Kapitel 1

Grundlagen

Eine Schallquelle nur aufgrund akustischer Hinweise zu orten, stellt bei Mensch und Tier gleichermaßen eine Herausforderung für das Hörsystem dar. Die Strategien, die dabei zum Einsatz kommen, unterscheiden sich grundsätzlich von denen im visuellen System. Dort wird von Objekten emittiertes Licht zunächst mit Hilfe der Augenoptik auf die Netzhaut projiziert. Die Topographie dieses Abbilds der Umwelt bleibt auch bei der weiteren Verarbeitung im zentralen Nervensystem erhalten. Dies ist Voraussetzung für die Lokalisierung mittels des Sehsystems. Hingegen wird akustische Richtungsinformation nicht direkt auf dem Sinnesepithel der Cochlea (Schnecke) abgebildet. Im Hörsystem muß die Position einer Schallquelle erst berechnet werden. Dabei macht sich das Hörsystem zunutze, daß der Schall auf dem Weg von der Quelle bis zum Trommelfell modifiziert wird. Diese Filterung ist abhängig von der Position der Schallquelle relativ zum Hörer. Die resultierenden Veränderungen enthalten Anhaltspunkte für die Position der Schallquelle im Raum. Weitere Rückschlüsse sind durch den Gebrauch von zwei Ohren möglich. Interaurale Zeit- und Intensitätsunterschiede können ausgewertet werden. Letztendlich erlauben diese Informationen, ähnlich wie im visuellen System, ein Objekt des Hörraums topographisch im Gehirn darzustellen.

Bevor am Beispiel der Schleiereule in Kapitel 2 auf die zur Schallortung nötige neuronale Verarbeitung eingegangen wird, werden zunächst einige Grundlagen diskutiert. Zuerst werden die im Schallsignal vorhandenen Anhaltspunkte für den Ort einer Schallquelle charakterisiert und mögliche Strategien zu deren Auswertung aufgezeigt (Kap. 1.1). Danach werden für das weitere Verständnis unerläßliche neurobiologische Grundlagen gelegt (Kap. 1.2) und schließlich das Prinzip der horizontalen Schallortung bei der Schleiereule, das Modell von Jeffress, vorgestellt (Kap. 1.3).

1.1 Strategien zur Richtungsortung

Das akustische Eingangssignal des Gehörs ist der zeitabhängige Schalldruck am Trommelfell. Diese Membran am Ende des äußeren Gehörganges wird in mechanische Schwingungen versetzt, die über Gehörknöchelchen an die *Cochlea* weitergegeben werden. Dort findet die Umsetzung der mechanischen Schwingungen in neuronale Signale statt, die über den Hörnerv ins Gehirn eingespeist werden.

Das Schallsignal am Trommelfell hängt nicht nur von der Schallquelle ab, sondern auch von der relativen Lage von Kopf und Schallquelle zueinander. Zum einen nimmt die Intensität und damit die empfundene Lautstärke mit dem Abstand ab, zum anderen wird die Klangfarbe durch die relative Lage von Ohr und Quelle beeinflußt. In ein Schallsignal wird also Information über den Ort der Quelle „hineincodiert“ (Blauert 1974), die Mensch und Tier zur Schallortung verwenden kann.

Verursacht wird die Veränderung im Schallsignal durch Abschattung, Reflexion und Beugung durch Kopf und Körper sowie durch Streuung und Beugung an den Ohrmuscheln und nicht zuletzt auch durch Resonanzen im System Ohrmuschel-Ohrkanal-Trommelfell. *Beugung* ist die Abweichung von der geradlinigen Wellenausbreitung durch ein Hindernis und hat zur Folge, daß ein Teil der Wellenenergie in den sogenannten Schattenbereich gelangt. Die Verminderung der Schallenergie hinter einer Barriere wird auch als *Abschattung* bezeichnet. Beugung ermöglicht erst das Hören hinter Hindernissen. *Streuung* nennt man die Ablenkung der Schallwellen durch relativ kleine Hindernisse, z.B. Haare. *Resonanzen* entstehen durch mehrfache Reflexionen und konstruktive bzw. destruktive Überlagerung der entstandenen Teilwellen. Durch die genannten Effekte erfolgt bei der Übertragung zum Trommelfell eine frequenzspezifische Lautstärke-/Pegeländerung und Phasenverschiebung (d.h. Laufzeitverschiebung), die als *lineare* Verzerrung des ursprünglich von der Quelle emittierten Schalls betrachtet werden kann.

Aufgrund der richtungsabhängigen linearen Verzerrung ist es möglich, bereits mit einem Ohr eine *monaurale* Bestimmung des Orts einer Schallquelle vorzunehmen. Allerdings ist dazu Vorwissen über den von der Quelle emittierten Schall notwendig. Ist das Spektrum hinreichend bekannt oder können plausible Annahmen gemacht werden, so kann durch Vergleich der Lautstärken der Frequenzanteile auf die Richtung, d.h. Elevation (Höhenwinkel) und Azimut (Seitenwinkel) (siehe Abb. 1.1) geschlossen werden. Falls die Intensität der Quelle bekannt ist, kann die Entfernung aus der Schallintensität am Trommelfell geschätzt werden.

Zur Lokalisierung ist kein Vorwissen über die Quelle notwendig, falls *beide* Ohren *binaural* eingesetzt werden. Binaurales Hören bedeutet, daß Unterschiede in den Ohrsignalen – interaurale Pegel- und Zeitunterschiede – ausgewertet werden. Dies bietet einen entscheidenden Vorteil bei der Ortung „unbekannter“ Quellen.

Psychophysikalische Experimente zur binauralen Schallortung reichen bis zu Lord

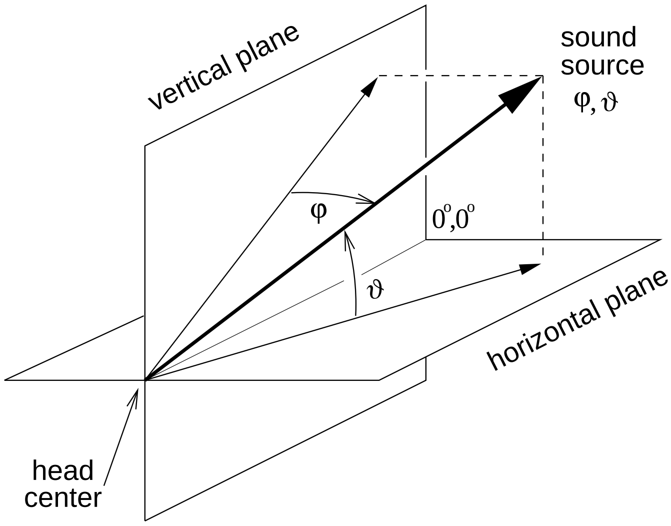

Abbildung 1.1: Zur Richtungsortung einer Schallquelle müssen Azimut φ und Elevation ϑ bestimmt werden. Der Azimut ist definiert als der Winkel zwischen der vertikalen Ebene, dem Zentrum des Kopfes des „Hörers“ und der Schallquelle (Winkel in horizontaler Richtung). Die Elevation ist definiert als der Winkel zwischen der horizontalen Ebene, dem Zentrum des Kopfes und der Schallquelle (Winkel in vertikaler Richtung). Der Ursprung $(0°, 0°)$ liegt direkt vor dem Kopf.

Rayleigh (1907) zurück. Er wies auf die Tatsache hin, daß der Weg des Schalls einer seitlich liegenden Schallquelle zum entfernter liegenden Ohr durch den Kopf unterbrochen wird und dies eine Abschattung zur Folge hat. Unterschiedliche Schallpegel an beiden Ohren, die zur Ortung herangezogen werden können, sind die Folge. Der Grad der Abschattung hängt von der Wellenlänge des Schalls im Verhältnis zur Größe des Kopfes ab. Für hohe Frequenzen im Bereich einiger Kilohertz führt Abschattung zu deutlich hörbaren Intensitätsunterschieden. Bei Frequenzen unterhalb von etwa 1 kHz übersteigt die Wellenlänge den Durchmesser des Kopfes – der Abschattungseffekt ist gering. Unterhalb von etwa 250 Hz ist kein Pegelunterschied mehr wahrnehmbar, falls die Schallquelle sehr weit vom Kopf entfernt liegt, so daß Schallwellen in der Umgebung des Kopfes in guter Näherung als ebene Wellen betrachtet werden können.

Erstaunlicherweise ist aber die Lokalisierung von Schall, der ausschließlich niederfrequente Frequenzanteile besitzt, vom Menschen leicht durchführbar; zumindest kann eindeutig entschieden werden, von welcher Seite der Schall kommt. Rayleigh kam zu dem Schluß, daß zur Lokalisierung nicht nur interaurale Pegelunterschiede sondern auch interaurale *Zeitdifferenzen* verwendet werden. Aus Untersuchungen mit reinen Tönen einer Frequenz folgerte er sogar, daß *Phasendifferenzen* zwischen beiden Ohren diskriminierbar sind. Um seine Hypothese zu bestätigen stimulierte er beide Ohren mit je einer Stimmgabel mit leicht unterschiedlichen Frequenzen, z.B. 256 und 256.25 Hz. Die leichte Verstimmung führte zu einer sich stetig ändernden Phasendifferenz, die sich im Eindruck einer scheinbar von einer zur anderen Kopfseite hin- und herwandernden Schallquelle äußerte. Schon allein die Tatsache, daß die Länge des Zyklus der Schwebung (hier 0.25 Hz, d.h. eine Periode von 4 Sekunden) wahrgenommen werden kann, weist auf die Hörbarkeit von Phasendifferenzen hin. Eine direkte Interferenz des Schalls der Stimmgabeln auf dem Luftweg um den Kopf herum wurde dabei verhindert. Sie kann dann vernachlässigt werden, wenn die Stimmgabeln dicht an die Ohrmuscheln gehalten werden. Man kann diese somit als akustisch gut isoliert voneinander betrachten.

Aus Experimenten mit verschiedenen Frequenzen fand Rayleigh (1907), daß die Phasensensitivität beim Mensch mit wachsender Frequenz abnimmt und oberhalb von etwa 770 Hz verschwindet. Mit verfeinerter Technik konnten später Licklider et al. (1950) sowie Zwislocki und Feldman (1956) Phasensensitivität sogar bei 1000–1300 Hz nachweisen. Der Mensch kann also interaurale Phasenunterschiede nur bei tiefen Frequenzen zur Schallortung heranziehen. Bei hohen Frequenzen können von den interauralen Anhaltspunkten nur noch Intensitätsunterschiede benutzt werden. Aber auch monaurales Hören trägt beim Menschen zur Präzision der Ortung bei. Durch Kombination aller Methoden, kann in Vorwärtsrichtung eine Winkelgenauigkeit von maximal 2° erreicht werden. (Ein Winkel von 2° entspricht dabei etwa dem Durchmesser eines 1 Pf-Stücks in etwa einem halben Meter Entfernung.) Insbesondere zur Azimutbestimmung tragen sowohl monaurale als auch interaurale Intensitätsunterschiede sowie interaurale Phasen- bzw. Zeitunterschiede bei (Überblick in Middlebrooks und Green 1991)

Die Schleiereule (*Tyto alba*), im folgenden meist als Eule bezeichnet, verwendet zur Messung des Azimut fast ausschließlich interaurale Phasendifferenzen. Der Beweis dafür wurde mit Hilfe von Verhaltensexperimenten mit Ohrhörern durch Moiseff und Konishi (1981) sowie Moiseff (1989a) erbracht. Wird der Eule ein für sie interessantes Geräusch oder ein Ton präsentiert, der ein Ohr relativ zum anderen etwas verzögert erreicht, wendet sie ihren Kopf in die Richtung der vermeintlichen Schallquelle. Obwohl sie hauptsächlich Phaseninformation zur Azimutbestimmung benutzt, wurde in Freifeldexperimenten eine Ortungsgenauigkeit $\Delta\varphi = 1$–$2°$ (Knudsen et al. 1979) gemessen. Erklärbar ist dies zum Teil durch die enorme Phasensensitivität des Eulengehörs bis hinauf zu Frequenzen von etwa 9 kHz (Sullivan und Konishi 1984), was außerordentlich und unerreicht von allen anderen untersuchten Tierarten ist (Überblick in Köppl 1997c).

Der Unterschied in der azimutalen Genauigkeit von etwa $\Delta\varphi = 2°$ beim Mensch und 1–2° bei der Eule scheint auf den ersten Blick unerheblich zu sein. Die Leistung des Gehörs der Eule läßt sich aber erst dann entsprechend würdigen, wenn von der Winkelauflösung auf die nötige zeitliche Auflösung geschlossen wird (siehe auch Abb. 1.2). Die interaurale Laufzeitdifferenz (engl. interaural time difference, ITD) des Schalls von einer (idealerweise sehr weit entfernten) Quelle zu beiden Ohren ergibt sich aus dem Kopfdurchmesser d, der Schallgeschwindigkeit $c \approx 331\,\mathrm{m/s}$ und dem Azimutwinkel φ in erster Näherung zu

$$\mathrm{ITD} = \frac{d}{2c}\,[\varphi + \sin\varphi] \quad . \tag{1.1}$$

Für kleine Winkel φ, bei denen die Winkelauflösung der Eule am besten ist, kann dies sehr gut durch $\mathrm{ITD} = d\,\varphi/c$ angenähert werden. Herleiten läßt sich

Gleichung (1.1) unter der Annahme, daß die Ohren Punkte auf gegenüberliegenden Seiten einer harten Kugel sind (vgl. auch Abb. 1.2). Experimentell bestätigt wurde der Zusammenhang zwischen der ITD und φ von Kuhn (1987) für Frequenzen überhalb von 2 kHz. Für tiefere Frequenzen, wenn also die Wellenlänge des Schalls den Durchmesser des Kopfes übersteigt, ergeben sich Abweichungen von Gleichung (1.1). Diese Abweichungen sind jedoch hier nicht von Bedeutung, da der relevante Frequenzbereich zur Schallortung bei der Eule erst bei etwa 2 kHz beginnt (Payne 1971).

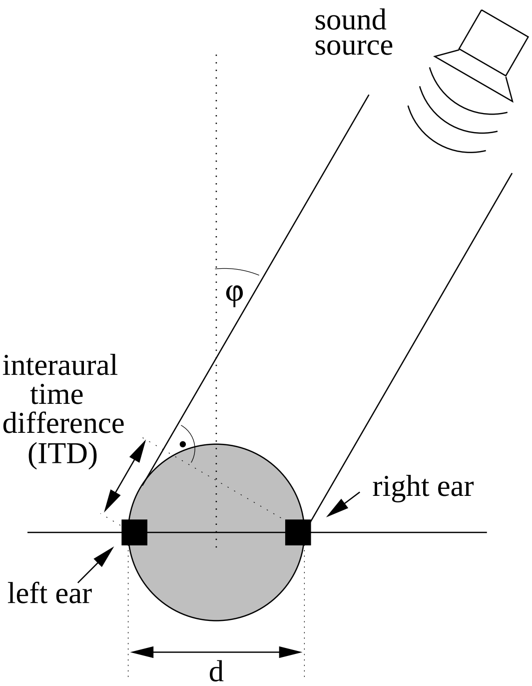

Abbildung 1.2: Der Schall von einer seitlich des Kopfes liegenden Schallquelle erreicht das linke und rechte Ohr mit relativer zeitlicher Verzögerung. Diese interaurale Zeitdifferenz (engl. interaural time difference, ITD) wird vom Azimutwinkel φ, dem Durchmesser des Kopfes d und der Schallgeschwindigkeit bestimmt. Die ITD setzt sich dabei aus zwei Beiträgen zusammen. Der Term proportional zu φ auf der rechten Seite von Gleichung (1.1) entspricht in der Skizze dem Stück des Kreisbogens oberhalb des linken Ohrs. Daran schließt sich ein lineares Stück bis zur gepunkteten Linie an, das als Term proportional zu $\sin\varphi$ in Gleichung (1.1) eingeht.

Ändert man den Winkel φ der Schallquelle um einen kleinen Betrag $\Delta\varphi$, so ändert sich entsprechend die ITD um ΔITD. Den Zusammenhang von zeitlicher Auflösung ΔITD und Winkelauflösung $\Delta\varphi$ erhält man formal durch Differenzieren von (1.1) nach φ. In der Näherung für kleine Winkel φ ergibt sich

$$\Delta\mathrm{ITD} = \frac{d}{c}\,\Delta\varphi \ .$$

Bei gleicher Winkelgenauigkeit $\Delta\varphi$ müssen Tiere mit kleinerem Kopf eine höhere zeitliche Auflösung ΔITD besitzen. Für die Eule findet man mit $d = 4.5\,\mathrm{cm}$ und $\Delta\varphi = 1 - 2°$ eine notwendige zeitliche Auflösung von $\Delta\mathrm{ITD} = 2.4 - 4.8\,\mu\mathrm{s}$ (Mikrosekunden!). Beim Menschen ergibt sich $\Delta\mathrm{ITD} = 16\,\mu\mathrm{s}$ für $d = 15\,\mathrm{cm}$ und $\Delta\varphi = 2°$. Eine derart hohe Genauigkeit im Mikrosekundenbereich – bei der Eule sogar unterhalb von etwa $5\,\mu$s – ist vor allem deshalb erstaunlich, weil diese Leistung von Nervenzellen im Gehirn vollbracht wird, denen üblicherweise höchstens eine Präzision im Millisekunden-Bereich zugestanden wird. Wie die

Mikrosekundenauflösung dennoch erreichbar ist, und welcher „Tricks“ sich dabei das Nervensystem bedient, ist Gegenstand dieser Arbeit. Zunächst jedoch soll der Überblick über die Strategie der Eule bei der Schallokalisierung vervollständigt werden.

Neben interauralen Zeitdifferenzen zur *horizontalen* Lokalisierung benutzt die Eule zur *vertikalen* Lokalisierung interaurale Intensitätsunterschiede. Letztere werden also von der Eule hauptsächlich für die Bestimmung des Höhenwinkels benutzt (Konishi 1973, Olsen et al. 1989, Moiseff 1989b). Bemerkenswert in diesem Zusammenhang ist eine asymmetrische Orientierung der Außenohren (Payne 1971, Norberg 1978). Das rechte Ohr ist leicht aufwärts gerichtet, das linke leicht abwärts. Aufgrund dieser vertikalen Asymmetrie variiert der interaurale Intensitätsunterschied (obendrein frequenzabhängig) stärker als Funktion der Elevation als des Azimuts. Ohne diese Asymmetrie würde Schall aus Richtungen, die gleiche interaurale Zeitdifferenzen aufweisen, auch zu identischen Intensitätsunterschieden führen. Diese Richtungen wären somit nicht unterscheidbar. Dennoch weiterhin vorhandene Mehrdeutigkeiten (vorne/hinten, unten/oben) können durch eine kleine Drehung des Kopfes und erneute Lokalisierung beseitigt werden.

Wie die Eule den *Abstand* einer Schallquelle bestimmt, um etwa beim Beuteanflug rechtzeitig ihre Krallen in Position zu bringen (z.B. Payne 1971), ist bis heute nicht geklärt.

Die Eule bestimmt also die Richtung einer Schallquelle aus interauralen Zeit- und Intensitätsunterschieden, die eine vollständige Repräsentation der Richtung der Schallquelle erlauben. Aus dem Laufzeitunterschied wird im wesentlichen der *Azimut* und aus dem Intensitätsunterschied hauptsächlich die *Elevation* geschätzt. Diese Aufspaltung findet ihr neuronales Korrelat in anatomisch getrennten „Bahnen“ im Gehirn der Eule. Die beiden Teilaspekte des Stimulus werden von unterschiedlichen Gruppen von Nervenzellen verarbeitet.

Die Aufspaltung in *getrennte neuronale Bahnen* ist keineswegs eine Besonderheit des auditorischen Systems der Eule. Die Hörsysteme vieler Vögel, Reptilien und Säugetiere – und auch das des Menschen – sind sehr ähnlich, zumindest in den hier zu betrachtenden ersten Stufen. Bei vielen Spezies wird Zeit- und Intensitätsinformation separat verarbeitet. Die meisten Tiere benutzen interaurale Phasendifferenzen zur Schallokalisation (Fay 1988, Heffner und Heffner 1992). Die Besonderheit des Hörsystems der Eule besteht darin, daß es durch seine hohe Leistungsfähigkeit aus allen anderen herausragt. Vor allem die hohe Zeitauflösung von 5 μs und die enorme Phasensensitivität bis zu 9 kHz sind unerreicht. Generelle Verarbeitungsprinzipien treten deshalb besonders deutlich zutage.

Im folgenden wird darum nur noch auf das „Paradebeispiel Schleiereule“ Bezug genommen. Das Hauptgewicht der vorliegenden Arbeit liegt zudem ganz auf der Analyse der Informationsverarbeitung in der besonders ausgeprägten Zeitbahn. Die im Mittelpunkt stehende Frage dabei ist: Welche Prozesse sind notwendig, um die erwähnte 5 μs-Genauigkeit zu erreichen? Das zentrale Modell dazu wird in Kap. 1.3 vorgestellt. Zum eingehenden Verständnis sind jedoch einige neurobiologische Grundlagen unerläßlich. Deshalb wird zunächst die im weiteren immer wieder verwendete neurobiologische Fachterminologie kurz erläutert.

1.2 Neurobiologische Grundbegriffe

Gehirne sind aus Nervenzellen, sogenannten *Neuronen*, aufgebaut, die aus einem Zellkörper, dem *Soma*, und zumeist mehreren Fortsätzen bestehen (siehe Abb. 1.3). Die Fortsätze lassen sich in ein *Axon* und Ausstülpungen des Zellkörpers, die *Dendriten*, einteilen. Diese können sich von Zelltyp zu Zelltyp stark unterscheiden. Das Axon verzweigt sich in der Regel in der Nähe seines Zielgebiets und endet an *Synapsen*, den Kontaktstellen zu anderen Zellen. Die Zielzellen können andere Neuronen oder Muskel- bzw. Drüsenzellen sein. Neuronen

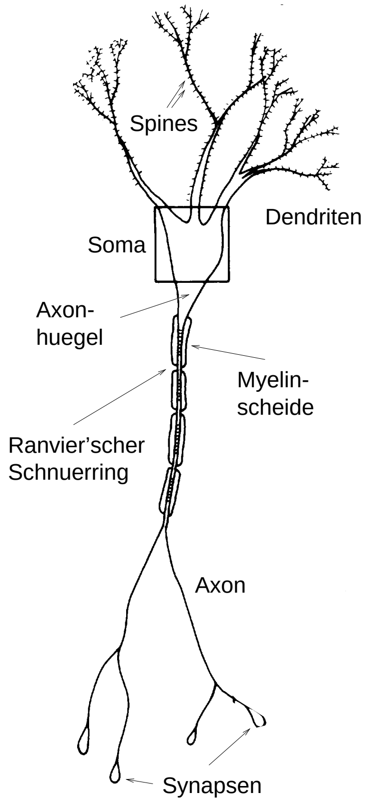

Abbildung 1.3: Hauptbestandteile einer Nervenzelle. Den Zellkörper (Soma) verläßt am Axonhügel ein Axon, das sich verzweigt und an mehreren Synapsen endet. Das Axon ist von einer Myelinscheide umhüllt, die elektrisch isolierend wirkt und die Fortleitungsgeschwindigkeit der Spikes erhöht. Die Myelinscheide wird von sogenannten Ranvierschen Schnürringen unterbrochen. Dendriten bilden oft eine baumartige Struktur und sind zumeist mit dornartigen Fortsätzen (engl. spines) bedeckt. An den Spines enden Axone von anderen Zellen (aus Thompson 1994).

erhalten Input über den Dendritenbaum, verarbeiten diesen in letzterem sowie im Soma und übertragen ihren Output über das Axon an andere Zellen. Dazu werden Spannungspulse, auch *Aktionspotentiale* oder *Spikes* genannt, ausgehend vom Ansatz des Axon am Soma, dem *Axonhügel*, über das Axon bis zu den Synapsen weitergeleitet. Dort wird das elektrische Signal mit einer typischen zeitlichen Dauer von 1 ms in der Regel in ein chemisches Signal umgewandelt. Botenstoffe, sogenannte *Neurotransmitter*, werden in einen etwa zwanzig Nanometer breiten synaptischen Spalt ausgeschüttet, der die *prä-* und *postsynaptische* Zelle trennt. Nachdem Transmittermoleküle über den synaptischen Spalt diffundiert sind, gelangen diese zu *Rezeptoren* an der Oberfläche der postsynaptischen, dendritischen Membran, an die sie sich vorübergehend anheften. Hierdurch wird die Erregung der postsynaptischen Zelle gesteuert. Man unterscheidet erregende (*exzitatorische*) und hemmende (*inhibitorische*) Wirkung eines Neurotransmitters, die die Aktivität der Zielzelle hebt oder senkt. Über den Dendritenbaum wird Information gesammelt und, wieder elektrisch, an das Soma weitergeleitet. Je nach Aktivierungsgrad sendet das Zielneuron seinerseits über das Axon einen oder mehrere Spikes an weitere Zellen.

Grundlage der elektrischen Übertragung ist eine Spannungsdifferenz zwischen Zellinnerem und Äußerem, die im Ruhezustand typischerweise $-70\,\mathrm{mV}$ beträgt. Die Spannung wird durch einen Konzentrationsunterschied bestimmter Ionensorten (Na^+, Cl^-, K^+, Ca^{2+} und anorganischen Anionen) hervorgerufen, der durch aktiven Ionentransport über die ansonsten semipermeable Zellmembran hinweg aufrecht erhalten wird. Die Aktivierung von Rezeptoren an der Zellmembran, z.B. über Neurotransmitter, öffnet selektiv jeweils spezifische Ionenkanäle in der Membran. Durch ein- oder ausströmende Ionen wird der Abschnitt des Dendritenbaums in der Nähe des Rezeptors entweder über den Ruhewert der Spannung hinaus in positive Richtung *depolarisiert* (Exzitation) oder noch negativer und damit *hyperpolarisiert* (Inhibition). Die Potentialänderungen beider Vorzeichen breiten sich hauptsächlich *passiv* entlang des Dendritenbaums gemäß der sogenannten Kabelgleichung aus (Rall 1977). Die vorübergehend am Soma spürbare Wirkung der Aktivität einer Synapse wird *postsynaptisches Potential* genannt. Man unterscheidet je nach Vorzeichen der Spannungsänderung *exzitatorische* postsynaptische Potentiale (EPSPs) und *inhibitorische* postsynaptische Potentiale (IPSPs). Durch Aktivierung mehrerer Synapsen können sich die Beiträge von EPSPs und IPSPs am Soma überlagern. Übersteigt die resultierende Spannung am Axonhügel einen Wert von etwa $-50\,\mathrm{mV}$, dann wird ein Spike ausgelöst. Nach dem Überschreiten diese Schwelle steigt die Membranspannung innerhalb von ca. 1 ms auf ein Maximum von etwa 30 mV an, und fällt danach ebenso schnell wieder ab, meist sogar unter das Ruhepotential. Dieser kurze Spannungspuls breitet sich, ohne seine Form zu ändern, entlang des Axons (Hodgkin und Huxley 1952) und auch zurück in den Dendritenbaum (Stuart et al. 1997) *aktiv* aus. Man spricht in diesem Zusammenhang auch vom „Feuern“ eines Neurons.

Für einen umfassenderen Überblick über die Grundlagen der Neurobiologie wird auf die hervorragenden Darstellungen von Nicholls et al. (1992), Thompson (1994) oder Kandel et al. (1995) verwiesen. Bevor in Kapitel 2 Details der Hörbahn der Eule besprochen werden, wird nun zunächst auf das prinzipielle Schema der neuronalen Verarbeitung bei der azimutalen Schallokalisation eingegangen.

1.3 Das Modell von Jeffress

Bereits 1948 machte Jeffress einen Vorschlag, wie kleine interauraler Zeitunterschiede mit Hilfe neuronaler Elemente aufgelöst und codiert werden könnten. Er postulierte dazu Axone, die gezielt als Verzögerungsstrecken für Aktionspotentiale wirken, und Neuronen, die als Koinzidenzdetektoren fungieren, d.h. nur dann feuern, wenn genügend Aktionspotentiale in einem kurzen Zeitintervall eintreffen.

Im vom Ohr wegführenden Hörnerv werden durch ein Schallsignal Spikes ausgelöst, die zeitlich präzise an die Wellenform des Stimulus gekoppelt sind. Diese werden entlang von Axonen, die als Verzögerungsleitungen wirken, über eine weitere Zwischenstation, dem *Nucleus magnocellularis*, zu Koinzidenzdetektorneuronen geleitet. Diese befinden sich in einem Kerngebiet, das heute als *Nucleus laminaris* (NL) bekannt ist. Dort konvergiert Input von beiden Ohren. Wird eine vorliegende interaurale Zeitdifferenz (ITD) durch Verzögerungszeiten von links und rechts gerade so kompensiert, daß Spikes einen Koinzidenzdetektor „gleichzeitig" erreichen, resultiert eine hohe Aktivität, das Neuron feuert in kurzen zeitlichen Abständen. Dadurch signalisiert das Neuron eine spezifische ITD. Im Gegensatz dazu ist die Aktivität niedriger, wenn Spikes nicht gleichzeitig am Koinzidenzdetektor ankommen, wenn also eine nicht optimale ITD vorliegt oder die ITD nicht durch entsprechende axonale Verzögerungsstrecken kompensiert wird (siehe auch Abb. 1.4).

Um den Bereich der auftretenden ITDs abdecken zu können, müssen laut Jeffress mehrere Koinzidenzdetektoren vorhanden sein, die jeweils auf unterschiedliche ITDs ansprechen. Jede ITD führt somit zu einem charakteristischen räumlichen Aktivitätsmuster einer Population von Neuronen. Jeffress spricht von einer Ortscodierung (place code) der azimutalen Position der Schallquelle. Eine derartige Ortscodierung kann sehr effizient weiterverarbeitet werden (siehe Kap. 6).

Im Schema von Jeffress sind die Koinzidenzdetektoren systematisch angeordnet (siehe auch Abb. 1.4). Benachbarte Elemente sind sensitiv auf ähnliche ITDs. Es liegt damit ein topographisches Abbild des Azimuts der Schallquelle im Gehirn in einer sogenannten *Karte* vor. Im Unterschied zum visuellen System, das als Input bereits ein topographisches Abbild der Umwelt erhält, wird dieses im auditorischen System erst durch eine Umcodierung eines zeitlichen Codes in einen Ortscode generiert.

Bestätigt wurde das zunächst rein hypothetische Modell von Jeffress erst Jahrzehnte später. Axonale Verzögerungsleitungen und eine systematische Anordnung von Koinzidenzdetektorneuronen wurden von Carr und Konishi (1988) experimentell nachgewiesen. Dennoch blieb weiterhin lange Zeit rätselhaft, wie eine derartige, extrem fein abgestimmte Struktur funktionieren kann. Typische neuronale Zeitkonstanten, wie man sie üblicherweise in Gehirnen findet, liegen im Bereich von einigen 10 ms und sind damit um mehr als drei Größenordnungen

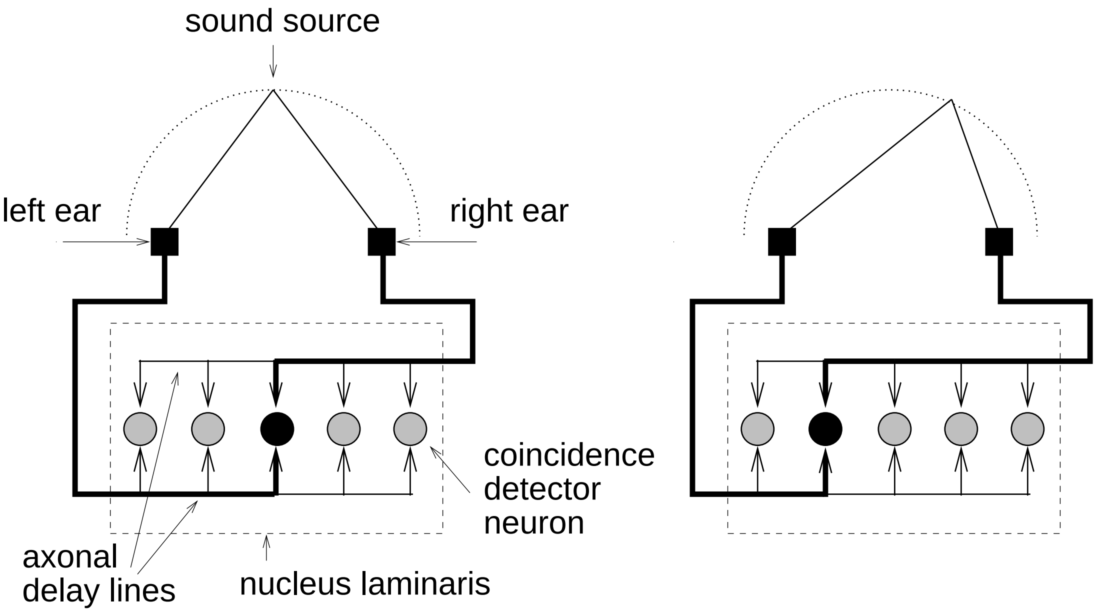

Abbildung 1.4: Das Modell von Jeffress (1948): „Schaltkreis“ im Gehirn der Eule zur Umwandlung einer interauralen Zeitdifferenz (interaural time difference, ITD) in ein ortsabhängiges Aktivitätsmuster. Ausgehend von einer Schallquelle (sound source) erreicht der Schall beide Ohren (left/right ear) mit einer relativen Verzögerung, die vom Azimut abhängt. In beiden Ohren findet die Umwandlung der Schallsignale in Aktionspotentiale statt. Diese laufen entlang von Axonen, die als Verzögerungsstrecken (delay lines) wirken, in einen Hirnbereich, der heute *Nucleus laminaris* (NL) genannt wird. Axone vom linken und rechten Ohr konvergieren an Neuronen des NL, die als Koinzidenzdetektoren (coincidence detectors) fungieren. Kommen Signale von links und rechts „gleichzeitig“ an einem Neuron an, so zeigt dieses starke Aktivität und feuert in kurzen zeitlichen Abständen (im Bild durch dunkle Scheiben gekennzeichnet). Zeitlich versetzte Inputs bewirken eine schwächere Aktivität (hellere Scheiben). Ein Vergleich der beiden Skizzen verdeutlicht, daß für koinzidenten Input eine kürzere Strecke von der Schallquelle zum Ohr durch eine entsprechend längere axonale Laufzeit, z.B. durch ein längeres Axon, kompensiert werden muß. Je nach Position der Schallquelle sind bestimmte Neuronen aktiv – ein charakteristisches, räumliches Aktivitätsmuster der Neuronen im NL ist die Folge. Dieser Ortscode (place code) wird über Axone (nicht gezeigt) in weitere Hirnbereiche transferiert. Durch die spezielle Anordnung von gegenläufigen Axonen im NL ergibt sich eine topographische Abbildung des Azimuts der Schallquelle. Es liegt eine sogenannte Karte vor. Benachbarte Neuronen antworten besonders stark auf benachbarte azimutale Positionen der Quelle.

entfernt von der beobachteten 5 μs-Genauigkeit. Zeitcodierende auditorische Neuronen sind zwar wesentlich schneller [siehe z.B. Oertel (1983) oder Reyes et al. (1994)] und neuronale Zeitkonstanten liegen hier in einem Bereich mit einer unteren Grenze von etwa 100 μs. Trotzdem fehlt immer noch mehr als eine Größenordnung zu 5 μs.

Einen Teil zur Lösung des Problems trägt die Erkenntnis bei, daß die im Verhalten beobachtete 5 μs-Genauigkeit nicht unbedingt auf der Ebene einzelner Aktionspotentiale realisiert werden muß. Dies ist eine der Aussagen der vorliegenden Arbeit (siehe auch Kap. 6). Hinreichend ist auch eine Population von Neuronen mit entsprechend geringerer zeitlicher Präzision, die dennoch nicht unter einen typischen Wert von 50 μs fallen darf, was experimentellen Resultaten voll entspricht (Sullivan und Konishi 1984, Köppl 1997c). Die erforderliche Mindestgenauigkeit von Aktionspotentialen in der Hörbahn hat ihre Ursache in der verwendeten neuronalen Codierung. Phasensensitivität bis zu einer Frequenz von etwa 9 kHz kann nur dann realisiert werden, wenn Spikes mindestens eine Genauigkeit im Bereich einer halben Periodendauer besitzen.

Zum genaueren Verständnis der bei der Schallokalisierung im Gehirn der Eule ablaufenden Prozesse wird im nächsten Kapitel ein Überblick über die Organisation der Hörbahn gegeben. Im Detail wird dabei auf die verwendete neuronale Codierung, die Art und Weise der Implementation des Schemas von Jeffress und auch auf höhere Verarbeitungsebenen eingegangen.