

Das periphere Hörorgan – Funktionsweise und Modellbildung

Herbert Hudde / Bochum

Außenohr

Akustische Modellierung des Gehörgangs

Der Gehörgang bildet eine akustische Leitung. Dadurch kann in bestimmten Frequenzbereichen eine (passive) Schalldruckverstärkung realisiert werden. Nur bei niedrigen Frequenzen (unter 1 kHz) kann der Gehörgang als Volumen angesehen werden, in dem überall fast der gleiche Schalldruck herrscht.

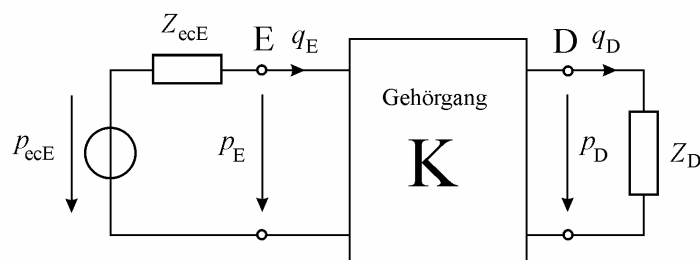


Abb. 1: Grundmodell des Gehörgangs. p_{ecE} : Quellschalldruck des äußeren Schallfelds am Eingang E des Gehörgangs. Z_{ecE} : Innenimpedanz der äußeren Quelle, identisch mit der Abstrahlimpedanz des Gehörgangs aus Ebene E. Z_D : „Trommelfellimpedanz“ in der Ebene D, K : akustische Kettenmatrix des Gehörgangs.

Impedanzen, Übertragungsfunktionen, Resonanzen

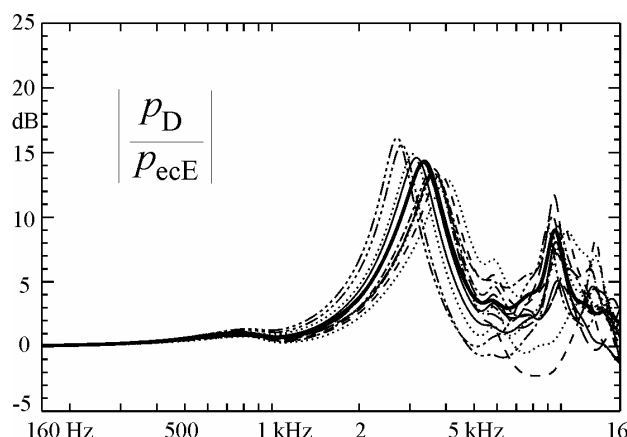


Abb 2: Übertragungsfunktionen verschiedener Gehörgänge von einer äußeren Schallquelle zum Trommelfell. Die Anhebungen entstehen aufgrund des harten Trommelfells bei Frequenzen, bei denen der Gehörgang etwa eine bzw. drei viertel Wellenlängen lang ist.

Die Übertragungsfunktion Quelle bis Trommelfell zeigt Gehörgangsresonanzen:

$$\frac{p_D}{p_{ecE}} = \frac{1}{(1 + Y'_D Z'_{ecE}) \cdot \cos(\beta_0 l_{ec}) + j(Y'_D + Z'_{ecE}) \cdot \sin(\beta_0 l_{ec})}$$

mit $Z'_{ecE} = Z_{ecE} / Z_L$ $Y'_D = 1 / (Z_D / Z_L) = Y_D \cdot Z_L$.

Hauptresonanzen bei: $\cos(\beta_0 l_{ec}) = 0$, $|\sin(\beta_0 l_{ec})| = 1$

Das sind die $\lambda/4$ -Resonanz und (schwächer) die $3\lambda/4$ -Resonanz. Sie treten auf, weil der Gehörgang am Ende ziemlich hart (Trommelfellimpedanz) und am Eingang ziemlich weich (Abstrahlimpedanz) abgeschlossen ist.

Modellierung von Außenohr-Übertragungsfunktionen

Man benötigt allgemeine numerische Verfahren für Schallfeldberechnungen im Außenraum eines Kopfes. Da sich HRTFs auf Beschallung aus dem Fernfeld beziehen, ist die Verwendung von Randelementen (Boundary Element Method, BEM) besonders vorteilhaft.

Zusammenfassung Außenohr

- Funktional gesehen gehören nicht nur die Pinna, sondern der gesamte Kopf und sogar der Rumpf (zumindest die Schultern) zum Außenohr, weil alle genannten Elemente die richtungsabhängige Schalleinkopplung in den Gehörgang beeinflussen.
- Der Gehörgang bietet Schutz vor Verletzungen des Mittelohres.
- Der Gehörgang bildet einen Leitungsresonator, der im für die Sprachkommunikation wichtigen Frequenzbereich zwischen 2 und 5 kHz eine Anhebung des Schalldrucks um bis zu etwa 15 dB bewirkt.
- Die Übertragungsfunktionen des Gehörgangs werden vor allem durch seine Länge, aber auch durch seine gesamte Form individuell beeinflusst.

Mittelohr

Eindimensionale Modellierung

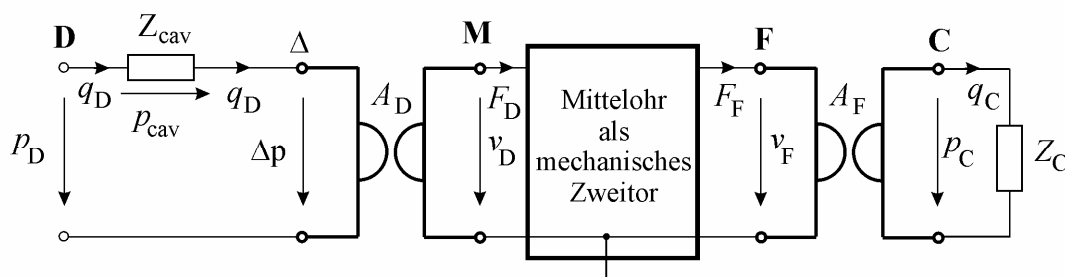


Abb. 3: Einfachste Grundstruktur eines Mittelohrmodells ohne Berücksichtigung von elastischen Elementen und Massen: Mittelohr als Hebelüberträger mit Hebelverhältnis h . Die Impedanz Z_{cav} beschreibt die (geringe) Wirkung der Paukenhöhle. Hingegen bestimmt die akustische Eingangsimpedanz Z_C der Cochlea, auf die die Stapesfußplatte arbeitet, wesentlich die Mittelohrübertragungsfunktionen mit.

Wenn man annimmt, dass das Mittelohres mechanisch durch einen einfachen Hebelüberträger mit dem Hebelverhältnis h charakterisiert werden kann, so ergibt sich aus dem Ersatzschaltbild folgender Zusammenhang zwischen den akustischen Ein- und Ausgangsgrößen (am Trommelfell bzw. hinter der Stapesfußplatte).

$$\begin{pmatrix} p_D \\ q_D \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1/A_D & 0 \\ 0 & A_D \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} 1/h & 0 \\ 0 & h \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} A_F & 0 \\ 0 & 1/A_F \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} p_C \\ q_C \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{A_F}{h \cdot A_D} & 0 \\ 0 & \frac{h \cdot A_D}{A_F} \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} p_C \\ q_C \end{pmatrix}$$

Das gesamte wirksame Übertragungsverhältnis ist danach durch das Flächenverhältnis Trommelfell zu Stapesfußplatte und das Hebelverhältnis gegeben. Da das Hebelverhältnis jedoch nahe bei 1 liegt, wird hauptsächlich das Flächenverhältnis wirksam.

Übertragungsverhalten

Die Annahme, dass das Mittelohr mechanisch ein Hebelübertrager sei, ist viel zu grob, um die tatsächlichen Verhältnisse richtig zu beschreiben. Die elastischen Elemente (Trommelfell, Bänder, Muskeln) und die vor allem durch ihre Massenträgheit wirksamen Ossikel führen dazu, dass die vereinfachte Betrachtung eines Hebelübertragers allenfalls im Bereich der Hauptresonanz des Mittelohres näherungsweise anwendbar ist. Eine realistischere Beschreibung des Mittelohres führt auf folgende Übertragungsfunktionen.

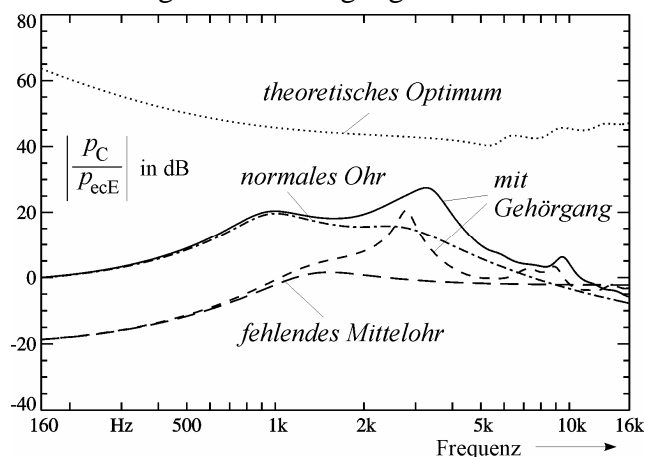


Abb. 4: Schalldruckübertragungsfunktion von einer äußeren Quelle (p_{ecE}) zur Cochlea (p_C) für verschiedene Fälle im Vergleich zu einem theoretischen Optimum, das der (unrealistischen) Annahme entspricht, dass dem äußeren Schallfeld die maximale Leistung entnommen und vollständig in die Cochlea übertragen wird.

Die tatsächlich auftretenden Schwingungen können von den üblichen eindimensionalen Netzwerkmodellen des Mittelohres nicht erfasst werden. Mit verallgemeinerten Netzwerkmodellen oder mit finiten Elementen können realistischere Vorhersagen gemacht werden. Dabei zeigt sich, dass die Ossikel in verschiedenen Frequenzbereichen recht unterschiedlich schwingen. Trotzdem entstehen ähnliche Übertragungsfunktionen wie bei eindimensionalen Modellen.

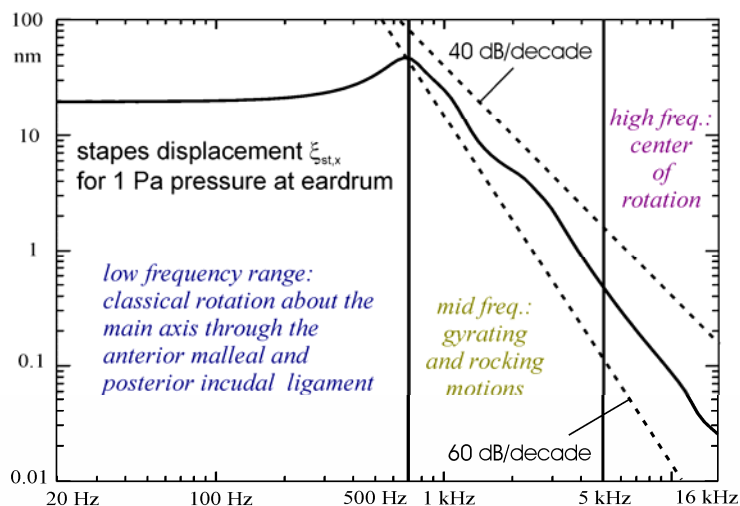


Abb. 5: Stapesauslenkung bei Anregung mit einem Schalldruck von 1 Pa als Funktion der Frequenz. Dieser Frequenzgang wurde mit einem verallgemeinerten Netzwerkmodell berechnet, das räumliche Schwingungen der Ossikel erfasst. Die Schwingungsformen ändern sich stark mit der Frequenz.

Besondere Merkmale und Mechanismen des Mittelohrs

- Existenz einer besonders empfindlichen Vorzugsrichtung.
- Sehr flexibles Incudostapedial-Gelenk.
- Hohe Flexibilität der gesamten Ossikelkette.
- Seitlich aus dem Übertragungsweg vom Manubrium zum ovalen Fenster ausgelagertes Massenzentrum (Malleus-Kopf und Incus-Hauptkörper).
- Konisch eingezogene Form des Trommelfells.
- Überlastschutz im Incudomalleolar-Gelenk.
- Breitbandige Luftschall-Übertragung auch unter ungünstigen Bedingungen.
- Allgemein geringe Parameter-Empfindlichkeit.
- Erhöhte Stoß-Isolation.

Zusammenfassung Mittelohr:

- Das Mittelohr bildet im Bereich seiner Hauptresonanz bei etwa 800-1000 Hz einen Anpassungsübertrager zur Verbesserung der Energieübertragung von der Luft im Gehörgang in die Flüssigkeiten des Innenohres. Das theoretische Optimum wird allerdings um etwa 20 dB verfehlt.
- Das Übertragerverhältnis wird vorwiegend durch das Flächenverhältnis Trommelfell/Stapes-Fußplatte gebildet.
- Bei niedrigen und bei hohen Frequenzen bestimmen allerdings weitgehend die elastischen Elemente (Trommelfell und Bänder) und die Massen (Ossikel) das Übertragungsverhalten. Daher ist die Abweichung vom Optimum dort viel größer (60 dB bei 160 Hz, 50 dB bei 16 kHz).
- In Kombination mit der Druckverstärkung durch den Gehörgang entsteht im Frequenzbereich zwischen 800 Hz und 4 kHz eine gute Annäherung an das Optimum (bis auf etwa 20 dB).
- Das "biomechanische Design" des menschlichen Mittelohrs macht aus der Not eine Tugend: Die mangelnden Möglichkeiten, präzise Lager und Führungen zu realisieren, werden ausgeglichen durch einen ausgeklügelten Einsatz von Flexibilität und Massenverteilung.
- Dadurch werden u. A. eine gute Isolation vor Stößen auf den Kopf und eine insgesamt geringe Parameterempfindlichkeit erzielt.

Innenohr

Gleichgewichtsorgan

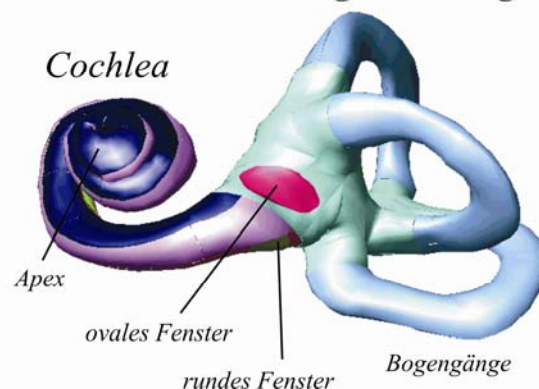


Abb. 6: Das Innenohr besteht aus dem Gleichgewichtsorgan und der Cochlea. Nur die Cochlea ist für das Hören zuständig. Im Inneren der Cochlea befindet sich ein flüssigkeitsgefülltes System mit drei von einander getrennten Kanälen (Scalen).

Das Kanalsystem in der Cochlea windet sich in etwa zweieinhalb Windungen von der Basis bis zum Apex. Für die mechanische Funktionsweise spielt die Reissnersche Membran nur eine untergeordnete Rolle. Daher bilden Scala vestibuli und Scala media zusammen einen oberen Kanal und die Scala tympani allein einen unteren Kanal. Die beiden Kanäle werden getrennt durch die Basilmembran (BM) mit dem darauf befindlichen Corti-Organ. Die mechanische Abstimmung der inhomogenen Basilmembran führen zu einer Wanderwelle entlang dieser Membran von der Basis zum Apex. Die Abstimmung erfolgt im Wesentlichen durch die mechanische Nachgiebigkeit der BM, die von Apex bis zur Basis immer weicher wird. Die Wanderwelle bildet an einer von der Anregungsfrequenz abhängigen Stelle ein Maximum aus. Zu jedem Ort gehört also eine Bestfrequenz. Bei Anregung mit breitbandigen Signalen findet dadurch eine spektrale Aufspaltung in der Weise statt, dass bestimmte Frequenzbereiche bestimmten Abschnitten auf der Basilmembran entsprechen. In diesem Sinne arbeitet die Cochlea als eine Art Fourieranalysator.

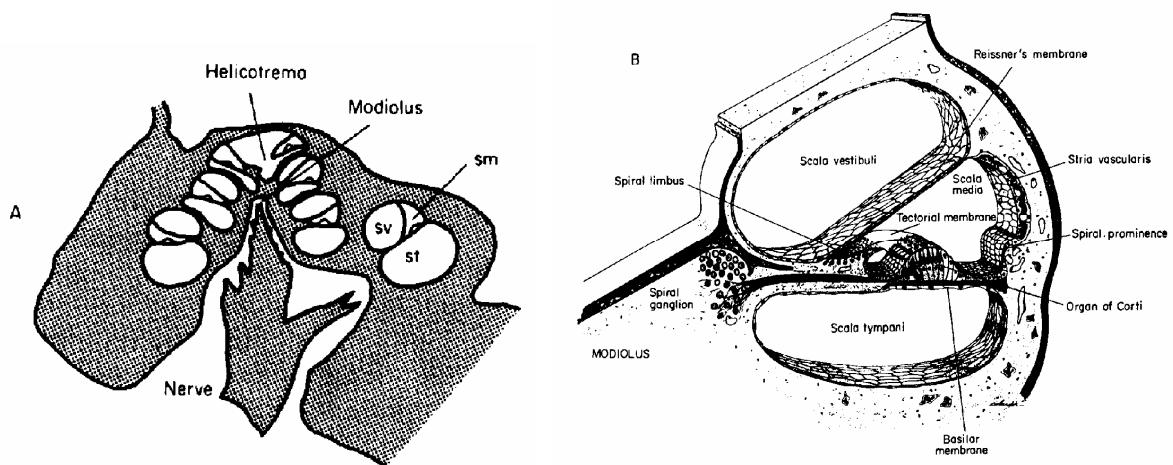


Abb. 7: Querschnitt (A) durch die gesamte Cochlea und (B) durch eine Windung. Im rechten Teilbild erkennt man die Lage der Basilmembran (BM) mit dem darauf liegenden Corti-Organ.

Eindimensionale Modellierung der in das Kanalsystem eingebetteten Basilmembran (passives Modell)

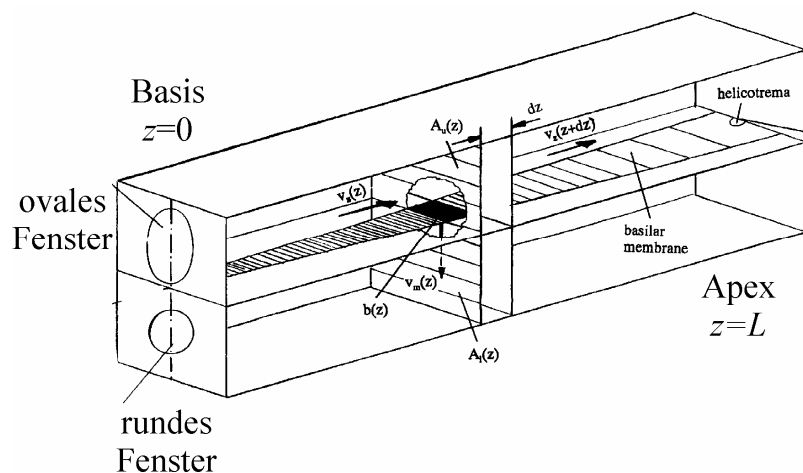


Abb. 8: Boxmodell der zwischen flüssigkeitsgefüllten Räumen eingebetteten abgewickelten Basilmembran.

Setzt man voraus, dass die BM wie folgt durch einen auf die Membranfläche bezogenen Impedanz- $Z''(z)$ beschrieben werden kann

$$p(z) = \Delta p_{BM}(z) = Z''(z) \cdot v_{BM}(z),$$

so findet man folgende Differenzialgleichung

$$\frac{\partial^2 p(\omega, z)}{\partial z^2} + 2j\omega\rho \frac{b}{A} Y''(\omega, z) \cdot p(\omega, z) = 0.$$

Hierin bedeuten $p(\omega, z)$ Schalldruckdifferenz zwischen Ober- und Unterseite der BM bei einer Kreisfrequenz ω und an einem Ort z auf der BM, $Y''(\omega, z)$ flächenbezogener Admittanzbelag der BM (Kehrwert des Impedanzbelags), ρ die Dichte, b die Breite der BM und A die Querschnittsfläche beider Kanäle. Gemäß Frequenz und Ort auf der BM bestimmt entweder der nachgiebigkeitsbestimmte oder der reibungsbestimmte Teil des Admittanzbelags die Differenzialgleichung. Man findet für die beiden Teile sehr große Unterschiede im Verhalten.

Nachgiebigkeitsbestimmter Bereich:

$$\frac{\partial^2 p}{\partial z^2} - 2\rho \frac{b}{A} n_0'' \omega^2 e^{\varepsilon z} p = 0$$

Reibungsbestimmter Bereich:

$$\frac{\partial^2 p}{\partial z^2} + 2j\rho \frac{b}{A} \frac{1}{w''} \omega p = 0$$

Im letzteren Fall ist der auftretende Koeffizient imaginär, im Gegensatz zum reellen Koeffizienten in der oberen Gleichung. Dies führt auf die beiden Lösungsanteile, die dem Anstieg und dem raschen Abfall der folgenden Kurven entsprechen.

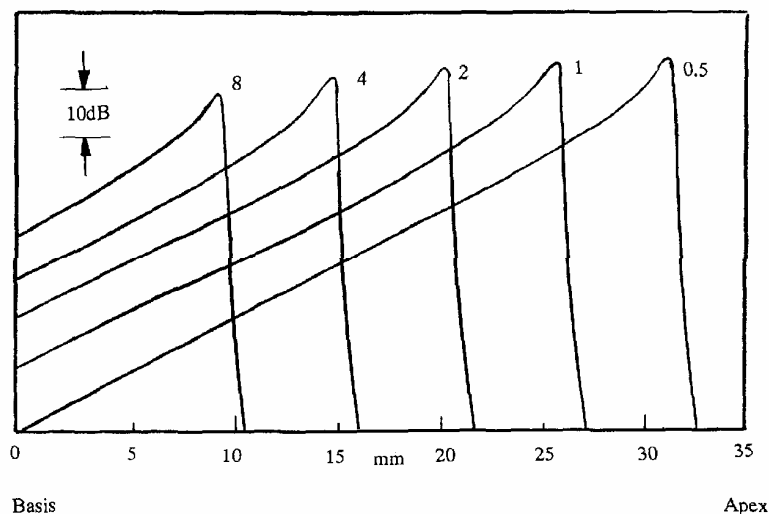


Abb. 9: Örtliche Schnelleverteilung entlang der BM bei Anregung mit sinusförmigen Stapesschnellen. Die als Parameter angegebenen Zahlenwerte sind Frequenzen in kHz.

Im nachgiebigkeitsbestimmten Bereich wächst die Schwingungsamplitude der einlaufenden Wanderwelle an, wobei die Welle abgebremst wird. Gemäß der Differenzialgleichung entsteht am Übergang in den reibungsbestimmten Bereich ein Maximum, danach ein steiler Abfall Richtung Apex. Der charakteristische Ort (maximaler Erregung bei einer gegebenen Frequenz) tritt danach am Übergang vom nachgiebigkeits- zum reibungsbestimmten Bereich auf. Wie man sieht, bilden sich die hohen Frequenzen am Apex und die niedrigeren Frequenzen näher am Apex statt (die niederfrequenteren Wanderwelle dringt tiefer ein). Die ungefähre Lage der Bestfrequenzen geht aus folgender Abbildung hervor.

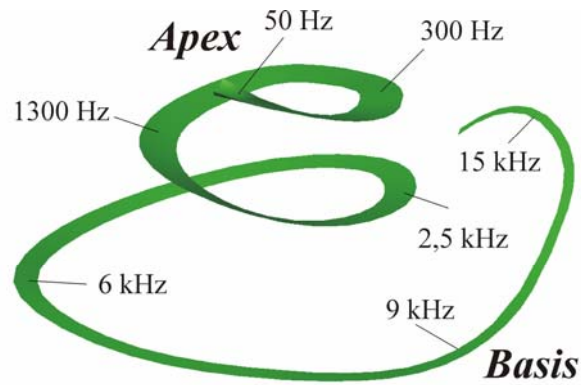


Abb. 4.1-4: Die Basilarmembran nimmt in ihrer Breite von der Basis zum Apex hin zu, obwohl die räumlichen Verhältnisse immer beengter werden. Die Bestfrequenzen (in Hz) entlang der Basilarmembran nehmen wegen der immer größer werdenden Steife entsprechend zu.

Kontinuumsmodell der Basilarmembran

Das eindimensionale Modell ist ein Langwellenmodell: es setzt voraus, dass die Wellenlängen so groß (die Frequenzen so niedrig) sind, dass nur die Schwingungen senkrecht zur Basilarmembran beachtet werden müssen. Berechnungen mit einem Finite-Elemente-Modell der Basilarmembran zeigen jedoch, dass tatsächlich Quermoden auf der Basilarmembran eine wesentliche Rolle spielen, weil dadurch die Basilarmembran effektiv noch nachgiebiger wird. Tatsächlich wird die Lage des charakteristischen Ort nicht durch den Übergang zu einem reibungsbestimmten Bereich, sondern durch den Übergang von eindimensionaler Wellenausbreitung zu Ausbreitung mit Quermoden gebildet wird.

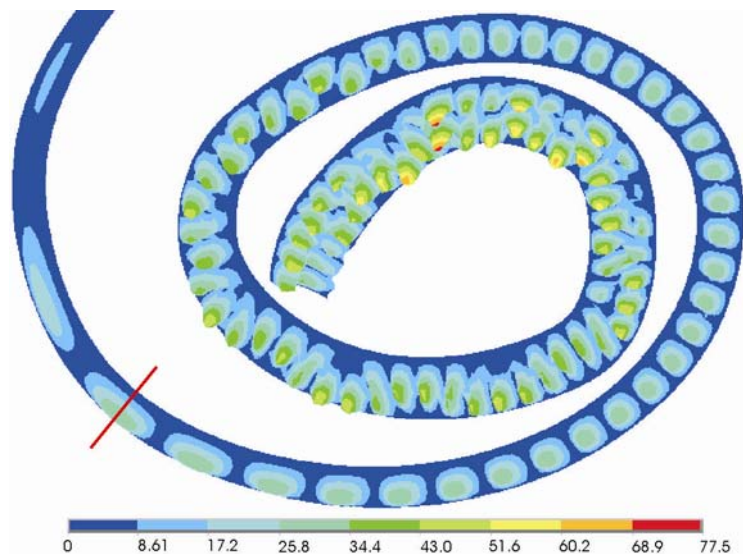


Abb. 10: Betrag der Auslenkung in nm bei Anregung mit 1 Pa im Vestibulum bei 2 kHz

Corti-Organ und aktive Cochlea

Das auf der BM aufliegende Corti-Organ enthält die inneren und die äußeren Haarzellen (IHC, OHC). Der Mensch besitzt ca. 3500 IHCs und mehr als dreimal so viele OHCs (die OHC sind wie in Abb. 11 ersichtlich in Dreierreihen angebracht). Von den 25.000 afferenten Nervenfasern, die Information von der Cochlea in die Hörbahn einspeisen, sind 95% an den IHC angeschlossen. Offensichtlich sind also die IHC die eigentlichen Sensoren in der Cochlea, die die bereits spektral aufgespaltenen Signale in Form von Aktionspotenzialen weiterleiten. Die weitaus größere Zahl der OHCs dient als eine Art Hilfsmotor. Der bis heute nicht genau verstandene Mechanismus führt zu einer Empfindlichkeitssteigerung des Gehörs bei niedrigen Pegeln. Er wird daher auch als cochleärer Verstärker bezeichnet. Gleichzeitig bewirkt er ein deutlich schärferes Tuning. Das bedeutet, dass die in Abb. 11 gezeigten örtlichen Schnelleverteilungen ein noch schärferes Maximum aufweisen. Dies führt zu entsprechend verschärften Frequenzgängen (Tuningkurven), also zu einer Erhöhung der Frequenzauflösung bei niedrigen Pegeln.

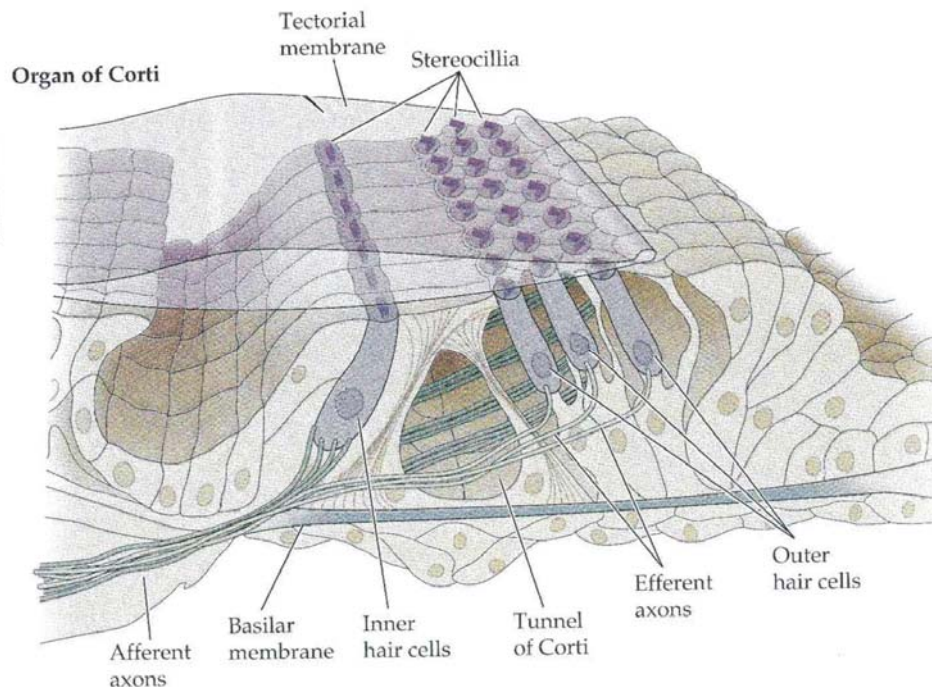


Abb. 11: Corti-Organ mit inneren (IHC) und äußeren (OHC) Haarzellen. Die inneren Haarzellen bilden die eigentlichen Sensoren, obwohl die Anzahl der in Dreierreihen angeordneten äußeren Haarzellen viel größer ist.

Der Hilfsmotor der OHC beruht auf der Fähigkeit dieser Haarzellen, aktiv ihre Länge zu ändern, und zwar gesteuert durch das Rezeptorpotenzial, also die elektrischen Potenzialänderungen im Inneren der Haarzelle. Ohne im Einzelnen zu verstehen, wie dies zu einer Zusatzanregung führt, kann man die gemessenen Eigenschaften des cochleären Verstärkers in etwa durch eine sehr einfache Annahme erfassen. Nach dieser schon 1986 veröffentlichten Idee von Neely & Kim bewirken die Schwingungen der OHC am Ort z der Haarzellen eine additive Zusatzanregung $p_{OHC}(z)$. Anstelle der "passiven" Beziehung

$$p(z) = \Delta p_{BM}(z) = Z''(z) \cdot v_{BM}(z)$$

zwischen Druckdifferenz an der BM und der Schnelle der BM, die durch den Impedanzbelag gegeben war, fordert man nun

$$p(z) + p_{OHC}(z) = Z''(z) \cdot v_{BM}(z)$$

wobei der zusätzlich eingespeiste, die BM also zusätzlich antreibende Druckdifferenz durch

die Schnelle der Stereocilien der OHC gesteuert wird. Wenn dieser zusätzliche Anteil mit der richtigen Phasenlage eingespeist wird, führt dies zu einer Entdämpfung des Impedanzbelags der BM, was die gewünschte Verschärfung der Tuningkurve erklären kann.

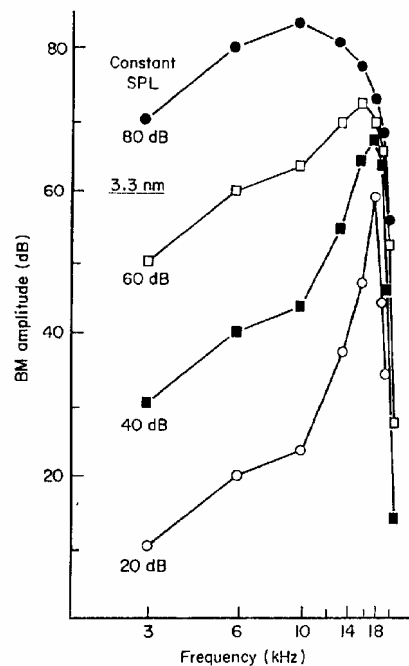


Abb. 12: Verschärfung der Tuningkurven der Cochlea bei niedrigen Anregungspegeln. Dargestellt ist die an einem bestimmten Ort auf der BM gemessene BM-Auslenkung als Funktion der Frequenz. Man beachte, dass sich mit abnehmendem Pegel nicht nur die Tuningschärfe verändert, sondern auch die Frequenz verschiebt, bei der das Maximum auftritt.

Die Wirkung des cochleären Verstärkers ist auf niedrige Pegel begrenzt, weil die aktiven Längenänderungen bereits bei einem Pegel von 40-50 dB über der Hörschwelle in die Sättigung gehen. Bei einer weiteren Steigerung des Pegels wird daher der relative Anteil des cochleären Verstärkers immer geringer. Dies wird durch die folgende Abbildung bestätigt.

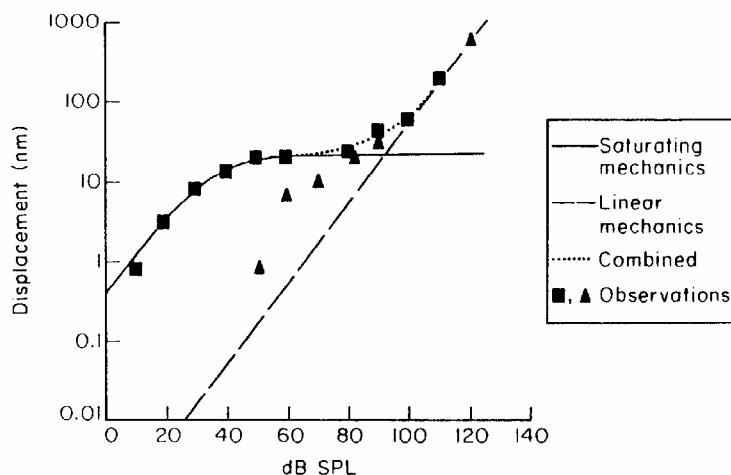


Abb. 13: Auslenkung der Basilarmembran als Funktion des Eingangspegels in der Nähe der jeweiligen Bestfrequenz (Messergebnisse und Interpretation von Johnstone et al. 1986)

Offensichtlich wird durch diese Kennlinie beschrieben, dass die Ausgangsdynamik kleiner

als die Dynamik der eingespeisten Signale ist. Der cochleäre Verstärker liefert also einen wesentlichen Beitrag zur Kompression der Signaldynamik im Verlauf der Signalverarbeitung durch unser Gehör. Die richtige Nachbildung dieser Kompression spielt auch in Modellen, die die auditive Wahrnehmung beschreiben, eine wichtige Rolle.

Zusammenfassung Cochlea

- Die Cochlea realisiert eine spektrale Zerlegung der vom Mittelohr kommenden Signale durch die abgestimmte Basilarmembran (Erhöhung der Elastizität und der Breite entlang des Wegs von der Basis zum Apex).
- Der im Vestibulum erzeugte Schalldruck löst Wanderwellen auf der inhomogenen Basilarmembran aus. Wellen in den Flüssigkeiten spielen dagegen nur eine untergeordnete Rolle, weil die Wellenlängen in den Flüssigkeiten, außer bei den höchsten Audiofrequenzen, viel länger als die Kanäle sind.
- Die Wanderwelle wird auf dem Weg von der Basis zum Apex durch die zunehmende Nachgiebigkeit abgebremst, so dass sich an einem durch die anregende Frequenz bestimmten "charakteristischen Ort" zeitlich aufeinander folgende Wellenzüge überlagern.
- Dadurch entsteht am charakteristischen Ort bei der zugehörigen "Bestfrequenz" eine maximale Antwort auf die Erregung.
- Zu einem Ort auf der Basilarmembran gehört daher ein bestimmtes Filter, das eine "Tuningkurve" mit Maximum bei der Bestfrequenz besitzt.
- Das auf der Basilarmembran aufgesetzte Corti-Organ trägt ca. 3500 innere und etwa 3.5 mal so viele äußere Haarzellen (IHC und OHC), die durch ihren Ort bestimmten Frequenzen zugeordnet sind.
- Die IHC sind Schwingungssensoren, die ihre Signale an das zentrale Hörorgan weiterleiten.
- Die äußeren Haarzellen (OHC) bewirken eine Verstärkung, die auf niedrige Pegel beschränkt ist (cochleärer Verstärker). Sie erhöhen somit die Hörschwelle.
- Die OHC bewirken bei niedrigen Pegeln gleichzeitig eine Verschärfung der Tuningkurven.