

5 Diskussion

Im Rahmen dieser Arbeit wurden die akustischen Außenohrübertragungsfunktionen bei zwei Haushunden mit langem Stehohr am oberen Teil des Kopfes und stark beweglichen Ohrmuscheln ermittelt. Dafür wurden plastische Außenohrmodelle erstellt und der Schalldruckverlauf der künstlichen Ohrsignale für die Bestimmung der Übertragungsfunktionen genutzt. Da bisher keine akustischen Übertragungsfunktionen vom natürlichen Außenohr des Haushundes vorliegen, wurde für die Validierung der Arbeitsweise der Außenohrmodelle ein Katzenkunstkopf genutzt. Durch den Vergleich publizierter Daten mit den eigenen Daten – beschrieben in Kapitel 3.6 – konnte gezeigt werden, dass mittels der Ergebnisse aus den Messungen mit diesen Modellen Aussagen zur Richtcharakteristik des Außenohres getroffen werden können. Auch an plastischen Außenohrmodellen vom Menschen konnten adäquate Ergebnisse erzielt werden, besonders wenn die natürlichen Verhältnisse im Modell berücksichtigt werden [Bauer & Rosenheck, 1967; Shaw & Teranishi, 1968; Damaske & Wagener, 1969; Kleiner, 1978; Genuit, 1984; Blauert, 1985].

Das Arbeiten mit den Außenohrmodellen eröffnete die Möglichkeit, unter definierten Bedingungen wiederholte Messungen durchzuführen, ohne dass sich die Kopf- und Ohrstellung änderte. Wiederholungen von Messungen produzieren bei der Arbeit mit natürlichen Subjekten gewisse Variationen der Übertragungsfunktionen [Wiener & Ross, 1946; Spezio et al., 2000; Xu & Middlebrooks, 2000], die durch wechselnde Positionen der Mikrofone oder der Ohr- und Kopfstellung hervorgerufen werden können. Kontrollierte Versuchsbedingungen stellen einen Vorteil der Arbeit mit Modellen dar. Weiterhin können so Tierversuche reduziert werden. Bei Messungen am natürlichen Außenohr erfordert die Platzierung des Mikrofons im äußeren Gehörgang oft einen operativen Eingriff. Die Platzierung der Mikrofone an der exakt gleichen Position vor den Trommelfellen bei beiden Ohren stellt außerdem einen extrem schwierigen Prozess dar [Chen et al., 1995]. Die Positionierung der Mikrofone bei den Außenohrmodellen war dagegen unkompliziert und erfolgte an definierten Stellen, die exakt reproduzierbar sind. Durch eine Positionierung des Mikrofons geht der Beitrag des gesamten Gehörganges mit in die Messung ein. Dadurch können ebenfalls Aussagen zu den Verstärkungsverhältnissen durch den Gehörgang getroffen werden, auch wenn die Abschlussimpedanz nicht mit den natürlichen Verhältnissen übereinstimmt. In die natürliche Abschlussimpedanz gehen die mechanischen Eigenschaften des Trommelfelles und des Mittelohres ein. Die Methode der original getreuen plastischen Modelle ermöglicht eine vergleichende Betrachtung, da sichergestellt werden kann, dass das

Mikrofon an der gleichen Stelle platziert wird und die Abschlussimpedanz bei allen untersuchten Objekten als gleich angesetzt wird. Bei der Betrachtung von Richtungsinformationen durch Übertragungsfunktionen rückt die Platzierung des Mikrofons im äußeren Gehörgang zudem etwas in den Hintergrund. HRTF-Messungen an zwei unterschiedlichen Stellen im äußeren Gehörgang können sich völlig unterscheiden, aber die Veränderungen in den beiden HRTF durch den Wechsel der Schalleinfallrichtung ist dagegen völlig gleich. Dadurch ist die berechnete richtungsabhängige Funktion, wie die DTF, nahezu identisch [Middlebrooks et al., 1989; Musicant et al., 1990; Rice et al., 1992; Xu & Middlebrooks, 2000]. Der äußere Gehörgang stellt ein richtungsunabhängiges Element des Außenohres dar [Genuit, 1984]. Somit können mit Außenohrmodellen, so lange die Geometrie aller Außenohrbestandteile vor dem Eingang zum äußeren Gehörgang mit den natürlichen Verhältnissen übereinstimmt, Untersuchungen zur Richtungscharakteristik des Außenohres vorgenommen werden. Die an Modellen gewonnenen Freifeldübertragungsfunktionen können sich allerdings infolge einer anderen akustischen Abschlussimpedanz von den am narkotisierten Tier gewonnenen Übertragungsfunktionen unterscheiden. Die Freifeldübertragungsfunktionen des Katzenmodells zeigen allerdings gute Übereinstimmungen mit publizierten HRTF, was auf eine akzeptable Arbeitsweise meiner Modelle hinweist. Ein weiterer Vorteil der Modelle liegt in der Möglichkeit, sie auf unterschiedlichste Art und Weise modifizieren zu können und die damit verbundenen Auswirkungen auf die Übertragungsfunktionen aufzuzeigen. Durch diese gezielten Manipulationen können tierärztliche Eingriffe nachempfunden oder definierte Einzelbestandteile des Außenohres eliminiert werden.

Der große Aufwand in der Vorbereitung und Durchführung (besonders der operative Aufwand bei der Platzierung der Mikrofone) von Experimenten mit narkotisierten Tieren sollte auch betrachtet werden. Müssen Ergebnisse verworfen werden, weil sich Überprüfungsdaten auf Grund von wechselnden Bedingungen innerhalb einer Sitzung geändert haben [Musicant et al., 1990], ist eine Wiederholungsmessung am gleichen Tier oft nicht möglich. Tritt ein solcher Fall beim Arbeiten mit Modellen auf, so ist eine Wiederholung dieser Messung unkompliziert und kostengünstig. Allerdings bedürfen Ergebnisse aus den Messungen mit Modellen vergleichende Untersuchungen an Tieren zur Verifizierung ihrer Aussagekraft. Ist dies erfolgt, so steht einer Weiterarbeit mit diesen Modellen unter den vielfältigsten Fragestellungen nichts im Weg.

Im folgenden sollen die mit den Außenohrmodellen gewonnenen Ergebnisse diskutiert und mit publizierten Ergebnissen verglichen werden.

5.1 Anatomischer Aufbau des Außenohres des Haushundes

Der anatomische Aufbau des Außenohres beider Untersuchungshunde stimmt mit den Beschreibungen aus der Literatur gut überein [Miller & Witter, 1942; Getty et al., 1956; Grützmaker, 1962; König, 1994]. Die Länge der medialen Seite des äußeren Gehörganges, d.h. von der vertikalen Furche bis zum Ende der löffelförmigen Platte, beträgt bei einer 9 Jahre alten Schäferhündin rechts 48mm und links 43 mm [Grützmaker, 1962]. Diese Länge entspricht der in dieser Arbeit ermittelten äußeren Gesamtlänge des horizontalen Astes des äußeren Gehörganges, die bei den beiden Tieren zwischen 38 mm bis 44,5 mm liegt. Die Gesamtlänge des Gehörganges wird von Grützmaker [1962] mit 63 mm angegeben. Bei den eigenen Abdrücken liegt die Gesamtlänge zwischen 59 mm und 65 mm. Getty et al. [1956] geben für den Durchmesser des Gehörganges 5 bis 10 mm in Abhängigkeit von Alter, Rasse und Größe des Hundes an. Diese Angaben entsprechen den eigenen Abmessungen. Bei der durchschnittlichen Längenangabe von 20 mm geht aus der Untersuchung von Getty et al. [1956] leider nicht hervor, ob es sich nur um den horizontalen Ast handelt oder ob der vertikale Ast in der Längenangabe mit berücksichtigt wird. Die Abmessungen zeigen, dass für die akustischen Messungen durchaus repräsentative Tiere der Rasse Deutscher Schäferhund gewählt wurden und somit die Ergebnisse auf eine Allgemeingültigkeit für die untersuchte Rasse plädieren können.

Die langen Stehohren beider Untersuchungshunde zeigen individuelle Abweichungen in ihren Abmessungen. Am ausgeprägtesten sind sie in der Ausdehnung der äußeren Ohrmuschelspalte. Die Ausdehnung lässt sich allein durch einen Wechsel der Ohrstellung verändern. Somit stellen die Größenangaben für die Ausdehnung der äußeren Ohrmuschel keine konstanten Werte dar, sondern sind stark von der Position und Ausrichtung des Außenohres abhängig. Die Unterschiede der Abmessungen des äußeren Gehörganges und die der Concha sind dagegen gering. Auch beim Menschen zeigen Untersuchungen, dass die für die Richtcharakteristik des Außenohres relevanten Größen, z.B. die Position des Ohrkanaleinganges, eine geringe Standardabweichung aufweisen. Auch die Abmessung der Concha beim Menschen zeigt nur geringe individuelle Abweichungen [Genuit, 1984].

5.2 Richtcharakteristik des Außenohres

Die Ergebnisse zeigen, dass bei der Außenohrpassage beim Hund einem Schallsignal richtungs- und frequenzabhängige Umformungen widerfahren. Dadurch kommt es zu Anhebungs- und Absenkungsbereichen im Frequenzgang des Schallsignals und damit zur Ausbildung von Maxima (Verstärkung) und Einbrüchen (Abschwächung) im Spektrum der akustischen Übertragungsfunktionen. Die Übertragungsfunktionen von den rechten und linken Außenohren bei beiden Hunden sind sich sehr ähnlich, aber nicht gleich. Dies wurde ebenso bei Messungen an narkotisierten bzw. toten Tieren beobachtet [Musicant et al., 1990; Chen et al., 1995; Parsons et al., 1999; Spezio et al. 2000], sowie beim Menschen [Searle et al., 1975]. Diese geringfügigen Abweichungen haben ihre Ursache in einer gewissen Unsymmetrie von Kopf und Außenohren, abweichenden Orientierungen der Stellung der äußeren Ohrmuschel zum Kopf sowie der Schwierigkeit, die Mikrofone in beiden Ohren an gleicher Stelle im äußeren Gehörgang zu positionieren [Musicant et al., 1990; Rice et al., 1992; Chen et al., 1995; Xu & Middlebrooks, 2000]. Die Übertragungsfunktionen der beiden Tiere zeigen im allgemeinen Verlauf des Graphs Gemeinsamkeiten, d.h. der rasche Anstieg der Pegeldifferenzen, beginnend bei den tiefen Frequenzen; die Ausformung des ersten und prominentesten Verstärkungsbereiches sowie die dortige Ausbildung des spektralen Maximum; die Ausbildung des ersten Einbruchs im mittel- bis höherfrequenten Bereich sowie die Ausbildung weiterer Gipfel und Einbrüche im höherfrequenten Bereich. Individuelle Unterschiede zeigen sich in den konkreten Werten der Ausprägung der spektralen Merkmale, besonders bei ihrer Lage, Ausdehnung und der Feinstruktur. Individuelle Differenzen in der HRTF haben ihre Ursache in morphologischen Unterschieden zwischen den Tieren [Rice et al., 1992; Xu & Middlebrooks, 2000]; die größten Unterschiede sind im hochfrequenten Bereich zu beobachten [Shaw, 1974b; Spezio et al., 2000].

Für die Bestimmung der Schalleinfallrichtung stehen binaurale und monaurale Merkmale eines einfallenden akustischen Stimulus infolge der Umformung bei seinem Transfer durch das Außenohr zur Verfügung. Bei der Betrachtung der akustischen Übertragungsfunktionen der beiden Hunde konnten drei Frequenzregionen definiert werden, die sich durch die Ausbildung spektraler Merkmale unterscheiden. Die erste Frequenzregion – *die niederfrequente Region (NF-Region)* – erstreckt sich von 500 Hz bis 1000 Hz. Sowohl in der Freifeldübertragungsfunktion als auch in den beiden anderen Übertragungsfunktionen ist diese Region nur durch eine geringfügige, richtungsunabhängige Pegeländerung charakterisiert. Zu keiner Zeit wurden in der NF-Region spektrale Merkmale wie Gipfel und

Einbrüche beobachtet. Damit liefern Schallsignale mit Frequenzen aus der NF-Region über ihre Intensitäten keine nennenswerten monauralen und interauralen Merkmale, anhand derer eine Richtungsbestimmung in der Horizontalebene erfolgen könnte. Dies ist darauf zurückzuführen, dass die Ursache für die Umformung eines Schallsignals in den physikalischen Interaktionen zwischen bestimmten Frequenzen und den Bestandteilen des Außenohres, Kopfes und Körpers liegt. Da die Wellenlängen tieferer Frequenzen viel größer sind als die Abmessungen des Außenohres und des Kopfes, erzeugen tiefe Frequenzen keinen Druckgewinn [Wiener et al., 1966; Shaw, 1974a], unabhängig davon aus welcher Richtung der Schall kommt. Dies wurde schon frühzeitig auch für den Menschen erkannt. Die Nutzung von ILD für die Bestimmung der seitliche Auslenkung eines Signals mit Frequenzen unter 1,5 kHz bereitet dem Menschen Probleme, selbst wenn die ILD künstlich stark vergrößert werden [Feddersen et al., 1947]. Beim Menschen spielt die Nutzung der interauralen Laufzeitdifferenzen von tieffrequenten Anteilen in einem Stimulus eine größere Rolle als seine interauralen Intensitätsdifferenzen für die Lokalisation [Wightman & Kistler, 1992]. Auch die eigenen Ergebnisse zeigen eine starke Richtungsabhängigkeit der Laufzeitdifferenzen eines 500 Hz Sinustones. Wird die Frequenz der beginnenden Phasenzweideutigkeit nach der verwendeten Formel bei Heffner & Heffner [1992] für das Tier 2 berechnet, so beginnt beim AZ von 90° und beim Zugrundelegen eines Kopfradius von 65 mm (Hälfte der größten Breite zwischen den Jochbögen) eine Phasenzweideutigkeit ab 882 Hz. Beim AZ von 30° können ITD noch für Frequenzen unter 1,764 kHz eindeutig genutzt werden. Durch das Fehlen von richtungsabhängigen Unterschieden bei den monauralen und interauralen Pegeldifferenzen bei den beiden Schäferhunden stellt die Nutzung von Laufzeitdifferenzen die einzigst zuverlässige Methode für die Lokalisation eines niederfrequenten Schallsignals dar.

Die zweite Frequenzregion – *die mittelfrequente Region (MF-Region)* – erstreckt sich von 1 kHz bis 4 kHz. Sie ist durch das stete Vorhandensein eines breiten Verstärkungsbereiches und der Ausbildung des spektralen Maximum in den Freifeldübertragungsfunktionen aller Schalleinfallrichtungen charakterisiert. Schallsignale, bestehend aus Frequenzen zwischen 1 kHz und 4 kHz, werden durch das Außenohr deutlich verstärkt, auch bei rückwärtigem Schalleinfall. Der Wechsel einer Schallquelle im frontalen Schallfeld bewirkt bei den Pegeldifferenzen in den monauralen Übertragungsfunktionen in der MF-Region allerdings nur geringfügige Änderungen. Allenfalls bei Schallsignalen mit Frequenzen aus dem oberen Bereich der MF-Region (d.h. Frequenzen über 2 kHz) werden deutlichere richtungsabhängige

Änderungen sichtbar. Dies zeigt sich auch bei den ILD. Schall mit Frequenzen über 2 kHz erzeugt i.d.R. größere Änderungen der ILD (Δ_{ILD}) bei der Verlagerung der Schallquelle aus dem frontalen in den seitlichen Bereich. Dort kann es schon bei der Änderung der Schalleinfallrichtung von 20 Grad im frontalen Bereich zu deutlichen Änderungen der ILD kommen. Bei Schallsignalen mit Frequenzen aus dem unteren Bereich der MF-Region (d.h. Frequenzen unter 2 kHz) können ähnlich wie bei Signalen mit Frequenzen aus der NF-Region nur geringfügige ILD beobachtet werden, d.h. selbst ein Wechsel der Schallquelle aus dem frontalen Bereich in den seitlichen Bereich erzeugt nur Δ_{ILD} von 5 dB. Die Übergänge – d.h. ab welchen Frequenzen deutliche Δ_{ILD} zu beobachten sind – sind fließend und differieren stark zwischen den beiden Tieren. Für die beiden Untersuchungshunde bedeutet das, dass zwar Signale mit Frequenzen zwischen 1 kHz bis 4 kHz maximal verstärkt werden. Sichere Informationen über die Einfallrichtung liegen allerdings nicht immer vor. Signale, bestehend aus Frequenzen unter 2 kHz, können bei Einfall aus dem frontalen Schallfeld noch über ITD lokalisiert werden. Bestehen sie aus Frequenzen über 2 kHz ist die Bestimmung der Einfallrichtung über ILD möglich, wenn sie ebenfalls aus dem vorderen Bereich einfallen. Eine Änderung der Einfallrichtung im seitlichen Bereich erzeugt dagegen zum einen Zweideutigkeiten bei der Nutzung von ITD, zum anderen nur geringe Änderungen der ILD.

Die dritte Frequenzregion – *die höherfrequente Region (HF-Region)* – erstreckt sich von 4 kHz bis 17 kHz. Sie ist durch ein starkes Schwanken der Pegeldifferenzen gekennzeichnet. Es werden zahlreiche Einbrüche und Gipfel beobachtet, deren konkrete Werte starke individuelle Unterschiede aufweisen. In den Freifeldübertragungsfunktionen zeichnet sich die HF-Region durch das Auftreten von charakteristischen spektralen Einbrüchen aus (sowohl in den Hundemodellen als auch bei den Katzenmodellen). In Abhängigkeit von der Schalleinfallrichtung ändert sich die Lage, die Ausprägung und die Anzahl der Einbrüche. Die zentrale Frequenz des ersten Einbruchs der Freifeldübertragungsfunktionen bei Schalleinfall aus dem frontalen Bereich zeigt dabei eine richtungsabhängige Verschiebung. Sie verlagert sich in einen höheren Frequenzbereich mit dem Wechsel der Schallquelle von der frontalen Position in eine mehr seitliche Position. Wandert die Schallquelle aus dem frontalen Bereich auf die contralaterale Seite, so sinkt die zentrale Frequenz des ersten Einbruchs ab. Im frontalen Bereich ist der erste Einbruch auch meist der prominenteste Einbruch. Bei seitlichem und rückwärtigem Schalleinfall wird die Ausprägung des ersten Einbruchs immer geringer. Zudem kommen weitere Einbrüche hinzu und der erste Einbruch verliert seine Prominenz. Die Ausbildung der richtungsabhängigen Verlagerung des ersten

Einbruchs bei Schalleinfall aus dem frontalen Schallfeld spiegelt sich auch in der monauralen Übertragungsfunktion wider. Monaurale Richtungsinformationen können durch Veränderung der Lage und Ausprägung spezieller spektraler Merkmale kodiert werden. Bei Untersuchungen zur Außenohrübertragungsfunktion von Säugetieren wird die Möglichkeit diskutiert, dass die Lage von Einbrüchen speziell des ersten Einbruchs (first notch - FN) für die Bestimmung der Schalleinfallrichtung genutzt wird [Rodgers, 1981; Musicant et al., 1990; Rice et al., 1992; Huang & May, 1996a und 1996b; Spezio et al., 2000; Xu & Middlebrooks, 2000]. Auch die eigenen Ergebnisse sprechen dafür, dass durch das systematische Verschieben der zentralen Frequenz des ersten Einbruchs bei Schalleinfall aus dem frontalen Bereich und die dortige Prominenz ein richtungsweisender Hinweis für die Bestimmung der Schalleinfallrichtung zur Verfügung gestellt wird. Menschen sind in der Lage, sowohl den Einbruch selbst [Searle et al. 1975] als auch den Wechsel der zentralen Frequenz von Einbrüchen wahrzunehmen. Spektrale Einbrüche sind bei der Lokalisation für den Menschen ein hervorstechenderes Merkmal als spektrale Gipfel [Moore & Irvine, 1989]. Außerdem reagieren auditorische Nervenfasern sensitiv auf richtungsabhängige spektrale Merkmale, z.B. auf spektrale Einbrüche. Durch ihr Aktivitätsverhalten (Feuerrate) können richtungsabhängige Informationen, die sich in der HRTF im mittelfrequenten Bereich präsentieren, codiert werden [Rice, et al., 1995; May & Huang, 1997]. Durch Verhaltensexperimente konnte die Wichtigkeit der mittelfrequenten spektralen Merkmale (z.B. der erste Einbruch) für die Schalllokalisierung der Katze ebenfalls bestätigt werden [Huang & May, 1996a]. Eine genaue Lokalisation wird besonders bei breitbandigen Stimuli beobachtet. Werden tief- und hochfrequente Anteile im Stimuli entfernt, so kann die Genauigkeit unter der Beachtung der Beibehaltung von breitbandigen mittelfrequenten Anteilen gewährleistet werden. Bei einem engbandigen mittelfrequenten Signal konnten genaue Antworten nur dann erzielt werden, wenn das Stimulusspektrum solche Frequenzen enthielt, die in der HRTF spektrale Einbrüche aufwiesen. Für die Lokalisation werden die akustischen Informationen aus dem Stimulus genutzt und nicht Gedächtnisinformationen aus vorhergehenden Sitzungen [Populin & Yin, 1998a]. Andererseits gibt es auch Hinweise, dass durch Training die Lokalisationsleistungen verbessert werden können [Parson et al., 1999]. Die ausgeprägte Richtungsabhängigkeit der Lage des ersten Einbruchs konnte auch schon in früheren Untersuchungen für andere Säugetiere gezeigt werden, z.B. für die Katze in Abhängigkeit von der Elevation und dem Azimut [Musicant et al., 1990; Rice et al., 1992; Xu & Middlebrooks, 2000], für den Rhesusaffen in Abhängigkeit von der Elevation [Spezio et al., 2000], für das Frettchen in Abhängigkeit vom Azimut [Parson et al., 1999]. Einbrüche

in hochfrequenten Regionen (über 17 kHz) zeigen nicht dieses monotone Verhalten wie der erste Einbruch [Musicant et al., 1990]. Außerdem gibt es Tiere, bei denen das richtungsabhängige Verhalten des ersten Einbruchs nicht oder nur schwach ausgebildet ist [Spezio et al., 2000]. Solche individuellen Unterschiede wurden auch bei den eigenen Daten beobachtet, wobei hier die Unterschiede vor allem in der Weite des Azimutbereiches liegen, in denen der monotone richtungsabhängige Wechsel der zentralen Frequenz des ersten Einbruchs beobachtet wird. Auch die Prominenz des ersten Einbruchs variierte zwischen den beiden Tieren.

Außer der Untersuchung einzelner spektraler Merkmale in den Freifeldübertragungsfunktionen können die maximalen Änderungen der Pegeldifferenzen jeder einzelnen Frequenz mit dem Wechsel der Schalleinfallrichtung betrachtet werden. Damit erhält man eine quantitative Aussage über die Richtungsabhängigkeit („maximum directionality“) jeder einzelnen Frequenz. Frequenzen aus der NF-Region ändern ihre Pegel nur geringfügig in Abhängigkeit von der Schalleinfallrichtung und lassen damit keine Richtungsangabe zu. Frequenzen über 4 kHz zeigen dagegen eine starke Richtungsabhängigkeit. Ihre maximalen Differenzen liegen bei den beiden Hunden durchschnittlich über 20 dB. Beim Wallaby besitzen ebenfalls höhere Frequenzen (über 4 kHz) eine größere Richtungsabhängigkeit, wohin gehend Frequenzen unter 2,5 kHz über die Änderung ihrer Pegeldifferenzen keine Aussage zur Schalleinfallrichtung zulassen [Coles & Guppy, 1986]. Das tendenzielle Ansteigen der „maximum directionality“ mit dem Ansteigen der Frequenzen, wie es bei der Katze [Middlebrooks & Pettigrew, 1981], beim Wallaby [Coles & Guppy, 1986] und bei der Maus [Chen et al., 1995] beobachtet wurde, kann auch in den eigenen Ergebnissen registriert werden.

Die Aussage, dass die ILD bei der Wanderung der Schallquelle vom AZ 0° in den seitlichen Bereich kontinuierlich ansteigen und beim Schalleinfall aus dem AZ von 90° maximal sind, trifft nicht für alle Frequenzen zu. Vielmehr zeigen nur bestimmte Frequenzbänder dieses Verhalten. In der richtungsabhängigen Komponente der interauralen Übertragungsfunktion gibt es vor allem in der HF-Region diese Frequenzbänder, die am zuverlässigsten und systematisch auf die seitliche Auslenkung der Schallquelle reagieren. Die Breite und Lage der Frequenzbänder ist individuell unterschiedlich, i.d.R. sind sie aber mindestens 1000 Hz breit und liegen bei Frequenzen über 4 kHz. Solche Frequenzbänder können auch bei der Katze [Moore & Irvine, 1979; Middlebrooks & Knudsen, 1987] und beim Menschen [Middlebrooks et al., 1989] beobachtet werden. Beim Rhesusaffen zeigen Schallsignale mit Frequenzen

zwischen 500 Hz und 8 kHz dieses Verhalten [Spezio et al., 2000]. Damit können solche Frequenzbänder eindeutige Hinweise auf die Position der Schallquelle in der Horizontalebene geben. Abweichend davon erreichen Signale mit einigen Frequenzen aus dieser Region ihre maximalen ILD bei Schalleinfall aus einem mehr vorderen oder mehr hinteren Bereich. Zudem liegen ILD in den eigenen Messungen durchaus auch im negativen Bereich, d.h. der Schallpegel ist auf der schallabgewandten Seite größer. Auch das konnte bei früheren Untersuchungen an verschiedenen Säugetieren und dem Menschen beobachtet werden [Feddersen et al., 1947; Musicant et al., 1990; Rice, et al., 1992; Chen et al., 1995]. Musicant et al. [1990] fanden bei der Katze diese nichtmonotone Funktion der ILD bei Frequenzen über 8 kHz, aber auch bei einigen Frequenzen unter 8 kHz. In psychoakustischen Experimenten stieg bei Katzen die Fehlerrate bei der Lokalisation von kurzen Einzelklicks und engbandigen Stimuli auch in der Horizontalebene deutlich an [Huang & May, 1996a; Populin & Yin, 1998a], obwohl dort binaurale Unterschiede vorhanden sein müssten. Gut wurden noch engbandige Stimuli mit einer zentralen Frequenz von 1 kHz und 2 kHz im Azimut lokalisiert. Dies wird auf die Möglichkeit der Nutzung von Laufzeitdifferenzen für tieffrequente Signale zurückzuführen sein [Brown, 1994]. Das lässt auch den Schluss zu, dass die binaurale Lokalisation mehr von den interauralen Merkmalen über einen weiten Frequenzbereich abhängig ist [Musicant et al., 1990]. Die Bestimmung der seitlichen Auslenkung eines Stimulus ohne tieffrequente Anteile erfordert demnach entweder höherfrequente Frequenzbänder, die zuverlässige interaurale Pegeldifferenzen liefern, oder breitbandige Signale über 4 kHz, damit neben binauralen Merkmalen auch die Änderung von monauralen spektralen Merkmalen genutzt werden kann. Die sehr schlechte Lokalisation von höherfrequenten engbandigen Stimuli sowohl im Azimut als auch in der Elevation unterstützt die „spectral cue hypothesis“ [Populin & Yin, 1998a].

In psychoakustischen Untersuchungen liegt die beste Lokalisationsfähigkeit im frontalen Schallfeld, nachgewiesen an Katzen [May & Huang, 1996b;], Frettchen [Parsons et al. 1999], Affen [Brown et al., 1982] und dem Menschen [Musicant & Butler, 1984; Chandler & Grantham, 1992; Abel et al. 2000]. Gerade der Wechsel des Schalleinfallswinkels im frontalen Schallfeld bringt eine deutliche Veränderung der binauralen und monauralen Merkmale mit sich. Je lateraler sich eine Schallquelle befindet, desto geringer ist z.B. der Wechsel in den ITD [Brown et al., 1982]. Dies soll an einem eigenen Beispiel verdeutlicht werden. Die Auslenkung einer Schallquelle um 10 Grad im frontalen Quadranten bewirkt einen starken Anstieg der Laufzeitdifferenzen. Wird z.B. die Schallquelle von 0° auf 10°

ausgelenkt, steigt die ITD um 121 μ s an. Im lateralen Quadranten ändert sich die ITD bei einer analogen Auslenkung sehr geringfügig. Bei einem Wechsel von 80° zu 90° bleibt die ITD nahezu gleich, selbst ein Wechsel von 20 Grad bewirkt nur eine sehr geringfügige Änderung der ITD. Die interaurale Pegeldifferenz von 5 kHz ändert sich bei der Auslenkung von 0° zu 10° um 12,86 dB, von 80° zu 90° nur um 1,64 dB. Auf das richtungsabhängige Verhalten von monauralen spektralen Merkmalen besonders im frontalen Bereich wurde schon wiederholt hingewiesen. Diese Ergebnisse können einen Erklärungsversuch liefern, warum der minimale hörbare Winkel (MAA) im frontalen Schallfeld niedriger ist als im lateralen Schallfeld bzw. warum kleinere Winkeländerungen bei frontalem Schalleinfall besser detektiert werden können. Auch in neuralen Simulationen wird ein Absinken der Qualität der neuralen Repräsentation bei einem Wechsel der Schallquellenposition bei sehr lateralen Schalleinfall vorausgesagt [May & Huang, 1997].

Die Funktion des Außenohres und speziell der Druckgewinn durch das Außenohr hat einen möglichen Einfluss auf die Form der Hörschwellkurven von Säugetieren [Coles & Guppy, 1986; Rosowski, 1994]. Bei der Betrachtung von Hörschwellkurven von verschiedenen Haushunderassen fällt die hohe Sensitivität auf Schall mit Frequenzen zwischen 1 kHz und 8 kHz auf. Der Frequenzbereich, in dem Hunde am besten hören können, wird bei 4 kHz [Lipman & Grassi, 1942] bzw. bei 8 kHz [Heffner, 1983] angegeben. Die gewonnenen Ergebnisse aus den Untersuchungen mit den Außenohrmodellen der beiden Haushunde zeigen, dass allein durch die nach vorn gerichteten Außenohren Schallereignisse aus dem frontal-ipsilateralen Schallfeld (AZ 0° bis 60°) maximal verstärkt werden, während gleichzeitig außerhalb der Ohrmuschelöffnung einfallende Schallsignale abgeschwächt werden. Diese maximale Verstärkung erfahren im besonderen Signalanteile im Frequenzbereich von etwa 1,5 kHz bis ca. 8 kHz. Schall mit Frequenzen zwischen 1,5 kHz und 4 kHz wird bei Einfall aus dem frontalen Schallfeld über 20 dB verstärkt. Signale – auch schwächere – rücken damit in den Vordergrund. Gleichzeitig werden störende Signale aus dem seitlichen bis hinteren Bereich stark abgeschwächt. Durch die nach vorn gerichteten Außenohren kann die Aufmerksamkeit somit optimal auf interessierende Schallereignisse aus dem frontalen Feld gelenkt werden. Die akustische spektrale Achse befindet sich bei nahezu frontalem Schalleinfall (zwischen 0° und 20°). Auch die akustischen Frequenzachsen im untersuchten Frequenzbereich befinden sich im frontalen Bereich. Das bedeutet, dass alle Frequenzen ihre maximale Verstärkung erfahren, wenn das Signal direkt in die Ohrmuschel eintrifft. Der Vergleich von Hörschwellkurven und Freifeldübertragungsfunktionen vom

Haushund bestätigt damit den möglichen Einfluss des Außenohres auf die Sensitivität bestimmter Frequenzen. Dies kann auch für weitere Säugetiere festgestellt werden. Bei Katzen und dem Wallaby wird das Maximum der HRTF im Frequenzbereich zwischen 3 kHz bis 5 kHz beobachtet [Wiener et al, 1966; Coles & Guppy, 1986; Musicant et al, 1990; Rice et al, 1992; eigene Messung am Katzenmodell]. Bei der Bestimmung der absoluten Hörschwelle bei Katzen liegt das sensitive Optimum bei 4 kHz [Ehret & Romand, 1981] bzw. zwischen 2 kHz und 8 kHz [Flynn & Elliott, 1965]. Frequenzen, die im Gebiet des ersten Verstärkungsbereichs liegen bzw. die das spektrale Maximum ausbilden, sind demzufolge besonders für die Ausbildung des sensitiven Optimums in der Hörschwellkurve zuständig.

Bei der Betrachtung der Richtcharakteristik des Außenohres muss sich auch die Frage gestellt werden, wie wirkt sich die Umformung durch das Außenohr auf arteigene Laute aus. Untersuchungen zeigten, dass breitbandige Stimuli am besten lokalisiert werden können [Musicant & Butler, 1984; Chandler & Grantham, 1992; Abel et al. 2000]. Demzufolge müssten geräuschhafte Laute auf Grund ihrer Bandbreite besser zu orten sein. Altweltaffen konnten in Verhaltensexperimenten arteigene Laute besser in der Horizontalebene als in der Vertikalebene lokalisieren, wobei in beiden Fällen geräuschhafte Laute genauer lokalisiert wurden als tonale Laute [Brown et al., 1982]. In der Vokalisation des Hundes werden geräuschhafte Laute meist im agonistischen Kontext geäußert (z.B. Knurr-laute, Droh- bzw. Warnbelllaute) [Feddersen-Petersen & Ohl, 1995]. Es erscheint sinnvoll, wenn der Adressat die Richtung, aus dem dieser Laut geäußert wird, sicher bestimmen kann, um gegebenenfalls schnell durch Distanzvergrößerung reagieren zu können. Aus den Sonagrammen von Knurr- und Belllauten (Abb. 10 und 11 aus Feddersen-Petersen & Ohl, 1995) wird ersichtlich, dass die Hauptanteile dieser Laute zwischen 100 Hz und 4 kHz liegen. Demzufolge können ITD der tieferfrequenten Signalanteile, aber auch ILD höherfrequenter Anteile für die Richtungsbestimmung genutzt werden. Zu vernachlässigen ist aber auch nicht, dass agonistische Laute meist im Kontakt- bzw. Nahfeld geäußert werden. Damit können auch weitere Parameter, z.B. optische Reize, bei der Lokalisation genutzt werden. Das Heulen, ein von einzelnen Hunderassen und vom Wolf eingesetzter Laut im Distanzfeld, soll auch zur Lokalisation eigener Rudelmitglieder über große Distanzen genutzt werden [Tembrock, 1996]. Dabei handelt es sich um einen tonalen Dehnungslaut mit einer Grundfrequenz im Bereich zwischen 150 Hz und 780 Hz und mehreren harmonischen Obertönen [Schassburger, 1993]. Der Nutzung dieses Lautes für die Lokalisation über weite Entfernungen steht seine Schmalbandigkeit entgegen. Hier könnten vor allem auch wieder tieffrequente Anteile für die

Richtungsbestimmung genutzt werden. Generell werden tieffrequente Signale über weite Entfernungen besser übertragen als hohe Frequenzen. Ein Problem haben allerdings Tiere, die dicht über dem Boden vokalisieren, da durch Bodeneffekte niederfrequente Signale (Frequenzen unterhalb 1 kHz) abgeschwächt werden [Sutherland & Daigle, 1998]. Dies wäre auch bei Hunden der Fall. Ein gut zu lokalisierender Laut muss das Bellen sein. Zum einen wird er von Hunden mit einer starken Wiederholungstendenz geäußert, zum anderen besitzt er Frequenzanteile zwischen 100 Hz bis 8 kHz (Abb. 11 aus Feddersen-Petersen & Ohl, 1995). Hier können sowohl binaurale als auch monaurale Hinweise für die Richtungsbestimmung in der Horizontalebene durch die Außenohrpassage zur Verfügung gestellt werden. Die arteigenen Laute des Haushundes besitzen kaum Frequenzanteile oberhalb 8 kHz. Das schränkt die Nutzung von hochfrequenten Signalanteilen für die Lokalisation etwas ein. Allerdings befindet sich der Bereich, in dem das richtungsabhängige Ansteigen der zentralen Frequenz des ersten Einbruchs zu beobachten ist, bei Schalleinfall aus dem AZ von -40° bis $+40^\circ$ zwischen 4 kHz und 9 kHz. Somit kann dieses monaurale Merkmal bei Schalleinfall aus dem frontalen Schallfeld bei der Ortung von arteigenen Lauten genutzt werden.

5.3 Bedeutung einzelner Außenohrbestandteile und des Kopfes

Die Ursache für die Umformungen des Schalldrucks durch die Außenohrpassage ist ein kombinierter Effekt von Beugung durch Kopf und äußerer Ohrmuschel sowie Resonanzen in der Concha und im äußeren Gehörgang [Wiener & Ross, 1946; Shaw, 1974a]. Außerdem wird Schall durch das Relief der äußeren Ohrmuschel und der Concha reflektiert und es kommt zur Ausbildung von Pegel einbrüchen durch das zeitlich verzögerte Eintreffen des reflektierten Signals zum direkt einfallenden Signal [Batteau, 1967; Hebrank & Wright, 1974b; Rodgers, 1981]. Somit liefert jedes einzelne Element entsprechend seiner Abmessung einen entsprechenden Beitrag an den akustischen Übertragungsfunktionen. Mit der Betrachtung des monauralen Spektrums eines am Trommelfell anliegenden Signals kann untersucht werden, wie das Außenohr den Schalldruckpegel des einfallenden akustischen Signals in Abhängigkeit von der Richtung umformt. Die Versuchsdurchführung in dieser Arbeit ermöglichte es außerdem, einzelne Bestandteile des Außenohres gezielt zu entfernen und die damit verbundenen Auswirkungen darzulegen. Damit ist es möglich, den Beitrag einzelner Bestandteile des Außenohres und des Kopfes aufzuzeigen. In früheren psychoakustischen Experimenten wurde beim Menschen und bei anderen Säugetieren die Auswirkung auf die Hörleistung und das Richtungshören nach einer Veränderung der Außenohre untersucht [Flynn & Elliott, 1965; Gardner & Gardner, 1973; Musicant & Butler,

1984; Heffner et al., 1996; Parsons et al., 1999]. Die Ergebnisse solcher Untersuchungen sollen den eigenen Aussagen über den Beitrag einzelner Bestandteile gegenüber gestellt und diskutiert werden.

5.3.1 Die äußere Ohrmuschel und die Bedeutung ihrer Ausrichtung

Die wichtige Funktion der äußeren Ohrmuschel – die Verstärkung direkt einfallender Schallsignale und die Abschwächung rückwärtiger Signale - wurde bereits angedeutet. Bei Schalleinfall aus dem frontalen Schallfeld trägt die äußere Ohrmuschel entscheidend zur Ausbildung des ersten Verstärkungsbereiches bei. Sie ist maßgeblich an der Ausbildung des spektralen Maximum beteiligt. Gleichzeitig werden Schallereignisse abgeschwächt, sobald sich die Schallquelle außerhalb der Ohrmuschelöffnung befindet. Das die äußere Ohrmuschel besonders direkt einfallenden Schall hervorhebt, wird auch durch den Umstand betont, dass sich sowohl die akustischen Frequenzachsen beinahe aller Frequenzen zwischen 500 Hz und 17 kHz als auch die spektrale Achse im Bereich des Öffnungswinkels der äußeren Ohrmuschel befindet. Dies kann sowohl bei dem vorwärts als auch bei dem seitwärts gerichteten Modell beobachtet werden. Dadurch ist der Hund in der Lage, durch die Beweglichkeit der Außenohre diese auf ein interessierendes Schallereignis optimal auszurichten und gleichzeitig weitere störende Signale auszublenden. Durch das Fehlen der äußeren Ohrmuschel wird eine Fokussierung auf einen speziellen Schalleinfallsbereich deutlich beeinträchtigt. Die Ergebnisse zeigen deutlich, dass das Ausmaß der Beeinträchtigung vom Umfang der Reduzierung der Größe der äußeren Ohrmuschel abhängig ist. Das Design des Außenohres und besonders das der äußeren Ohrmuschel besitzt somit einen strategischen Wert bei der Detektion und Lokalisation von Schallsignalen [Coles & Guppy, 1986], besonders von direkt einfallenden Schallsignalen.

Das Fehlen der äußeren Ohrmuschel führt in den eigenen Versuchen dazu, dass bei frontalem Schalleinfall höherfrequente Signalanteile weniger deutlich verstärkt werden. Bei rückwärtigem Schalleinfall werden diese Signalanteile dagegen weit weniger abgeschwächt. Das führt zu einer gewissen Ähnlichkeit der Freifeldübertragungsfunktionen beim AZ von 0° und 180° . Die Vorn/Hinten-Freifeldübertragungsfunktionen bei den Ohrmodellen mit intakter äußerer Ohrmuschel weichen dagegen stark voneinander ab. Schallsignale werden bei frontalem Einfall i.d.R. verstärkt, während bei rückwärtigem Schalleinfall vor allem höherfrequenter Schall stark abgeschwächt wird. Da bei der Unterscheidung von vorn und hinten einfallenden Signalen keine binauralen Unterschiede herangezogen werden können,

müssen monaurale spektrale Unterschiede dazu dienen. Fehlt die äußere Ohrmuschel, fehlen diese Unterschiede ebenfalls, was zu der Unfähigkeit der Vorn/Hinten-Detektion führen könnte. Dass das Fehlen der äußeren Ohrmuschel Auswirkungen auf das Richtungshören bei Säugetieren hat, zeigten Untersuchungen am Chinchilla. Die Schalllokalisationsfähigkeit von Chinchillas mit und ohne äußere Ohrmuschel wurde unter verschiedenen Versuchsbedingungen getestet [Heffner et al., 1996]. Dabei zeigte sich, dass das Entfernen der äußeren Ohrmuschel zwar keinen signifikanten Effekt auf die Genauigkeit der Links-/Rechtslokalisation von breitbandigen Signalen hat, aber schon das Fehlen von Frequenzen über 5 kHz erzielte eine kleine, aber konsequente Abnahme der Genauigkeit. Bei der Vorn-/Hintenlokalisation ($45^\circ/135^\circ$) nimmt die Fehlerrate bei Tieren ohne äußere Ohrmuschel zu. Fehlten Frequenzen über 10 kHz, waren die Tiere unfähig, den Wechsel zu detektieren. Die wahrscheinliche Ursache könnte in der Ähnlichkeit der Vorn/Hinten-Freifeldübertragungsfunktionen liegen. Interessanterweise zeigen die eigenen Daten, dass beim Fehlen der äußeren Ohrmuschel sich die monauralen Übertragungsfunktionen von Signalen mit Frequenzanteilen von 500 Hz bis 8 kHz bei Schalleinfall aus dem AZ von -30° bis $+60^\circ$ kaum ändern. Das würde bedeuten, dass eine Änderung der Schalleinfallrichtung gerade im frontalen Einfallsbereich allein über Pegeldifferenzen nicht feststellbar wäre, sofern das Signal nur Frequenzen zwischen 500 Hz und 8 kHz enthält. Die bei den monauralen Übertragungsfunktionen des intakten Außenohrmodells gefundenen deutlichen Änderungen in Abhängigkeit von der Einfallrichtung im frontalen Schallfeld gehen demnach auf die äußere Ohrmuschel zurück. Schon Frequenzen ab 500 Hz werden demzufolge durch die äußere Ohrmuschel der beiden Haushunde beeinflusst. Beim Menschen liefert die Ohrmuschel erst ab etwa 1500 Hz einen nennenswerten Beitrag bei der Umformung eines Schallsignals [Blauert, 1985].

Das aber auch höhere Frequenzen für die Genauigkeit der Lokalisation wichtig sind, zeigt in den eigenen Untersuchungen die maximale Änderung der Pegeldifferenzen (ΔdB_{\max}) einzelner Frequenzen. Bei den vorwärts gerichteten Ohrmodellen wurde ΔdB_{\max} bei Schalleinfall aus dem Azimut von $+90^\circ$ bis -90° ermittelt, also die Rechts/Links-Unterschiede. Schallsignale mit niedrigen Frequenzen (unter 1 kHz) zeigen nur eine geringfügige Änderung ihrer Pegeldifferenzen mit dem Wechsel des Schallquellenortes von rechts nach links und lassen somit keine Richtungsangabe zu (geringer ΔdB_{\max}). Die Richtungsbestimmung muss hier über die Verrechnung von Laufzeitdifferenzen laufen. Signalanteile mit höheren Frequenzen zeigen dagegen einen beachtlichen Wechsel ihrer

Pegeldifferenzen mit der Änderung der Schalleinfallrichtung. Der Wert von ΔB_{\max} für Frequenzen über 10 kHz liegt dabei deutlich über 20 dB. Das bedeutet, dass die Werte der Pegeldifferenzen in den Freifeldübertragungsfunktionen beim AZ von $+90^\circ$ und -90° stark voneinander differieren. Durch das Entfernen der äußeren Ohrmuschel im Modell kann gezeigt werden, dass die äußere Ohrmuschel besonders für den hohen Gehalt an Richtungsinformationen für Frequenzen zwischen 3 kHz und 9 kHz und zwischen 14 kHz und 16 kHz verantwortlich ist.

Studien an weiteren Säugetieren bestätigen die in meiner Arbeit aufgezeigte Arbeitsweise der äußeren Ohrmuschel [Flynn & Elliott, 1965; Wiener et al., 1966; Coles & Guppy, 1986; Chen et al., 1995]. Die Wichtigkeit der äußeren Ohrmuschel für die Lokalisation, gerade wenn binaurale Hinweise fehlen, wird auch in der Medianebene deutlich. Bei den Untersuchungen von Heffner et al., [1996] ist das Fehlen der äußeren Ohrmuschel bei der vertikale Lokalisation dramatisch. Die Schwelle der Winkelauflösung verschlechterte sich dabei von 23° auf 60° .

Als eine weitere Funktion der äußeren Ohrmuschel geben Musicant et al. [1990] an, dass sie essentiell für die Anwesenheit von Einbrüchen im mittelfrequenten Bereich – bei der Katze z.B. bei 12,5 kHz – ist. Auch bei der Lage von höherfrequenten Einbrüchen spielt sie eine Rolle. Bei der Betrachtung der eigenen Ergebnisse können diese Aussagen durch ähnliche Befunde unterstützt werden. Eine Veränderung der Schallquellenposition im Bereich der Ohrmuschelöffnung ruft eine kontinuierlichen Veränderung der Lage des ersten Einbruchs hervor. Wird die äußere Ohrmuschel im Außenohrmodell entfernt, verschwinden einzelne Einbrüche. Das richtungsabhängige Ansteigen der zentralen Frequenz des ersten Einbruchs bei Schalleinfall aus dem frontalen Bereich fehlt vollständig. Auch die Lage weiterer höherfrequenter Einbrüche verschiebt sich. Bei einer Reduktion der Ohrmuschel um $2/3$ ihrer Größe kann allerdings die Ausbildung des ersten Einbruchs und sein richtungsabhängiges Verhalten im frontalen Schallfeld beobachtet werden. Das gibt Anlass zu der Vermutung, dass ein Teil der für die Ausbildung von Pegeleinbrüchen notwendigen Reflexionen des direkten Signals im unteren Teil der äußeren Ohrmuschel stattfinden.

Bei Tieren mit beweglichen Ohren können die äußeren Ohrmuscheln unabhängig von der Kopfposition ausgerichtet werden. Damit brechen sie die eins-zu-eins-Übereinstimmung zwischen Schallquelle und Kopf. Die Bewegung der äußeren Ohrmuschel auf einen akustischen Reiz ist mit einer Zuwendung zum Ziel gekoppelt, wobei das Resultat aus einem kombinierten Komplex von Rotation und Kippbewegungen besteht, nicht zwangsläufig

symmetrisch sein muss und das ipsilaterale Ohr dabei immer stärker ausgerichtet wird [Populin & Yin, 1998b]. Zudem besitzt die schallzugewandte äußere Ohrmuschel bei der Lokalisation in der Horizontalebene einen höheren Informationsgehalt [Musicant & Butler, 1984; Heffner et al., 1996]. Es wurde an früherer Stelle schon auf den Umstand hingewiesen, dass Haushunde mit langen Stehohren diese so ausrichten können, dass ein interessierendes Signal in den Öffnungsbereich der äußeren Ohrmuschel einfällt. Da die Richtung eines aus dem frontalen Schallfeld einfallenden Signals gut über monaurale und auch binaurale Informationen bestimmt werden können, ist gerade die Bewegung der äußeren Ohrmuschel für die Ortung unerlässlich. Bei eigenen Beobachtungen von Haushunden mit langen Stehohren fiel auf, dass wachsame Tiere ihre Außenohren ständig langsam um ihre eigene Achse rotieren lassen. Bei interessierenden Geräuschen kommt es zu einer reflexartigen Kopfdrehung und einer extremen Vorwärtsausrichtung der Außenohre. Auch Katzen drehen bei unbekanntem Geräuschen reflexiv ihren Kopf in Richtung der Schallquelle, welches Augen, Ohren und Nase in die Nähe des relativen Azimuts bringt. Diese Kopfdrehung ist sehr schnell (mittlere Latenz bei 40 ms) und sehr genau (Fehler nahe 0) [Thompson & Masterton, 1978]. Bei einer Fixierung des Kopfes bewegen sich die äußeren Ohrmuscheln und die Augen in Richtung des akustischen Ziels. Durch die Auswertung von Augen- und Ohrenbewegungen kann die Lokalisationsfähigkeit von akustischen Stimuli untersucht werden. Dabei zeigte sich, dass die Bewegung der äußeren Ohrmuschel zielorientiert, stereotypisch, beständig und von kurzer Latenz (zwischen 10 bis 50 ms) ist [Populin & Yin, 1998b]. Menschen und Altweltaffen können ihre Lokalisationsleistungen in der Horizontalebene durch den Einsatz von Kopfbewegungen verbessern [Thurlow et al., 1967; Brown et al., 1982], da ihre Ohrmuscheln starr bzw. nur geringgradig beweglich sind. Katzen und Frettchen sind zu einer Verbesserung ihrer Leistungen auf einen lateralen Schallquellenort befähigt, wenn ihnen multiple Stimuli präsentiert werden [May & Huang, 1996a] oder wenn die Dauer des Stimulus ausreichend lang ist [Parsons et al., 1999]. Außerdem ist der Frequenzbereich von 5 kHz bis 18 kHz für die Orientierungsreaktion wichtig [Huang & May, 1996a]. Die erste Reaktion auf einen lateral einfallenden Stimulus besteht demnach in einer zugewandten Kopf- oder Ohrbewegung in die ungefähre Richtung des Schallursprungs und bringt die Schallquelle damit in das frontale Feld (Vororientierung). In der zweiten Phase bzw. nach der Präsentation des zweiten Stimulus kann dann das Spektrum des Signals für die Feinorientierung bzw. eine Korrekturorientierung genutzt werden. In dieser Position werden durch das Außenohr spektrale Merkmale wie prominente Einbrüche produziert, die dort eine hohe Richtungsinformation enthalten [Huang & May, 1996a]. Auch die Ergebnisse der beiden

Haushunde bestätigen, dass die vorwärts gerichtete Ohrposition für eine Fokussierung und Richtungsbestimmung von frontal einfallenden Signalen am besten geeignet ist. Der Vorteil der seitlichen Ohrposition liegt darin, dass Schallereignisse aus dem gesamten ipsilateralen Schallfeld fast gleich gut wahrgenommen werden. Populin & Yin [1998b] fanden ebenfalls heraus, dass eine Standardposition des Außenohres für die akkurate Lokalisation im Bereich des Azimut von -90° bis $+90^\circ$ nicht notwendig ist. Sofort nach Auftreten eines Schallreizes erfolgte die Zuwendung der äußeren Ohrmuscheln, egal in welcher Position die äußere Ohrmuschel sich zuvor befand. Allerdings nahm die Latenz bei stark seitlich ausgelenkten Zielen etwas zu und bei der Bewegung der äußeren Ohrmuschel wurden zwei zeitliche Komponenten beobachtet. In anderen Verhaltensexperimenten kam es zu einer Unterbewertung des Ortes des Schallursprungs bei lateralem Azimut und höherer Elevation [Huang & May, 1996a].

In den eigenen Untersuchungen zeigt sich, dass die akustische spektrale Achse und die akustischen Frequenzachsen von der Orientierung der äußeren Ohrmuschel zum Kopf abhängig sind. Das räumliche und spektrale Maximum zeigt dabei gleiche Veränderungen. Bei der vorwärts gerichteten Ohrposition beim Hundemodell liegt die akustische spektrale Achse im Bereich des Azimuts von 0° bis 20° . Wird die Ohrstellung in die seitliche Position verlagert, verlagert sich die akustische spektrale Achse ebenfalls in den seitlichen Bereich. Speziell befindet sie sich bei den beiden seitlichen Modellen im Bereich des Azimuts von 50° bis 60° . Der Vergleich der Fotos von den Modellen (Abb. 3-4 a, 3-5 und 3-8) bestätigt den Wechsel der akustischen spektralen Achse in dieser Größenordnung. Auch die akustischen Frequenzachsen wandern in den seitlichen Bereich, besonders für Frequenzen zwischen 4 kHz und 12 kHz. Bei anderen Tieren, bei denen die Messungen der HRTF an entspannten Außenohren („natural resting position“) durchgeführt wurden, lagen die akustischen Frequenzachsen ebenfalls im seitlichen Bereich, d.h. deren akustischen Achsen befanden sich ungefähr senkrecht zur Öffnungsfläche der Ohrmuschel in der horizontalen Ebene [Coles & Guppy, 1986; Li & Frost, 1996; Spezio et al., 2000]. Beim Wallaby lagen die akustischen Frequenzachsen für Frequenzen unter 10 kHz bei 40° bis 60° seitlich von der Mittellinie. Für Frequenzen unter 2 kHz waren diese Achsen schwer zu definieren [Coles & Guppy, 1986]. Bei der Katze verschob sich die akustische Frequenzachse von 30° bis 60° im Azimut mit dem Ansteigen der Frequenz von 7,5 kHz bis 14,5 kHz, während Frequenzen unter 7,5 kHz kein regelmäßiges Muster zeigten [Musicant et al., 1990]. Bei einer weiteren Untersuchung an der Katze bleibt die akustische Achse für Frequenzen zwischen 4 kHz und 20 kHz nahezu

konstant in ihrer Lokalisation [Middlebrooks & Pettigrew, 1981]. Bei den Untersuchungen mit dem eigenen Katzenmodell kann eine laterale Verschiebung der akustischen Achsen für Frequenzen zwischen 3 kHz und 8 kHz von 40° bis 70° beobachtet werden, danach bleiben die akustischen Frequenzachsen relativ stabil bei ca. 70°. Die Ohrstellung im Modell entspricht mehr der entspannten Position. Dafür spricht auch die akustische spektrale Achse, die beim Azimut von 50° liegt. Beim Rhesusaffen befanden sich die akustischen Frequenzachsen ebenfalls im lateralen Bereich. Frequenzen zwischen 8 kHz und 15 kHz zeigten ein nahezu stabile akustische Achse beim AZ von 70° [Spezio et al., 2000]. Bei einer physikalischen Umpositionierung der Ohrmuschel des Wallabys verschoben sich ebenfalls die akustischen Frequenzachsen. Damit lagen die akustischen Achsen immer im Öffnungswinkel der äußeren Ohrmuschel und wanderten mit deren Bewegung mit. Die Ausrichtung der äußeren Ohrmuschel zur Schallquelle bewirkt demnach die maximale Verstärkung jeder im Stimulus enthaltenen Frequenz. Damit können ausgewählte Schallereignisse besser gehört werden bzw. besser von anderen Schallquellen unterschieden werden [Wiener et al., 1966].

Auch das richtungsabhängige Verschieben der zentralen Frequenz des ersten Einbruchs wird durch die Veränderung der Ohrstellung beeinflusst. Der Schalleinfallsbereich, in dem ein systematisches Ansteigen seiner Frequenz beobachtet wird, verschiebt sich ebenfalls mit der seitlichen Verlagerung der Ohrmuschel. Der Wechsel der Ohrposition in den seitlichen Bereich bewirkt dagegen keine Veränderungen der Laufzeitdifferenzen des 500 Hz Sinustones, d.h. bei tiefen Frequenzen ist die Bestimmung der Schalleinfallrichtung über ITD von der Ohrstellung unabhängig.

Weiterhin zeigen die eigenen Daten, dass die Kurvenverläufe einzelner Freifeldübertragungsfunktionen im vorwärts und seitwärts gerichteten Modell sich sehr ähneln. Allerdings werden die korrespondierenden Übertragungsfunktionen des seitlichen Modells bei um 20 bis 40 Grad verschobenen Schalleinfallswinkeln beobachtet. Daher erscheint es sinnvoll, die Stellung der Außenohre, z.B. durch Erfassung von muskulären Kontraktionen, bei der Bestimmung der Schalleinfallrichtung mit zu berücksichtigen. Im Colliculus superior der Katze wirkt sich die Stellung des Außenohres auf die maximale Antwortrate von vielen auditorischen Einheiten aus. Ein Stellungswechsel des Außenohres weg von der Vorwärtsposition führt zu einer Reduzierung der Erregungsfähigkeit von Einheiten, die sich mehr im frontalen Bereich befinden. Dagegen zeigen mehr peripher gelegene Einheiten ein leichtes Ansteigen der Antwortrate [Middlebrooks & Knudsen, 1987]. Durch dieses räumliche Tuning von nervalen auditorischen Einheiten ist das nervöse System

in der Lage, die Position des Außenohres bei der Richtungsbestimmung mit zu berücksichtigen.

5.3.2 Der Einfluss des Kopfes

Bei der Messung der HRTF an narkotisierten Tieren ist es nicht möglich, den Einfluss des Kopfes gesondert darzustellen. Durch die eigenen Untersuchungen ist dies möglich. Die Intensität niederfrequenter Schallsignale (unter 1 kHz) werden durch den Kunstkopf kaum beeinflusst. Beim Menschen werden dagegen schon Schallsignale mit Frequenzen ab 500 Hz durch den Kopf beeinflusst [Blauert, 1985; Genuit, 1984]. Bei den beiden Haushunden bewirkt der Kopf erst bei Signalen mit Frequenzen über 1 kHz - insbesondere Signalanteile zwischen 4 kHz und 8 kHz - und bei Schalleinfall aus dem Öffnungswinkel der Ohrmuschel eine weitere Verstärkung. Bei contralateralem und rückwärtigem Schalleinfall kommt es zu einer Abschwächung der Intensität höherfrequenter Schallsignale. Somit wird die Funktionsweise des Außenohres durch den Kopf unterstützt. Auf die Ausbildung von spektralen Merkmalen, wie z.B. der erste Einbruch und seine richtungsabhängige Lage bei frontalem Schalleinfall, hat der Kopf keinen Einfluss. Aber die Ergebnisse zeigen auch, dass durch den Kunstkopf der Bereich, in dem ein systematisches Ansteigen der zentralen Frequenz des ersten Einbruchs beobachtet werden kann, stabilisiert und vergrößert wird. Dadurch wird die Nutzung der Lage des ersten Einbruchs für die Bestimmung der Schalleinfallsrichtung immer wahrscheinlicher. Selbst bei der Änderung der Schalleinfallsrichtung um 80 Grad kann die systematische richtungsabhängige Verschiebung der Lage des ersten Einbruchs beobachtet werden – sofern sich die Änderung der Schalleinfallsrichtung innerhalb des Öffnungswinkels der äußeren Ohrmuschel vollzieht.

Beim Menschen beeinflusst der Kopf die akustische Übertragungsfunktion ebenfalls durch seine Beugungs- und Abschattungseigenschaften. An der schallabgewandten Seite kommt es infolge von Interferenzen zu einer Abschwächung des Pegels eines Signals. An der schallzugewandten Seite werden Schallsignale mit Frequenzen über 500 Hz durch den Kopf verstärkt. Dadurch beeinflusst der Kopf des Menschen die akustische Übertragungsfunktion besonders bei Schalleinfall aus der Horizontalebene [Wiener & Ross, 1946; Shaw, 1974a; Genuit, 1984]. Auch beim Affen wird die Ursache der interauralen Pegeldifferenzen vor allem in der Abschattung des schallabgewandten Außenohres durch den Kopf gesehen [Spezio et al., 2000]. Schäferhunde sind in der Lage, ihre Außenohren so weit nach vorn auszurichten, dass sich die äußeren Ohrmuscheln weit oberhalb des Kopfes befinden. Die äußere Ohrmuschel kann infolge ihrer starken Beweglichkeit somit optimal auf ein Schallereignis

ausgerichtet werden. Abschattungs- bzw. Verstärkungseffektes durch den Kopf dürften bei dieser Ohrstellung weit weniger Einfluss auf die akustischen Übertragungsfunktionen haben. Die verwendeten Außenohrmodelle zeigen nicht diese extreme Vorwärtsausrichtung. Auch befindet sich ein Teil der äußeren Ohrmuschel des Modells noch seitlich neben dem Kunstkopf. Trotzdem zeigen die Ergebnisse, dass der Hauptanteil der Verstärkung bzw. Abschwächung eines Signals allein durch das Außenohr zustande kommt. Allerdings wird auch ein gewisser Einfluss des Kopfes auf die Übertragungsfunktionen deutlich. Es ist aber zu vermuten, dass dieser Einfluss des Kopfes bei einer ausgeprägten Vorwärtsausrichtung der Außenohren viel geringer wird. Bei Säugetieren, deren Außenohre am oberen Teil des Kopfes angeordnet sind und diesen dadurch weit überragen, dürfte der Einfluss des Kopfes auf die Übertragungsfunktionen vernachlässigbar sein. Die Lokalisationsfähigkeit der Tiere dürfte das aber wenig beeinflussen, da wie bereits gezeigt, allein das Außenohr richtungsweisende Informationen liefern kann. Befindet sich das Außenohr allerdings in der entspannten seitlichen Position, so wird der Einfluss des Kopfes sicherlich größer sein. Es ist zu vermuten, dass die Abschwächung contralateraler Schallsignale und die Verstärkung ipsilateraler Schallsignale durch den Kopf in der entspannten Ohrposition einen größeren Stellenwert einnimmt.

Der größte Einfluss durch den Kunstkopf wurde dagegen bei der Ausbildung der Laufzeitdifferenz des 500 Hz Sinustones beobachtet. Selbst beim langen Stehohr des Haushundes befindet sich der Eingang zum äußeren Gehörgang an der lateralen Kopfseite. Dadurch kommt es zu einer Vergrößerung der ITD um über 200 μ s. Dies kann auch bei anderen Tieren beobachtet werden. Beim Rhesusaffen beträgt die maximale ITD 473 μ s bei einer interauralen Distanz von 104 mm [Spezio et al., 2000]. 473 μ s entsprechen allerdings einer Wegdifferenz von 160 mm – weit größer als die interaurale Distanz. Somit werden durch den Kopf die Wegdifferenzen und damit die ITD vergrößert.

5.3.3 Der Beitrag der Concha und des äußeren Gehörganges

Normalerweise sind alle Bestandteile des Außenohres akustisch miteinander gekoppelt. Durch das Weglassen einzelner Elemente wird der Anteil der anderen Elemente sichtbar. Durch das Entfernen der äußeren Ohrmuschel ist es möglich, den Beitrag an der Umformung eines Signals durch den äußeren Gehörgang darzustellen. Der äußere Gehörgang und Teile der Concha liefern einen richtungsunabhängigen Druckgewinn auf Grund von Resonanzen

[Wiener et al., 1966; Genuit, 1984; Musicant et al., 1990]. Shaw [1974a] schreibt der Concha des Menschen allein einen Gewinn von 10 dB bei Frequenzen von 4 kHz bis 5 kHz zu.

Durch äußeren Gehörgang und Concha werden in den eigenen Untersuchungen vor allem Frequenzen zwischen 1 kHz und 8 kHz deutlich verstärkt, z.T. liegen diese Verstärkungen weit über 10 dB. Die Freifeldübertragungsfunktion des rechten Modells von Tier 1 zeigt zwei richtungskonstante Gipfel bei 1940 Hz und 3445 Hz, die beim Fehlen der äußeren Ohrmuschel deutlich hervortreten. Dies kann auch bei einem weiteren Versuch beobachtet werden (Kupieren des linken Modell von Tier 2). Diese Gipfel können auf Resonanzen im äußeren Gehörgang zurück geführt werden. Solche Gipfel ergeben sich bei einer Frequenz, bei der die Länge des Resonanzraumes also des äußeren Gehörganges ungefähr gleich dem $\frac{1}{4}$ ihrer Wellenlänge λ ist [Wiener & Ross, 1946; Shaw, 1974a; Coles & Guppy, 1986]. Unter Zugrundelegen dieser Gleichung erhält man folgende Aussage: Die Entstehung des Gipfels bei 1940 Hz könnte auf einen Resonanzraum mit einer Länge von 44 mm zurück zu führen sein, der Gipfel bei 3445 Hz auf einen 25 mm langen Resonanzraum. Der äußere Gehörgang beim Hund ist ein röhrenförmiges Gebilde, das in seinem Verlauf fast senkrecht abgelenkt ist. Damit entstehen zwei Röhren unterschiedlicher Länge und Durchmesser. Der horizontale Ast ist von mehr zylinderartiger Form (der Durchmesser ändert sich im Verlauf nur geringfügig) mit einer mittleren Länge von 35 mm (äußere Länge = 42 mm; innere Länge = 28 mm; siehe Tabelle 4-1, Tier 1 rechts). Der vertikale Ast geht ohne deutliche Grenzen in die Concha über mit einer starken Durchmessererweiterung und nimmt daher eine mehr kegelförmige Gestalt an. Im rechten modifizierten Modell ohne äußere Ohrmuschel war die Concha vollständig erhalten. Damit entstand ein weiterer Resonanzraum, bestehend aus dem vertikalen Ast des äußeren Gehörganges und der Concha mit einer mittleren Länge von 46,5 mm. Für die genaue Bestimmung der Resonanzräume, die zu der Ausbildung der beiden Gipfel führte, sind weiterführende Untersuchungen notwendig. Die Richtungsunabhängigkeit der Frequenz der Gipfel, deren Pegelbeständigkeit bei frontalem Schalleinfall und das Vorhandensein von Resonanzräumen in der entsprechenden Größenordnung lassen die Vermutung zu, dass die Ursache für die Ausbildung dieser Gipfel im äußeren Gehörgang und der Concha zu suchen ist.

Das Verschließen aller höhlenartigen Vertiefungen in der Concha führte sowohl in der Medianebene als auch in der Horizontalebene zu einer Verschlechterung der Lokalisationsfähigkeit beim Menschen [Gardner & Gardner, 1973; Musicant & Butler, 1984]. Das deutet auf die Wichtigkeit des Reliefs der menschlichen Ohrmuschel auf seiner

konkaven Oberfläche hin. Die Erhabenheiten sind so arrangiert, dass jeder Wechsel des Schalleinfallswinkels zu einer Veränderung des Reflexionsmusters führte [Batteau, 1967], was sich in der Ausbildung von wechselnden Minima im Frequenzbereich präsentierte [Hebrank & Wright, 1974b; Rodgers, 1981]. Die eigenen Ergebnisse zeigen, dass das richtungsabhängige Verhalten des ersten Einbruchs beim modifizierten Modell, bei dem alle Vorsprünge und Erhabenheiten in der Concha entfernt wurden, bei Schalleinfall aus dem frontalen Bereich vollständig verschwindet. Rodgers [1981] konnte zeigen, dass die richtungsabhängigen Änderungen der Verzögerungszeiten zwischen direktem und reflektiertem Schall und damit die Lage der Minima im Spektrum vom Reflexionsort des Signals in der Concha abhängig sind. Da es keine verschiedenen hervorstehenden Strukturen in der Concha nach der Modifizierung mehr gibt, ist die Ausbildung von richtungsabhängigen Einbrüchen durch direkt in die Ohrmuschelöffnung einfallenden Signalen stark reduziert. Das gibt Anlass zu der Vermutung, dass die Conchainenstrukturen für das Richtungshören besonders bei frontalem Schalleinfall auch beim Haushund wichtig sind. In weiteren Verhaltensexperimenten, in denen Frettchen sowohl die äußere Ohrmuschel als auch die Concha bilateral vollständig entfernt wurden, zeigten diese Tiere ebenfalls Defizite in ihrer Fähigkeit der Lokalisation von breitbandigen Stimuli sowohl in der Medianebene als auch in der Horizontalebene [Parsons et al., 1999]. Die HRTF der Tiere ohne Pinna und Concha enthielten weniger richtungsabhängige spektrale Merkmale – der prominente Einbruch verschwand.

5.4 Konsequenzen von tierärztlichen Manipulationen am Außenohr

Krankheiten des Außenohres des Haushundes und eine damit verbundene Untersuchung und Behandlung stellt in der tiermedizinischen Praxis keine Seltenheit dar [Fraser et al., 1970]. Schwere Otitis-Erkrankungen führen auf Grund von konduktivem Hörverlust zu einer Verschlechterung des Hörvermögens. Es kann bei sehr gravierenden Otitis-Erkrankungen zu einem Hörverlust von 40 dB kommen, der zu einer sehr schweren Beeinträchtigung führt [Eger & Lindsay, 1997]. Geschwülste und Fremdkörper in der Ohrmuschel und im äußeren Gehörgang bewirken eine Veränderung der räumlichen Verhältnisse und damit eine Modifikation der Resonanzverhältnisse. Außerdem kommt es allein durch die Ansammlung von größeren Mengen an Cerumen, Schmutz und Exsudaten vor dem Trommelfell zu physikalischen Obstruktionen, die eine Dämpfung des Schalles bewirken. Krankheiten haben damit einen kurzfristigen oder permanenten Einfluss auf das Hörvermögen. Tierärztliche Eingriffe sind in diesem Kontext angezeigt, vor allem wenn sie zur Verbesserung oder

Wiederherstellung des Hörvermögens führen. Allein die Reinigung des Ohrkanals erzielt eine messbare Verbesserung der Hörfunktion [Eger & Lindsay, 1997]. Besonders bei sehr tiefliegenden Fremdkörpern oder chronischen Otitis-Erkrankungen sind verschiedene Operationsmethoden induziert [Dietz & Henschel, 1988; Fraser et al., 1970]. Diese Operationen haben allerdings nicht nur einen positiven Effekt, sie verändern auch die anatomischen Verhältnisse des Außenohres und haben damit eine Auswirkung auf seine Richtcharakteristik. Die Ergebnisse zeigen, dass schon das Entfernen eines kleinen Keils aus dem vorderen Rand des vertikalen Astes des äußeren Gehörganges die Ausbildung des ersten Einbruchs bei einigen Schalleinfallrichtungen aus dem frontalen Bereich verhindert. Der chirurgische Eingriff bei einer Otitis-Operation erfüllt allerdings nur dann seinen Zweck, wenn aus dem vertikalen Teil ein so großes keilförmiges Gewebestück entfernt wird, dass sich der Eingang zum horizontalen Teil des Gehörganges als rundliche, gut einsehbare Öffnung präsentiert [Dietz & Henschel, 1988]. Das würde nicht nur die voran besprochenen Reflexionen am vorderen Rand und die Ausbildung von Einbrüchen verhindern, sondern auch die Resonanzverhältnisse im äußeren Gehörgang verändern. Durch Otitis-Operationen kann demnach auf der einen Seite das allgemeine Hörvermögen auf Grund der Entfernung von Obstruktionen verbessert werden. Außerdem können durch die Schaffung von besseren Belüftungsverhältnissen im äußeren Gehörgang Otitis-Erkrankungen vorgebeugt werden. Auf der anderen Seite sind die Konsequenzen für das Richtungshören schwer abzuschätzen. Die veränderten anatomischen Verhältnisse haben einen Effekt auf die physikalischen Eigenschaften des Außenohres. Auf den ersten Blick erscheinen die Auswirkungen geringfügig zu sein, da sie nur bei einigen frontalen Schalleinfallrichtungen (AZ 10° bis 30°) auftreten und nur die Ausbildung des ersten Einbruchs beeinflussen. Vermutlich wird das Hörvermögen und die Schalllokalisierung dadurch nicht beeinträchtigt. Der erste Einbruch stellt aber gerade bei Schalleinfall aus dem frontalen Bereich ein wichtiges richtungsabhängiges spektrales Merkmal dar. Der Verlust dieses spektralen Merkmals durch die Otitis-Operation und die damit einher gehenden Auswirkungen auf die Fähigkeit der Schalllokalisierung im frontalen Bereich sollten daher durch Verhaltensexperimente überprüft werden. Erst dann lassen sich Vor- und Nachteile der Otitis-Operationen besser miteinander vergleichen und abwägen. Das eine Veränderung der physikalischen Verhältnisse des Außenohres seine akustische Funktion beeinflusst, zeigen die Ergebnisse jetzt schon. Durch die Arbeit mit den Modellen können in weiteren Experimenten das Ausmaß verschiedener Operationsmethoden auf die akustischen Übertragungsfunktionen untersucht werden.

Die Bedeutung der äußeren Ohrmuschel wurde schon in vorangegangenen Abschnitten diskutiert. Die Behandlung von Ohrmuschelphlegmonen, Othämatom, Bißverletzungen und weiteren Erkrankungen der äußeren Ohrmuschel kann eine Resektion der gesamten Ohrmuschel oder einiger Teile der Ohrmuschel nach sich ziehen [Dietz, 1996]. Die eigenen Ergebnisse zeigen, dass das Entfernen eines Teils der äußeren Ohrmuschel keine dramatischen Auswirkungen auf die Richtcharakteristik des Außenohres hat. Richtungsabhängige spektrale Merkmale sind selbst bei einer Reduzierung um $2/3$ der Größe noch vorhanden. Die Funktion der äußeren Ohrmuschel wird allerdings eingeschränkt, besonders in Hinblick auf die Verstärkung und Abschwächung einzelner Frequenzen in bestimmten akustischen Situationen. Mit der Größe der Reduzierung der äußeren Ohrmuschel nimmt dabei das Ausmaß der Beeinträchtigung zu. Fehlt etwas zwei Drittel der äußeren Ohrmuschel, so werden Frequenzen, die im Gebiet des ersten Verstärkungsbereichs liegen, bei Schalleinfall aus dem frontalen und ipsilateralen Quadranten in geringerem Maße verstärkt. Da diese Frequenzen besonders für die Ausbildung des sensitiven Optimums in der Hörschwellkurve zuständig sind, wirkt sich eine Reduktion der äußeren Ohrmuschelfläche wahrscheinlich mehr auf das Hörvermögen aus. Bei der Katze führte das Fehlen der äußeren Ohrmuschel bei frontalem Schalleinfall zu einer Verschlechterung der Hörleistung, besonders von höheren Frequenzen. So wurde durch den Verlust der äußeren Ohrmuschel der Bereich der besten Sensitivität zwar beibehalten, aber er wurde im Audiogramm um 10 bis 20 dB abgesenkt [Flynn & Elliott, 1965], d.h. die äußere Ohrmuschel trägt deutlich für eine Verbesserung der absoluten Sensitivität auf Schallereignisse bei [Coles & Guppy, 1986]. Das Fehlen der gesamten Ohrmuschel bei dem rechten Außenohrmodell von Tier 1 bewirkte dagegen einen Verlust an Richtungsinformationen für Frequenzen unter 9 kHz. Demnach sollte bei der Behandlung der äußeren Ohrmuschel versucht werden, immer einen Teil der äußeren Ohrmuschel zu erhalten. Obwohl sich bei großflächigen Verlusten der äußeren Ohrmuschel das Hörvermögen vermutlich verschlechtert wird, sollte mit einem Drittel der äußerer Ohrmuschel noch ein Richtungshören im frontalen Quadranten möglich sein.

Es konnte gezeigt werden, dass dem Außenohr beim Schäferhund offensichtlich eine wesentliche Rolle bei der Schalllokalisierung zukommt. Wechselt das Signal aus dem vorderen in den seitlichen Bereich, stellt das Außenohr durch die Umformung des Signals sowohl zuverlässige binaurale als auch monaurale Hinweise für die Richtungsbestimmung in der Horizontalebene zur Verfügung. Die binauralen Unterschiede sind sowohl die richtungsabhängige Änderung der interauralen Pegeldifferenzen bestimmter Frequenzbänder

aus der HF-Region als auch interaurale Laufzeitdifferenzen niederfrequenter Stimuli. Zusätzlich stehen bei der Änderung der Schalleinfallrichtung im frontalen Schallfeld durch die systematische Änderung einiger spektraler Merkmale mit der Auslenkung der Schallquelle monaurale spektrale Hinweise zur Verfügung. Besonders der erste Einbruch besitzt eine ausgeprägte Richtungsabhängigkeit. Die Tatsache, dass monaurale spektrale Merkmale für die Richtungsbestimmung nur im frontalen Schallfeld vorhanden sind, deutet auf die biologische Relevanz der Beweglichkeit der Außenohre hin. Der Hund kann durch die Drehung der Ohrmuschel jedes Schallsignal in sein frontales Schallfeld bringen und dort orten. Das Fehlen einzelner Bestandteile wirkt sich auf die Richtcharakteristik des Außenohres aus. Damit lässt sich der z.T. recht dramatische Abfall der Fähigkeiten in psychoakustischen Untersuchungen bei anderen Säugetieren nach Manipulationen am Außenohr erklären. Somit ist ein vollständiges und unversehrtes Außenohr für eine optimale akustische Funktion notwendig. Es ist zu vermuten, dass Hunde mit Hängeohren in ihrer Fähigkeit zur Schalllokalisation beeinträchtigt sind und somit die Zucht zu einer Verschlechterung dieser Fähigkeit geführt haben kann. Dies sollte aber noch eingehend untersucht werden. Die methodischen Grundlagen für solch eine Untersuchung wurden mit der vorliegenden Arbeit gelegt.