

Vorlesung

Anatomie und Physiologie des Hörens

Dr. I. Stürmer / Universität Göttingen

Gliederung:

1. Stammesgeschichtliche Herkunft des Ohres
2. Neuronale Signale des Hörens entstehen im Innenohr
3. Die Codierung von Schallwellen in neuronale Signale
4. Die wichtigsten Stationen der aufsteigenden Hörbahn
 - 4.1. Überblick über Sehbahn und Hörbahn
 - 4.2. Der Hörkern
 - 4.3. Der obere Olivenkomplex
 - 4.4. Die untere Vierhügelplatte
 - 4.5. Der mediale Kniehöcker
 - 4.6. Die Hörrinde
5. Die wichtigsten Stationen der absteigenden Hörbahn
6. Das Richtungshören
7. Die auditorischen Reflexbahnen
8. Zusammenfassung

Folie 1: Gliederung der Vorlesung

1. Stammesgeschichtliche Herkunft des Ohres

Was ist Hören? Welche Reize werden wahrgenommen, wenn davon gesprochen wird, daß die Sinne der Tiere oder Menschen einen akustischen Eindruck von ihrer Umwelt haben?

Die Information aller Hörreize steckt in der raschen und rhythmischen Verdichtung und Verdünnung des Mediums, in dem sich das hörende Tier befindet. **(zeichnen)**.

Diese regelmäßige Verdichtung und Verdünnung setzt sich mit einer bestimmten (Schall-) geschwindigkeit durch den Raum fort. Trägt man sie auf einer Zeitachse auf, so erscheinen die Dichtdifferenzen auch als Schallwelle. Diese besitzt eine bestimmte Amplitude und eine oder mehrere Frequenzen. Auch das zweite wichtige Fernsinnesorgan, das Auge, entnimmt seiner Information (elektromagnetischen) Wellen, welche allerdings nur einen Bereich von 400 bis 700 nm umfassen. Das menschliche Gehör dagegen kann mit einem Frequenzbereich von 20 kHz bis 18000 kHz fast 10 Oktaven umfassen. **(anschreiben)**

Solche Hörleistungen haben sich erst im Laufe der Stammesgeschichte herausgebildet. Das Hören hoher Frequenzbereiche ist eine Eigenschaft, die sich vor allem bei Säugetieren findet. Zum Verständnis des "heutigen" Ohres ist es wichtig, seine Funktion und die allmähliche Abwandlung seiner Anatomie bei unseren frühesten Verwandten zu betrachten.

Einen ersten Hinweis gibt die Lage des Hörorgan, welches sich bei allen Wirbeltieren in enger Nachbarschaft zum Labyrinthorgan befindet.

Folie 2: Hörorgan vom Neunauge bis zum Nager

Diese enge Nachbarschaft rührt daher, daß Labyrinth und Innenohr in der Keimes (und Stammes-) entwicklung aus der gleichen Anlage (Dorsolateralplakode oder Labyrinthplakode) entstehen. Der dorsale Anteil (Utriculus) bildet die Bogengänge, der ventrale (Sacculus) die spätere Cochlea. Diese Differenzierung in einen Gleichgewichtssinn und einen akustischen Sinn fand erstmals im Wasser statt. Utriculus und Sacculus sind mit Perilymphe gefüllt. Bei der Übertragung von Schwingungen aus dem Wasser auf die wässrige Flüssigkeit des Innenohres treten also kaum Schwierigkeiten auf. Ancestrale Fische konnten wahrscheinlich nur einen tieffrequenten Bereich von wenigen hundert Hertz akustisch wahrnehmen.

Was passiert, wenn sich wasserlebende Wirbeltiere mit einem solchen schallverarbeitenden Sinnesorgan an ein Leben auf dem Lande anpassen? Das Medium "Luft", welches jetzt die Schallwellen transportiert, ist sehr viel dünner als Wasser. Dadurch wird die Perilymphe, welche das Innenohr erfüllt, durch Schallwellen der Luft wesentlich schwerer in Schwingungen versetzt. Nur ein Tausenstel der Schallenergie überträgt sich auf das Innenohr, der Rest wird reflektiert. Erstmals Lurche und viele Wirbeltiere nach ihnen verbessern die Schalleitung, in dem sie den Druck der Schallwellen auf das Innenohr verstärken (Impedanzwandler).

Folie 3: Columnella einer Eidechse

Ein Derivat des zweiten Kiemenbogens, die Collumella (das Hyomandibulare), tritt als feste knöcherne Verbindung zwischen die Cochlea und eine dünne Membran (Trommelfell), welche bei vielen Tieren den inneren Gehörgang von einem äußeren Bereich trennt. Die Druckerhöhung resultiert aus einer wesentlich größeren Querschnittsfläche des Trommelfells im Vergleich zum ovalen Fenster. Die Masse der Collumella und die Größe der Cochlea haben einen großen Einfluß auf den Frequenzbereich, welcher vom Tier akustisch wahrgenommen werden kann.

Folie 4: Kleinere Cochlea = höherer Frequenzwahrnehmung

Die Frequenzbereich ist umso höher,

- je kleiner die Collumella
- je geringer die Masse der Cochlea
- je steifer die Verankerung der Cochlea im Felsenbein ist.

Diese Faktoren variieren innerhalb des Tierreiches in Anpassung an die jeweiligen Lebensbedingungen. Die optimale Hörfähigkeit umfaßt meist einen Bereich von einigen hundert Hz bis 2-3 kHz.

Unter den Wirbeltieren haben sich die Säuger eine verbesserte Schalleitung im Mittelohr erschlossen. **(Schemazeichnung Fischkiefer)**

Bei ihnen wurde statt des primären Kiefergelenkes aus Quadratum und Articulare ein sekundäres Kiefergelenk aus Squamosum und Dentale gebildet. Quadratum und Articulare liegen in enger Nachbarschaft zum Innenohr und wurden in die Schalleitung mit einbezogen. Aus dem Articulare entstand der sogenannte Hammer (Malleus), aus dem Quadratum der Amboß (Incus). Die Columella bildete als Stapes (Steigbügel) nach wie vor die letzte Station der Schallübertragung auf das Innenohr.

Schemazeichnung vom Mittel- und Innenohr des Menschen

Daraus erwachsen den Säugetieren zwei wichtige Vorteile:

1. Die **geringere Masse** der drei Gehörknöchelchen im Vergleich zur Columella ermöglicht es den Tieren, höhere Frequenzen zu hören
2. Die drei Gehörknöchelchen bilden **zwei getrennt schwingende Untereinheiten**, welche auf unterschiedliche Frequenzen abgestimmt werden können. Der Stapes ist über ein elastisches, aber steifes Ligament (Lig. anulare) mit dem Felsenbein verbunden. In einem Masse-Feder-System stellt er die (geringe) Masse, das Ligament ist die Feder. Beide sind auf hohe Frequenzen (CF ca. 4 kHz) abgestimmt. Das Malleus-Incus-System stellt einen Torsionskomplex dar, welcher um eine gemeinsame Achse schwingt, es ist eher tieffrequent abgestimmt (CF ca. 1200 Hz). Der Bereich der optimalen Hörfähigkeit wird also erweitert

Folie 6: Hörbereich Mensch mit Doppelkopplung Gehörknöchelchen im Mittelohr

Wo genau und in welcher Weise werden Schallwellen nun vom Innenohr wahrgenommen und weiter in das zentrale Nervensystem geleitet?

2. Neuronale Signale des Hörens entstehen im Innenohr

Ein Querschnitt durch das Innenohr beim Meerschweinchen zeigt diese Verhältnisse noch deutlicher:

Folie 7: Querschnitt vom Innenohr des Meerschweinchens

Schalleitung über das Trommelfell, den Malleus (Hammer), Incus (Amboß) und Stapes (Steigbügel) auf das ovale Fenster, die Grenze zum Innenohr. Die häutige Schnecke des Innenohres ist in drei Gänge unterteilt, welche sie in voller Länge durchziehen. In der Mitte der Ductus cochlearis (Scala media oder Schneckengang), dorsal die Scala vestibuli (aufsteigende Vorhoftreppe), ventral die Scala tympani (absteigenden Paukentreppe)

Das schwingende Trommelfell überträgt die Schallwellen auf die Perilymphe in der Scala vestibuli. Die Druckänderungen laufen Richtung Helicotrema und ventral der Scala media zum runden Fenster (Kurzschluß möglich!) . Hier erfolgt ein Druckausgleich über die Eustachische Röhre (Tuba auditiva oder Tuba Eustachii), welche die Paukenhöhle mit dem Rachenraum verbindet.

Folie 8: Schemazeichnung vom Mittel- und Innenohr des Menschen

Die eigentliche Umwandlung mechanischer Reize in Nervenimpulse erfolgt im Cortischen Organ, welches der Basilarmembran dorsal aufliegt.

Das Cortische Organ besteht aus einem Haufen Stützzellen in mehr oder weniger paralleler Anordnung. Ventral ruht das Cortische Organ (wie gesagt) auf der Basilarmembran, dorsal ist es von einer dünnen Membran (Membrana tectoria) bedeckt. Die eigentlichen Sinneszellen sind die Haarzellen, von denen sich im Innenohr zwei Typen finden, innere und äußere Haarzellen.

Auf dem Schema lassen sich drei Reihen äußerer und eine Reihe innerer Haarzellen unterscheiden. Die Spitze der Haarzellen ist durch kleine, etwa 100 Stereocilien (Actinfilamente) fest mit der Tectorialmembran verbunden. Läuft eine Schallwelle aufwärts durch die Vorhoftreppe und abwärts durch die Paukentreppe, so führt die Relativbewegung der beiden Membranen zueinander zu einer Scherung der Haarzellen, welche ja mit der Tectorialmembran fest verbunden sind.

Folie 9: Cortisches Organ mit ausgelenkten Haarzellen

Hypothese: Die Scherbewegung hat Auswirkungen, welche zu einer Öffnung der Kaliumkanäle führen (Endolymphraum + 80mV, Ruhepotential Haarzellen - 70 bis - 40 mV = Potentialdifferenz 210 - 150 mV)... Kaliumeinstrom ... Zelle wird depolarisiert (Rezeptorpotential) Freisetzung eines Transmitters ... löst Aktionspotential an den entsprechenden afferenten Fasern des Hörnerves aus. (mechanoelektrische Transduktion).

3. Die Codierung von Schallwellen in neuronale Signale

Eine Schallwelle kann verschiedene akustische Parameter enthalten:

1. die Schallfrequenz
2. die Schallintensität
3. die Schalldauer
4. Richtung und Entfernung der Schallquelle

Bei der Codierung der Frequenz wirken verschiedene Mechanismen zusammen. Die Anordnung der inneren Haarzellen für bestimmte Frequenzen ist regelmäßig (tonotop).

Erläuterung Wanderwelle

Bei kleinster Schallintensität reagiert jede Zelle nur auf eine ganz bestimmte Frequenz, die charakteristische Frequenz (CF). Haarzellen an der Basis der Cochlea besitzen eine hohe CF, Haarzellen an der Cochleaspitze eine tiefe CF, dazwischen liegt eine kontinuierliche Abnahme der CF von ca. 18000 kHz auf 20 Hz. "phase locking" < 4 kHz (C:152/8).

Die Codierung der Schallintensität folgt im wesentlichen zwei Mechanismen. Zum einen feuert die Haarzelle um so schneller, je höher die Intensität der Schallquelle ist. Zum anderen werden bei höherem Schalldruck immer mehr benachbarte Haarzellen erregt, d.h. eine höhere Zahl von Hörnervenfasern (in einer bestimmten räumlichen Anordnung) leiten diesen Reiz an den Nucleus cochlearis weiter.

Richtung und Entfernung des Schalles werden erst in der zentralnervösen Verarbeitung des auditorischen Reizes erkannt (Olivenkomplex und CI).

Folie 11:
verschiedene Neuronentypen

4. Die wichtigsten Stationen der aufsteigenden Hörbahn

4.1. Überblick über Sehbahn und Hörbahn

Folie 12:

Anatomie Sehbahn

- Netzhaut ist Ausstülpung des Endhirnes
- Nur zwei wichtige Umschaltstationen:
- Obere Vierhügelplatte
- Lateraler Kniehöcker

Folie 13:

Schema Sehbahn

- Verschaltung zeigen

Folie 14:

Anatomie Hörbahn aus Nieuwenhuys

Lage	lat.	dt.	engl.
Rhombencephalon (Rautenhirn)	Nucleus Cochlearis	Hörkern	cochlear nucleus
	Nucleus trapezoidalis medialis	mittlerer Kern des Trapezkörpers	
	Nucleus olivaris superior medialis	mittlerer Kern der oberen Olive	
	Nucleus olivaris superior lateralis	lateraler Kern der oberen Olive	
Mesencephalon (Mittelhirn)	Nucleus lemniscus lateralis ventralis	Ventraler Kern des lateralen Lemniscus	
	Nucleus lemniscus lateralis dorsalis	Dosaler Kern des lateralen Lemniscus	

	Colliculus inferior	hinteres Vierhügelpaar	inferior colliculus
Diencephalon (Zwischenhirn),	Corpus geniculatum medialis	mittlerer Kniehöcker	medial geniculate body
Telencephalon		Hörrinde	auditory cortex

Anteile des akustischen Systems finden sich im

- Rhombencephalon, wo auch Eintritt des Hörnerven (zeigen)
- Mesencephalon (IC zeigen)
- Diencephalon, bzw. Thalamus (Kniehöcker zeigen)
- Telencephalon

Nucleus cochlearis (Hörkern)

liegt ungefähr am Übergang von der Medulla oblongata (Nachhirn) zum Metencephalon (Hinterhirn) .

Der XIII: Hirnnerv (Nervus statoacusticus) tritt hier lateral (typisch für rein sensorische Hirnnerven ..."Hinterwurzelgegend") in das Rhombencephalon ein. Hirnnerv VIII. besteht aus zwei Teilen:

- Pars vestibularis von den sensorischen Endstellen des häutigen Labyrinths
- Pars cochlearis liegt etwas weiter caudal

Aus dem NC gehen zwei mehr oder weniger transversal orientierte Faserbündel hervor,

1. das mächtige Corpus trapezoideum
2. die Stria acustica dorsalis, beide ziehen zur

Obere Olive

Sie liegt im ventromedianen Bereich des Metencephalon zu beiden Seiten der Fissura mediana ventralis.

Besteht aus zwei Anteilen:

1. Nucleus olivarius superior medialis und dem weiter außen gelegenen
2. Nucleus olivarius superior lateralis

Von der Oberen Olive laufen zwei mächtige, laterale Faserbündel, die Lemnisci lateralis, zum hinteren Paar der Vierhügelplatte, dem

Colliculus inferior

Der CI ist eine obligatorische Umschaltstation der akustischen Bahnen zum Thalamus (anders als Sehbahn). i. A. auch die Größte. Das hintere Vierhügelpaar ist mit dem Prosencephalon durch eine weitere große Projektionsbahn verbunden, das Brachium colliculi inferioris. Es führt zum

Corpus geniculatum medialis,

dem mittleren Kniehöcker im lateralen Bereich des caudalen Thalamus.

letzte Station auf dem Weg zum Hörcortex ist die sogen. Hörstrahlung, die Radiatio acustica, sie endet im

auditorischen Cortex (Hörrinde)

Vergleicht man die Seh- und die Hörbahn, so fallen bei der Hörbahn folgende Besonderheiten auf:

1. viele **Unterteilungen** der einzelnen Relaiskerne
2. die Signalweitergabe erfolgt auf **vielen parallelen Bahnen**
3. die einzelnen Relaisstationen sind untereinander durch **viele kontralaterale Faserzüge** verbunden.

◇ **Die Hörbahn hat die Aufgabe, einkommende Signale u. a. zeitlich, räumlich und spektral, d.h. in verschiedenster Weise einem Muster zuzuordnen und zu erkennen.** ◇

Folie 15:

Schema Hörbahn aus Nieuwenhuys

4.1. Der Hörkern

Nervus cochlearis spaltet sich beim Eintritt in den NC in zwei Anteile. Ein ventraler Ast zum NC ventralis, ein zweiter Anteil zum NC dorsalis. Der Nucleus cochlearis ist tonotop organisiert (tieffrequent ventral, hochfrequent dorsal).

NC dorsalis: kleine Zellen ohne auffällige Schichtung mit aufgelagerter Molekularschicht (Fretchen) Der NCD projiziert rein kontralateral unter Umgehung des Olivenkomplexes zum IC nucleus centralis (Stria acustica dorsalis). Vorwiegend inhibitorisch oder gemische inhibitorisch/excitorisch, auf jeden Fall kompliziert.

NC ventralis: mittelgroße Zellen von eher regelmäßiger Anordnung, die posterior locker und anterior dicht gepackt sind. Seine Projektionen sind sowohl kontra- als auch ipsilateral. Vorwiegend excitatorisch.

Im Gegensatz zum NCD bezieht der ventrale Anteil des NC den Olivenkomplex im Metencephalon in die Hörbahn mit ein. Seine Fasern erreichen den medialen Kern der Oberen Olive auf beiden Seiten des Hirnstammes. Die periolovären Kerne werden ebenfalls bilateral innerviert. Der laterale Kern der Oberen Olive wird dagegen ipsilateral innerviert. Zwei kontralaterale Faserzüge führen zum einem zum medialen Kern des Trapezkörpers, zum anderen über den Lemniscus lateralis zum zentralen Anteil des IC.

◇ **Der dorsale Hörkern projiziert allein auf den kontralateralen IC, der ventrale Anteil des Hörkernes sendet zusätzlich Fasern in den Olivenkomplex beider Hirnseiten** ◇

4.2. Der obere Olivenkomplex

Der Olivenkomplex besteht aus vier Anteilen. Die Obere Olive im engeren Sinne bilden ihr medialer und lateraler Kern. Zum Olivenkomplex (= Obere Olive im weiteren Sinne) zählen die periolivären Kerne und der mittlere Kern des Trapezkörpers

Der **Nucleus olivaris superior medialis** ist der größte Kern im Olivenkomplex. Er liegt zwischen dem NTM und dem NOSL. In seinem Innern mittelgroße, multipolare Neuronen. Beim Gerbil keine Reaktion auf hochfrequente Töne. An seiner lateralen und medialen Grenze spindelförmige, bipolare Neuronen mit Hauptdendriten parallel zur NOSM-Grenze. NOSM wie NOSL sind von heller Faserscheide umgeben, in die ebenfalls bipolare Zellen eingestreut sind.

Der NOSM sendet keine Afferenzen zu einem anderen Kerngebiet des Olivenkomplexes. Seine aufsteigenden Fasern laufen über den Lemniscus lateralis zu den Colliculi inferiori beider Seiten.

Der **Nucleus olivaris superior lateralis** besticht durch seine auffällige S-Form. Lateral tiefe, medial hohe Töne (Tonotopie). Seine Neuronen sind ebenfalls spindelförmig, aber größer als im NOSM. Ihre Dendriten richten sich rechtswinklig zur NOSL-Grenze aus. Dort befinden sich kleine, bipolare Zellen mit Hauptdendriten parallel zur NOSL-Grenze, außerdem bipolare Marginalzellen wie um den NOSM herum. Der NOSL erhält Informationen vom ipsilateralen NTM. Er entsendet Fasern zum benachbarten NOSM und zu beiden Colliculi inferiori (nucleus centralis).

Der NTM ist der einzige subcorticale Kern im akustischen System ohne Tonotopie.

◇ Die bi- und kontralateralen Verschaltung des stark gegliederten Olivenkomplexes ermöglicht im die Unterscheidung von Intensität und Laufzeitdifferenzen eine binauralen Lautes. Die direkten auditorischen Fasern vom Olivenkomplex zum Mittelhirn terminieren alle im zentralen Anteil des IC ◇

4.3. Die untere Vierhügelplatte

Der **Lemniscus lateralis** enthält zwei Kerngebiete. Fast alle auditorischen Kerne des Rhombencephalon terminieren einen Teil ihrer Fasern in diesem wenig distinkte Kerngebiet. Der NLL ventralis erhält seine Afferenzen vom kontralateralen NC ventralis, der NLL

dorsalis empfängt Reize von beiden NOS medialis und vom ipsilateralen NOS lateralis. Im NLLV werden ventral hohe und dorsal tiefe Töne perzipiert.

Die aufsteigenden Fasern beider Kerne terminieren vor allem auf der gleichen Hirnseite, so im lateralen und zentralen Anteil des CI und im CGM. Nur der NLL dorsalis sendet kontralaterale Fasern zu seinem Gegenpart auf der anderen Hirnseite (Probst-Kommissur) und zum zentralen Anteil des CI.

Der **Colliculus inferior** (hinteres Vierhügelpaar) läßt sich in einen zentralen und einen peripheren Anteil untergliedern. Gleichzeitig fällt eine cortexähnliche Schichtung des CI im dorsolateralen Bereich auf. Beide Einteilungen stimmen nicht überein, sodaß man den CI entweder in einen corticalen und nicht-corticalen oder in einen zentralen und nicht-zentralen Anteil unterteilen kann. Ich folge der Einteilung von HUFFMANN und HENSON, die sie 1990 in einem ausführlichen Review vorschlugen:

Folie 16: Histologie Inferior Colliculus

Der **ICC = central nucleus** erhält den Hauptteil der auditorischen Projektion des Rhombencephalon: ipsilateral vom NLLV, kontralateral von beiden Cochleariskernen, bilateral vom NLLD sowie den lateralen, medialen und periolivären Kernen der Oberen Olive. Der ICC ist tonotop organisiert (dorsal hohe, ventral tiefe Töne). Er besitzt kleine, dicht gepackte Neurone in parallel aufeinander liegenden Feldern, deren Tuningkurve eng und reproduzierbar ist.

Der **ICD = dorsal nucleus** umgibt den ICC dorsal und medial. Er zeigt eine deutliche Schichtung mit scharfer Grenze zum ICC. Die Zahl der Schichten ist unterschiedlich (Ratte: 3, Katze und Mensch: 4). Der afferente auditorische Input, z.B. vom NLLD, ist gering. In seiner tiefsten Schicht sind die Neurone tonotop organisiert, an seiner Oberfläche haben sie breite, unregelmäßige Tuningkurven und reagieren vor allem auf den Beginn eines akustischen Reizes ("On-Neurone").

Der **ICX = external nucleus** umgibt den ICC ventral und lateral und ist ebenfalls geschichtet. Die gemeinsame Schicht 1 von ICX und ICD bildet die Faserkapsel des "peripheren CI". Der ICX erhält ipsilaterale Afferenzen vom ICC und vom Colliculus superior, dem wichtigsten thalamischen Kern im visuellen System (Hinweis auf multisensorische Eigenschaften). Der ICX ist Empfänger somatosensorischer Reize aus dem Rückenmark ("spinal cord"), und dem Trigeminuskernen ("sensory trigeminal nuclei"). Er besitzt die größten Neurone im CI. Wenn sie auf akustische Reize reagieren, dann zeigen sie breite, unregelmäßige Tuningkurven mit schneller Anpassung an die Frequenz (nach 2-

Es fällt auf, daß oberhalb des Lemniscus lateralis die auditorischen Gebiete in eine Kern- und eine Gürtelregion unterteilt sind.

Die zentralen Anteile des CI sind untereinander über die Commissura colliculi inferioris verbunden. Sie projizieren auf den ventralen Anteil des medialen Kniehöckers. Die dorsalen Bereiche des CI haben Faserverbindungen zum dorsalen Anteil des CGM, der externe CI sendet Afferenzen zum medialen Teil des CGM, zum Colliculus superior sowie zum Cerebellum.

◇ **Der Colliculus inferior ist das größte subcorticale Kerngebiet der Hörbahn. Für fast alle afferenten Hörfasern ist er eine obligatorische Zwischenstation auf dem Weg zum Thalamus. Im Mittelhirn teilen sich die auditorischen Afferenzen in eine Kernbereich und eine Gürtelprojektion** ◇

4.4. Der mediale Kniehöcker

Im hinteren Bereich der Zwischenhirnes (Diencephalon) liegt weitab von der Mittellinie der mittlere Kniehöcker (Corpus geniculatum medialis). Es wird in drei Bereich unterteilt:

Der **ventrale Anteil des CGM** ist laminär und tonotop organisiert und Teil der Kernprojektion. Seine Afferenzen sind rein ipsilateral, sie kommen aus dem zentralen Anteil des CI, denen Kernen des Lemniscus lateralis sowie vom dorsalen Bereich des Nucleus cochlearis. Er sendet Afferenzen über die Hörstrahlung (Brachium acustica) zum primären akustischen Cortex (Feld AI oder Area 41). Ventrolateral werden tiefe, dorsomedial hohe Töne wahrgenommen.

Die Cytoarchitektur des **dorsalen CGM** wird von mittelgroßen Neuronen mit büscheliger Verzweigung geprägt, deren laminäre Organisation nur noch schwach zu erkennen ist. Der dorsale mittlere Kniehöcker ist Teil der Gürtelprojektion, er empfängt Afferenzen vom dorsalen CI und sendet Fasern zu sekundären akustischen Feldern (Feld AII oder Area 36).

Der **mediale Anteil des CGM** setzt sich aus sehr unterschiedlichen Neuronen zusammen. Neben kleinen und mittleren Zellen mit einer sehr unterschiedlichen Ausrichtung der Dendriten finden sich im CGM medialis einige sehr große Neurone. Er wird deshalb auch als "magnocellulärer" Bereich des mittleren Kniehöcker bezeichnet. Ähnlich wie der ICX integriert er verschiedene multisensorischen Afferenzen, vor allem aus dem ICX. Er sendet afferente Fasern zu allen auditorischen Feldern, insbesondere aber zum Feld AAF (Area 22).

◇ **Alle afferenten und efferenzen Faserverbindungen des mittleren Kniehöcker sind ipsilateral. Die Kernprojektion steigt über den ventralen Kniehöcker zum primären akustischen Cortex auf.** ◇

Folie 17:

Lateralansicht Gehirn

4.5. Die Hörrinde

- mehrere Felder
- tonotop spiegelbildlich
- in der Tiefe der Sylvischen Furche, Bildgebung schwierig
- relativ klein (wenige Quadratcentimeter)
- ähnlich auch bei den Gerbils

Folie 18:

Querschnitt Gehirn mit Heschlescher Querwindung

Folie 19:

Auditorischer Cortex beim Gerbil

5. Die wichtigsten Stationen der absteigenden Hörbahn

wirken von verschiedenen Stufen der aufsteigenden Hörbahn zurück auf die Verarbeitung auditorischer Reize. Wichtige Zwischenstationen sind die Randzone des Colliculus inferior und die periolivären Kerne im Olivenkomplex.

Alle auditorischen Felder senden Afferenzen zum Thalamus und Mittelhirn. Dabei besitzen alle afferenten Verbindungen zwischen den drei Anteilen des **CGM** und den auditorischen Feldern eine efferente Entsprechung.

Anders die **corticocolliculären** Efferenzen. Der primäre akustische Cortex (Feld AI oder Area 41) projiziert bilateral in die 2. und 3. Schicht des CI dorsalis, das Feld AII (Area 36) ipsilateral in die 1. Schicht des CI dorsalis. Zum ICX führen Efferenzen vom Feld AAF (Area 22). Auffällig ist dabei:

1. Die Efferenzen stammen vor allem aus der V. Schicht (Pyramidenzellen) der Hörrinde.
2. Die corticocolliculären Fasern sind tonotypisch organisiert

3. Afferente Fasern zum zentralen Anteil des CI sind bei Ratten, Katzen und Eichhörnchen nicht nachzuweisen, eventuell aber bei Primaten möglich.

Die colliculären Efferenzen münden vor allem in den periolivären Kernen der gleichen Hirnseite und in den dorsalen Cochleariskernen beider Hirnhälften.

Einige Efferenzen nehmen **keinen direkten Einfluß** auf das Innenohr:

1. Aus dem zentralen Anteil des CI laufen efferente Fasern zu den dorsalen Cochleakernen beider Hirnseiten
2. Der laterale Teil des CI sendet Efferenzen zum ipsilateralen NC dorsalis.
3. Kleinere Neuronen ventral des NTM projizieren bilateral auf den NC dorsalis.
4. Multipolare Zellen lateral des NOSL schicken Efferenzen zum gleichseitigen NC ventralis.

Zwei weitere efferente Systeme steigen ab **bis zur Cochlea**:

1. Vom ventromedialen Abschnitt der Area periolivaris zur kontralateralen Cochlea, wo sie direkt auf die äußeren Haarzellen wirken.
2. Kleinere Neuronen aus der periolivären Umgebung des NOS lateralis projizieren zur ipsilateralen Cochlea und hemmen dort die Impulse der inneren Haarzellen.

◇ **Die absteigende Hörbahn "überspringt" den mittleren Kniehöcker. Ihre synaptischen Kontakte finden sich vor allem in der Randzone des CI und in den periolivären Kernen. Ein Teil der Efferenzen erreicht die Haarzellen des Innenohres.**◇

6. Das Richtungshören

Der Olivenkomplex ist die erste Station der aufsteigenden Hörbahn, welche Signale von den Cochleariskernen beider Seiten empfängt. Ein Schallereignis in der Medianebene erzeugt in der aufsteigenden Hörbahn auf beiden Seiten des SOC ähnliche Reize. Treffen Schallwellen von der Seite oder aus einem schrägen Winkel auf den Kopf, so werden sie an einem Ohr sowohl früher als auch mit einer etwas höheren Intensität eintreffen. Beide Parameter, die "interaural time difference" (ITD) und die "interaural level difference" (ILD) werden zentralnervös erfaßt.

Zeitdifferenzen werden vor allem im Nucleus olivaris superior medialis (NOSM) erfaßt.

Seine Neuronen werden bilateral von den großen, büschelig verzweigten AVNC-Neuronen erregt. Ein Reiz von der schallabgewendeten Seite des Kopfes erreicht den NOSM später. Diese Verzögerung kann für bestimmte Neuronen durch die unterschiedliche Länge des reizleitenden Axons kompensiert werden.

In der Tatsache, daß nur diese Neurone die Signale an die höheren Stationen der Hörbahn weitergeben, liegt die Information, mit welcher Zeitdifferenz (d.h. aus welcher Richtung) die verarbeiteten akustischen Signale stammen. Bei Schallereignissen von niedriger Frequenz werden auch die Phasenverschiebung zur Ermittlung der Zeitdifferenz benutzt.

Folie 21 : Verschaltung NOSM

Die Intensität der Schalleindrücke von beiden Ohren werden im Nucleus olivaris superior lateralis (NOSL) verglichen. Die Zellen des NOSL werden durch ipsilaterale Reize erregt und durch kontralaterale Reize gehemmt. Seinen ipsilateralen Input erhält der NOSL direkt von kleinen Zellen des gleichseitigen AVNC. Kontralaterale Reize werden nicht direkt, sondern über eine zwischengeschaltete Zellgruppe im NTM empfangen, sie entstammen mittelgroßen, rundlichen Zellen des PVCN. Intensitätsunterschiede können hierdurch verstärkt werden.

Folie 22: Richtungshören bei unterschiedlichen Tieren

Eine andere Möglichkeit der Feinabstimmung ist die Verstärkung des kontralateralen Stimulus bei Inhibition des ipsilateralen Stimulus. Fällt am schallabgewandten Ohr die Amplitude, so nimmt hier die neuronale Aktivität sowohl durch kontralaterale Verstärkung als auch durch Schwächung der ipsilateralen Hemmung zu. Dadurch wird die Messung sehr feiner Intensitätsunterschiede zwischen 0 und 5 dB ermöglicht.

7. Die auditorischen Reflexbahnen

Der bekannteste Reflex ist die **Dämpfung der** schalleitenden Eigenschaften der **Gehörknöchelchen im Mittelohr** bei hoher Lautstärke:

Der ventrale Anteil des Nucleus cochlearis sendet ein afferentes Faserbündel zu den Nuclei olivaris superior lateralis beider Seiten. Überlauter Schall verursacht hier zwei Reflexbögen:

1. Der NOSL projiziert auf die motorischen Kerne des V. Hirnnerven (N. trigeminus), dies führt zu einer Anspannung des Musculus tensor tympani, welcher an der Aufspannung des Trommelfelles beteiligt ist.
 2. Der NOSL projiziert auf die motorischen Kerne des VII. Hirnnerven (N. fascialis, welcher den Musculus stapedius am Steigbügel zur Anspannung bringt.
- Zusätzlich können die Motorneuronen beider Muskeln auch über die NOS medialis erregt werden, eventuell auch direkt vom NC ventralis (BORG 1973).

Folie 22: Schema Reflexbahnen

Ein weiterer Reflex hat ebenfalls seinen Ursprung in den Cochleariskernen. Efferenzen ziehen von hier in die Formatio reticularis, wo sie **akustische Schreckreaktionen** auslösen können. Es gibt Hinweise darauf, daß auch der CI Einfluß auf das "schnelle ducken" nimmt (Ratte: 8 ms Latenzzeit!).

Fasern aus der lateralen Zone des CI führen zum **Colliculus superior** und zum **Cerebellum** (über die dorsale Stammhirnkerne = dorsolateral pontine nucleus).

Im Colliculus superior findet sich eine topographische Wiedergabe räumlicher Bestfrequenzen.

Die auditorischen Kerne im Cerebellum werden überwiegend bilateral erregt und haben breite Tuningkurven. Sie feuern maximal, wenn sich die Schallquelle direkt vor dem Tier befindet.

Der CI vermittelt reflektorische und zielgerichtete Bewegungen des Kopfes, der Augen und der Ohrmuschel, z.B. zur Verfolgung oder Ortung einer Schallquelle. durch die Stimulation bestimmter Neuronen im CS werden Bewegungen der Ohrmuschel verursacht, eine Zerstörung des CS verhindert diese.

8. Zusammenfassung

Folie 23:
Zusammenfassung (zum Mitnehmen)

Stammesgeschichtliche Herkunft des Ohres

Das Hörorgan des Menschen und der Wirbeltiere liegt in enger Nachbarschaft zum Labyrinthorgan (Gleichgewichtssinn). Das Hören hoher Frequenzbereiche ist eine Eigenschaft, die sich vor allem bei Säugetieren findet. Diese Differenzierung in einen Gleichgewichtssinn und einen akustischen Sinn fand erstmals im Wasser (bei heute ausgestorbenen Fischen!) statt. Bogengänge und Innenohr sind auch heute noch mit wässrigen Lösungen gefüllt (Perilymphe). Viele Wirbeltiere verbessern die Schalleitung, in dem sie den Druck der Schallwellen auf das Innenohr mit einem oder mehreren Knöchelchen als Impedanzwandler verstärken. Die Druckerhöhung resultiert aus einer wesentlich größeren Querschnittsfläche des Trommelfells im Vergleich zum ovalen Fenster. Unter den Wirbeltieren haben sich die Säuger eine verbesserte Schalleitung im Mittelohr erschlossen, das primäre Kiefergelenk früher Fische wird zum Hammer und Amboß.

Neuronale Signale des Hörens entstehen im Innenohr

Die eigentliche Umwandlung mechanischer Reize in Nervenimpulse erfolgt im Cortischen Organ, welches der Basilarmembran im Innenohr aufliegt. Die eigentlichen Sinneszellen sind die Haarzellen, von denen sich im Innenohr zwei Typen finden, innere und äußere Haarzellen. Die Wanderwelle führt zu Scherbewegungen der Haarzellen, die sich entladen (depolarisieren, mechanoelektrische Transduktion). Die Depolarisation wird von Nervenzellfortsätzen des Hörnerven wahrgenommen

Die Codierung von Schallwellen in neuronale Signale

Die Anordnung der inneren Haarzellen in der Cochlea ist frequenzspezifisch (tonotop). Bei kleinster Schallintensität reagiert jede Zelle nur auf eine ganz bestimmte Frequenz, die charakteristische Frequenz (CF). Die Haarzelle feuert um so schneller, je höher die Intensität der Schallquelle ist. Außerdem werden bei höherem Schalldruck mehr benachbarte Haarzellen erregt. Richtung und Entfernung des Schalles werden Olivenkomplex verarbeitet.

4. Die wichtigsten Stationen der aufsteigenden Hörbahn

Die Hörbahn hat die Aufgabe, einkommende Signale zeitlich, räumlich und spektral zu erkennen. Das erste Neuron der Hörbahn liegt in der knöchernen Schnecke und sendet Fasern zum Hörkern im Kleinhirnbrückenwinkel. Der Hörkern ist mit der unteren Vierhügelplatte der anderen Hirnseite und mit dem oberen Olivenkomplex beider Hirnseiten verbunden. Die obere Olive dient u.a. der Schallokalisation. Alle direkten Verbindungen vom Olivenkomplex

zentralwärts enden in der unteren Vierhügelplatte, dem größten subcorticalen Kerngebiet. Hier teilen sich die Fasern anatomisch in einen Kernbereich (Afferenzen) und eine Gürtelprojektion (Efferenzen). Alle Verbindungen der unteren Vierhügelplatte zum mittleren Kniehöcker und zur Hörrinde sind ipsilateral. Im primären akustischen Cortex (Hörrinde) finden sich mehrere Felder, die tonotop und teilweise spiegelbildlich angeordnet sind. Die Hörrinde liegt in der Tiefe der Sylvischen Furche und ist relativ klein (wenige Quadratzentimeter).

5. Die wichtigsten Stationen der absteigenden Hörbahn

wirken von verschiedenen Stufen der aufsteigenden Hörbahn zurück auf die Verarbeitung auditorischer Reize. Wichtige Zwischenstationen sind die Randzone der unteren Vierhügelplatte und die Kerne rund um den oberen Olivenkomplex. Die absteigende Hörbahn "überspringt" den mittleren Kniehöcker. Ein Teil der Efferenzen erreicht die äußeren Haarzellen des Innenohres.

6. Das Richtungshören

Der obere Olivenkomplex ist die erste Station der Hörbahn, welche Signale von den Hörkernen beider Seiten empfängt. Hier werden u.a. Seitenunterschiede in der Lautstärke, der Schallverspätung und der Phasenverschiebung ermittelt. Zeitdifferenzen werden vor allem im medialen Kern der oberen Olive erfaßt. Die Intensität der Schalleindrücke von beiden Ohren werden im lateralen Kern der oberen Olive verglichen.

7. Die auditorischen Reflexbahnen

Der wichtigste Reflex ist die Dämpfung der schalleitenden Eigenschaften der Gehörknöchelchen im Mittelohr bei hoher Lautstärke. Der obere Olive projiziert auf die motorischen Kerne des fünften und siebten Hirnnerven, dies führt zu einer Anspannung des Musculus tensor tympani (Aufspannung Trommelfell) und des Musculus stapedius (am Steigbügel ansetzend) Steigbügel. Ein weiterer Reflex bei sehr lautem Schall läuft über die Hörkerne zur Formatio reticularis (sehr schnelle akustische Schreckreaktion).

Zusammenfassung: "Anatomie und Physiologie des Hörens" / 22. Mai 2000

Stammesgeschichtliche Herkunft des Ohres

Das Hörorgan des Menschen und der Wirbeltiere liegt in enger Nachbarschaft zum Labyrinthorgan (Gleichgewichtssinn). Das Hören hoher Frequenzbereiche ist eine Eigenschaft, die sich vor allem bei Säugetieren findet. Die Differenzierung in einen Gleichgewichtssinn und einen akustischen Sinn fand erstmals im Wasser (bei heute ausgestorbenen Fischen!) statt. Bogengänge und Innenohr sind auch heute noch mit wässrigen Lösungen gefüllt (Perilymphe). Viele Wirbeltiere verbessern die Schalleitung, in dem sie den Druck der Schallwellen auf das Innenohr mit Hilfe von Gehörknöchelchen (als Impedanzwandler) verstärken. Die Druckerhöhung resultiert aus einer wesentlich größeren Querschnittsfläche des Trommelfells im Vergleich zum ovalen Fenster. Die Säugetiere haben sich eine verbesserte Schalleitung im Mittelohr erschlossen, das primäre Kiefergelenk früher Fische wird bei ihnen zu Hammer und Amboß.

Neuronale Signale des Hörens entstehen im Innenohr

Die Umwandlung mechanischer Reize in Nervenimpulse erfolgt im Cortischen Organ, welches der Basilarmembran im Innenohr aufliegt. Die eigentlichen Sinneszellen sind die Haarzellen, von denen sich im Innenohr zwei Typen finden, innere und äußere Haarzellen. Die Wanderwelle führt zu Scherbewegungen der Haarzellen, die sich entladen (depolarisieren, mechanoelektrische Transduktion). Die Depolarisation wird von Nervenzellfortsätzen des Hörnerven wahrgenommen.

Die Codierung von Schallwellen in neuronale Signale

Die Anordnung der inneren Haarzellen in der Cochlea ist frequenzspezifisch (tonotop). Bei kleinster Schallintensität reagiert jede Zelle nur auf eine ganz bestimmte Frequenz, die charakteristische Frequenz. Die Haarzelle feuert um so schneller, je höher die Intensität der Schallquelle ist. Außerdem werden bei höherem Schalldruck mehr benachbarte Haarzellen erregt. Richtung und Entfernung des Schalles werden im Olivenkomplex verarbeitet.

Die wichtigsten Stationen der aufsteigenden Hörbahn

Die Hörbahn hat die Aufgabe, einkommende Signale zeitlich, räumlich und spektral zu erkennen. Das erste Neuron der Hörbahn liegt in der knöchernen Schnecke und sendet Fasern zum Hörkern im Kleinhirnbrückenwinkel. Der Hörkern ist mit der unteren Vierhügelplatte der anderen Hirnseite und mit dem oberen Olivenkomplex beider Hirnseiten verbunden. Die obere Olive dient u.a. der Schallokalisation. Alle direkten Verbindungen vom Olivenkomplex zentralwärts enden in der unteren Vierhügelplatte, dem größten subcorticalen Kerngebiet. Hier teilen sich die Fasern anatomisch in einen Kernbereich (Afferenzen) und eine Gürtelprojektion (Efferenzen). Alle Verbindungen der unteren Vierhügelplatte zum mittleren Kniehöcker und zur Hörrinde sind ipsilateral. Im primären akustischen Cortex (Hörrinde) finden sich mehrere Felder, die tonotop und teilweise spiegelbildlich angeordnet sind. Die Hörrinde liegt in der Tiefe der Sylvischen Furche und ist relativ klein (wenige Quadratzentimeter).

Die wichtigsten Stationen der absteigenden Hörbahn

wirken zurück auf die Verarbeitung auditorischer Reize. Wichtige Zwischenstationen sind die Randzone der unteren Vierhügelplatte und die Kerne rund um den oberen Olivenkomplex. Die absteigende Hörbahn "überspringt" den mittleren Kniehöcker. Ein Teil der Efferenzen erreicht die äußeren Haarzellen des Innenohres.

Das Richtungshören

Der obere Olivenkomplex ist die erste Station der Hörbahn, welche Signale von den Hörkernen beider Seiten empfängt. Hier werden u.a. Seitenunterschiede in der Lautstärke, der Schallverspätung und der Phasenverschiebung ermittelt. Zeitdifferenzen werden vor allem im medialen Kern der oberen Olive erfaßt. Die Intensität der Schalleindrücke von beiden Ohren werden im lateralen Kern der oberen Olive verglichen.

Die auditorischen Reflexbahnen

Der wichtigste Reflex ist die Dämpfung der schalleitenden Eigenschaften der Gehörknöchelchen im Mittelohr bei hoher Lautstärke. Der obere Olive projiziert auf die motorischen Kerne des fünften und siebten Hirnnerven, dies führt zu einer Anspannung des Musculus tensor tympani (Aufspannung Trommelfell) und des Musculus stapedius (am Steigbügel ansetzend) Steigbügel. Ein weiterer Reflex bei sehr lautem Schall läuft über die Hörkerne zur Formatio reticularis (sehr schnelle akustische Schreckreaktion).