzellen eine starke niederfrequente elektromotische Antwort besitzen, d.h. sich bei Anlegen einer Spannung zusammenziehen oder strecken [7]. Die Untersuchungen konnten von anderen Forschern auf höhere Frequenzen im Kilohertzbereich ausgedehnt und diese Reaktion auch dort bestätigt werden [8]. Als physiologische Ingredienz wurde das Membranprotein Prestin ausgemacht [9, 10, 11]. Wie aber lässt sich mit dieser Eigenschaft die aktive Rolle der äußeren Haarzellen erklären?

Nehmen wir an, dass die äußeren Haarzellen fest mit der Deckmembran verbunden sind [12], so führt eine Verformung der oberen in Richtung der unteren Kammer durch die Verbiegung der Härchen der äußeren Haarzellen zu einer Anregung der Haarzellen [13], die wiederum zu einer Kontraktion und dazu führt, dass sich das Cortische Organ nach oben

biegt. Umgekehrtes geschieht bei einer Verformung von unten nach oben. Die Wirkung ist der Ursache also immer entgegengesetzt und baut damit eine Spannung auf, welche die physikalischen Eigenschaften des Hörorgans entscheidend verändert. Man spricht hier von der Verschiebung der Ruheposition auf ein anderes Steifheitsniveau [14, 15]

## Tiefpass und Trägheit – der Weg zur Entdämpfung

Die elektrischen Eigenschaften der äußeren Haarzellen wurden genauestens untersucht. Dabei fanden JONATHAN ASHMORE und seine Mitarbeiter, dass diese Zellen Tiefpassfilter mit einer Abschneidefrequenz zwischen 400 Hz an der Basis und 15 Hz an der Spitze der Schnecke darstellen. In Formeln ausgedrückt, ergibt sich ein zusätzlicher Beitrag

$$\tilde{F}_u(x, \omega) = \frac{n(x)}{\omega_c(x) + i\omega} \tilde{\zeta}(x, \omega) \quad (19)$$

zur Kraftreaktion des Cortischen Organs mit

$$\omega_c(x) = \omega_0 \exp(-\gamma x), \quad \omega_0 \approx 2\pi \times 400 \text{ Hz}, \quad \gamma \approx 3.28, \quad (20)$$

wobei  $n(x)$  erneut durch die Geometrie der Schnecke und die gemessenen elektrischen Eigenschaften der Haarzellen bestimmt ist (vgl. [1]).  $\tilde{\zeta}(x, \omega)$  ist die Fouriertransformierte der Haarzellenlänge. Setzen wir nun eine Trägheitsreaktion der Deckmembran an, so erhalten wir die Differentialgleichung

$$m_s(x)\ddot{\zeta}(x, t) + h_s(x)\dot{\zeta}(x, t) + k_s(x)\zeta(x, t) = -m_s(x)\ddot{\xi}(x, t). \quad (21)$$

$m_s(x) = m_s$  ist die Masse der Deckmembran pro Einheitslänge, die als konstant angenommen werden kann,  $h_s(x) = h(x)$  ist der Widerstand, den der Spalt zwischen Deckmembran und Basilarmembran der Bewegung entgegengesetzt, also im wesentlichen durch  $h(x)$  gegeben, und  $k_s(x)$  die Steifheit der Haarzellen pro Einheitslänge.  $\xi(x, t)$  ist nun erneut die Auslenkung der Basilarmembran, wie sie bereits vorher in den Formeln Verwendung fand. Durch Fouriertransformation erhalten wir als Lösung dieser Differentialgleichung

$$\tilde{\zeta}(x, \omega) = \frac{\omega^2 m_s(x)}{k_s(x) + i\omega h_s(x) - \omega^2 m_s(x)} \tilde{\xi}(x, \omega). \quad (22)$$

Größenordnungsabschätzungen zeigen schließlich, dass sich in weiten Bereichen der Schnecke der Zusatzterm zu

$$\tilde{F}_u(x, \omega) \approx -i\omega \frac{n(x)m_s}{k_s(x)} \tilde{\xi}(x, \omega) \quad (23)$$

vereinfacht [1]. Damit ist er erstaunlicherweise von derselben Gestalt wie die Fouriertransformierte  $\tilde{F}_h(x, \omega) = i\omega h(x) \tilde{\xi}(x, \omega)$  des Dämpfungsterms  $F_h(x, t)$ , aber mit von diesem verschiedenem Vorzeichen. Es steht also zu erwarten, dass bei geeigneter Wahl der Parameter die Dämpfung aufgehoben werden kann. Die zweite Dämpfung, die durch den Scherterm  $F_s(x, t)$  hervorgerufen wird, hat eine andere Struktur, doch kann durch eine leichte Überhöhung der Entdämpfung auch dieser Term unterdrückt werden.

## Verbesserte Charakteristik

Setzen wir im Vergleich zum Dämpfungsterm  $\tilde{F}_h(x, \omega) = i\omega h(x) \tilde{\xi}(x, \omega)$  (in Fourierdarstellung) den Entdämpfungsterm als

$$\tilde{F}_u(x, \omega) = \frac{\omega^2 \lambda h(x) \tilde{\xi}(x, \omega)}{(1 + i\omega \gamma_s(x) / \omega_s^2(x) - \omega^2 / \omega_s^2(x))(\omega_c(x) + i\omega)} \quad (24)$$

mit Resonanzfrequenz  $\omega_s(x) = \sqrt{k_s(x)/m_s}$  und Dämpfung  $\gamma_s(x) = h(x)/m_s$  an ( $m_s = 3.5 \times 10^{-6} \text{kg/m}$ ,  $k_s(x)$  wird aufgrund von Messungen und Schätzungen als logarithmisch laufend von  $k_s(0) = 4 \times 10^5 \text{kg/m}^2$  zu  $k_s(1) = 10^3 \text{kg/m}^2$  angesetzt), so ergibt durch leichte Überhöhung dieses Beitrags ( $\lambda = 1.35$  statt  $\lambda = 1$ ) bei Lösung der veränderten Integrodifferentialgleichung eine stark verbesserte Charakteristik der Frequenzanalyse, wie sie in Abbildung 12 zu sehen ist.

## Abschluss

Schließen möchte ich erneut mit einem Experiment. Die beiden Stimmgabeln, die ich bereits in meinen drei ersten Experimenten benutzt hatte und die seitdem gegeneinander verstimmt sind, kann ich so verstimmt zur Untersuchung der sogenannten *Mithörschwelle* verwenden. Es handelt sich dabei darum, dass ein Schmalbandrauschen Frequenzen mit

geringerer Amplitude in ihrer Frequenznachbarschaft verdecken kann. Nun, ein Schmalbandrauschen kann ich mit einer Stimmgabel nicht erzeugen, daher ist der Versuch auch etwas heikel, aber vielleicht gelingt er doch.

Schlage ich die tiefer gestimmte Gabel schwächer an als die höher gestimmte (oder entsprechend früher), so ist eine stärkere Unterdrückung zu vernehmen als beim umgekehrten Fall (Exp. 7). Erklärt wird dieser Effekt damit, dass der Impuls, der entlang der Schnecke läuft, nicht in den Bereich tiefer, aber wohl höherer Frequenzen gelangt. Dies ist ein nichtlinearer Effekt, und da ich mich in diesem Vortrag ausschließlich mit der linearen Näherung beschäftigt habe, kann ich nur auf die Antrittsvorlesung von Herrn Dr. Everaers verweisen, die im Anschluss zu hören sein wird. Mit diesem Experiment möchte ich selber meine Vorlesung beenden und danke Ihnen für Ihre Aufmerksamkeit.

## Literatur

- [1] F. Mammano, R. Nobili, “Biophysics of the cochlea: Linear approximation”,  
J. Acoust. Soc. Am. **93** (1993) 3320–3332
- [2] G. Zweig, R. Lipes und J.R. Pierce, “The cochlear compromise”,  
J. Acoust. Soc. Am. **59** (1976) 975–982
- [3] G. von Békésy, “Experiments in Hearing”, McGraw-Hill, New York 1960
- [4] H. Davis, “An active process in cochlear mechanics”, Hearing Res. **9** (1983) 79–90
- [5] W.S. Rhode, “Observations of the vibration of the basilar membrane in squirrel monkeys using the Mössbauer technique”, J. Acoust. Soc. Am. **49** (1971) 1218–1231
- [6] P.M. Sellick, R. Patuzzi und B.M. Johnstone, “Measurement of the basilar membrane motion in the guinea pig using the Mössbauer technique”,  
J. Acoust. Soc. Am. **72** (1982) 131–141

- [7] W.E. Brownell, C.R. Bader, D. Bertrand und Y. de Ribaupierre, “Evoked mechanical responses of isolated cochlear outer hair cells”, *Science* **227** (1985) 194–196
- [8] J.F. Ashmore, “A fast motile response in guinea-pig outer hair cells: the cellular basis of the cochlear amplifier”, *J. Physiol.* **388** (1987) 323–347
- [9] J. Zheng, W. Shen, D.Z. He, K.B. Long, L.D. Madison und P. Dallos, “Prestin is the motor protein of cochlear outer hair cells”, *Nature* **405** (2000) 149–155
- [10] D. Oliver, D.Z. He, N. Klöcker, J. Ludwig, U. Schulte, S. Waldegger, J.P. Ruppertsberg, P. Dallos und B. Fakler, “Intercellular anions as the voltage sensor of prestin, the outer hair cell motor protein”, *Science* **292** (2001) 2340–2343
- [11] M.C. Liberman, J. Gao, D.Z. He, X. Wu, S. Jia und J. Zuo, “Prestin is required for electromotility of the outer hair cell and for the cochlear amplifier”, *Nature* **419** (2002) 300–304
- [12] D.J. Lim, “Functional structure of the organ of Corti: A review”, *Hear. Res.* **22** (1986) 117–146
- [13] H. Davis, “Transmission and transduction in the cochlea”, *Laryngoscope* **68** (1958) 359–382
- [14] A.W. Gummer, B.M. Johnstone und N.J. Armstrong, “Direct measurement of basilar membrane stiffness in the guinea pig”, *J. Acoust. Soc. Am.* **70** (1981) 1298–1309
- [15] E.S. Olson und D.C. Mountain, “*In vivo* measurement of basilar membrane stiffness”, *J. Acoust. Soc. Am.* **89** (1991) 1262–1275

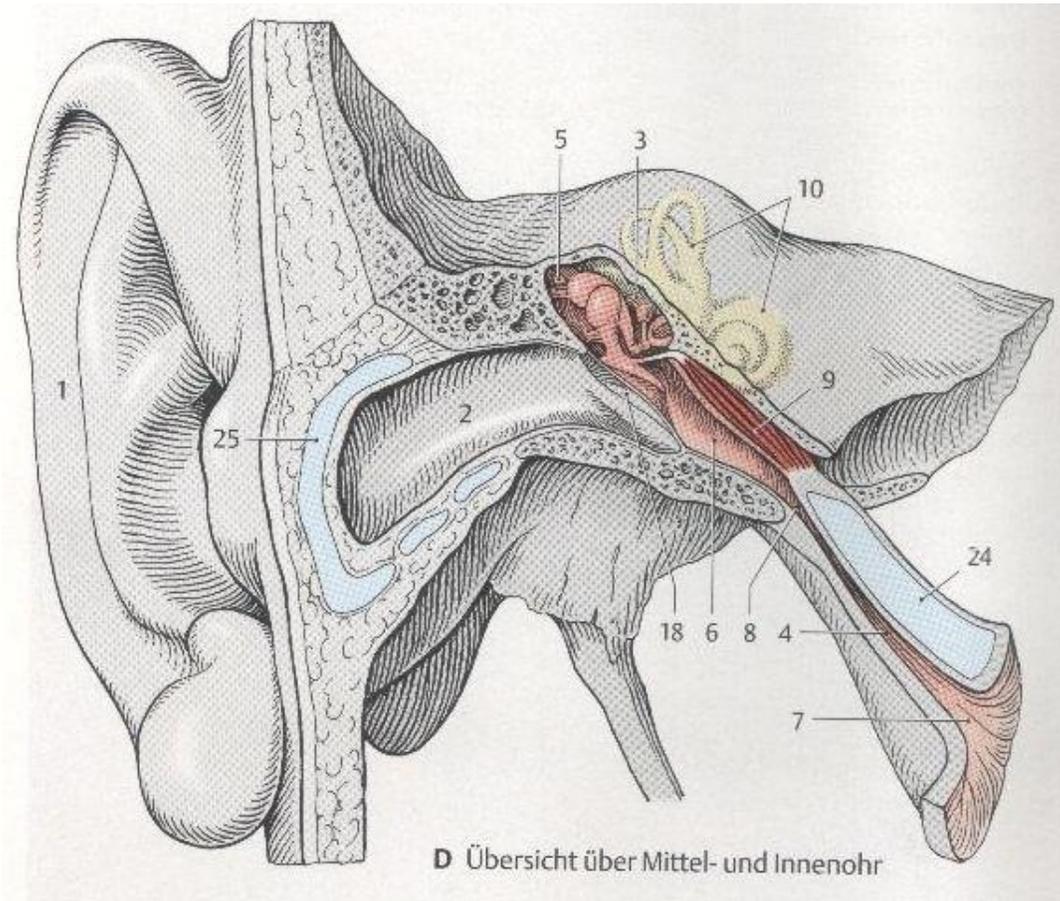


Abbildung 1: Das Ohr in Gesamtansicht

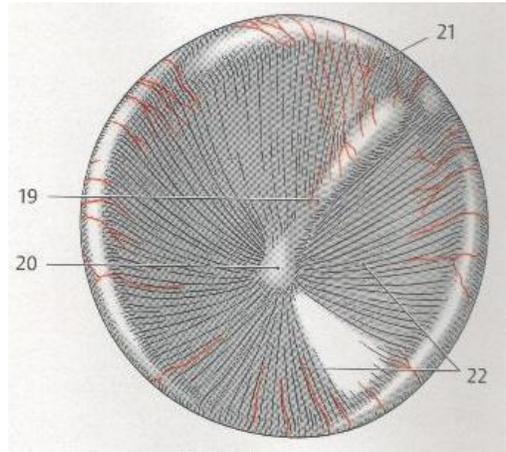


Abbildung 2: Das Trommelfell

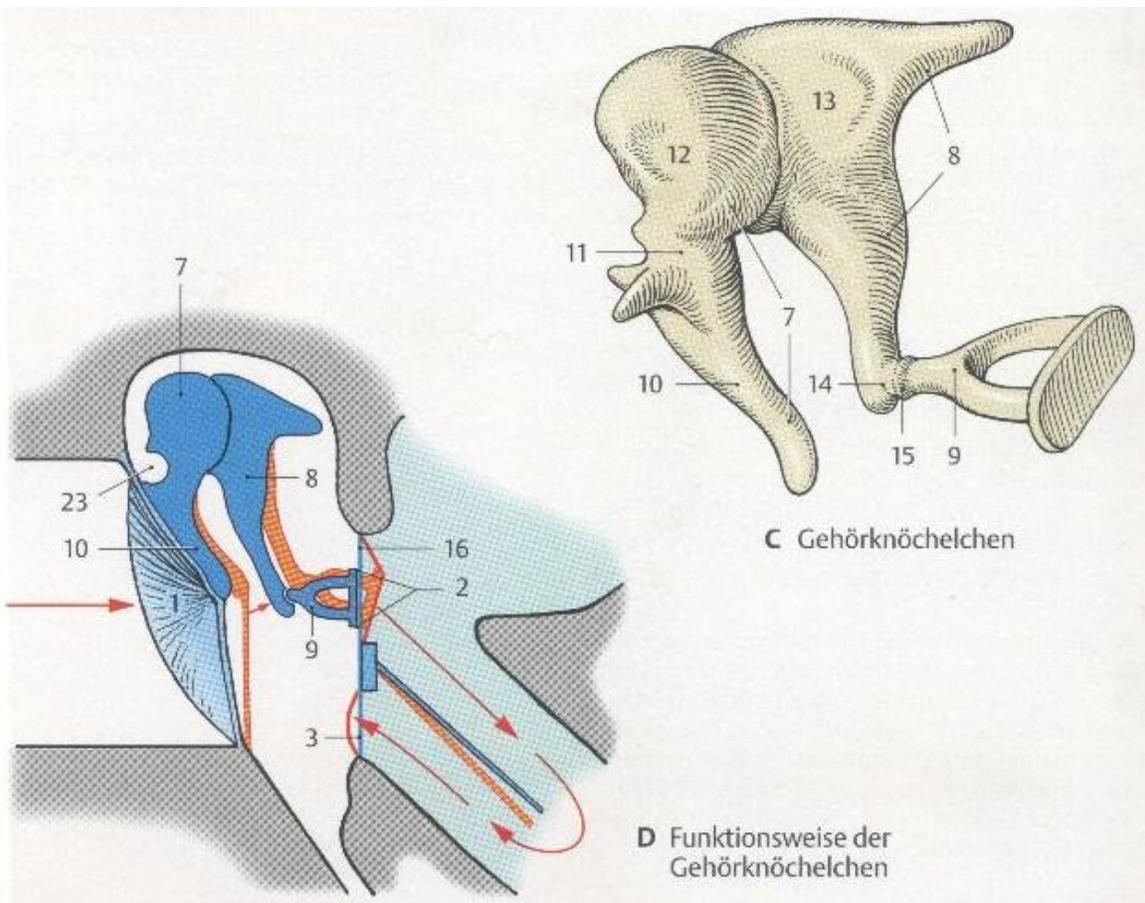


Abbildung 3: Gehörknöchelchen und Funktionsweise

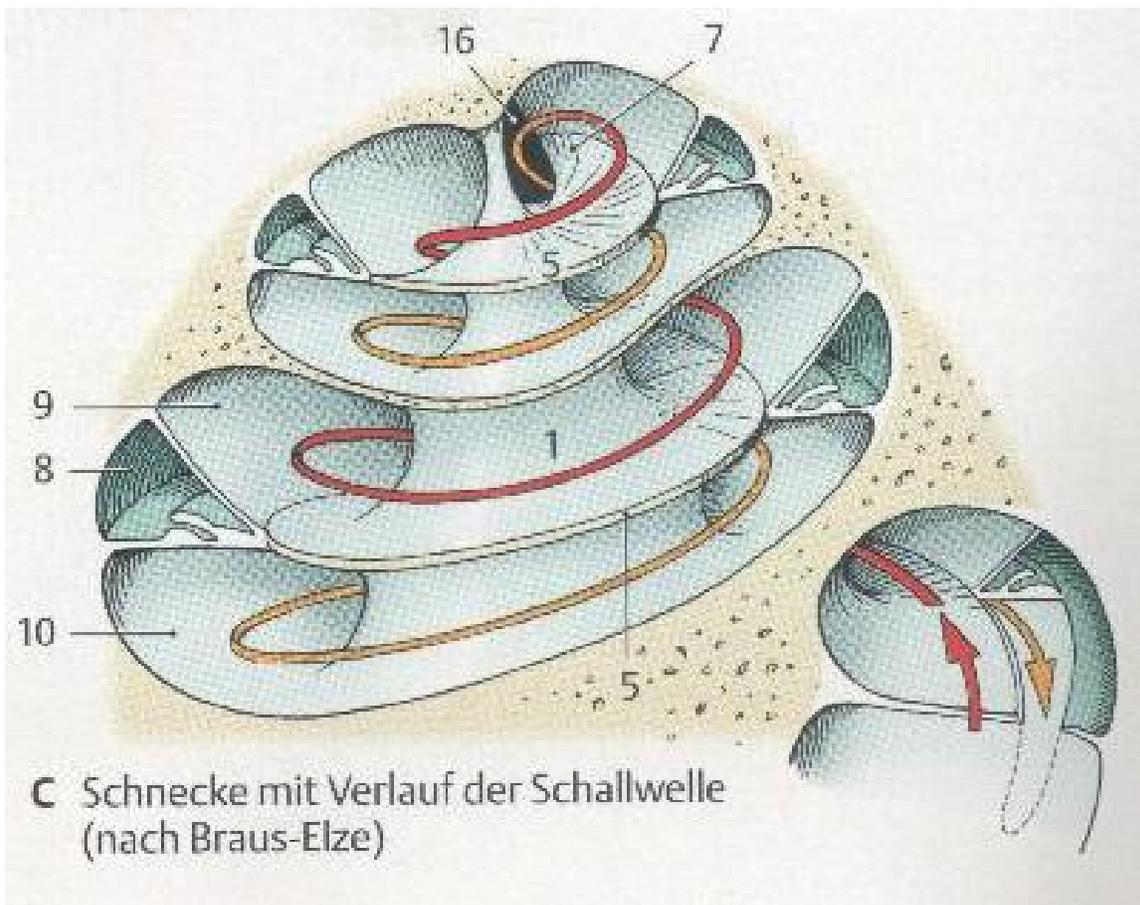


Abbildung 4: Schematischer Aufbau der Schnecke

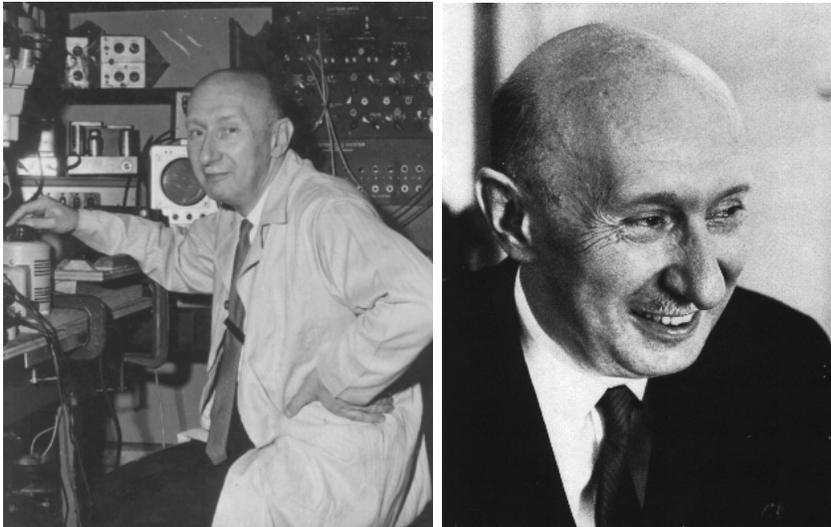
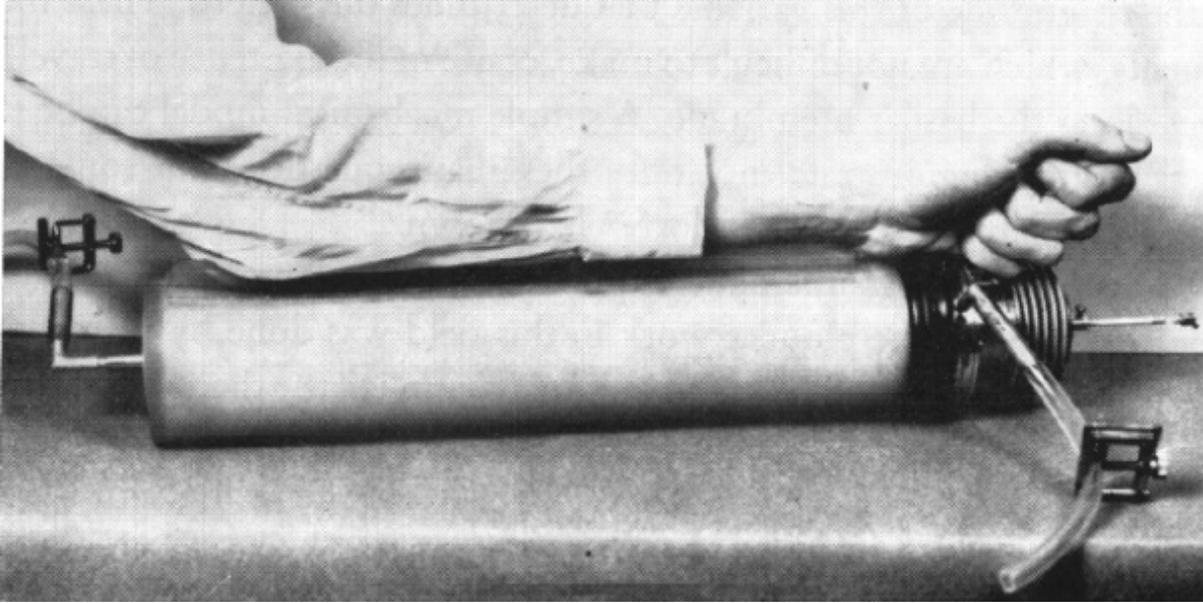


Abbildung 5: von Békésys Versuchsaufbau

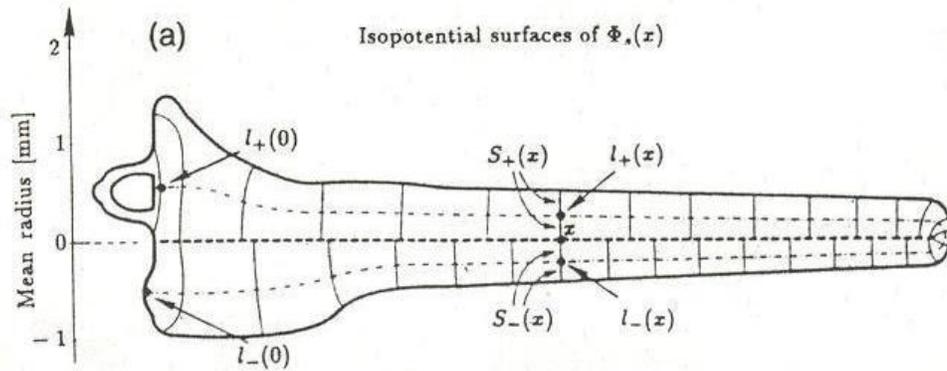


Abbildung 6: Äquipotentiallinien für Bewegung des ovalen Fensters

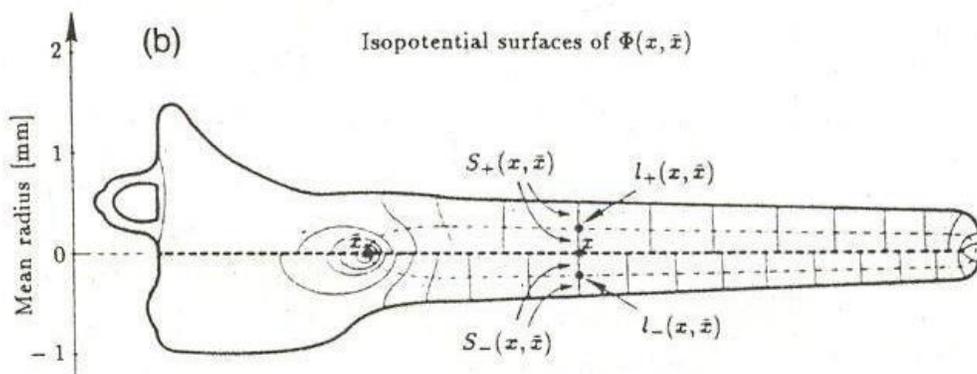


Abbildung 7: Äquipotentiallinien für Bewegung der Membran

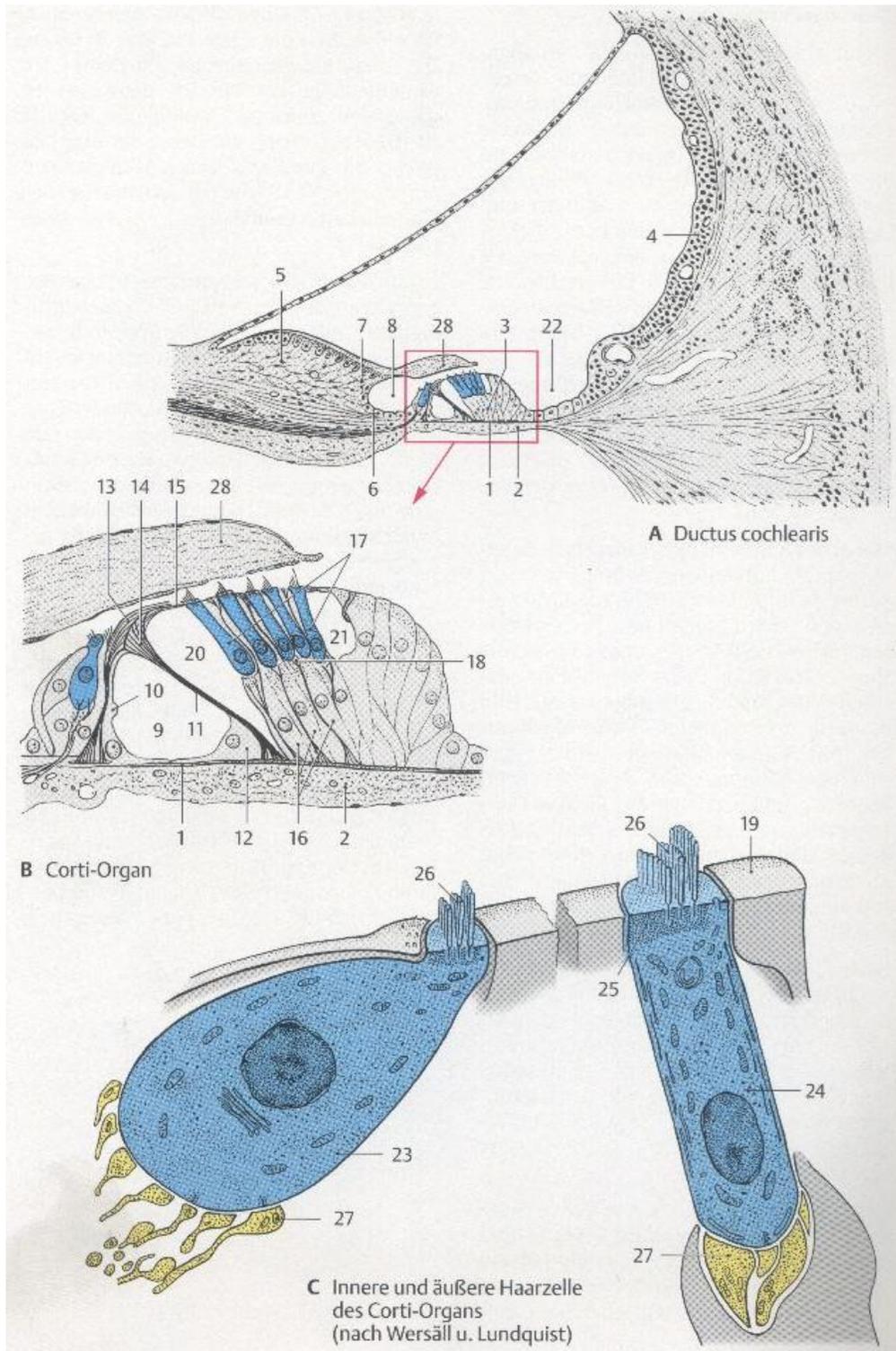


Abbildung 8: Detailansicht des Hörorgans

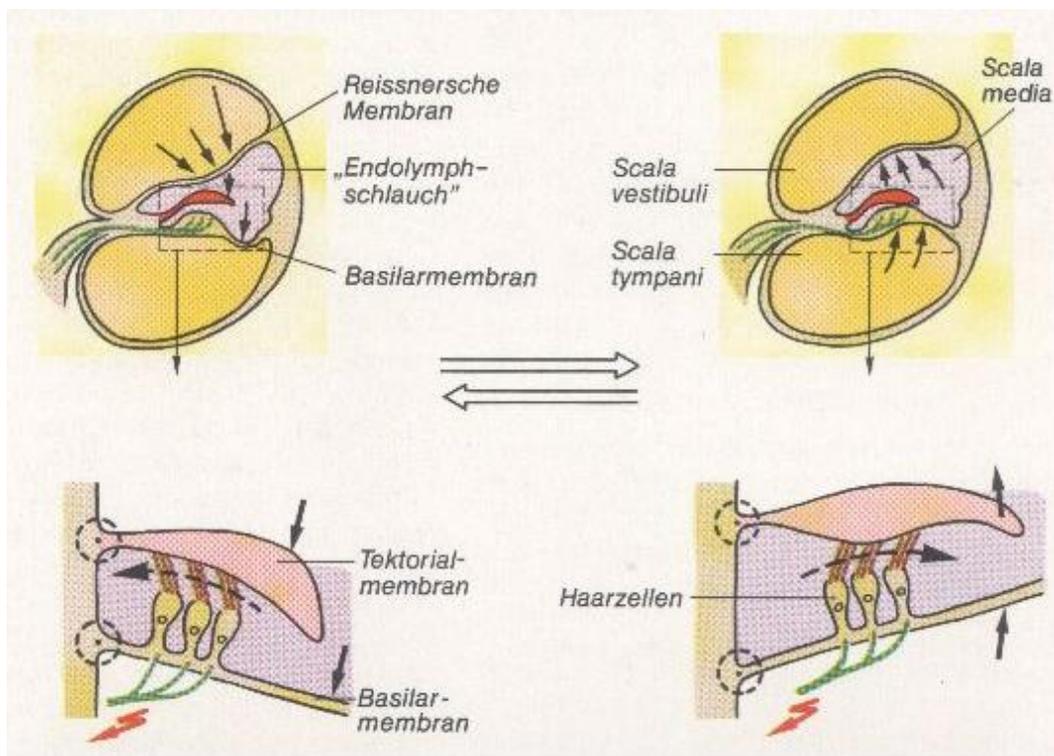


Abbildung 9: Funktionsweise des Hörgans

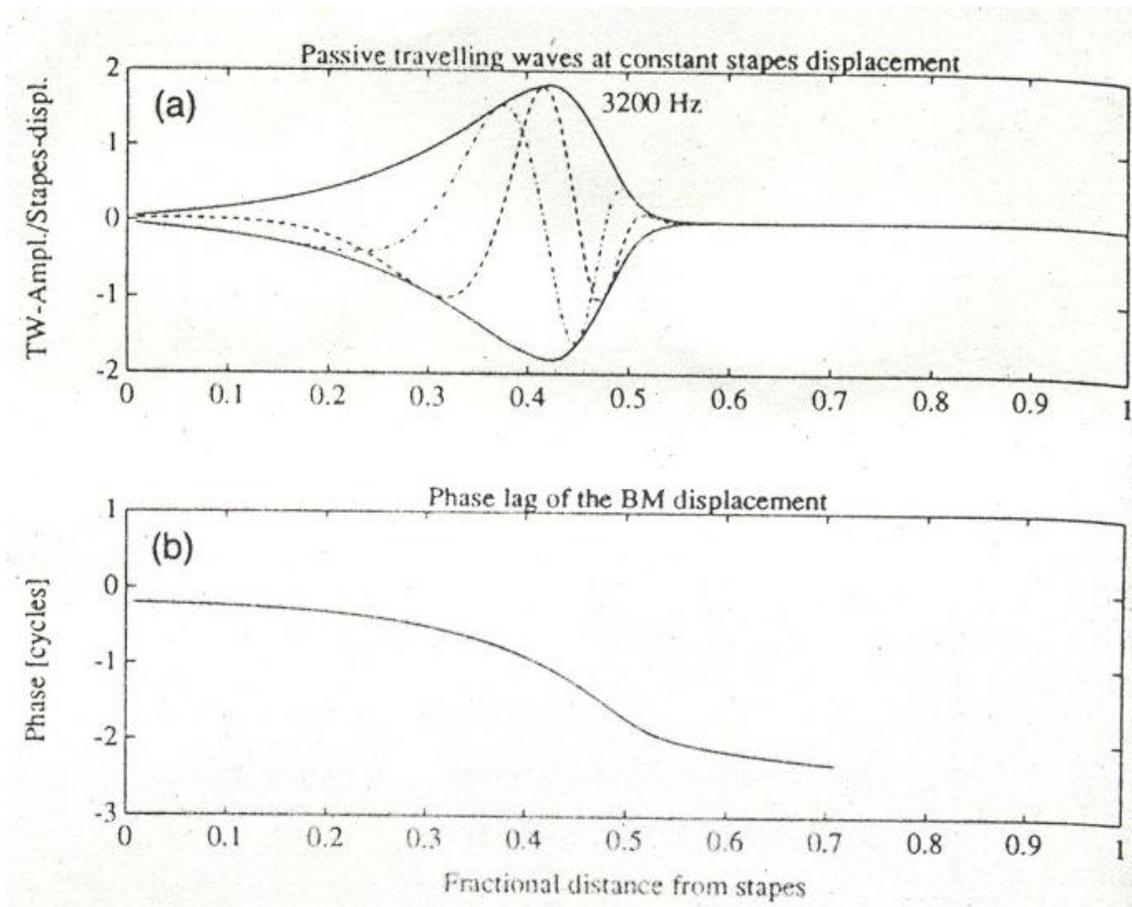


Abbildung 10: Lösung der Integrodifferentialgleichung

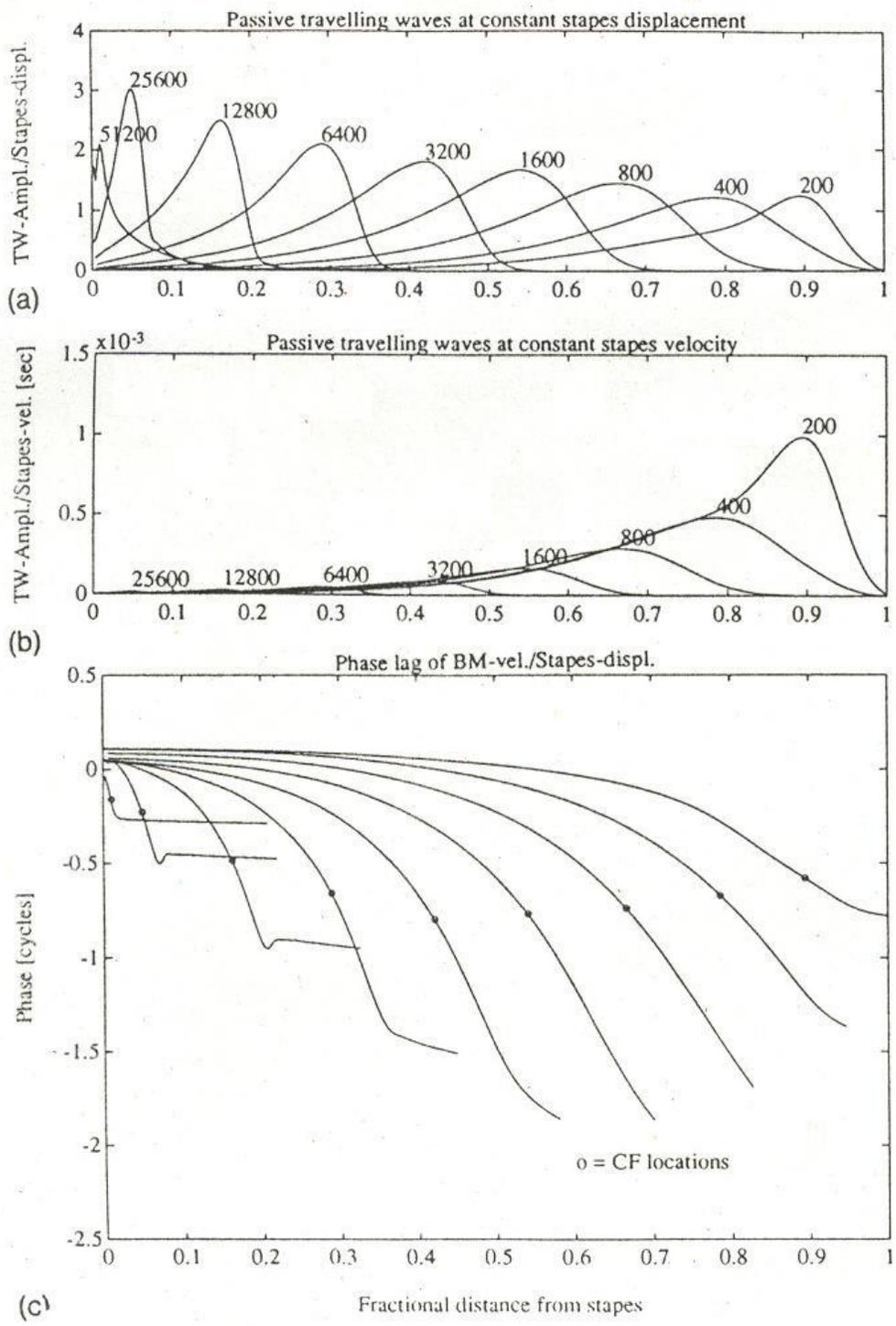


Abbildung 11: Passive Cochlea: Lösungen für verschiedene Frequenzen

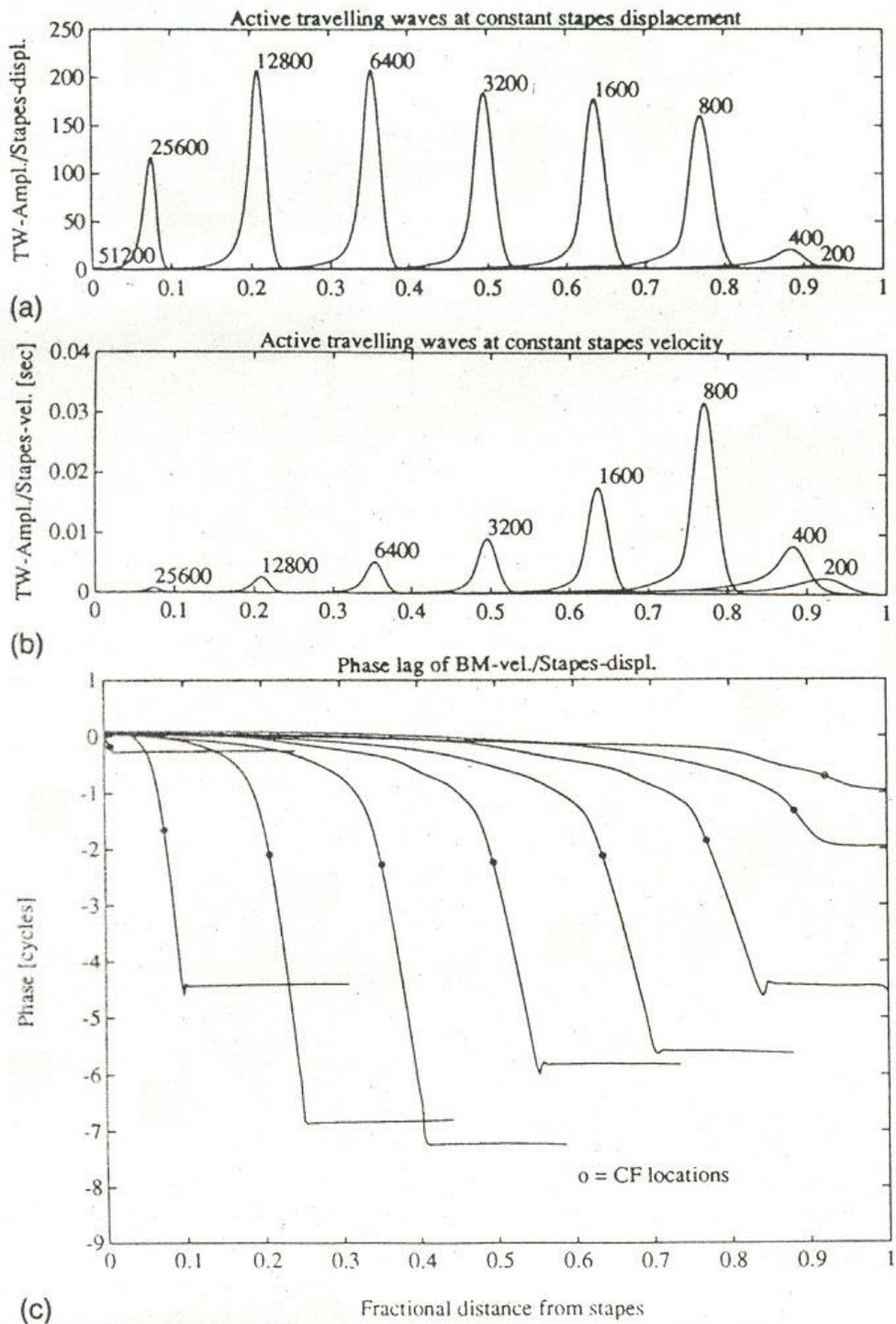


Abbildung 12: Aktive Cochlea: Lösungen für verschiedene Frequenzen