



Mit
eLearning
*besser
lernen*

Biopsychologie

10., aktualisierte und erweiterte Auflage

John P. J. Pinel
Steven J. Barnes
Paul Pauli



Zugangscode

Falls Sie beim Kauf Ihres eBooks keinen Zugangscode erhalten haben, kontaktieren Sie uns bitte über die folgende Seite und halten Sie Ihre Rechnung/Bestellbestätigung bereit:
<https://www.pearson.de/ebook-zugangscode>



komplexe Schallwelle, die das Spielen einer Note auf einer Klarinette erzeugt. Die Abbildung veranschaulicht außerdem, dass jede komplexe Schallwelle mathematisch in eine Reihe von Sinuswellen verschiedener Frequenzen und Amplituden zerlegt werden kann. Diese Komponenten von Sinuswellen ergeben addiert den Originalton. Ein mathematisches Verfahren zur Zerlegung komplexer Wellen in ihre Komponenten von Sinuswellen ist die *Fourier-Analyse*. Eine Theorie des Hörens geht davon aus, dass das auditorische System mit einer Fourier-ähnlichen Analyse komplexe Geräusche in ihre Sinuswellenkomponenten zerlegt.

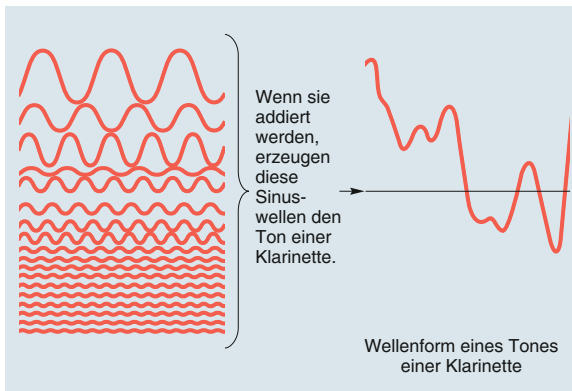


Abbildung 7.3: Die Zerlegung eines Tons – in diesem Fall des Tons einer Klarinette – in seine Komponenten von Sinuswellen durch eine Fourier-Analyse. Wenn sie addiert werden, entsteht aus den Sinuswellen die komplexe Schallwelle.

Für jeden reinen Ton gibt es einen engen Zusammenhang zwischen Frequenz und wahrgenommener Tonhöhe. Der Zusammenhang zwischen den Frequenzen, die zusammen ein natürliches Geräusch ergeben, und der wahrgenommenen Tonhöhe ist aber komplex (siehe Bidelman & Grall, 2014). Die Tonhöhe solcher Geräusche steht in Beziehung mit ihrer *Grundfrequenz* (die höchste Frequenz, von der die Frequenzanteile des Geräusches ganzzahlige Vielfache sind). Zum Beispiel hat ein Geräusch, das aus einer Mischung von 100, 200 und 300 Hz Frequenzen besteht, eine Tonhöhe entsprechend 100 Hz, da 100 Hz die höchste Frequenz ist, von der die anderen Frequenzen ganzzahlige Vielfache sind. Ein sehr wichtiges Charakteristikum der Wahrnehmung der Tonhöhe ist, dass die Tonhöhe eines komplexen Geräusches nicht in direkter Beziehung zu einer der Frequenzkomponenten des Geräusches stehen muss (siehe Lau & Werner, 2014). Beispielsweise würde eine Mischung aus reinen Tönen von 200, 300 und 400 Hz in derselben Tonhöhe wahrgenommen wie ein reiner Ton von 100 Hz (man spricht von einem „hinzugefügten“ Grundton oder Residualton), da

100 Hz die Grundfrequenz von 200, 300 und 400 Hz ist. Dieses Phänomen der Tonhöhenwahrnehmung wird als *fehlender Grundton* („missing fundamental“) bezeichnet.

7.2.2 Das Ohr

► *Abbildung 7.4* zeigt ein Ohr. Die Schallwellen wandern den Hörkanal entlang und verursachen Schwingungen der **Membrana tympani** (Trommelfell). Diese Schwingungen werden auf die drei **Ossicula** (Gehörknöchelchen) übertragen, die kleinen Knochen im Mittelohr: *Malleus* (Hammer), *Incus* (Amboss) und *Stapes* (Steigbügel). Die Schwingungen des Stapes lösen Schwingungen einer Membran aus, des **ovalen Fensters**, das wiederum die Schwingungen auf eine Flüssigkeit in der schneckenförmigen **Cochlea** (*Kokhlos* bedeutet „Landschnecke“) überträgt. Die Cochlea ist eine lange, aufgerollte Röhre mit einer inneren Membran, die beinahe bis zu ihrer Spitze verläuft. Diese innere Membran ist das auditorische Rezeptororgan, das **Corti-Organ**.

Jede Druckveränderung am ovalen Fenster wandert als eine Welle das Corti-Organ entlang. Das Corti-Organ besteht aus mehreren Membranen, von denen zwei hier beschrieben werden: Basilarmembran und Tektorialmembran (siehe ► *Abbildung 7.4*). Die auditorischen Rezeptoren, die **Haarzellen**, sitzen auf der **Basilarmembran**, und die **Tektorialmembran** liegt auf den Haarzellen (siehe Hudspeth, 2014). Dementsprechend erzeugt eine Auslenkung des Corti-Organ an einer beliebigen Stelle eine Scheerkraft auf die Haarzellen an dieser Stelle. Diese Kraft stimuliert die Haarzellen und löst dadurch Aktionspotenziale in den Axonen des **Nervus cochlearis** (Hörnervs) aus, einem Ast des VIII. Hirnnervs (*Nervus vestibulocochlearis*). Die Schwingungen der Cochlearflüssigkeit werden schließlich durch das *runde Fenster* abgebaut, einer elastischen Membran in der Wand der Cochlea.

Die Cochlea ist erstaunlich sensitiv (siehe Hudspeth, 2014). Menschen können Unterschiede zwischen reinen Tönen hören, die sich in der Frequenz um nur 0,2 % unterscheiden. Das Hauptprinzip der cochlearen Kodierung beruht darauf, dass unterschiedliche Frequenzen die Haarzellen an unterschiedlichen Stellen entlang der Basilarmembran maximal stimulieren, wobei höhere Frequenzen eine größere Aktivierung näher an den Fenstern erzeugen und niedrigere Frequenzen eine stärkere Aktivierung an der Spitze der Basilarmembran. Daher aktivieren die vielen Frequenzkomponenten, aus denen jedes komplexe Geräusch zusammengesetzt ist, Haarzellen an vielen verschiedenen Stellen

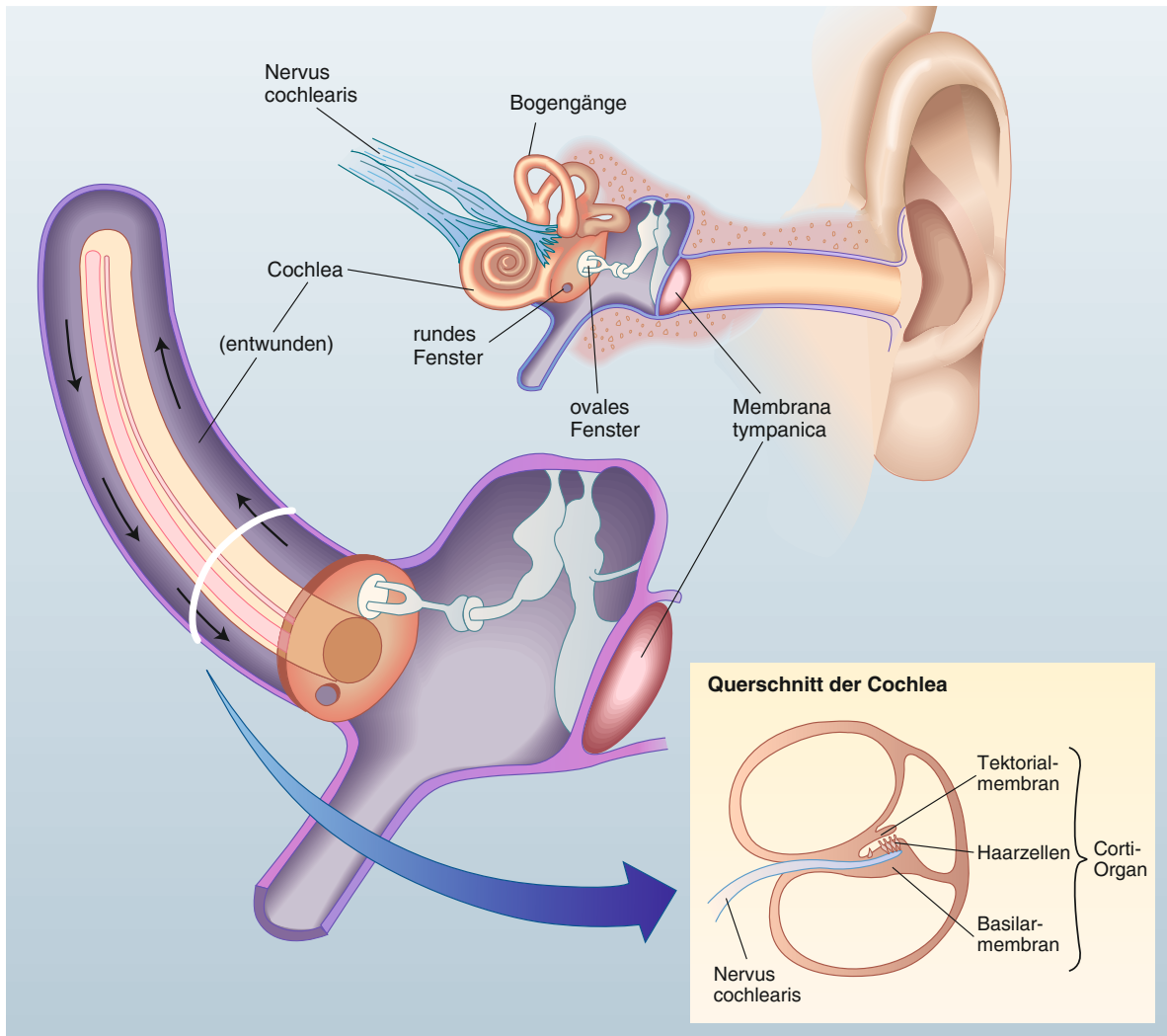


Abbildung 7.4: Die Anatomie des Ohrs.

entlang der Basilarmembran. Die vielen, durch ein einzelnes komplexes Geräusch hervorgerufenen Signale werden so aus dem Ohr über viele verschiedene auditorische Neurone weitergeleitet. Auch die meisten anderen Strukturen des auditorischen Systems sind – wie die Cochlea – entsprechend der Frequenz angeordnet. Die Organisation des auditorischen Systems ist demnach hauptsächlich **tonotop**, ähnlich wie die Organisation des visuellen Systems hauptsächlich **retinotop** ist.

Dies führt uns zu dem größten ungelösten Rätsel der auditorischen Verarbeitung. Stellen Sie sich eine komplexe akustische Umgebung vor, zum Beispiel eine Party. Die Musik spielt, Menschen tanzen, essen und trinken und um Sie herum finden zahlreiche Gespräche statt. Da die Frequenzkomponenten jedes einzelnen Geräusches viele Stellen entlang Ihrer Basilarmembran aktivieren, ist die Zahl der gleichzeitig durch die Partygeräusche aktivierten Stellen zu

jedem beliebigen Zeitpunkt enorm. Aber irgendwie schafft es das auditorische System, diese einzelnen Frequenzbotschaften in separate Kategorien zu sortieren und sie so zu kombinieren, dass Sie sämtliche Quellen komplexer Geräusche unabhängig voneinander hören (siehe Bremen & Middlebrooks, 2013; Christison-Lagay & Cohen, 2014; Christison-Lagay, Gifford & Cohen, 2015). Zum Beispiel hören Sie die Rede einer neben Ihnen stehenden Person als separate Abfolge von Geräuschen, trotz der Tatsache, dass diese viele Frequenzkomponenten beinhaltet, die auch in Geräuschen von anderen Quellen vorkommen. Der Mechanismus, der dieser wichtigen Fähigkeit zu Grunde liegt, ist noch nicht vollständig aufgeklärt. ► **Abbildung 7.4** zeigt auch die **Bogengänge**, die rezeptiven Organe des **vestibulären Systems**. Das vestibuläre System erzeugt Information über die Richtung und Intensität von Kopfbewegungen, die uns dabei helfen, unser Gleichgewicht zu halten.

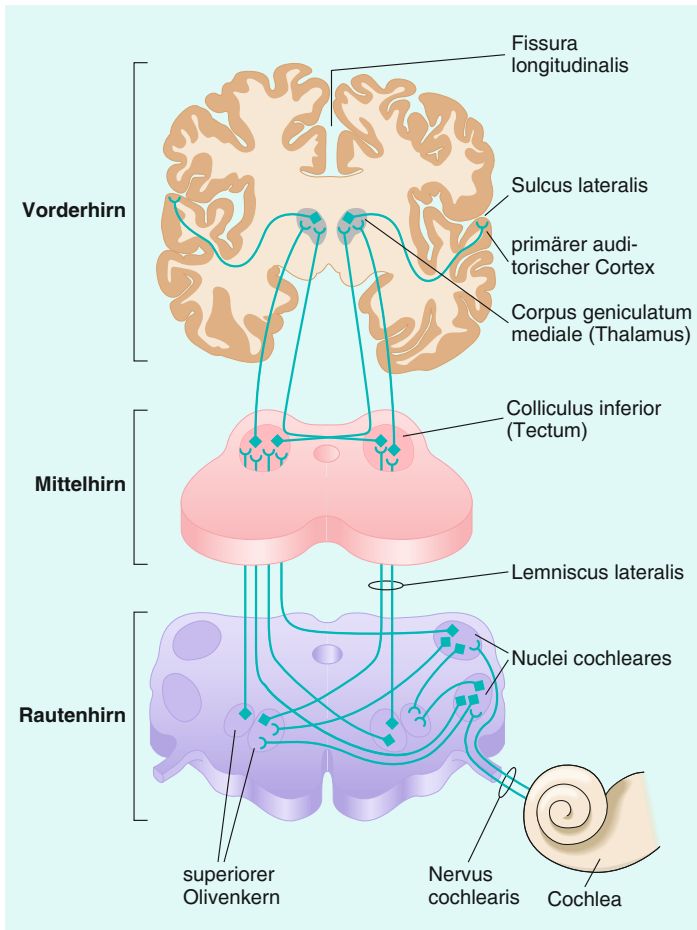


Abbildung 7.5: Einige der Bahnen des auditorischen Systems, die von einem Ohr zum Cortex führen.

7.2.3 Vom Ohr zum primären auditorischen Cortex

Es gibt keine auditorische Hauptbahn zum Cortex, vergleichbar mit der retino-geniculo-striären Bahn des visuellen Systems. Stattdessen gibt es ein Netzwerk auditorischer Bahnen (siehe Recanzone & Sutter, 2008), von denen einige in ► *Abbildung 7.5* dargestellt sind. Die Axone jedes *Nervus cochlearis* bilden synaptische Verbindungen mit den ipsilateralen *Nuclei cochleares*, von denen viele Projektionen zum superioren Olivenkernkomplex (**Nucleus olivaris superior**) auf beiden Seiten des Hirnstamms auf derselben Ebene führen. Die Axone der Olivenneurone projizieren über den *Lemniscus lateralis* (seitliche Schleifenbahn) zum **Colliculus inferior** (Teil der Vierhügelplatte). Dort bilden sie synaptische Verbindungen mit Neuronen, die zum **Corpus geniculatum mediale** (mittlerer Kniehöcker) des Thalamus projizieren, welche wiederum zum *primären auditorischen Cortex* weiterziehen. Beachten Sie, dass Signale von jedem Ohr schon auf einer niederen Verarbeitungsebene kombiniert werden (im superio-

ren Olivenkomplex) und sowohl zum ipsilateralen als auch zum kontralateralen auditorischen Cortex übertragen werden.

Aufgrund der Komplexität der subkortikalen auditorischen Bahnen ist die Untersuchung ihrer Funktionen schwierig. Es gibt aber eine Funktion des subkortikalen auditorischen Systems, die gut verstanden wird: die Lokalisation von Geräuschen im Raum.

7.2.4 Subkortikale Mechanismen der Schalllokalisation

Die Lokalisation von Geräuschen im Raum wird über die lateralen und medialen *Olivae superiores* (**Nucleus olivaris superior lateralis** und **Nucleus olivaris superior medialis**) vermittelt, die allerdings unterschiedlich arbeiten. Wenn ein Geräusch links von einer Person entsteht, erreicht es das linke Ohr zuerst und ist im linken Ohr lauter. Einige Neuronen der *medialen Oliva superior* reagieren auf leichte Unterschiede in der Ankunftszeit der Signale aus den zwei Ohren (siehe Phillips, Quinlan & Dingle, 2012; Von-

derschen & Wagner, 2014), während einige Neurone der *lateralen Olivae superiores* auf leichte Unterschiede in den von den beiden Ohren registrierten Schallamplituden reagieren (siehe Park et al., 2008; Pollack, 2012).

Die medialen und lateralen Olivae superiores projizieren sowohl zum *Colliculus superior* (in ► *Abbildung 7.5* nicht gezeigt) als auch zum *Colliculus inferior*. Im Gegensatz zu der allgemeinen tonotopen Organisation des auditorischen Systems sind die tiefen Schichten des *Colliculus superior*, die auditorischen Input empfangen, entsprechend einer Karte des auditorischen Raums angeordnet (siehe Ghose & Wallace, 2014). Die oberen Schichten des *Colliculus superior*, die visuellen Input erhalten, sind retinotop organisiert. Demnach kann man vermuten, dass die Hauptfunktion des *Colliculus superior* die Lokalisation von sensorischen Reizen im Raum ist.

Viele Forscher, die sich für die Schalllokalisierung interessieren, haben Schleiereulen untersucht, weil diese Eulen Schallquellen besser lokalisieren können als jede andere untersuchte Tierart (siehe Pena & Gutfreund, 2014). Schleiereulen sind nachtaktive Jäger und müssen Feldmäuse allein über die raschelnden Geräusche, die sie im Dunkeln verursachen, lokalisieren können. Nicht überraschend ist daher, dass die auditorischen Neurone der *Colliculus superior*-Region der Schleiereule sehr fein abgestimmt sind. Jedes Neuron reagiert nur auf Geräusche, die von einem bestimmten Ort im Hörbereich der Eule herkommen (siehe Mysore & Knudsen, 2014).

Evolutionäre Perspektive

von funktionellen Bildgebungsstudien am Mensch und invasiven neuronalen Registrierungen an Affen möglich (siehe Saenz & Langers, 2014). Gleichwohl sind wir noch weit davon entfernt, den auditorischen Cortex gut zu verstehen – unser Wissen zum visuellen Cortex beispielsweise ist um Längen besser.

Evolutionäre Perspektive

Bei Primaten liegt der primäre auditorische Cortex, der den Großteil seines Inputs vom *Corpus geniculatum mediale* erhält, im Temporallappen, größtenteils in der *Fissura lateralis* versteckt (siehe ► *Abbildung 7.6*). Der primäre auditorische Cortex von Primaten beinhaltet drei aneinanderliegende Gebiete (siehe Moerel, De Martino & Formisano, 2014), die zusammen die sogenannte Kernregion (Heschl'sche Querwindungen) bilden. Diese Kernregion wird von einem Band von Gebieten des sekundären auditorischen Cortex umfasst, der sogenannten Gürtelregion („belt region“). Gebiete des sekundären auditorischen Cortex, die außerhalb der Gürtelregion liegen, werden als *Parabelt-Regionen* („parabelt areas“) bezeichnet. Bei Primaten hat der auditorische Cortex ungefähr 20 unterscheidbare Gebiete (siehe Bendor & Wang, 2006).

Organisation des auditorischen Cortex von Primaten Zwei wichtige Organisationsprinzipien des primären auditorischen Cortex wurden identifiziert. Erstens ist der primäre auditorische Cortex, wie der primäre visuelle Cortex auch, in funktionellen Säulen organisiert (siehe Mizrahi, Shalev & Nelken, 2014). Alle Neurone, auf die man mit einer Mikroelektrode bei einer vertikalen Penetration des primären auditorischen Cortex trifft (d. h. eine Penetration in einem rechten Winkel zu den kortikalen Schichten), reagieren größtenteils optimal auf Geräusche aus demselben Frequenzbereich. Zweitens ist der primäre auditorische Cortex, wie die Cochlea, tonotop organisiert (siehe Schreiner & Polley, 2014). Wahrscheinlich sind alle

7.2.5 Der auditorische Cortex

Neuere Fortschritte bei der Untersuchung des auditorischen Cortex waren aufgrund der Konvergenz

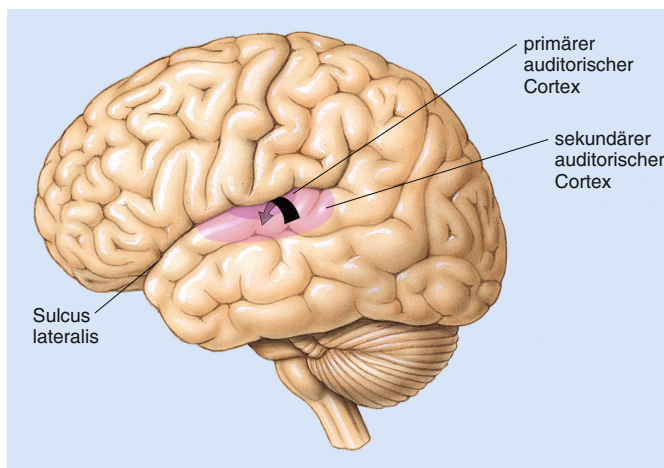


Abbildung 7.6: Die Lage des primären und sekundären auditorischen Cortex im Temporallappen. Der größte Teil des auditorischen Cortex ist in der Fissura lateralis verborgen.

Bereiche des primären und sekundären auditorischen Cortex auf der Grundlage von Frequenz organisiert.

Welche Töne sollte man zur Untersuchung des auditorischen Cortex verwenden? Warum hinkt die Forschung zum auditorischen Cortex der zum visuellen Cortex hinterher? Dafür gibt es mehrere Gründe, aber ein Hauptgrund ist, dass wir nicht genau wissen, entlang welcher Dimension der auditorische Cortex Geräusche evaluiert (Sharpee, Atencio & Schreiner, 2011). Aus Kapitel 6 wissen Sie, dass die Forschung zum visuellen Cortex erst schnelle Fortschritte machte, als Hubel und Wiesel entdeckten, dass die meisten visuellen Neurone auf Kontrast reagieren. Es gibt klare Hinweise, dass der auditorische Cortex *hierarchisch organisiert* ist, da die neuronalen Antworten des sekundären auditorischen Cortex meist komplexer und variabler sind als die des primären auditorischen Cortex (siehe Scott, 2005).

Viele Neurone des auditorischen Cortex antworten nur schwach auf einfache Reize wie beispielsweise reine Töne, die aber vorwiegend für elektrophysiologische Studien am auditorischen Cortex verwendet wurden. Diese Praxis änderte sich, teilweise als Reaktion auf die Entdeckung, dass viele Neurone des auditorischen Cortex in den Belt- und Parabelt-Regionen von Affen robust auf Affenschreie reagieren (siehe Romanski & Averbeck, 2009). Und tatsächlich hat sich gezeigt, dass natürliche Geräusche im Allgemeinen besser geeignet sind, Aktivierungen im auditorischen Cortex von Säugetieren auszulösen (siehe Mizrahi, Shalev & Nelken, 2014; Theunissen & Elie, 2014). Aber trotzdem wissen wir nicht, wie der auditorische Cortex arbeitet, was es schwer macht, die richtigen Forschungsfragen zu stellen oder das System mit den geeigneten akustischen Reizen zu testen (Hromádka & Zador, 2009).

Zwei Bahnen des auditorischen Cortex Das Denken über die allgemeine Organisation des auditori-

schen Cortex wurde von der Forschung zum visuellen Cortex inspiriert. So wurde vorgeschlagen, dass die auditorische Analyse zwei Bahnen folgt, ähnlich wie es für die visuelle Analyse zwei Bahnen gibt (dorsal und ventral). Auditorische Signale werden letztendlich zu zwei großen Gebieten des Assoziationscortex weitergeleitet: zum präfrontalen Cortex und zum posterioren Parietalcortex. Es wird vermutet, dass die *anteriore auditorische Bahn* mehr für die Identifikation („was“) von Geräuschen verantwortlich ist und die *posteriore auditorische Bahn* mehr für die Lokalisierung („wo“) der Geräusche (siehe Cloutman 2013; Du et al., 2015). ► **Abbildung 7.7** veranschaulicht diese Bahnen. Andere Autoren haben allerdings vorgeschlagen, dass die Hauptfunktion der posterioren auditorischen Bahn in der Handlungsvorbereitung liegt (Arnott & Alain, 2011).

Auditorisch-visuelle Interaktionen Traditionell wird angenommen, dass sensorische Systeme im Assoziationscortex interagieren. Und ein Assoziationscortex wird, wie Sie schon erfahren haben, auch dadurch definiert, dass in diesem Gebiet solche Interaktionen stattfinden. Die Forschung zur Interaktion sensorischer Systeme hat sich vorwiegend mit der Interaktion zwischen visuellem und auditorischem System beschäftigt, und hier besonders mit Interaktionen, die im posterioren Parietalcortex ablaufen (siehe Brang et al., 2013; Cohen, 2009). In einer Studie an Affen (Mulette-Gillman, Cohen & Groh, 2005) wurde festgestellt, dass einige Neurone des posterioren Parietalcortex visuelle receptive Felder haben, einige auditorische receptive Felder und einige beides. Bei den Neuronen, die visuelle und auditorische receptive Felder hatten, konvergierten diese Felder auf dieselbe Lokalisation in der unmittelbaren Umgebung des Affen.

Interaktionen zwischen sensorischen Systemen werden auch häufig mittels funktioneller Bildgebung

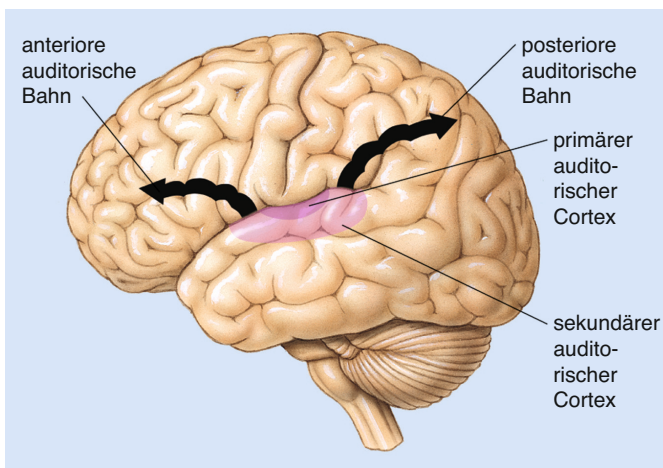


Abbildung 7.7: Die vermutete anteriore und posteriore auditorische Bahn.

untersucht. Ein Vorteil hierbei ist, dass keine Festlegung auf bestimmte Orte im Gehirn notwendig ist, sondern dass die Aktivität im ganzen Gehirn aufgezeichnet werden kann. Diese Untersuchungen haben bestätigt, dass sensorische Interaktionen im Assoziationscortex auftreten. Noch wichtiger aber ist, dass diese Studien wiederholt nachweisen konnten, dass sensorische Interaktionen auch auf der niedrigsten Ebene in der kortikalen sensorischen Verarbeitungshierarchie auftreten, in Gebieten des primären sensorischen Cortex (siehe Man et al., 2013; Smith & Goodale, 2015). Diese Entdeckung hat unser Verständnis der sensorischen Interaktion verändert: Interaktionen zwischen sensorischen Systemen finden nicht nur nachgeordnet, nach vollständigen *unimodalen* (nur ein System betreffenden) Analysen statt. Interaktionen zwischen sensorischen Systemen sind wahrscheinlich frühe und grundlegende Bestandteile der sensorischen Verarbeitung.

Wo wird die Tonhöhe wahrgenommen? Diese grundlegende Frage zum auditorischen Cortex konnte durch neuere Forschung beantwortet werden. Auf den ersten Blick erscheint diese Frage einfach, da die meisten Gebiete des auditorischen Cortex streng tonotop organisiert sind. Als aber Untersuchungen realisiert wurden, bei denen Frequenz und Tonhöhe unterschiedlich waren, beispielsweise indem die Technik des fehlenden Grundtons eingesetzt wurde, zeigte sich, dass die meisten auditorischen Neurone eher auf Veränderungen der Frequenz als der Tonhöhe reagierten. Diese Befunde haben Bendor und Wang (2005) dazu veranlasst, mit Mikroelektroden in primären und sekundären Gebieten des auditorischen Cortex von Affen die Antworten von einzelnen Neuronen auf den fehlenden Grundton hin aufzuzeichnen. Sie haben dabei eine kleine Region anterior vom primären auditorischen Cortex entdeckt, in der viele Neurone eher auf die Tonhöhe als auf die Frequenz reagierten, unabhängig von der Art der Geräusche. Da sie in dieser Region auch Neurone fanden, die auf Frequenzen reagierten, haben Bendor und Wang geschlossen, dass diese Region sehr wahrscheinlich der Ort ist, wo Tonfrequenzen zu wahrgenommenen Tonhöhen umgewandelt werden. Ein vergleichbares „Tonhöhen-Gebiet“ mit derselben Lokalisation wurde mittels fMRT-Studien auch im menschlichen Gehirn identifiziert.

7.2.6 Auswirkungen einer Schädigung des auditorischen Cortex

Untersuchungen zu Schädigungen des auditorischen Systems sind aus zwei Gründen wichtig: Erstens

können sie Informationen darüber liefern, wie das auditorische System arbeitet. Zweitens können sie dazu beitragen, die Ursachen und die Behandlung von Taubheit zu verstehen.

Klinische
Implikationen

Schädigung des auditorischen Cortex Untersuchungen über die charakteristischen Auswirkungen von Schädigungen des auditorischen Cortex sind aufgrund der Tatsache erschwert, dass der größte Teil des menschlichen auditorischen Cortex in der Fissura lateralis liegt. Aus diesem Grund ist der auditorische Cortex nur selten in seiner Gesamtheit zerstört. Und wenn doch, dann ist zwangsläufig auch das umgebende Gewebe weiträumig beschädigt. Daraus resultiert, dass unser Wissen über die Auswirkungen von Schädigungen des auditorischen Cortex weitgehend auf Untersuchung an Tieren mit chirurgisch induzierten Läsionen basiert. Die meisten Studien über die Auswirkungen von Schädigungen des auditorischen Cortex haben große Schädigungen der Kern-, Gürtel- und Parabel-Regionen untersucht. Gerade aufgrund der Größe der Läsionen ist es überraschend, dass schwere dauerhafte Defizite ausblieben. Dies legt nahe, dass die subkortikalen auditorischen Schaltkreise komplexere und wichtigere Funktionen haben, als ursprünglich angenommen wurde.

Die Auswirkungen von Schädigungen des auditorischen Cortex sind für verschiedene Spezies zwar etwas unterschiedlich, die Auswirkungen bei Mensch und Affe sind aber wahrscheinlich sehr ähnlich (siehe Heffner & Heffner, 2003). Nach bilateralen Läsionen kommt es oft zu einem vollständigen Verlust der Hörfähigkeit – vermutlich als Resultat eines Schocks in Folge der Läsion, denn die Hörfähigkeit erholt sich normalerweise innerhalb der nächsten Wochen. Die wichtigsten permanenten Defizite sind Verluste der Fähigkeiten, Geräusche lokalisieren und Frequenzen unterscheiden zu können (siehe Heffner & Heffner, 2003).

Evolutionäre
Perspektive

Die Auswirkungen von unilateralen Läsionen des auditorischen Cortex legen nahe, dass das System zumindest teilweise gekreuzt ist. Eine unilaterale Läsion zerstört die Fähigkeit, ein Geräusch räumlich kontralateral zur Läsion, aber nicht ipsilateral, zu lokalisieren. Andere auditorische Defizite nach unilateralen Läsionen des auditorischen Cortex sind dagegen für kontralaterale im Vergleich zu ipsilateralen Geräuschen nur leicht verstärkt.

Menschliche Taubheit Taubheit ist eine der häufigsten permanenten Behinderungen der Menschen. Aktuell leiden schätzungsweise 360 Millionen Menschen an einer hörbedingten Behinderung (World Health Organization, 2015). Totale Taubheit ist selten, sie tritt nur bei 1 % der Hörgeschädigten auf.

Schwere Hörschädigungen sind normalerweise auf Schädigungen im inneren oder mittleren Ohr oder der Nerven, die von ihnen ausgehen, zurückzuführen, und nicht auf zentrale Schädigungen (in letzterem Fall spricht man dann von zentraler Taubheit). Es gibt zwei häufige Arten von Hörbehinderungen: Schädigung der Gehörknöchelchen (*Ossicula auditus*) oder der Cochlea und/oder des Hörnervs (*Nervus cochlearis*). Letztere Schädigung basiert vorwiegend auf einem Verlust an Haarzellen, den auditorischen Rezeptoren (siehe Wong & Ryan, 2015).

Wenn nur ein Teil der Cochlea beschädigt ist, dann besteht eine Taubheit für bestimmte Frequenzen, nicht aber für andere. Beispielsweise betrifft der altersbedingte Hörverlust normalerweise v. a. das Hören hoher Frequenzen. Aus diesem Grund haben ältere Personen oft Probleme, „s“- „f“- und „t“-Laute zu unterscheiden. Sie können zwar hören, dass jemand mit ihnen spricht, können aber nur schwer verstehen, was gesprochen wird. Von Angehörigen und Freunden wird oft nicht erkannt, dass ein Großteil der Verwirrtheit von älteren Personen auf deren Probleme mit der akustischen Diskrimination basiert (siehe Wingfield, Tun & McCoy, 2005).

Hörverluste gehen manchmal mit **Tinnitus** (lat. für „das Klingeln der Ohren“) einher. Wenn nur ein Ohr betroffen ist, wird das Tinnitusgeräusch als von diesem Ohr kommend wahrgenommen.

Neuronale
Plastizität

Allerdings unterbindet ein Durchtrennen des Hörnervs dieses Ohrs den Tinnitus nicht. Das legt nahe, dass zentrale Veränderungen im auditorischen System die Ursache für den Tinnitus sind (Eggermont & Tass, 2015; Elgoyhen et al., 2015; Noreña & Farley, 2013).

Manche Personen mit einer cochleabedingten Taubheit profitieren von einem *Cochleaimplantat*. Das Implantat umgeht die Schädigung der Haarzellen, indem der Schall, der von einem Mikrofon nahe dem Ohr aufgenommen wird, in elektrische Signale umgewandelt wird, die über Elektrodenbündel in die Cochlea übertragen werden. Diese Signale erregen die auditorischen Nerven. Cochleaimplantate können zwar sehr hilfreich sein, sie können aber das normale Hören nicht wiederherstellen. Je früher eine Person nach Beginn der Taubheit ein Cochleaimplantat erhält, umso wahrscheinlicher wird sie davon profitieren. Der Grund dafür ist, dass Nichtgebrauch zu Veränderungen der neuronalen auditorischen Bahnen führt (siehe Kral & Sharma, 2012).

Prüfen Sie Ihr Wissen

Bevor Sie nun mit den anderen sensorischen Systemen weitermachen, sollten Sie hier eine Pause einlegen und Ihr Wissen überprüfen. Vervollständigen Sie jeden Satz mit dem passenden Begriff. Die richtigen Antworten finden Sie unter dem Kasten. Bevor Sie weiterlesen, sollten Sie die zu Ihren Fehlern oder Wissenslücken gehörenden Textpassagen wiederholen.

1. Ein Cortexgebiet, das Input von mehr als einem sensorischen System erhält, wird _____ genannt.
2. Die drei Organisationsprinzipien sensorischer Systeme sind hierarchische Organisation, _____ und parallele Verarbeitung.
3. Die Fourier-Analyse zerlegt komplexe Geräusche in Komponenten von _____.
4. Die höchste Frequenz, von der die Frequenzanteile eines Geräusches ganzzahlige Vielfache sind, wird _____ genannt.
5. Der Incus ist ein _____.

6. Der auditorische Nerv ist ein Ast des VIII. Hirnnervs und wird _____ genannt.
7. Das auditorische sensorische System ist größtenteils _____ organisiert.
8. Die Axone der auditorischen Nerven bilden Synapsen auf die ipsilateralen _____.
9. Eine Funktion der superioren Olivenkerne ist die _____ von Geräuschen.
10. Einige Gebiete des sekundären auditorischen Cortex liegen in einem Band, das an die Kernregion anschließt und sie umschließt. Diese Regionen werden zusammenfassend als _____ bezeichnet.
11. In elektrophysiologischen Studien wurden häufig _____ als Stimulationsmaterial verwendet, obwohl die auditorischen Neurone nur schwach darauf reagieren.
12. Viele Studien zur auditorisch-visuellen Interaktion haben sich auf Gebiete des Assoziationscortex im posterioren _____ fokussiert.

Antworten: (1) Assoziationscortex; (2) funktionelle Trennung; (3) Sinuswellen; (4) Grundfrequenz; (5) *Ossicula auditus* oder *Gehörknöchelchen*; (6) *Nervus cochlearis* oder *Hörnerv*; (7) *tonotop*; (8) *Nuclei cochleares*; (9) *Lokalisation*; (10) *Gürtelregion* oder *„belt region“*; (11) *reine Töne*; (12) *Parietalcortex*.

Das somatosensorische System: Berührung und Schmerz

7.3

Empfindungen, die den Körper betreffen, werden *Somatosensationen* genannt. Das System, das diese Körperempfindungen vermittelt, das *somatosensorische System*, besteht eigentlich aus drei getrennten, aber interagierenden Systemen: (1) dem *exterozeptiven System*, das externe Reize registriert, die auf die Haut treffen; (2) dem *propriozeptiven System*, das die Information über die Position des Körpers, die von den Rezeptoren der Muskeln, der Gelenke und den Gleichgewichtsorganen stammen, überwacht; und (3) dem *interozeptiven System*, das allgemeine Informationen über die Bedingungen innerhalb des Körpers liefert (z. B. Temperatur und Blutdruck). Dieses Kapitel beschäftigt sich fast ausschließlich mit dem exterozeptiven System, das wiederum aus drei einigermaßen getrennten Abteilungen besteht: einem Bereich zur Wahrnehmung *mechanischer Reize* (Berührung), einem für *thermische Reize* (Temperatur) und einem für *nozizeptive Reize* (Schmerz).

7.3.1 Hautrezeptoren

In der Haut gibt es viele verschiedene Arten von Rezeptoren (siehe Owens & Lumpkin, 2014; Zimmerman, Bai & Ginty, 2014), ► *Abbildung 7.8* veranschaulicht vier davon. Die einfachsten Hautrezeptoren sind die **freien Nervenendigungen** (Neuronenendigungen ohne spezialisierte Strukturen), die besonders sensitiv gegenüber Temperaturveränderungen und Schmerz sind. Die größten und am tiefsten liegenden Hautrezeptoren sind die zwiebelartigen **Pacini-Körperchen**, die sehr schnell adaptieren und daher auf plötzliche Verschiebungen der Haut und nicht auf konstanten Druck reagieren. Im Gegensatz dazu adaptieren die **Merkel-Scheiben** und die **Ruffini-Körperchen** langsam und reagieren dementsprechend am besten auf langsame, kontinuierliche Veränderungen von Druck und Dehnung der Haut.

Um die funktionelle Bedeutung einer schnellen und langsamen *Rezeptoradaptation* zu verstehen, sollten Sie überlegen, was passiert, wenn ein konstanter Druck auf die Haut ausgeübt wird. Der Druck löst einen abrupten Anstieg in der Feuerrate aller Rezeptoren aus, was der Berührungsempfindung entspricht. Allerdings bleiben nach ein paar hundert Millisekun-

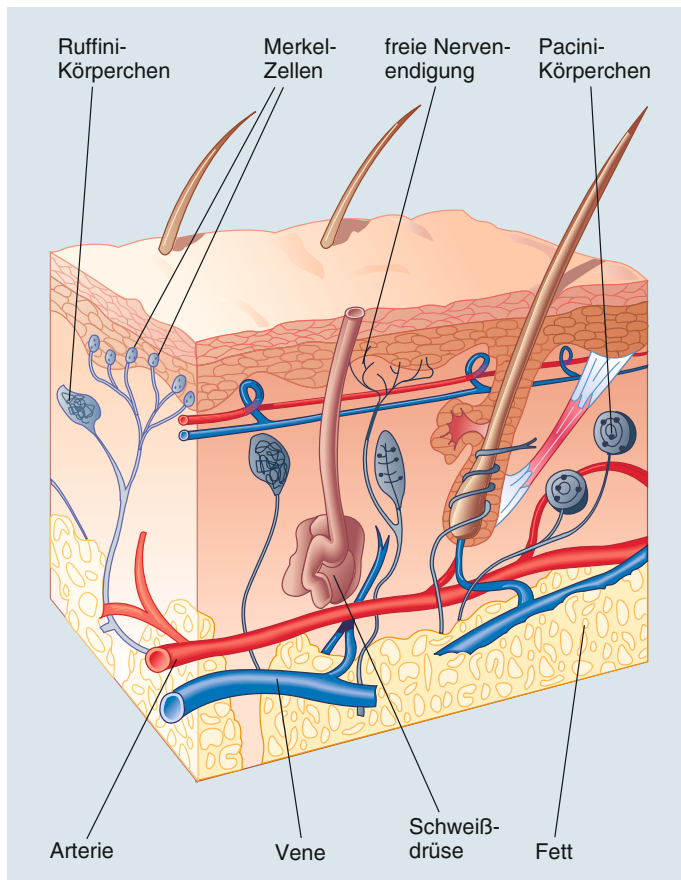


Abbildung 7.8: Vier Hautrezeptoren, die in der behaarten und auch in der unbehaarten Haut vorkommen.

den nur die langsam adaptierenden Rezeptoren aktiv und die Qualität der Empfindung verändert sich. Tatsächlich ist man sich eines konstanten Drucks auf der Haut oft gar nicht bewusst. Zum Beispiel wird es normalerweise nicht bewusst, wenn die Kleider den Körper berühren, zumindest solange man die Aufmerksamkeit nicht darauf konzentriert. Eine Folge ist, dass man Objekte, die man durch Berührung identifizieren will, ständig mit der Hand manipuliert, so dass sich das Stimulationsmuster kontinuierlich verändert. Die Identifizierung von Objekten über Berührung wird **Stereognosis** genannt. Aufgrund der schnell und langsam adaptierenden Rezeptoren ist es möglich, Information über dynamische und statische Qualitäten einer taktilen Stimulation zu erzeugen.

Struktur und Physiologie der verschiedenen Arten von somatosensorischen Rezeptoren legen nahe, dass sie für unterschiedliche Aufgaben spezialisiert sind. Allerdings arbeiten sie im Großen und Ganzen auf dieselbe Art und Weise: Auf die Haut treffende Reize deformieren oder verändern die

Chemie des Rezeptors, wodurch sich die Permeabilität der Zellmembran des Rezeptors für verschiedene Ionen ändert (siehe Delmas, Hao & Rodat-Despoix, 2011; Tsunozaki & Bautista, 2009). Das Ergebnis ist ein neuronales Signal.

Ursprünglich wurde angenommen, dass jede Art von Hautrezeptoren unterschiedliche taktile Empfindungen (z. B. Berührung, Hitze, Schmerz) vermittelt. Dies konnte aber nicht bestätigt werden. Jede taktile Empfindung ist wahrscheinlich das Ergebnis der Interaktion mehrerer Vorgänge im Rezeptor, und jeder Vorgang im Rezeptor trägt zu verschiedenen Empfindungen bei (siehe Hollins, 2010; Lumpkin & Caterina, 2007; McGlone & Reilly, 2009). Zusätzlich scheinen auch die Hautzellen, die einen bestimmten Rezeptor umgeben, für die Qualität der durch einen Rezeptor erzeugten Empfindung eine Rolle zu spielen (siehe Zimmerman, Bai & Ginty, 2014). Tatsächlich werden auch immer noch neue Arten von taktilen Empfindungen entdeckt (siehe McGlone, Wessberg & Olausson, 2014).

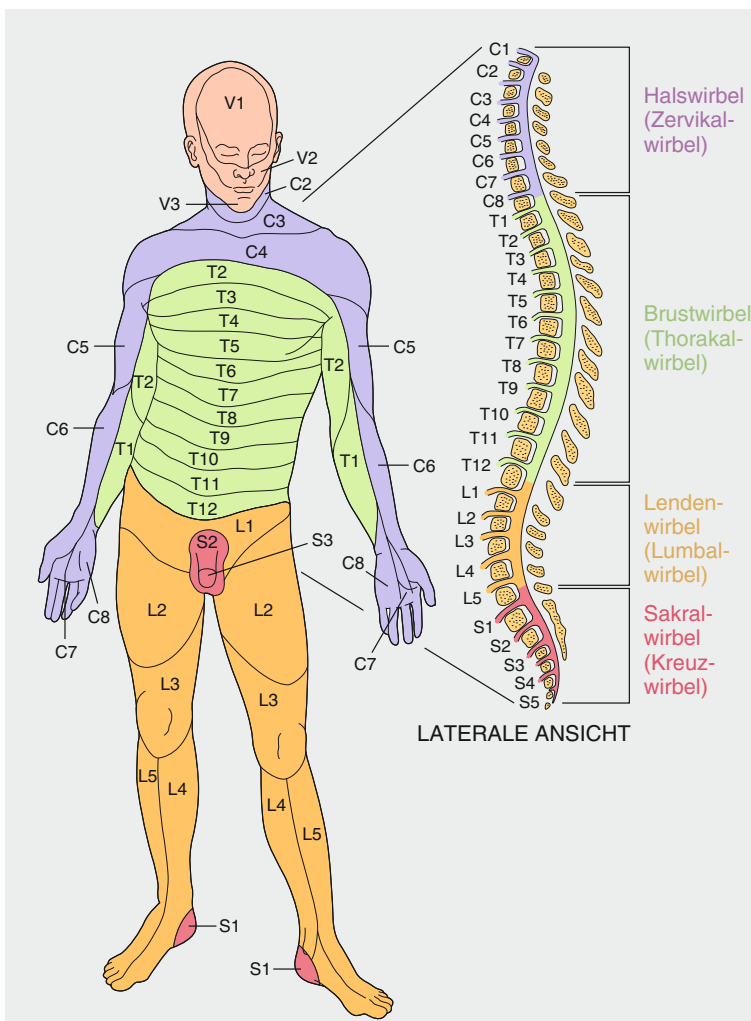


Abbildung 7.9: Die Dermatomen des menschlichen Körpers. S, L, T und C beziehen sich auf die sakralen, lumbalen, thorakalen und cervicalen Abschnitte der Wirbelsäule, V1, V2 und V3 auf die drei Äste des Nervus trigeminus.

Dermatome Die Nervenfasern, die Information von Hautrezeptoren und anderen somatosensorischen Rezeptoren übertragen, werden zu Nerven zusammengeführt, die über die *dorsale Wurzel* in das Rückenmark eintreten. Der Bereich des Körpers, der über die linke und rechte dorsale Wurzel eines gegebenen Rückenmarksegments innerviert wird, wird als ein **Dermatom** bezeichnet. ► *Abbildung 7.9* stellt eine Karte der Dermatome des menschlichen Körpers dar. Da sich benachbarte Dermatome deutlich überlappen, führt die Zerstörung einer einzelnen dorsalen Wurzel normalerweise nur zu geringen somatosensorischen Ausfällen.

7.3.2 Zwei große somatosensorische Bahnen

Die somatosensorische Information wird von jeder Körperseite aus über mehrere aufsteigende somato-

sensorische Bahnen zum menschlichen Cortex geleitet, aber es gibt zwei Hauptbahnen: das Hinterstrang-Lemniscus-medialis-System und das anterolaterale System (Vorderseitenstrangsystem oder exterolemniskales System). Das *Hinterstrang-Lemniscus-medialis-System* überträgt vorwiegend Information über Berührung und Propriozeption, das *anterolaterale System* vorwiegend über Schmerz und Temperatur. Bitte beachten Sie hierbei das Wort „vorwiegend“, denn die Funktionen der beiden Bahnen sind sicherlich nicht vollständig trennbar. So eliminieren Läsionen des Hinterstrang-Lemniscus-medialis-Systems die Wahrnehmung von Berührung und Propriozeption nicht vollständig, und Läsionen des anterolateralen Systems eliminieren die Wahrnehmung von Schmerz und Temperatur nicht komplett.

Das **Hinterstrang-Lemniscus-medialis-System** ist in ► *Abbildung 7.10* dargestellt. Die sensorischen Neurone dieses Systems treten über die Hinterwurzel ins Rückenmark ein, steigen ipsilateral im **Hin-**

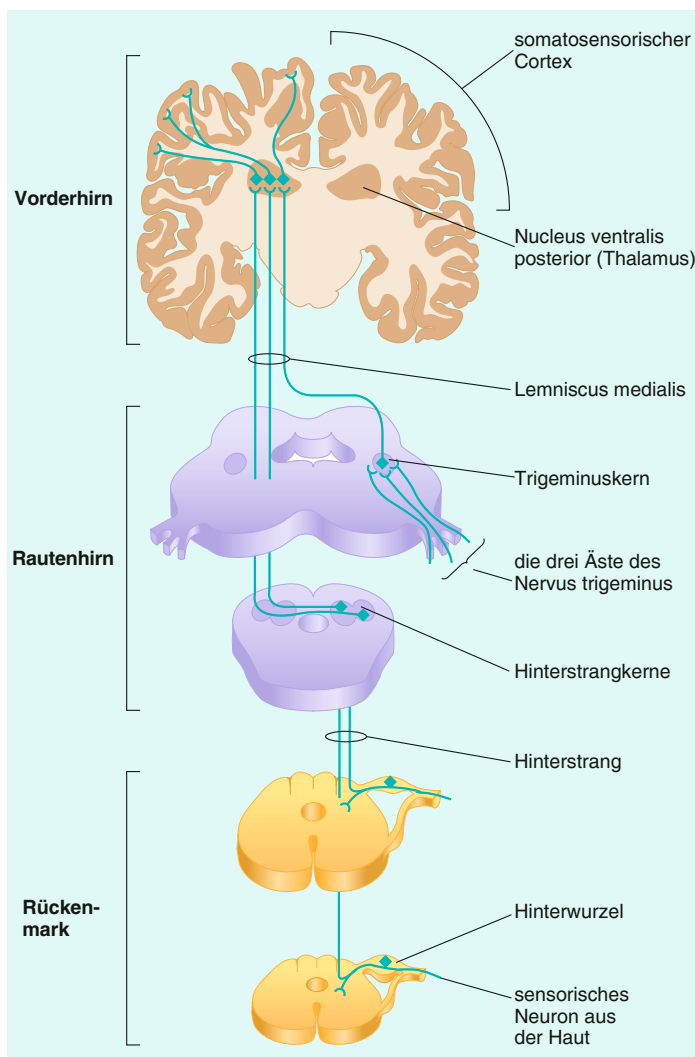


Abbildung 7.10: Das Hinterstrang-lemniscus-medialis-System. Dargestellt sind nur die Bahnen einer Körperseite.

terstrang auf und bilden Synapsen in den *Hinterstrangkernen* der Medulla. Die Axone der Neurone der Hinterstrang-Kerne *kreuzen* (d. h. ziehen auf die andere Seite des Gehirns) und steigen dann im **Lemniscus medialis** (mediale Schleifenbahn) zum **kontralateralen Nucleus ventralis posterior** des Thalamus auf. Der Nucleus ventralis posterior empfängt auch Input über die drei Äste des *Nervus trigeminus* (*V. Hirnnerv*), die somatosensorische Information von den kontralateralen Gesichtsbereichen übertragen. Die meisten Neuronen des Nucleus ventralis posterior projizieren zum *primären somatosensorischen Cortex (SI)*, andere zum *sekundären somatosensorischen Cortex (SII)* oder zum posterioren Parietalcortex. Liebhaber neurowissenschaftlicher Quizfragen können hier ihre Sammlung an Fragen erweitern: Die Hinterstrangneurone, die ihren Ursprung in den Zehen haben, sind die längsten Neurone im menschlichen Körper.

Das **anterolaterale System** ist in ► *Abbildung 7.11* dargestellt. Die meisten Hinterwurzelneurone des anterolateralen Systems bilden, sobald sie in das Rückenmark eintreten, synaptische Verbindungen. Die Axone der meisten Neurone zweiter Ordnung kreuzen und steigen dann im kontralateralen anterolateralen Teil des Rückenmarks zum Gehirn auf; einige kreuzen jedoch nicht, sondern steigen ipsilateral auf. Das anterolaterale System besteht aus drei verschiedenen Bahnen: dem **Tractus spinothalamicus**, der zum *Nucleus ventralis posterior* des Thalamus projiziert (wie auch das Hinterstrang-Lemniscus-medialis-System); dem **Tractus spinoreticularis**, der zur *Formatio reticularis* projiziert und dann zu den *Nuclei intralaminares* des Thalamus (zu denen auch der Nucleus parafascicularis gehört); und dem **Tractus spinotectalis**, der zum *Tectum* (Colliculi) zieht. Die drei Äste des Nervus trigeminus, die zu den identischen Orten im Thalamus ziehen, übertragen Schmerz- und Tempera-

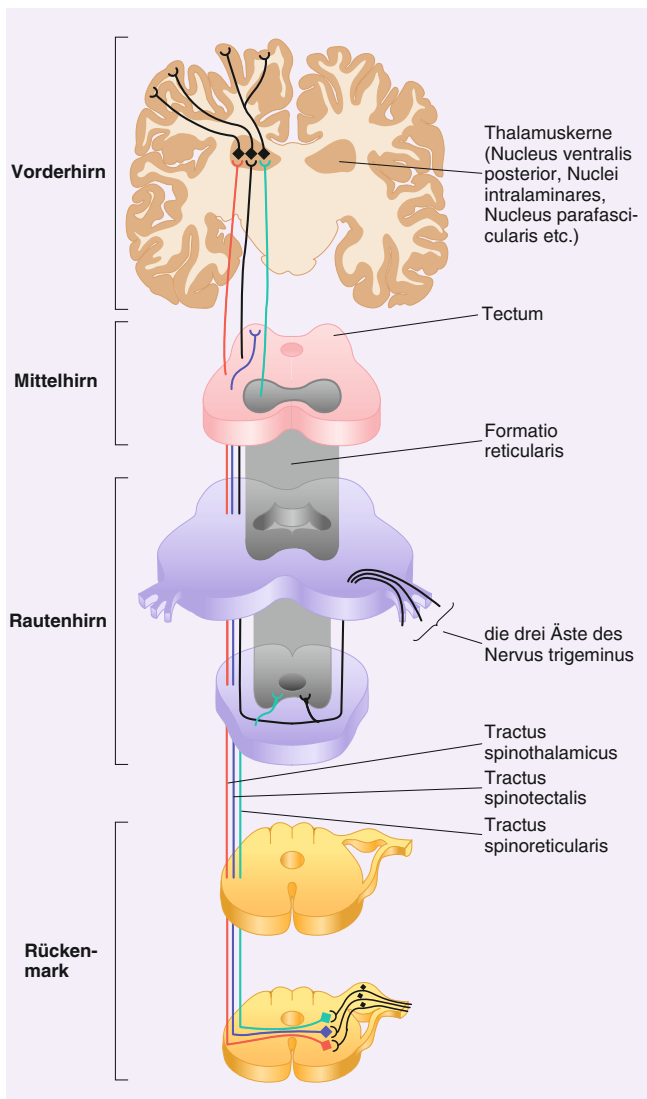


Abbildung 7.11: Das anterolaterale System. Dargestellt sind nur die Bahnen einer Körperseite.

Copyright

Daten, Texte, Design und Grafiken dieses eBooks, sowie die eventuell angebotenen eBook-Zusatzdaten sind urheberrechtlich geschützt. Dieses eBook stellen wir lediglich als **persönliche Einzelplatz-Lizenz** zur Verfügung!

Jede andere Verwendung dieses eBooks oder zugehöriger Materialien und Informationen, einschließlich

- der Reproduktion,
- der Weitergabe,
- des Weitervertriebs,
- der Platzierung im Internet, in Intranets, in Extranets,
- der Veränderung,
- des Weiterverkaufs und
- der Veröffentlichung

bedarf der **schriftlichen Genehmigung** des Verlags. Insbesondere ist die Entfernung oder Änderung des vom Verlag vergebenen Passwort- und DRM-Schutzes ausdrücklich untersagt!

Bei Fragen zu diesem Thema wenden Sie sich bitte an: **info@pearson.de**

Zusatzdaten

Möglicherweise liegt dem gedruckten Buch eine CD-ROM mit Zusatzdaten oder ein Zugangscode zu einer eLearning Plattform bei. Die Zurverfügungstellung dieser Daten auf unseren Websites ist eine freiwillige Leistung des Verlags. **Der Rechtsweg ist ausgeschlossen.** Zugangscodes können Sie darüberhinaus auf unserer Website käuflich erwerben.

Hinweis

Dieses und viele weitere eBooks können Sie rund um die Uhr und legal auf unserer Website herunterladen:

<https://www.pearson-studium.de>