Einleitung

Für die Kommunikation und die soziale Entwicklung des Menschen ist das Gehör zweifellos die wichtigste Sinnesmodalität, noch vor dem Sehen. Akustische Signale vermitteln uns einen Eindruck von der uns umgebenden Welt und warnen uns vor Gefahren. Die Leistungsfähigkeit unseres Hörsinns beruht zum großen Teil auf der Fähigkeit, einzelne Schallereignisse zu lokalisieren und von einem Geräuschhintergrund abzutrennen. Dies ist besonders in einer lärmbehafteten Umgebung von Vorteil, in der sich der Mensch auf einen Gesprächspartner konzentrieren („Cocktail-Party-Effekt") und so das Sprachverständnis erheblich verbessern kann (Yost 1994).

Für das tägliche Leben hat also das Hören eine enorme Bedeutung. Trotzdem ist unser Wissen darüber immer noch unzureichend, z.B. im Hinblick auf die Korrektur von Schädigungen oder Verbesserung von Hörgeräten. Vor allem ist – etwa im Vergleich zum visuellen System – noch relativ wenig über zugrundeliegende neuronale Mechanismen des Hörens bekannt. Es ist deshalb nicht verwunderlich, daß grundlegende Fragen zum räumlichen Hören noch offen sind. Wie werden akustische Signale im Gehirn des Menschen ausgewertet? Wie entsteht ein räumlicher Höreindruck? Die bestehenden Lücken zu schließen ist Gegenstand intensiver aktueller Forschung.

Ein Paradebeispiel der Hörforschung ist die Schleiereule (*Tyto alba*) (Taylor 1994), die vor allem als außerordentliches Modellsystem für die neuronalen Mechanismen des Richtungshörens gilt (Konishi 1993), und die als dämmerungs- und nachtaktiver Beutegreifer auf ein hervorragendes Gehör angewiesen ist. Die Lokalisierung von Beutetieren hat die Eule so perfektioniert, daß sie imstande ist, in völliger Dunkelheit – allein aufgrund akustischer Anhaltspunkte – bis zu 30 Mäuse pro Nacht zu erjagen (Bunn 1982). Die erreichte Genauigkeit der Winkelauflösung bei der Richtungsortung liegt bei etwa ein bis zwei Grad.

Die Spezialisierung der Eule auf den Hörsinn äußert sich hauptsächlich in einer starken Vergrößerung der neuronalen Kerngebiete, in denen akustische Information verarbeitet wird. Der Aufbau der Hörbahn ist bei allen Vögeln sehr ähnlich. Es bestehen außerdem starke Gemeinsamkeiten mit der Hörbahn von Säugetieren. Sowohl bei der Eule als auch beim Mensch existiert eine hochspezialisierte neuronale Bahn, in der Unterschiede in den Ankunftzeiten der Schallsignale zwischen beiden Ohren ausgewertet werden. Damit kann die horizontale Position einer Schallquelle bestimmt werden. Die dabei von der Eule erreichte zeitliche Auflösung im Mikrosekundenbereich ist jedoch einzigartig und übertrifft die aller anderen, bisher untersuchten Tierarten. Allgemeingültige Verarbeitungsprinzipien treten hier ganz besonders deutlich zutage.

In der vorliegenden theoretischen Arbeit wird ein biologienahes Modell der ersten Stufen des Hörsystems der Schleiereule entwickelt. Auf der Grundlage experimenteller Daten wird die im Verhalten beobachtete Leistung bei der horizontalen Schallortung erklärt. Mit Hilfe mathematischer Analysen werden detaillierte Vorhersagen über die Organisation und Funktion einzelner neuronaler Komponenten bei der horizontalen Schallortung getroffen und in Computersimulationen studiert. Weiterhin wird ein Entwicklungsmodell für extrem genaue *zeitliche rezeptive Felder* vorgeschlagen. Die bei der Eule vorgefundenen Prinzipien der Informationsverarbeitung und neuronalen Kodierung lassen sich auf das Hörsystem des Menschen und viele andere Bereiche des Gehirns übertragen. Als Beitrag zum besseren Verständnis wesentlicher neuronaler Mechanismen werden im einzelnen folgende Themenbereiche behandelt:

Nach einer Zusammenfassung der Grundlagen der Schallortung (Kap. 1) und einem Überblick über das zur Schallortung notwendige neuronale Substrat bei der Schleiereule (Kap. 2) wird anhand eines Modells feuernder Neuronen (Kap. 3) die Übertragung von zeitlicher Information in den ersten Verarbeitungsstufen der Hörbahn untersucht. Die Analyse des Modells zeigt, daß eine zeitliche Präzision von neuronalen Aktionspotentialen im Bereich von einigen zehn Mikrosekunden realisiert werden kann – und dies obwohl die relevanten neuronalen Zeitkonstanten mindestens um eine Größenordnung über der so erreichten Genauigkeit liegen (Kap. 4). Verantwortlich dafür sind neben extrem schnellen Neuronen vor allem eine raffinierte neuronale Kodierung. Akustische Reize werden in Form von phasengekoppelten Spikes zwischen den Kerngebieten zeitcodierender auditorischer Neuronen übertragen. Durch eine Reskalierung der vorliegenden Zeitkonstanten lassen sich auch Vorhersagen über die Genauigkeit der Signalverarbeitung in anderen neuronalen Systemen treffen.

Bei der Übertragung von zeitlicher Information durch phasengekoppelte Aktionspotentiale in der Hörbahn ist, neben schnellen Neuronen, auch eine sehr feine – auf einige zehn Mikrosekunden genaue – Abstimmung der Vielzahl von parallel zueinander verlaufenden, axonalen Verbindungen der Kerngebiete Voraussetzung. Die absoluten Laufzeiten der Signale liegen dabei im Bereich von Millisekunden. Schon sehr kleine Unterschiede in den axonalen Verzögerungszeiten würden zeitliche Information über die Ankunftszeit des Schalls am Ohr zerstören. Wie ist also „Zeit“ dennoch so genau übertragbar? Die erforderliche individuelle Anpassung der axonalen Verbindungsstruktur bei der Eule wird mit Hilfe eines adaptiven, strukturbildenden Prozesses erklärt (Kap. 5). Dieser wird in einem Entwicklungsmodell in Form eines *Hebbschen Lernmechanismus* implementiert, der aus einer anfänglich großen Zahl von Verbindungen wenige geeignete selektiert und damit extrem feine *zeitliche rezeptive Felder* hervorbringt. Die dafür postulierte Hebbsche Lernregel ist sensitiv auf zeitliche Korrelationen zwischen ein- und auslaufenden Aktionspotentialen. Dies bedeutet eine wesentliche Erweiterung der gängigen Hebbschen Lernregel, die nur auf Korrelation zwischen mittleren Feuerraten basiert. Die verallgemeinerte Form ist fundamentaler Bestandteil eines Konzepts zeitlicher Kodierung nicht nur in der Hörbahn der Eule, sondern auch in vielen anderen Teilen von Gehirnen verschiedenster Lebewesen.

Die aus dem Verhalten der Eule abgeleitete Mikrosekundengenauigkeit bei der Schallortung kann jedoch auf neuronaler Ebene nicht direkt gemessen werden. Die Präzision einzelner Aktionspotentiale ist um mindestens eine Größenordnung schlechter und liegt im Bereich von einigen zehn Mikrosekunden. Auch die Analyse eines Modells unter realistischen Randbedingungen zeigt, daß die Zeitcodierung an unüberwindbare Grenzen stößt. Wie kann die Eule dennoch eine derart feine Schallortung vornehmen, die weit über die Genauigkeit einzelner Aktionspotentiale hinausgeht? Der Schlüssel zur Lösung des Problems ist die Erkenntnis, daß die relevante Information in einer verteilten Repräsentation, d.h. in einer Population von Neuronen enthalten ist (Kap. 6). Um diese verteilte Repräsentation nutzen zu können, ist aber ein Wechsel von einer Zeit- zu einer Ratencodierung nötig. Diese Aufgabe erfüllen Neuronen im *Nucleus laminaris* der Schleiereule, an denen Aktionspotentiale von beiden Ohren erstmals zusammentreffen. Diese Nervenzellen agieren als *Koinzidenzdetektoren*, die interaurale Zeitdifferenzen zwischen Schallsignalen an beiden Ohren in ein charakteristisches, räumliches Aktivitätsmuster umwandeln. Dieses Muster kann von weiteren Stufen in der Hörbahn ausgelesen und weiterverarbeitet werden. Nach dieser Umwandlung sind nicht mehr die Zeitpunkte einzelner Spikes relevant, sondern nur noch mittlere Feuerraten. Koinzidenzdetektion scheint ein allgemeines Prinzip neuronaler Informationsverarbeitung zu sein, welches beispielsweise auch beim Auslesen cortikaler Oszillationen zum Einsatz kommen könnte.