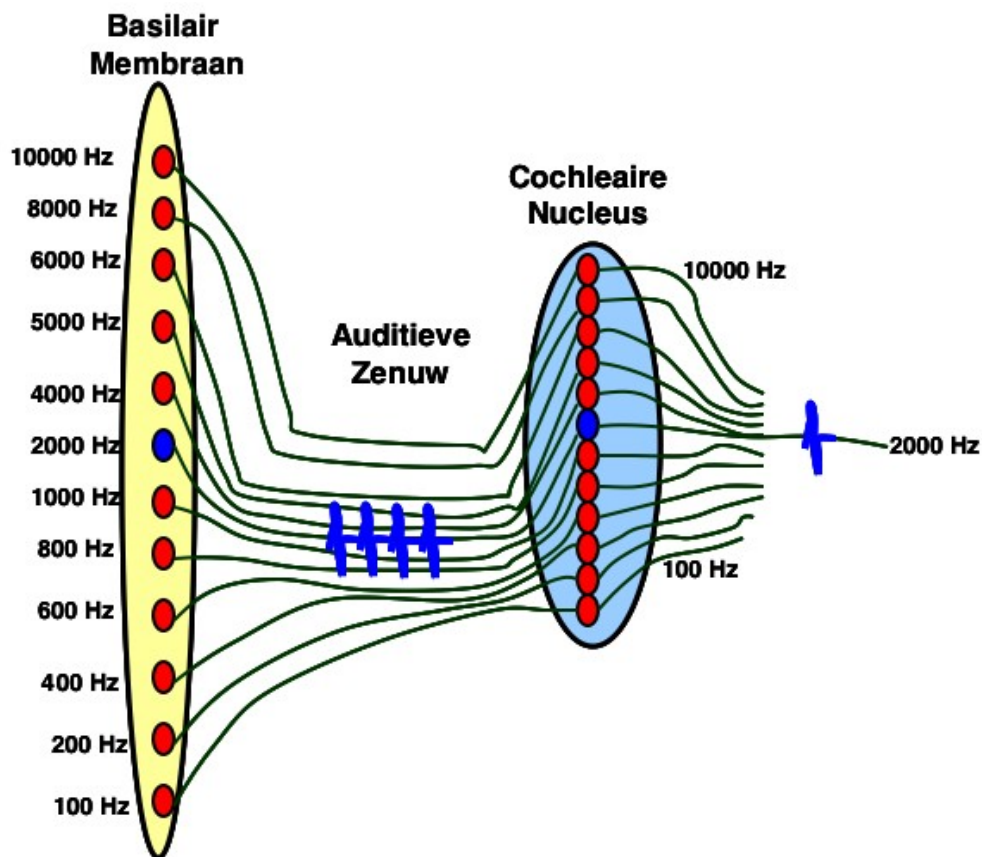
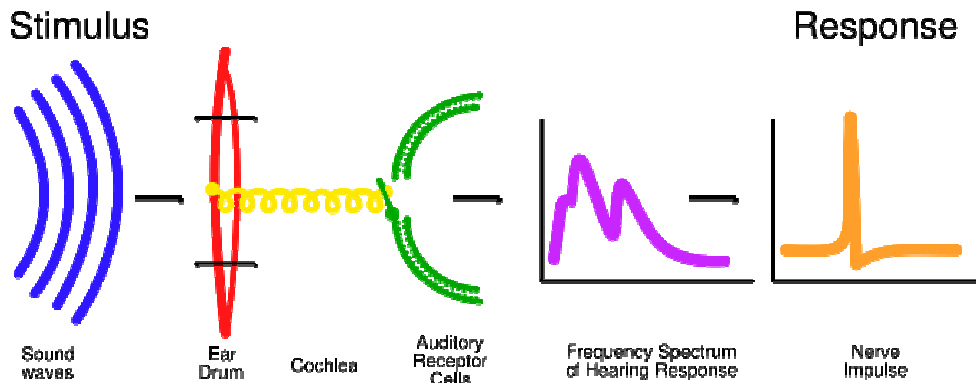


# Wat is Geluid?

*Jos Klaps*



## Voorwoord:

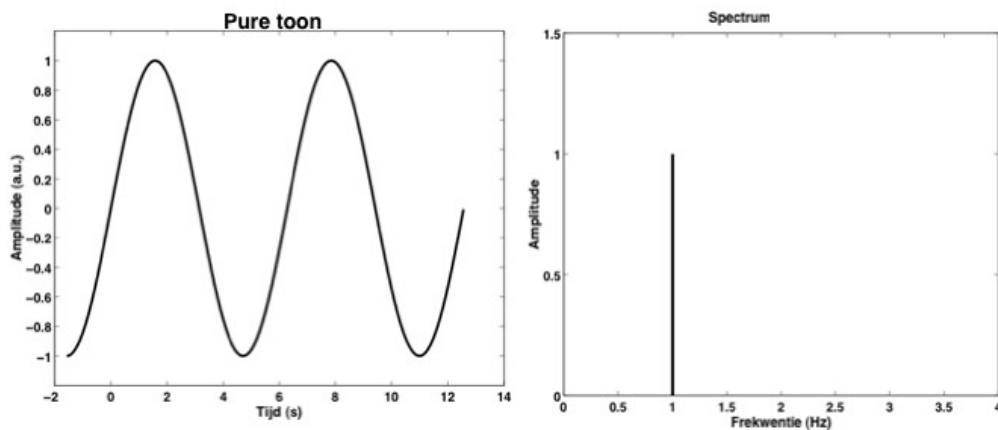
Geluid is het geheel van door het oor waarneembare trillingen. Deze trillingen kunnen zich in de vorm van geluidsgolven door de meeste stoffen voortplanten. Daar Tinnitus-patiënten (helaas) constant met geluid te maken hebben, geef ik in onderstaande beschrijving een overzicht hoe complex het geluid wel is en hoe het via het oor onze hersenen bereikt.

### 1.1 Wat zijn geluidsgolven?

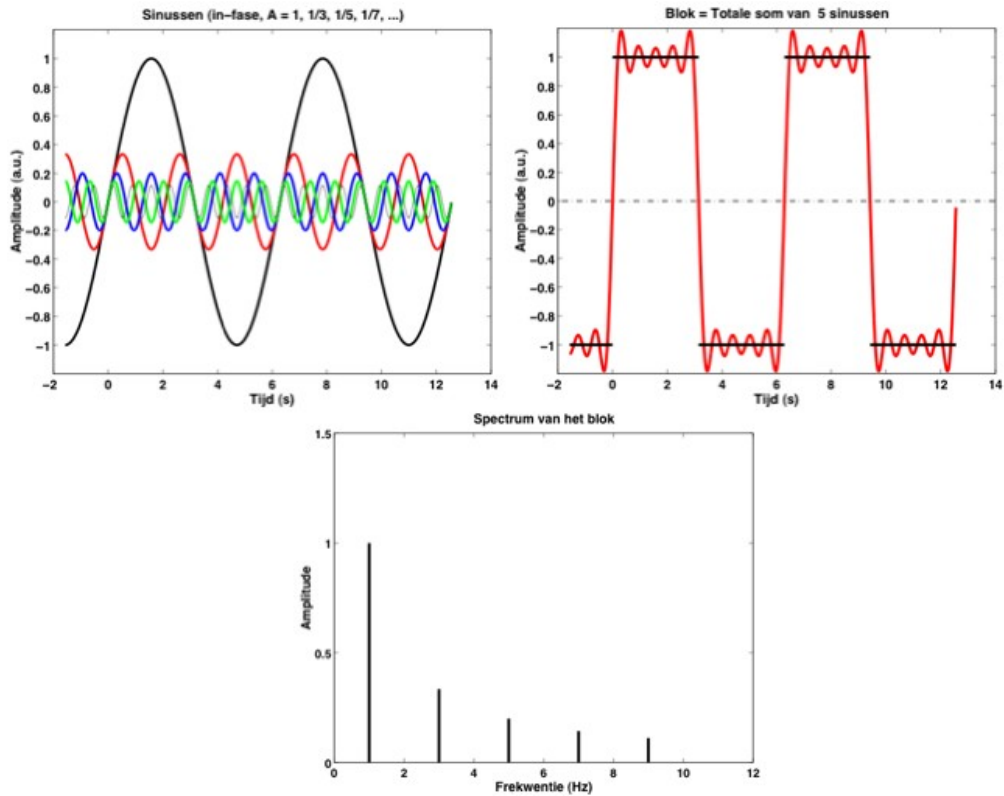
Geluid is niets anders dan een verstoring in de luchtdruk (of in een ander medium, zoals water of een vaste vloeistof), die zich door de ruimte kan voortplanten. De verplaatsing van de luchtdrukveranderingen door de ruimte noemen we een *geluidsgolf*. Zo'n geluidsgolf plant zich door de ruimte voort met een snelheid van ongeveer 340 meter per seconde (m/s).

### 1.2 Geluid bestaat uit tonen: het geluidsspectrum

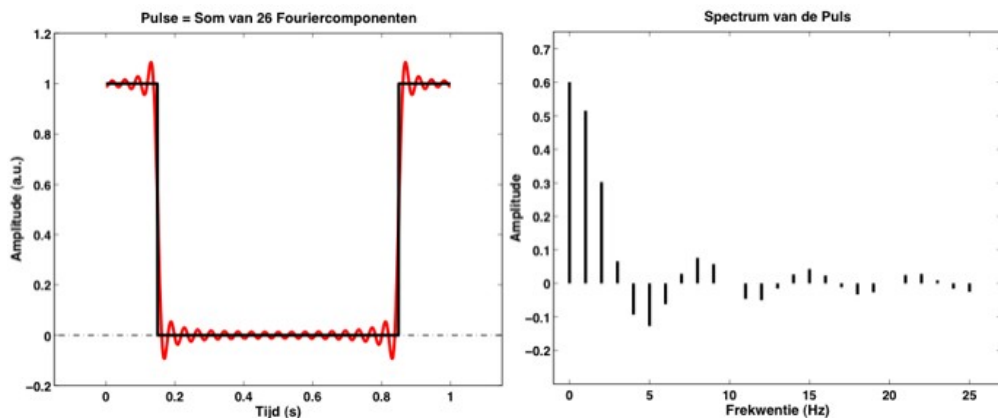
Een geluidsgolf kan worden beschreven als een drukvariatie die zich in de tijd afspeelt. Maar tevens geldt dat zo'n drukvariatie opgebouwd kan worden uit een (vaak groot) aantal tonen. De toonopbouw van een geluid noemen we het *geluidsspectrum*, en een beschrijving van het geluidssignaal in termen van dit spectrum (d.w.z. van de toonhoogte, of frequentie) is daarmee net zo volledig als een beschrijving van de drukvariatie in de tijd. Er bestaat een speciale wiskundige techniek waarmee voor een willekeurig geluid het geluidsspectrum kan worden berekend (deze wiskundige techniek heet *Fourieranalyse*). Hieronder in figuren 1.2.1, 1.2.2 en 1.2.3 ziet u enkele voorbeelden van (betrekkelijk eenvoudige) geluiden met de bijbehorende geluidsspectra.



*Figuur:1.2.1 - De pure toon (weer te geven als een sinusvormig tijdssignaal) heeft het eenvoudigst mogelijke spectrum, omdat deze slechts uit één frequentiecomponent bestaat. Deze frequentie is gelijk aan 1/periode van de sinus, en bedraagt 1/6 Hz.*



Figuur: 1.2.2 - Het blokvormige geluidssignaal (wat klinkt als een 'zoemer') blijkt uit de Fourieranalyse te bestaan uit een groot aantal tonen, waarvan de sterkte systematisch afneemt met de toonhoogte (= de frequentie), en waarin bovendien alleen tonen voorkomen die een oneven veelvoud zijn van de repetitiefrequentie (hier gesteld op 1) van het blok. In dit voorbeeld ziet u de eerste vijf tonen die zo'n blokvormige golf opbouwen: de bijdragende frequenties zijn resp. 1, 3, 5, 7 en 9 maal de grondfrequentie van 1/6 Hz, en hun relatieve sterktes bedragen resp. 1, 1/3, 1/5, 1/7 en 1/9.



Figuur: 1.2.3 In deze figuur is te zien dat zelfs een op het oog heel vreemd geluidssignaal (een korte 'klap' van 0.1 s die om de 1 s wordt gegeven) goed te benaderen is door een som van een groot aantal tonen (hier worden er 26 getoond). (Opmerking: De Fourierbeschrijving is exact als er oneindig veel frequenties worden meegenomen).

*Het interessante van het auditieve systeem is dat het Basilaire Membraan in het slakkenhuis zo'n Fourieranalyse als het ware automatisch uitvoert! (zie verderop, onder het onderwerp Tonotopie!)*

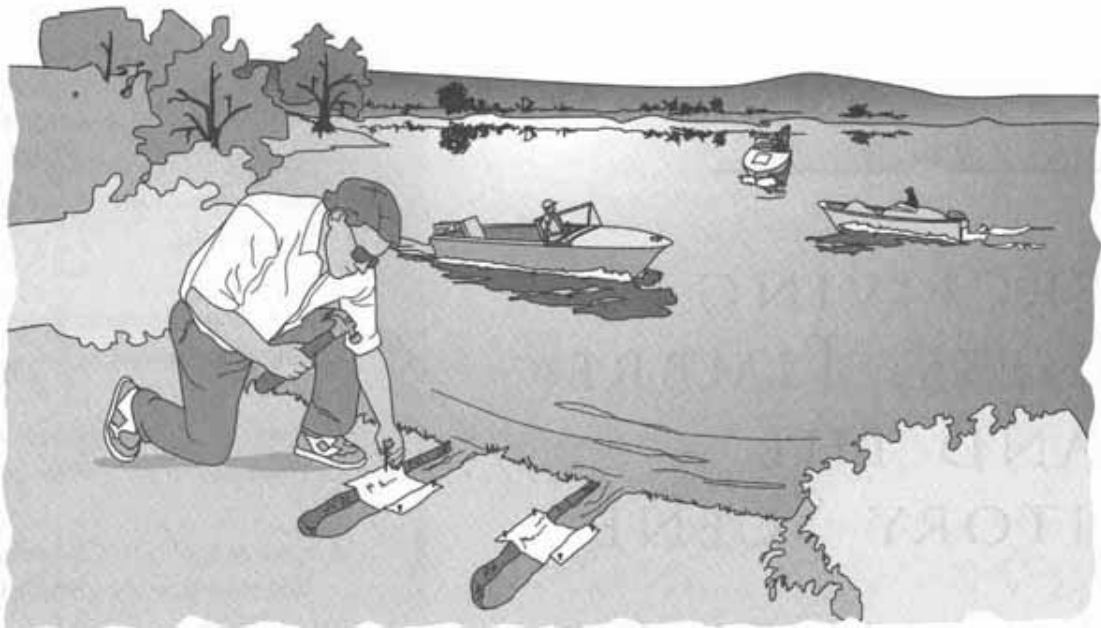
Het is hier relevant dat het auditieve systeem met de spectrale representatie blijkt te werken. Dit is een gevolg van de manier waarop het slakkenhuis met het binnenkomende geluid omgaat.

### 1.3 Wat is de grote uitdaging voor het auditieve systeem?

Het auditieve systeem dient om uit de geluidsgolven informatie af te leiden over:

- wat voor geluidsbron was er? (d.w.z. *identificatie* van de geluidsbron), maar ook:
- waar bevindt die geluidsbron zich in de ruimte? (m.a.w. *localisatie* van het geluid).

In deze illustratie (bedacht door Albert Bregman, een bekende Canadese onderzoeker naar geluidswaarneming) is het ons duidelijk dat beide taken een formidabele uitdaging vormen voor de hersenen, met name wanneer er in de omgeving meerdere geluidsbronnen tegelijkertijd aanwezig zijn (bijv. op een druk feestje, waar je probeert een gesprek van iemand te volgen).



*Figuur: 1.3.1 - Stel je een groot meer voor, waarin van alles gebeurt. Er varen boten in (kleine, grote, snelle, langzame, etc.), er wordt in gezwommen, er landen vogels op, er springen kikkers in, enz. Ook waait de wind af en aan. Al deze activiteiten veroorzaken golfbewegingen van het water, die zich over het gehele meer verspreiden. Nu mag jij twee smalle kanaaltjes graven aan de waterkant, zodat daar water in kan lopen, en op het water in die kanaaltjes mag je twee vliesjes (plastic zakjes) spannen. Door de bewegingen van het water zullen die vliesjes dus ook op en neer bewegen. Door alleen maar naar de bewegingen van deze vliesjes te kijken moet je nu proberen af te leiden wat er allemaal op het meer gebeurt (hoeveel boten? wat voor boten? waar zijn ze?)*

*Het is niet moeilijk om in te zien dat dit een ongelooflijk moeilijk probleem is! Toch is dit ongeveer wat ons auditief systeem moet doen! Het 'meer' is dan de ons omringende lucht waarin van alles gebeurt, de 'kanaaltjes' zijn onze gehoorgangen, en de 'zakjes' zijn onze trommelvliezen. De 'waarnemer', tenslotte, is ons brein..... Ondanks deze ontzaglijke problemen, kunnen mensen moeiteloos verschillende geluiden identificeren en lokaliseren, zelfs onder moeilijke omstandigheden zoals bijv. op een lawaaiërig feestje!*

Om te kunnen begrijpen hoe de hersenen dit probleem weten op te lossen is gericht wetenschappelijk onderzoek noodzakelijk. Omdat het zo'n ingewikkeld probleem is, is het eigenlijk niet mogelijk om het ineens in al zijn complexiteit te onderzoeken. In laboratoria proberen onderzoekers dit probleem dan ook stukje bij beetje te ontrafelen. Onderzoek vergt geavanceerde (veelal dure) meettechnieken en apparatuur, en een specialistische expertise. Een typisch laboratorium is dan ook veelal uitgerust om een beperkt aantal wetenschappelijke vragen in diepte te kunnen onderzoeken.

Via de resultaten bouwen ze zo langzaam maar zeker een steeds completer beeld op over de werking van het auditieve systeem. Steeds meer kennis roept echter ook steeds meer vragen op. In die zin is het onderzoek eigenlijk nooit af!

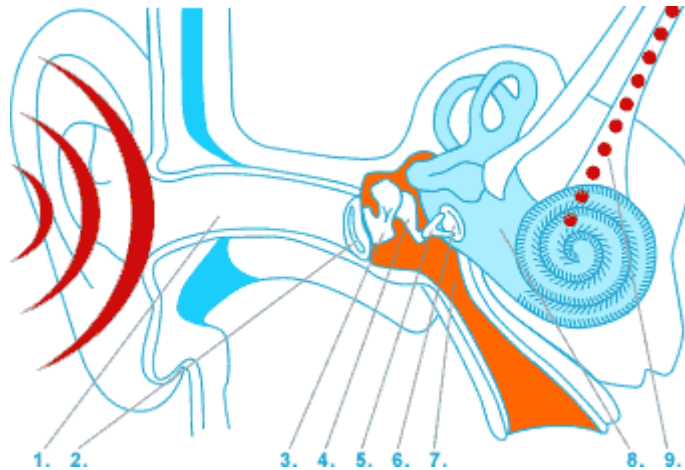
## **1.4 Water**

Zoals eerder aangegeven, een geluidsgolf is een zich door de ruimte voortplantende verstoring van kleine, snelle luchtdrukveranderingen die uiteindelijk de trommelvliezen van beide oren in trilling brengen. Het eerste probleem is dat deze beweging moet worden overgebracht op het slakkenhuis. Dit slakkenhuis is echter met vloeistof gevuld. Dat ons auditief systeem zo is opgebouwd, is een erfenis van de evolutie: al het leven is aanvankelijk in het water begonnen, en toen de eerste amfibieën aan land kropen, namen ze deze 'erfenis' vanuit hun watermilieu mee!

Maar als geluid vanuit de lucht een vloeistofoppervlak treft, wordt het voor maar liefst 99.9% weerkaatst (*iedereen weet dat als je je hoofd in het zwembad onder water houdt, je het lawaai van buiten bijna niet meer hoort!*). De geluidstrillingen kunnen dus niet zomaar aan het slakkenhuis worden doorgegeven. Verdere evolutie op het land heeft er vervolgens toe geleid dat via een ingenieuze keten van kleine botjes (de drie gehoorbeentjes: *hamer, aambeeld en stijgbeugel*) de geluidsdruk zo goed mogelijk kan worden overgedragen op het ovale venster (een stevig vliesje op het slakkenhuis, waar de stijgbeugel aan vast zit) (*Het is misschien wel aardig om te weten dat deze gehoorbeentjes uit de kaakbeenderen van reptielen zijn geëvolueerd.....*)

Door deze constructie is het totale verlies aan geluidsenergie van 99.9% teruggebracht naar minder dan zo'n 30%. Wat overblijft (zo'n kleine 70% van het binnenkomende geluid) is ruim voldoende om het auditieve systeem mee te kunnen laten werken!

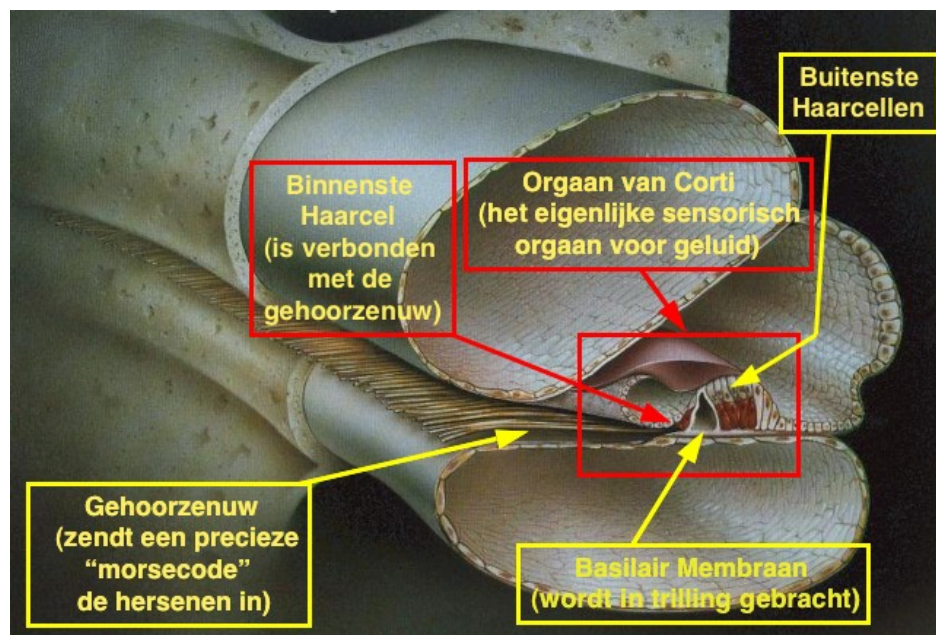
In onderstaand schematisch overzicht (figuur 1.4.1) kun je zien hoe de geluidsgolf door achtereenvolgens het oor, de gehoorgang, de gehoorbeentjes, en het slakkenhuis wordt geleid.



*Figuur: 1.4.1 - Geluidsgolven brengen achtereenvolgens het trommelylies, de gehoorbeentjes, en het Basilair Membraan in de Cochlea (slakkenhuis) in trilling, waarna de binnenste haarcellen tenslotte via de auditieve zenuw een elektrisch signaal naar de hersenen sturen. Pas tientallen milliseconden later worden wij ons bewust van het geluid.*

## 1.5 Tonotopie

Als het ovale venster uiteindelijk in trilling wordt gebracht door de beweging van de stijgbeugel, ontstaat er ook in de vloeistof van het slakkenhuis een zich met hoge snelheid (1500 m/s) voortplantende drukgolf. Het slakkenhuis (de *Cochlea*) bestaat uit drie met vloeistof gevulde kamers, waarvan de centrale kamer het zgn. *Orgaan van Corti* bevat, wat ons eigenlijke gehoororgaan is. In de bijgaande doorsnede (figuur 1.5.1) is mooi te zien hoe de Cochlea is opgebouwd. Merk op dat de auditieve zenuw langs het gehele slakkenhuis naar buiten treedt, en vandaar naar de hersenen wordt ingeleid.



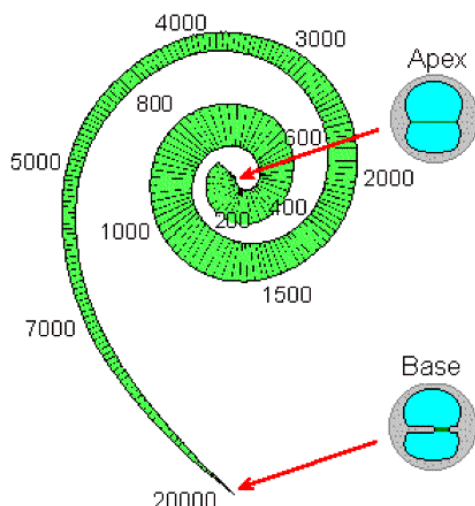


*Figuur: 1.5.1 - Dwarsdoorsnede van het slakkenhuis, waarin de drie met vloeistof gevulde kamers goed te zien zijn. In de middelste kamer bevindt zich het Orgaan van Corti, wat bestaat uit het Basilair Membraan, een rij van binnenste haarcellen, en drie rijen van buitenste haarcellen. Door de drukgolf in de vloeistof wordt het Basilair Membraan in trilling gebracht. Hierdoor gaan de haarcellen meebewegen, waardoor de haartjes op deze cellen worden verbogen. Deze verbuiging heeft tot gevolg dat de binnenste haarcel een elektrisch signaal produceert, wat vervolgens via de auditieve zenuw in de vorm van actiepotentialen (een soort 'Morsecode') naar de hersenen wordt doorgestuurd. De buitenste haarcellen zorgen voor een aanzienlijke versterking van het signaal doordat zij de buiging van hun haartjes snel van lengte kunnen veranderen. Hierdoor ondervindt de vloeistof rondom de haarcel een extra kracht, die precies gelijkloopt met de snel variërende drukgolf van het binnenkomende geluid: de gevoeligheid van de Cochlea, en ook de precisie bij zeer lage geluidsniveaus wordt hierdoor sterk verbeterd. Schade aan de buitenste haarcellen is dan ook één van de belangrijkste oorzaken van slechthorendheid.*

Het Basilair Membraan heeft een heel speciale eigenschap: aan het begin (bij het ovale venster) is het smaller en stugger dan aan het eind (bovenin de Cochlea). Hierdoor reageert het membraan op een speciale manier op de verschillende tonen waaruit een geluid is opgebouwd. Het golfverschijnsel dat zich dan langs het Basilair Membraam voortplant lijkt wel een beetje op de zeegolven die je op het strand ziet breken. In de Cochlea doet deze lopende golf er ongeveer 0.005 seconde (5 ms) over om langs het 3.5 cm lange Basilaire Membraam te reizen.

Dankzij de eigenschappen van het Basilaire Membraam wordt het geluid in zijn afzonderlijke tonen uiteengerafeld. Deze tonen worden van hoog (voorin) tot laag (achterin) op een ordelijke manier gerangschikt. Een dergelijke representatie noemt men tonotopische ordening (Ook een pianoklavier heeft een tonotopische ordening van de toetsen van laag (links) tot hoog (rechts)).

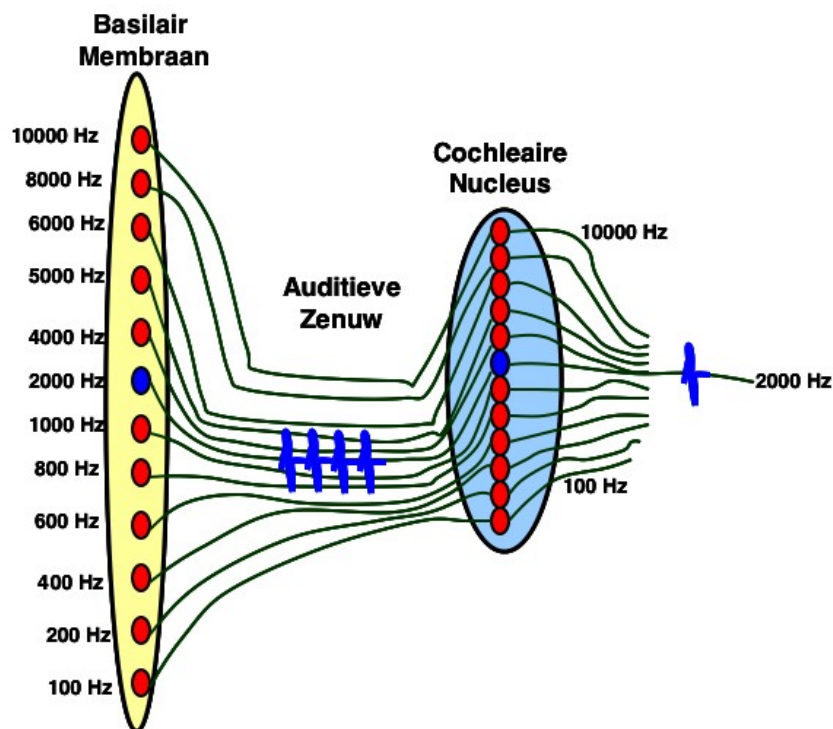
Door het Basilair Membraam in gedachten uit te rollen kunnen we de tonotopische ordening in zijn geheel laten zien, zoals in figuur 1.5.2 *Tonotopie van het Basilair Membraan:*).....  
 Ons gehele gehoorbereik van 50 tot 20000 Hz is zo op dit membraan terug te vinden.



*Figuur: 1.5.2 - Tonotopie van het Basilair Membraan: de getallen geven de geluidsfrequenties aan die een maximale trilling op verschillende plaatsen op het membraan teweeg brengen. Merk op dat het (uitgerolde) membraan voorin (hoge frequenties) smaller is dan achterin (lage frequenties).*

## 1.6 Waarom zijn Lokalisatie en Identificatie een probleem?

De Cochlea heeft het geluid in zijn afzonderlijke tonen uiteengerafeld, en elk toengebiedje op het Basilair Membraan (vertegenwoordigd door de binnenste haarcel op die plek) heeft verbinding met zijn eigen auditieve zenuwvezel. Deze zenuwvezel transporteert een elektrisch signaal (als zgn. *actiepotentialen*) de hersenen in naar een gebied in de hersenstam dat bekend staat onder de naam: Cochleaire Nucleus (Nucleus = Hersenkern; cellen in zo'n gebied delen eenzelfde functie. In dit geval dus: het verzamelen van de auditieve signalen die vanuit de Cochlea komen). Het opmerkelijke is, dat de tonotopie van het Basilair Membraan in de Cochleaire Nucleus is behouden. Ofwel: "Zenuwcellen die in de Cochleaire Nucleus naast elkaar liggen, worden geactiveerd door geluiden die in hun frequentie (toonhoogte) ook naast elkaar liggen! (Zie figuur 1.6.1 als illustratie van dit principe)".



*Figuur: 1.6.1 - Het Basilair Membraan (BM) is tonotopisch opgebouwd. De auditieve zenuw transporteert een elektrisch signaal (een serie actiepotentialen) naar de Cochleaire Nucleus (CN). Zenuwcellen in deze hersenkern behouden dezelfde ordening als het Basilair Membraan: naburige frequenties in het BM activeren naburige cellen in de CN. In dit voorbeeld activeert een toon van 2000 Hz een centrale vezel van de auditieve zenuw, en vervolgens wordt de ermee verbonden cel in de CN (blauw) geactiveerd. Deze cel geeft op zijn beurt weer actiepotentialen af naar het volgende neurale verwerkingsstation. De tonotopische ordening blijft hierbij in het gehele auditieve systeem behouden.*

In het eerste verwerkingsstation in de hersenen is dus de *samenstelling* van het geluid (de tonen waaruit het is opgebouwd) gerepresenteerd. Je zou dus kunnen vermoeden dat daarmee de informatie over wat voor een geluidsbron het was (stem, motorboot, wind, leeuw,...) al op dat niveau is bepaald. Dit gaat echter alleen maar op, als er sprake is geweest van maar één



geluidsbron! In een omgeving waarin vele geluidsbronnen tegelijk voorkomen (op het feestje, aan het strand, etc.) hebben we een levensgroot probleem, immers:

- Elke geluidsbron kan bestaan uit een (vooraf onbekend) groot aantal tonen.
- Een bepaald toengebied op het Basilair Membraan kan dus worden geactiveerd door meerdere bronnen tegelijk (aantal bronnen is vooraf onbekend).
- In de tonotopische activatie van het Basilair Membraan is de individualiteit van elke bron dus verloren gegaan.
- Hoé kan het auditief systeem dan de individuele geluidsbronnen weer reconstueren uit deze kakafonie?
- Maar ook: zelfs als er maar één geluidsbron zou zijn: hoé kan het auditief systeem dat überhaupt weten?

*Ofwel: als een onbekend aantal handen tegelijkertijd dezelfde piano beroert, hoé kan dan de bijdrage van elke hand afzonderlijk worden bepaald? (of hoe kunnen we zelfs maar te weten komen om hoeveel handen het eigenlijk gaat, en of ze alle vingers wel gebruiken?)*

Alleen de *frequentie-inhoud* van het totale geluid is in de Cochleaire Nucleus bekend. Net zo min als het aantal geluidsbronnen, zijn ook de *posities* van de geluidsbronnen uit deze informatie niet af te lezen. Immers, als een bepaalde geluidsbron van positie verandert, blijft de tonale samenstelling van het geluid natuurlijk precies hetzelfde!

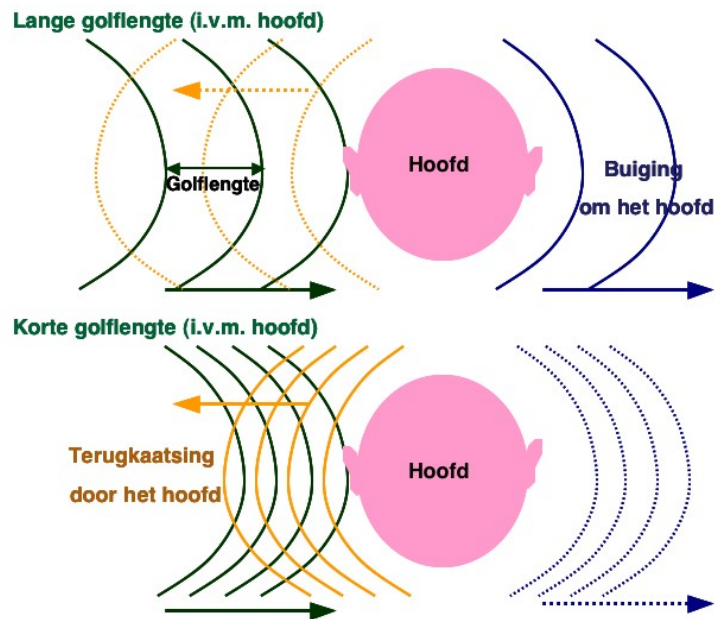
*Ofwel: de Cochleaire Nucleus bevat geen directe informatie over de positie(s) van de geluidsbron(nen), alléén over de tonale samenstelling ervan (in vaktaal: het Geluidsspectrum)!*

Ook de lokalisatie van geluidsbronnen is daarmee dus een serieus probleem geworden! Wát kan het auditieve systeem doen om dit probleem op te lossen?

## **1.7 Speciale eigenschappen van geluid**

Zoals we hierboven al hebben gezien is geluid op twee manieren te beschrijven: als een snelle drukvariatie, of als een speciale optelsom van een aantal tonen. Naast deze algemene eigenschap hebben geluidsgolven nog een tweetal andere belangrijke eigenschappen, die van cruciaal belang blijken te zijn voor geluidslokalisatie, namelijk dat geluidsgolven:

1. zich relatief *langzaam* door de ruimte voortplanten (340 m/s, ofwel 0.003 sec per meter).
2. of *rond* voorwerpen ter grootte van oren en hoofd *heen* kunnen *buigen* (zie figuur 1.7.1)



*Figuur: 1.7.1 - De golflengte van een geluidsgolf is gelijk aan de afstand tussen twee opeenvolgende hoogste (of laagste) geluidsdrukken in de golf. Als deze golflengte vergelijkbaar is met, of groter is dan, de afmetingen van het getroffen voorwerp (hier: het hoofd), zullen de golven er voornamelijk omheen buigen (blauw), en is de weerkaatsing zwak (oranje, gestippeld). Het van de geluidsbron weggerichte oor (rechts) zal het geluid dan bijna net zo goed horen als het direct getroffen oor (links). Hoe kleiner het voorwerp is t.o.v. van de golflengte, hoe beter de buiging gaat, en hoe sterker het geluid achter het voorwerp (dit verschijnsel heet diffractie).*

*Als de golflengte heel klein is t.o.v. het voorwerp zullen de golven voornamelijk weerkaatsen (oranje) (dit verschijnsel heet reflectie). Het van de geluidsbron weggerichte oor hoort in dat geval een veel zwakker geluid (blauw, gestippeld).*

Deze twee eigenschappen van geluid worden door de hersenen op een slimme manier gebruikt om de plaats van een geluidsbron te kunnen berekenen.

Vergelijken we deze eigenschappen met die van lichtgolven, dan zien we dat deze laatste door de ruimte snellen met 300.000 km/s (dus bijna een miljoen keer zo snel als geluid!), en alleen om voorwerpen ter grootte van een haardikte of kleiner (dus een miljoen keer zo klein!) heen kunnen buigen. Dit betekent dat zodra een ('ondoorzichtig') voorwerp groter is dan een haardikte, het licht nagenoeg volledig zal terugkaatsen (achter het voorwerp is het dan donker).

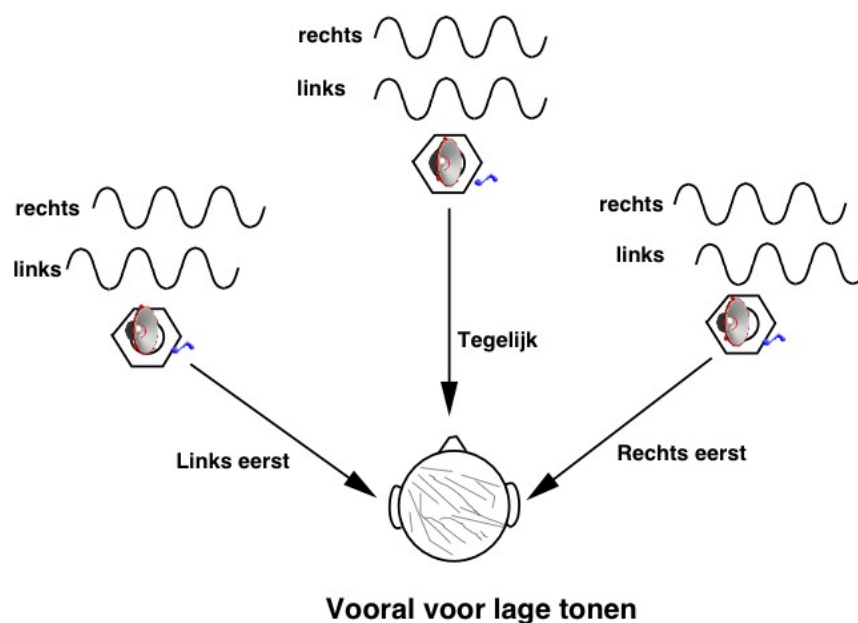
## 1.8 Tijdsverschillen tussen de oren

Typische golflengtes van geluid liggen tussen de 2.5 cm (voor zeer hoge tonen, rond de 15000 Hz) en zo'n 3.5 m (voor zeer lage tonen van zo'n 100 Hz). De voortplantingssnelheid van geluid door de lucht is ongeveer 340 m/s, en dit is onafhankelijk van de golflengte. De zeer lage tonen zullen dus gewoon ongehinderd om het hoofd heen kunnen buigen, en dit blijft zo tot golflengtes van zo'n 20-25 cm (rond de 1500-2000 Hz). Maar omdat de afstand tussen de

oren zo'n 15 cm is, zal er een klein weglengteverschil kunnen ontstaan voor de geluidsgolven, en daardoor een *aankomsttijdverschil*.

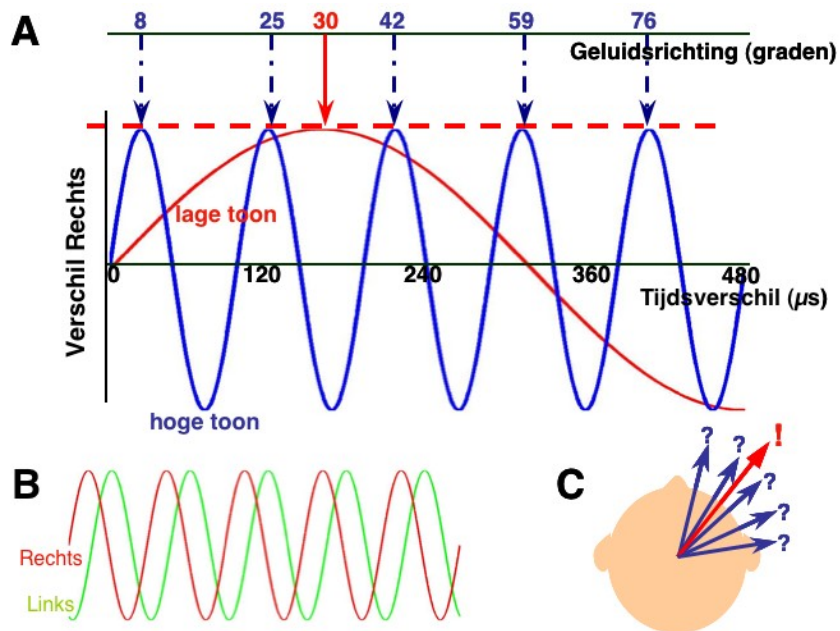
Bijvoorbeeld: Als het geluid helemaal van links komt is het rechteroor zo'n 15 cm verder weg van de geluidsbron, en zal het geluid daar zo'n 450 microseconden ( $450\mu\text{s}$ , ofwel 450 miljoensten van een seconde) later aankomen. Staat de geluidsbron rechts, dan komt het geluid juist  $450\mu\text{s}$  later aan in het linkeroot. Als de geluidsbron recht van voren of van achter komt (of van onder, of van boven; hier komen we straks nog op terug!) zal het geluid in beide oren tegelijk arriveren.

Dus afhankelijk van de positie van de geluidsbron zal het tijdsverschil tussen de twee oren systematisch variëren tussen  $-450\mu\text{s}$  en  $+450\mu\text{s}$ . Elke cm weglengteverschil geeft dus een extra tijdsvertraging van ongeveer  $30\mu\text{s}$ .



*Figuur: 1.8.1 - Het aankomsttijdverschil tussen de twee oren verloopt op een systematische wijze met de positie van de geluidsbron in een horizontaal vlak rondom het hoofd. Dit verschil varieert van ongeveer  $-450\mu\text{s}$  voor bronnen uiterst links tot  $+450\mu\text{s}$  tot posities aan de rechterzijde.*

Het auditief systeem kan echter alleen maar vertrouwen op meting van het tijdsverschil voor tonen met een relatief lage frequentie (beneden ongeveer 1500 - 2000 Hz). In figuur 1.8.2 wordt uitgelegd waarom het auditieve systeem uit tonen met een hoge frequentie op basis van het aankomsttijdverschil geen unieke positie van de geluidsbron kan afleiden. De vuistregel is dat *zodra meerdere trillingsperiodes van de geluidsgolf binnen het maximaal meetbare tijdsverschil kunnen passen, er meerdere potentiële doellocaties zijn*. Voor een tijdsverschil van  $450\mu\text{s}$  komt dit overeen met een geluidsfrequentie (toonhoogte) van ongeveer 2200 Hz ( $=1/450\mu$ ).



*Figuur: 1.8.2 - B) Het verschil tussen de geluidsgolven van rechter- en linkeroor (hier voor een tijdsverschil van  $20\mu\text{s}$ ) leidt in de hersenen tot een simultane meting van verschillende tijdsverschillen. Deze meting is in (A) weergegeven voor zowel een hoge toon (blauw) als voor een lage toon (rood), die zich rechts vòòr de luisteraar bevindt. De hersenen kennen de locatie van de geluidsbron toe aan dát tijdsverschil waar de meting maximaal is. Voor de lage toon treedt een uniek maximum op over het hele mogelijke bereik van  $480\mu\text{s}$ , wat in dit geval overeenkomt met de werkelijke geluidspositie op 30 graden rechtsvoor.*

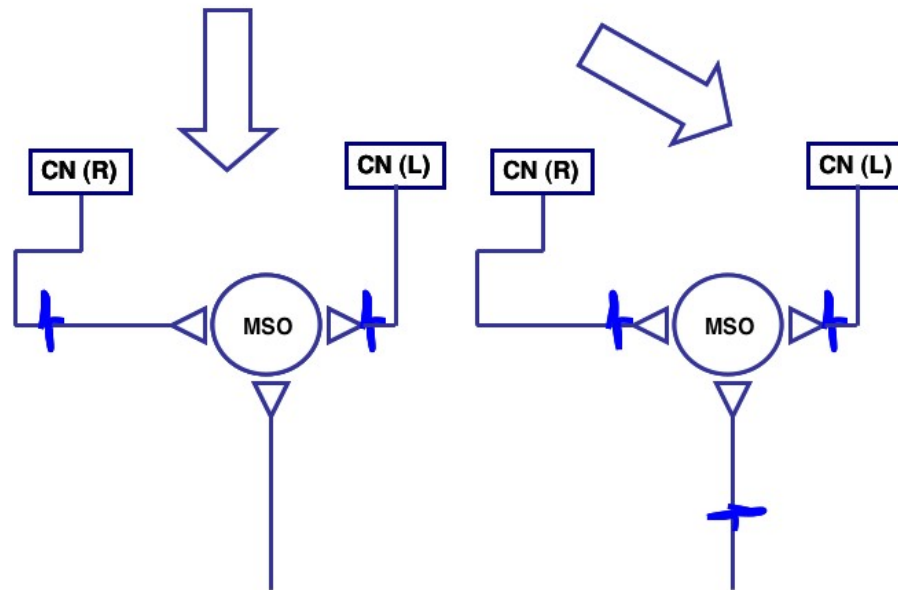
*De meting voor de hoge toon verwijst echter naar meerdere mogelijke geluidsposities (resp. op 8, 25, 42, 59 en 76 graden rechtsvoor; zie ©). Op grond van alleen het tijdsverschil kunnen de hersenen dus voor een pure hoge toon geen unieke bronlocalisatie bepalen (zie echter ook punt 9 voor een mogelijke oplossing voor dit ambiguïteitprobleem).*

## 1.9 Hoe bepalen de hersenen die tijdsverschillen?

Om verschillen tussen de oren te kunnen meten, is het nodig dat de informatie van de twee Cochleaire Nuclei wordt samengevoegd. Dit gebeurt op verschillende plaatsen in de hersenen, maar er is één speciaal gebiedje in de hersenstam (de zogeheten MSO, wat een afkorting is voor de **M**ediale **S**uperior **O**lijfkern) waar een ingenieus netwerkje van zenuwen ervoor zorgt dat alle mogelijke tijdsverschillen op een systematische manier en tegelijkertijd kunnen worden gemeten. Al in 1948 was het de Amerikaanse onderzoeker Jeffress die deze mogelijkheid had bedacht, vèr voordat daadwerkelijk in de hersenen kon worden aangetoond dat het ook zo werkt. In het idee van Jeffress wordt verondersteld dat de neuronen in zo'n hersengebied (toen was de MSO nog onbekend!) een aantal heel speciale eigenschappen bezitten:

1. Een MSO-cel krijgt informatie binnen van zowel de linker als de rechter Cochleaire Nucleus.
2. Als er maar één signaal (actiepotentiaal) bij een MSO-cel arriveert, zal deze daar niet op reageren.

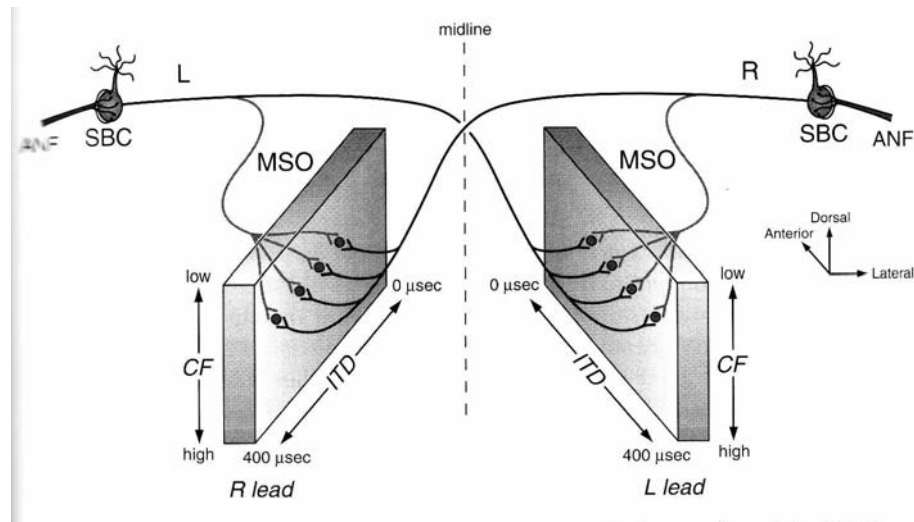
3. Alleen als er van links én rechts tegelijkertijd een actiepotentiaal binnenkomt, reageert de MSO-cel zelf óók met een actiepotentiaal.
4. Een actiepotentiaal die uit de CN (Cochleaire Nucleus) vertrekt doet er een zekere tijd over alvorens bij de MSO-cel te arriveren. Deze tijd hangt af van de lengte van de zenuwvezel.
5. Door een MSO-cel nu met CN-zenuwvezels van verschillende lengtes te verbinden zullen actiepotentialen alléén tegelijkertijd op die cel kunnen arriveren, *als het verschil in reistijd langs de vezels precies wordt gecompenseerd door het aankomsttijdsverschil van het geluid in de beide oren!* Een waarlijk briljante gedachte!



*Figuur: 1.9.1 - Illustratie van het idee van Jeffress, aan de hand van één MSO-cel. De cel is verbonden met de linker (L) en rechter Cochleaire Nucleus (CN), maar de vezellengte van de rechter CN is langer dan die van de linker CN. Als het geluid (pijl) recht van voren komt arriveert het geluid tegelijkertijd in beide oren. De actiepotentialen uit de CN vertrekken dan tegelijkertijd, maar zullen niet tegelijk op de MSO-cel aankomen. Bijgevolg wordt deze cel niet actief.*

*Als het geluid van rechts komt (schuine pijl), wordt de rechter CN eerder actief, waardoor de actiepotentialen van linker en rechter CN tegelijk op de MSO-cel aan kunnen komen. Alleen in dat geval zal de cel actief worden. Deze MSO-cel reageert dus op een heel speciale geluidsrichting.*

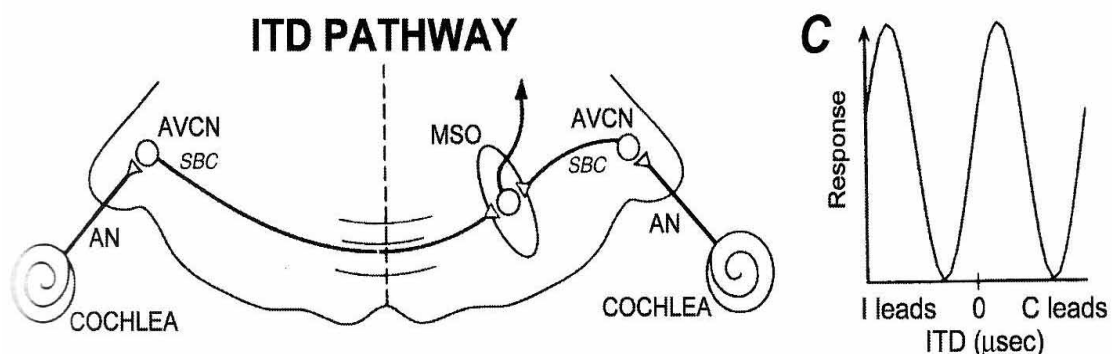
Een meer gedetailleerd schema waarmee verschillende tijdsverschillen (en dus vele geluidsrichtingen) tegelijkertijd kunnen worden gecodeerd is hier te zien. Bij vogels en zoogdieren is anatomisch aangetoond dat een dergelijke neurale architectuur inderdaad bestaat in de MSO.



*Figuur: 1.9.2 - Het Jeffress-model, dat verklaart hoe de hersenen tegelijkertijd alle mogelijke aankomsttijdsverschillen kunnen meten, en precies die ene cel doen vuren die bij het juiste aankomsttijdsverschil (en dus geluidsrichting) hoort.*

ANF = “Auditory Nerve Fiber”, de auditieve zenuw, die met een bepaalde plek op het Basilaire Membraan is verbonden (voor een speciale geluidsfrequentie). SBC = “Spherical Bushy Cell”, een bepaald type cel in de Cochleaire Nucleus die weer verbonden is met de MSO’s van beide hersenhelften, en in staat is heel precies de tijdstippen van de maxima in de geluidsgolf te meten en door te geven. ITD = “Interaural Time Delay” (dus: aankomsttijdsverschil tussen de twee oren). L = linker hersenhelft (bepaalt geluidsbronnen aan de rechterkant van het hoofd); R = rechter hersenhelft (voor bronnen links). De vezels kruisen dus de zgn. midline = denkbeeldige midden van het hoofd. CF = “Center Frequency” (de toonhoogte waarvoor de MSO-cel optimaal gevoelig is; dit is de bekende tonotopie die uit de ANF-CN komt). (Tekening is van Tom Yin, Univ. Wisconsin, USA)

Een illustratie voor de wijze waarop dit gebeurt bij zoogdieren is ten slotte hier nog eens te zien. De zojuist getoonde schema’s bieden de meest recente inzichten in het functioneren van dit stukje brein. Het is echter belangrijk zich te realiseren dat er enorm veel werk is verricht alvorens een dergelijk gedetailleerd inzicht tot stand is kunnen komen.



*Figuur: 19.3 - Het aankomsttijdsverschil tussen de twee oren wordt in de hersenen gemeten in de MSO (Mediale Superior Olijfkern). Cellen in de MSO krijgen een positieve activatie (wit driehoekje) van geluid uit beide oren, maar over een verschillende*



weglengte. Merk op dat de MSO zijn resultaat doorgeeft binnen dezelfde (ipsilaterale) hersenhelft.

AN = Auditory Nerve (de auditieve zenuw, voor een bepaalde toonhoogte).

AVCN = Auditory deel Van de Cochleaire Nucleus dat een bepaald type cellen bevat (SBC = Stellar Bushy Cell, cellen met een stervormig cellichaam).

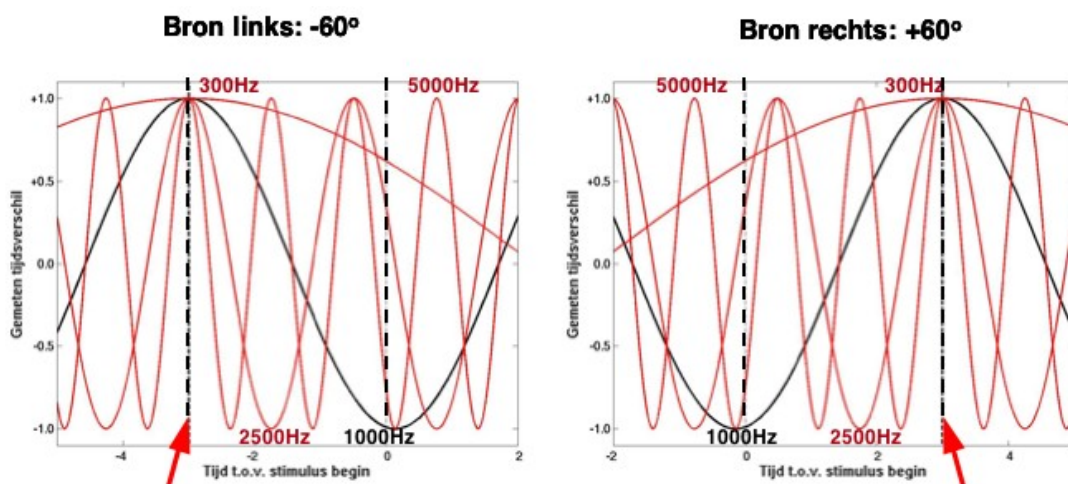
De grafiek rechts laat zien hoeveel actiepotentialen een MSO-cel afgeeft voor een zeker tijdsverschil (ITD = Interaural Time Difference). Merk op dat er (afhankelijk van de frequentie waarvoor de cel het meest gevoelig is) er meerdere pieken in de responscurve kunnen optreden. Bepaling van de geluidslocatie vereist dat de hersenen kijken naar meerdere frequentiekanalen tegelijkertijd.

## 1.10 Hoe werkt dit voor meerdere frequentiekanalen?

In paragraaf “Speciale eigenschappen van geluid” werd uitgelegd dat de meting van het tijdsverschil voor hoge tonen aanleiding kan zijn voor meerdere maxima, zodat de bepaling van de geluidsrichting *ambigu* wordt. Maar natuurlijke geluidsbronnen bestaan meestal uit vele frequenties tegelijkertijd, zodat de hersenen een meting kunnen uitvoeren over de verschillende frequentiekanalen tegelijk.

Een gelukkige omstandigheid hierbij is dat alle geluidsfrequenties op *hetzelfde* tijdsverschil een maximum opleveren. In figuur 1.10.1 is dit voor een viertal geluidsfrequenties geïllustreerd. De andere maxima voor de verschillende frequenties vallen niet met elkaar samen (zie bijv. die voor 2500 Hz en 5000 Hz), en zullen dus bij simultane meting netto niets opleveren (hoe meer frequenties er in de geluidsbron zitten, hoe beter dit gaat). Door deze *geïntegreerde* frequentieanalyse kan een unieke tijdsvertraging worden afgeleid, die precies hetzelfde is als de werkelijke, door de bronrichting veroorzaakte, tijdsvertraging. Het *ambigüiteitsprobleem* is daarmee opgelost.

**Voorbeeld:**



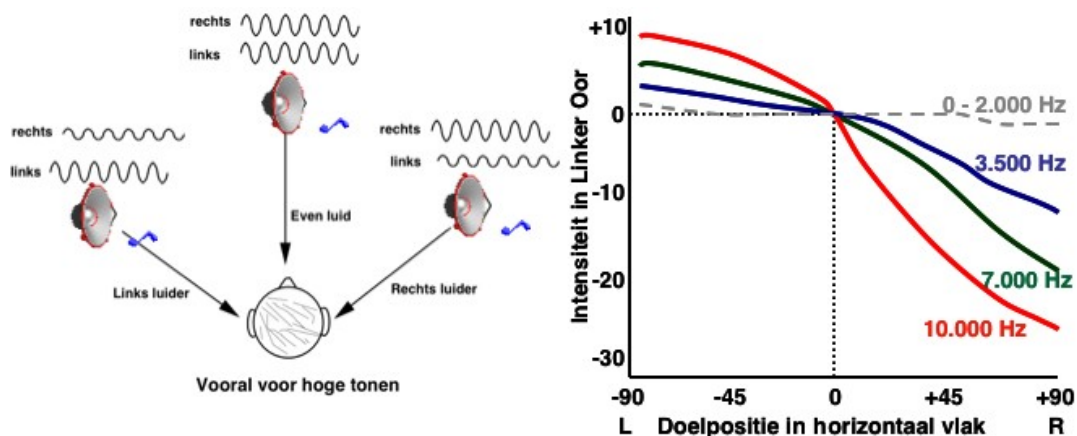
Figuur: 1.10.1 - Elke toonhoogte kan voor een gegeven tijdsverschil tussen de twee oren op verschillende momenten een maximum opleveren. Hoe hoger de toon, hoe meer maxima er zullen ontstaan. Maar voor slechts één tijdsverschil blijken alle maxima voor de

verschillende frequenties samen te vallen: dit is precies het tijdsverschil dat hoort bij de locatie van de geluidsbron! Als de hersenen dus over meerdere frequenties tegelijk zullen meten, kan uit dat ene maximum het ware tijdsverschil worden afgeleid. Deze frequentie-integratie vindt plaats ná de MSO, en naar men algemeen aanneemt in de middenhersen.

In de figuren zijn de maxima te zien die ontstaan voor tijdsverschilmetingen voor geluiden van vier verschillende frequenties: 300 Hz, 1000 Hz (zwart), 2500 Hz en 5000 Hz, als de bron van 60 graden links of rechts komt. Duidelijk is te zien dat in alle gevallen de vier maxima netjes voor één tijdstip samenvallen (op -3 eenheden voor de linkerbron, en op +3 eenheden voor de rechterbron; rode pijlen). Dit wordt het karakteristieke aankomsttijdsverschil (Eng.: 'characteristic delay') genoemd.

### 1.11 Luidheidsverschillen

Voor hoge tonen (boven ongeveer 3 á 4 kHz) is het verschil in aankomsttijd niet langer als een unieke code voor de geluidslocatie te bepalen, omdat de auditieve zenuw de snelle wisselingen van de geluidsgolf dan niet langer precies kan volgen. Maar juist voor die hogere frequenties vormt het hoofd een obstakel voor geluid, waardoor de intensiteit voor het 'verre' oor (dat zich achter het hoofd bevindt) lager is dan voor het nabije oor aan de bronzijde. Dit fenomeen is meer gedetailleerd geïllustreerd in deze figuur.



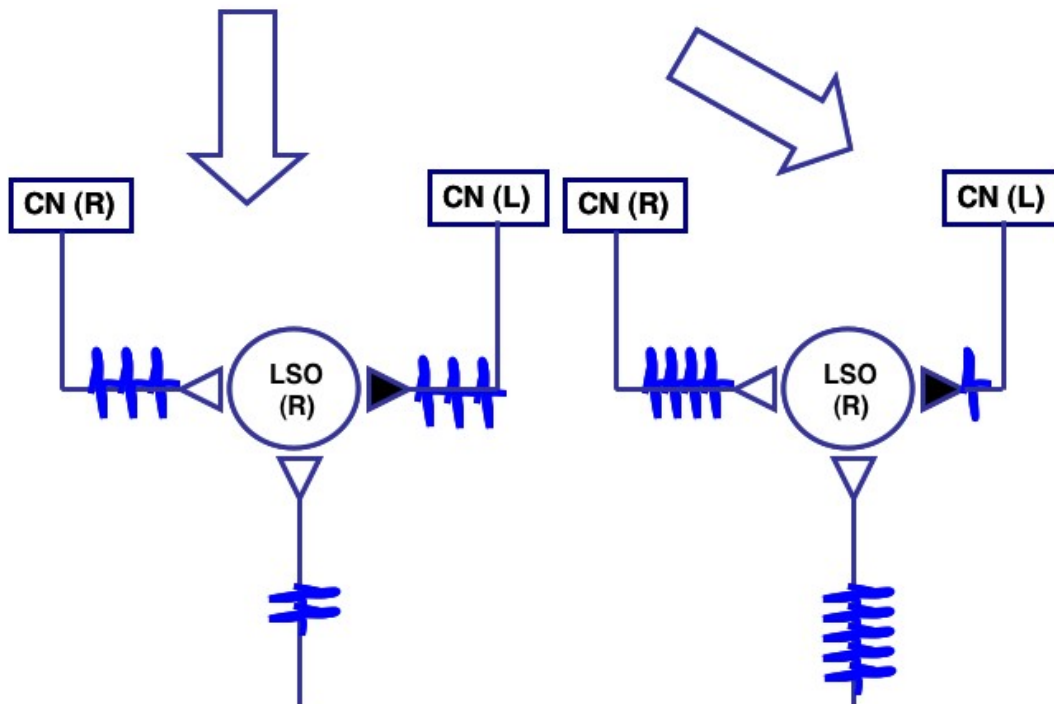
Figuur: 1.11.1 - Het intensiteitsverschil tussen de twee oren varieert systematisch met de positie van de geluidsbron in het horizontale vlak.

Dit zgn. hoofdschaduw-effect is bovendien sterk afhankelijk van de toonhoogte van het geluid. Hoe hoger de geluidsfrequentie, hoe sterker de hoofdschaduwwerking. De rechter figuur toont dit effect voor het linker oor. De lichte versterking van het geluid aan de kant van de geluidsbron (links) wordt veroorzaakt door de oorschelp.

Het resulterende intensiteitsverschil varieert op een systematische manier met de richting van de geluidsbron in het horizontale vlak, maar is daarnaast ook nog sterk afhankelijk van de toonhoogte. Hoe hoger de frequentie, hoe sterker dit effect. Dit wordt ook wel het *hoofdschaduw-effect* genoemd. Zoals we later nog zullen zien is de hoofdschaduw een belangrijk (mogelijk het enige) lokalisatiekenmerk in het geluid voor mensen aan éénzijdige doofheid.

## 1.12 Hoe bepalen de hersenen luidheidverschillen?

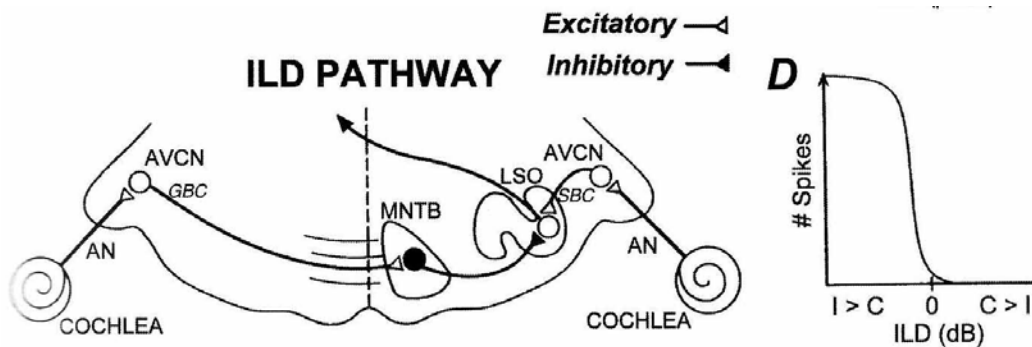
In deze figuur wordt schematisch aangegeven hoe de verschillen in geluidsintensiteit voor een bepaalde toon kunnen worden gemeten door cellen in de **Laterale Superior Olijfkern (LSO)**.



*Figuur: 1.12.1 - Een neuron in de Laterale Superior Olijfkern (LSO) ontvangt een positieve activatie van het oor aan dezelfde hersenzijde (ipsilateraal), en een negatieve activatie (zwart aangegeven) van het oor aan de tegenoverliggende hersenzijde (contralateraal). Als de geluidsbron recht van voren komt (linkerfiguur) worden beide oren even sterk geactiveerd, en het netto resultaat van de LSO-cel is een kleine activatie.*

*Als de geluidsbron van rechts komt (rechterfiguur) zal het rechteroor sterker worden, activeert dan het linkeroor. Het resultaat is een grote activatie van de LSO-cel.*

Een iets meer gedetailleerd anatomisch overzicht van het neurale circuit dat hierbij betrokken is treft u hier aan.



*Figuur: 1.12.2 - Het intensiteitsverschil tussen de twee oren wordt in de hersenen gemeten in de LSO (Laterale Superior Olijfkern). Cellen in de LSO krijgen een positieve activatie (wit driehoekje) van geluid uit het oor aan dezelfde kant (dit heet het ipsilaterale oor), en een negatieve activatie (zwart driehoekje) van geluid (met dezelfde toonhoogte!) van het oor aan de andere zijde (het zgn. contralaterale oor). Op deze manier meet de cel het verschil in geluidsintensiteit voor die bepaalde frequentie. Merk op dat de LSO zijn resultaat doorgeeft aan de tegenoverliggende (contralaterale) hersenhelft.*

(Zie ook figuur 19.3) AN = Auditory Nerve (de auditieve zenuw, voor een bepaalde toonhoogte). AVCN = Auditory deel Van de Cochleaire Nucleus dat een bepaald type cellen bevat (GBC = Globular Bushy Cell, neuronen met een bolvormig cellichaam). MNTB = Medial Nucleus of the Trapezoid Body (een hersenkern die het signaal van het contralaterale oor van teken doet omkeren).

*De grafiek rechts laat zien hoeveel actiepotentialen ('spikes') een LSO-cel afgeeft voor een zeker intensiteitsverschil (ILD = Interaural Level Difference, dus intensiteitsverschil tussen de twee oren, gemeten in deciBel (dB), een logaritmische maat voor geluidsniveaus). Hoe sterker het geluid aan de ipsilaterale kant (I) t.o.v. de contralaterale © zijde, hoe meer actiepotentialen de cel doorstuurt.*

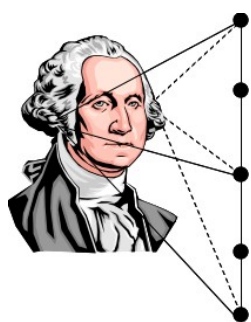
Net als voor de tijdsverschillen geldt ook hier weer dat uiteindelijk de unieke bronlocatie zal worden afgeleid door hogerop in de hersenen de informatie van alle frequentiekanalen tegelijk samen te nemen (*frequentie-integratie*). Men vermoedt dat deze integratie plaatsvindt in de *middenhersenen*. Neurofysiologische experimenten ondersteunen deze veronderstelling.

### 1.13 ILD's (Interaural) en ITD's (Interaural Time Difference) zijn niet voldoende voor locatie

Tot nu toe is er alleen nog maar gesproken over geluidsbronnen die zich in een horizontaal (azimuth) vlak bevinden. Het auditief systeem kan dergelijke bronnen lokaliseren, door zich te baseren op verschillen tussen de twee oren (de ITD's en de ILD's). Maar als we er even bij stil staan, zien we al meteen dat er in dat vlak niet één, maar zeker twee posities zijn, waarvoor de ITD's en ILD's *identiek* zijn! Dit zijn nl. de bronnen die gespiegeld liggen t.o.v. de interaurale as (de denkbeeldige verbindingslijn tussen de oren). Ofwel, op grond van de interaurale verschillen kan niet worden uitgemaakt of de geluidsbron zich vóór, dan wel áchter bevindt (in de literatuur heet dit een '*front-back confusion*').

Het wordt nóg erger, als geluidsbronnen zich overal in de 3D-wereld om ons heen mogen bevinden. In dat geval blijken er zelfs *oneindig veel* posities te zijn die allemaal dezelfde ILD's en ITD's opleveren! Als we aannemen dat het hoofd bolvormig is, en dat we de oren en gehoorgangen door twee diametraal tegenover elkaar gelegen gaten in die bol mogen vervangen, kan worden aangetoond dat deze ambiguë locaties zich op een kegeloppervlak bevinden, waarvan de punten door de oren steken, en de symmetrieas de interaurale as is.

Dit oppervlak, de zgn. Verwarringskegel heet in de Engelse literatuur de '*Cone of confusion*'.



*Figuur: 1.13.1 - Bronnen die zich bevinden in het mid-saggitale (vertikale) vlak door het hoofd geven allemaal aanleiding tot dezelfde binaurale verschillen in aankomsttijd en luidheid (nl. nul). Op grond van ITD's en ILD's zijn deze bronlocaties dus niet van elkaar te onderscheiden.*

*Meer algemeen geldt dat er een kegeloppervlak is, met de toppen in de oorkanalen, waarop alle bronnen gelijke ILD's en ITD's opleveren. Dit is de zgn. 'verwarringskegel' (Eng: 'Cone of Confusion').*

*De richtingen boven - onder en voor - achter, die de bronlocatie in een vertikaal vlak specificeren, zijn dus niet op grond van binaurale verschillen te bepalen! De richting in een verticaal vlak heet ook wel de elevatiehoek (die in een horizontaal vlak wordt de azimuthhoek genoemd).*

*Er is dus een geheel andere geluidsanalyse nodig om de elevatie van een geluidsbron te kunnen bepalen. Hierna zal worden uitgelegd hoe de oorschelp hierin een belangrijke rol kan spelen.*

Dit probleem is niet fictief! Verwarring in de lokalisatie van geluidsbronnen komt geregeld voor, vooral als de geluidsbron uit een zeer beperkt aantal verschillende tonen bestaat (dit heet een *smal geluidsspectrum*; veel technische apparaten, zoals telefoons e.d. lijden aan dit probleem!). Geluidsbronnen met een *breed spectrum* kan men echter wél goed lokaliseren. Hoe dat komt, wordt in de volgende punten uiteengezet.

## 1.14 De oorschelp als richtingsgevoelige 'antenne'

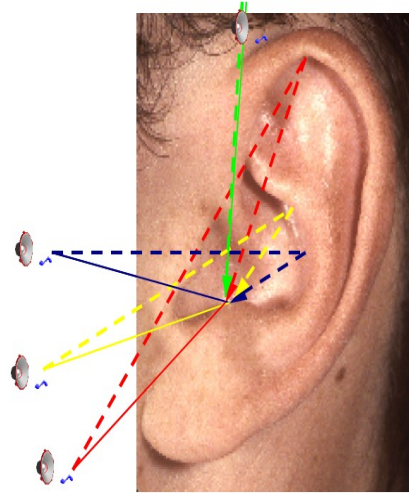
Gelukkig staat het auditieve systeem nog een derde lokalisatiecue ter beschikking, die echter op een geheel ander principe dan een verschilmeting tussen de oren is gebaseerd, nl. op *spectrale vorm*.

Dit houdt in dat het geluidsspectrum van de bron (dus de samenstelling van het geluid in zijn verschillende toonhoogten, of frequenties) zoals we dat kunnen meten bij het trommelvlies een speciale vorm krijgt. Die hangt niet alleen af van de eigenschappen van de bron zelf maar ook in sterke mate van de richting waaruit het geluid afkomstig is. Je kunt dus ook zeggen: voordat het geluid het trommelvlies bereikt, wordt het *vervormd* (de meer technische term is: *gefilterd*).

Hierdoor zullen sommige tonen harder doorkomen, en andere juist zwakker, zodat ter hoogte van het trommelvlies een patroon van versterkingen en verzwakkingen ontstaat dat op een gecompliceerde manier afhangt van de richting waaruit het geluid kwam.

Deze richtingsafhankelijke filtering wordt veroorzaakt door de manier waarop geluid in de oorschelp en aan het hoofd en schouders reflecteert, zoals hier schematisch is geïllustreerd.

*Figuur: 1.14.1 - Als hoogfrequente geluidsgolven (dus met korte golflengte!) de oorschelp treffen, kan een deel van de geluidsenergie de gehoorgang direct binnendringen, maar een aanzienlijk gedeelte zal eerst reflecteren aan de verschillende uitsteeksels en welvingen in de schelp alvorens de gehoorgang te bereiken. Een golf die wordt gereflecteerd zal een klein tijdsverschil met de directe golf oplopen, t.o.v. een verschil in weglengte. Vanwege de asymmetrische vorm van de oorschelp, én omdat de gehoorgang zich niet centraal in de oorschelp bevindt, zal dit weglengteverschil sterk afhangen van de richting waarin de geluidsgolf het oor treft. In deze figuur is dit schematisch aangegeven door de doorgetrokken en gestreepte pijlen in verschillende kleuren.*



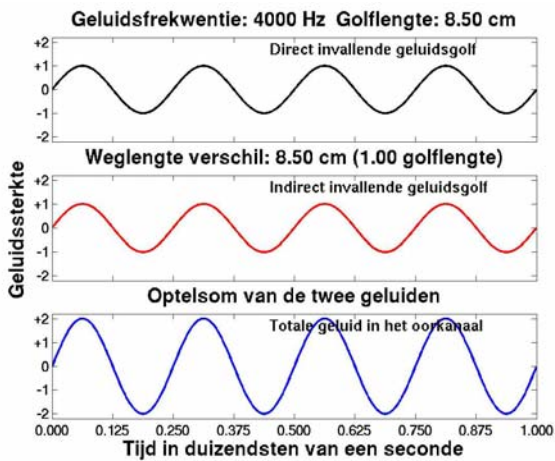
*In de gehoorgang tellen de directe en indirecte geluidsgolven bij elkaar op. En hier komt het belangrijke punt: afhankelijk van het onderlinge tijdsverschil, én afhankelijk van de toonhoogte zal de totale geluidsgolf worden versterkt of verzwakt. Dit verschijnsel heet interferentie, en wordt hier nader geïllustreerd.*

*De verandering van de geluidsstrekte in de gehoorgang is dus sterk afhankelijk van zowel de richting van de invallende geluidsgolf (want dit bepaalt het tijdsverschil) als van de geluidsfrequentie. Een frequentieafhankelijke verandering van de geluidsstrekte noemt men filtering. Het oor werkt dus als een richtingsafhankelijke geluidsfILTER!*

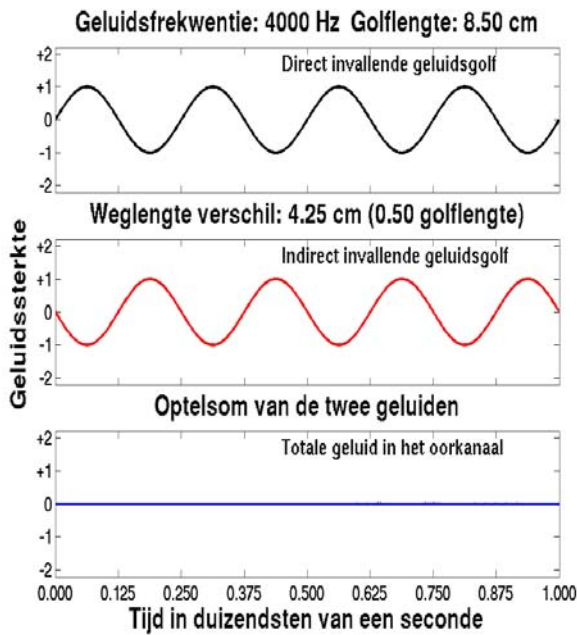
Geluid treedt de gehoorgang dus via verschillende omwegen binnen, wat aanleiding geeft tot kleine tijdsverschillen. Doordat de geluidsgolven in de gehoorgang optellen, kunnen sommige golven (d.w.z. geluidsfrequenties) hierdoor worden versterkt, terwijl andere juist worden verzwakt, een verschijnsel dat men interferentie noemt.

*Afhankelijk van de richting van het invallende geluid ontstaat een zeker weglengteverschil tussen de directe golf en de golf die reflecteert aan een welving in de oorschelp. Onderstaande figuren laten zien wat voor gevolgen zo'n weglengteverschil heeft voor het totale geluid in de gehoorgang. In de bovenste twee figuren 1.14.2 en 1.14.3 gaat men uit van een toon van 4000 Hz (met een golflengte van 8.50 cm) die onder twee verschillende richtingen invalt. De onderste figuur 1.14.4 betreft een toon van 6000 Hz, die onder dezelfde richting invalt als het geluid in de middelste figuur.*

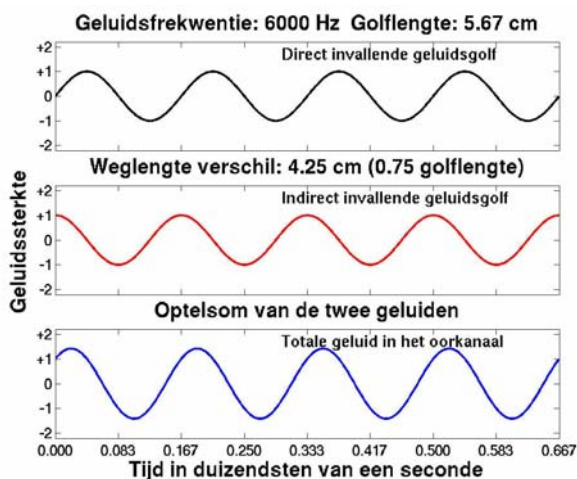




*Figuur: 1.14.2 - Als de gereflecteerd golf (rood) een weglengtheverskil met de directe golf (zwart) heeft van een geheel aantal keer de golflengte (die hier 8.50 cm is), dan zullen ze elkaar in het oorkanaal versterken (blauw).*



*Figuur: 114.3 - In het geval het weglengtheverskil een halve golflengte bedraagt (dus 4.25 cm) zal de gereflecteerde golf precies een tegengestelde beweging uitvoeren als de directe golf, en zullen ze elkaar in het oorkanaal volledig uitdoven (de 4000 Hz toon is dan dus niet hoorbaar). Active Noise Cancellation (Engelse literatuur) wordt reeds enkele jaren toepast in auto's om geluid in de passagiersruimte te dempen. De motor- en bandengeluid worden opgenomen en met een faseverschuiving van 180 graden (zoals voorbeeld) door de audioboxen weer in de auto gestuurd om zo het geluid op te heffen.*



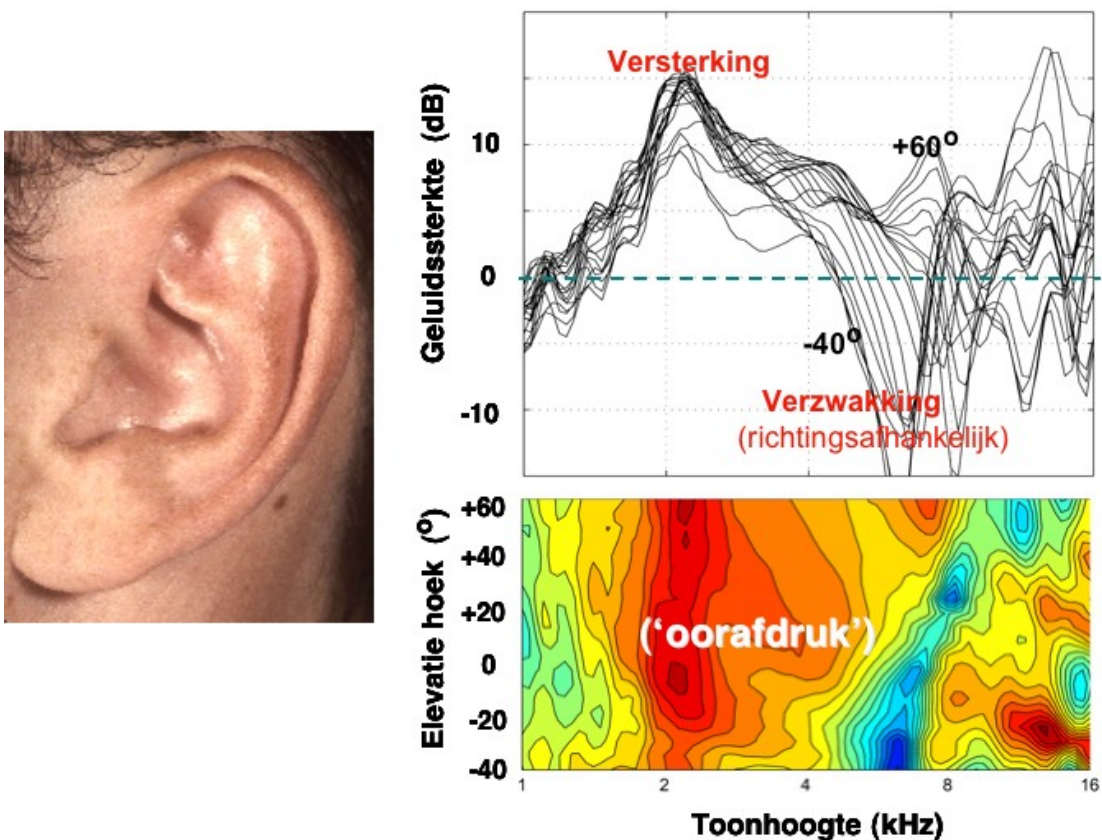
*Figuur: 1.14.4 - Voor een andere frequentie van het geluid (hier: 6000 Hz) is ook de golflengte anders (hier: 5.67 cm). In dat geval zal een weglengtheverskil van 4.25 cm (zoals hierboven) niet tot volledige uitdoving leiden. Deze toon is voor die invalrichting dus wél hoorbaar.*

De interferentie in het oorkanaal is dus afhankelijk van zowel de toonhoogte (geluidsfrequentie), als de invalrichting van het geluid (wat het weglengteverschil bepaalt).

### 1.15 De ‘oorafdruk’

Als we dus de invloed van de oorschelp op geluidsgolven in kaart willen brengen, dienen we naar zowel de *frequentie* als naar de invallende *richting* te kijken. Het interessante is, dat de richtingsafhankelijke geluidsvervorming alleen plaatsvindt in de *verticale* richting (de *elevatiehoek*)! Als de geluidsbron in het horizontale vlak van positie verandert, wijzigt wel de totale intensiteit van het geluid in een gegeven oor, maar niet (of nauwelijks) de vorm van het geluidsspectrum.

Het is dus mogelijk om een volledig plaatje van de akoestische eigenschappen van de oorschelp te maken door langs de ene as de geluidsfrequentie, en langs de andere as de elevatiehoek uit te zetten, en dan de geluidsterkte bij het trommelvlies als kleurcode weer te geven (rood betekent dan dat het geluid wordt versterkt, blauw verzwakt). Daar iedere persoon verschillend is en de oren unieke kenmerken hebben wordt dit oorafdruk genoemd (geïntroduceerd door Paul Hofman). Overigens zijn de verschillen tussen het rechteroor en het linkeroor van de zelfde persoon in het algemeen zeer klein. De twee oren hebben dus nagenoeg identieke vervormingeigenschappen.



Figuur: 1.15.1 - Deze figuur toont de volledige complexiteit van de filterwerking door de

*oorschelp voor geluid komend uit verschillende verticale richtingen, en over alle geluidsfrequenties. De figuur rechtsboven toont het resultaat van metingen van de geluidsdruk dicht bij het trommelvlies, voor een groot aantal verschillende posities van de geluidsbron in de verticale vlak midden voor het hoofd.*

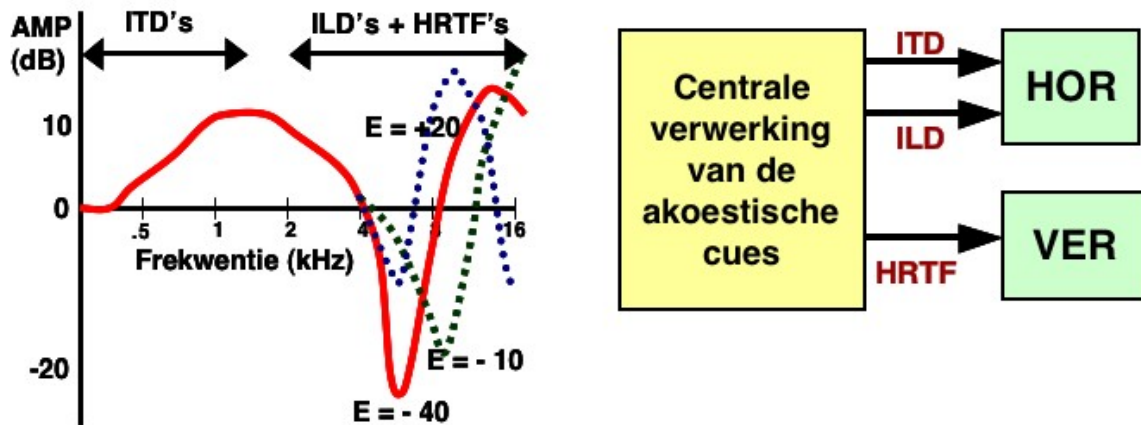
*Het is uit deze metingen onmiddellijk duidelijk dat het oor een zeer sterke invloed op de binnenkomende geluidsgolven heeft! Zou het oor nl. niets aan het geluid veranderen, dan zouden de curves allemaal horizontale lijnen moeten zijn op 0 dB (blauwgestreepte lijn)!*

*Duidelijk is ook te zien dat vanaf ongeveer 3000-4000 Hz de metingen op een systematische, richtingsafhankelijke manier van elkaar verschillen. Voor de lagere frequenties lopen de curves nagenoeg gelijk, met een maximale versterking rond de 2000 Hz (een gevolg van de werking van de gehoorgang, die als een soort 'orgelpijpje' resoneert).*

*De figuur rechts beneden toont dezelfde data, maar nu is de geluidsterkte weergegeven in een kleurcode (rood = versterking, blauw = verzwakking), en zijn de metingen naar de verschillende geluidsrichtingen gerangschikt. Duidelijk is te zien dat de versterking rond de 2 kHz geen richtingsafhankelijkheid heeft (de rode band loopt vertikaal in de figuur). De verzwakking van het geluid in het gebied tussen 6-12 kHz is echter sterk richtingsafhankelijk. Dit is te zien als een schuin oplopende blauwe band. Het totale patroon is sterk afhankelijk van de precieze geometrie van het oor, en daarmee sterk proefpersoonafhankelijk ('idiosyncratisch'). Je zou het kunnen interpreteren als een 'oorafdruk'. Om de verticale locatie van een geluidsbron te kunnen bepalen dienen de hersenen op de één of andere manier kennis te hebben (vergaard) van de karakteristieke filtereigenschappen van de oren.*

## **1.16 Samenvatting lokalisatiemechanismen**

In deze korte samenvatting worden de hoofdpunten van wat hierboven allemaal is uitgelegd nog eens kort geïllustreerd. Er zijn dus drie verschillende mechanismen die het auditief systeem kan benutten om de richting (niet de afstand!) van een geluid te kunnen bepalen. In de eerste fase van verwerking in de hersenen zijn verschillende neurale stations aan te wijzen, die op elk van deze mechanismen zijn gespecialiseerd. Verderop in de hersenen (vanaf de middenhersenen) wordt de informatie van de verschillende 'lokalisatiekanalen' gecombineerd, en begint het auditieve systeem een volledig beeld te vormen van de positie van een geluidsbron ten opzichte van het hoofd.



*Figuur: 1.16.1 - Samenvattend weten we nu dat er een drietal lokalisatiemechanismen een rol spelen: interaurale tijdsverschillen (ITD's), interaurale intensiteitsverschillen (ILD's), en spectrale vervorming door de oorschelp (HRTF's).*

*In de hersenen worden deze drie lokalisatiecues aanvankelijk gescheiden verwerkt, door een drietal kernen in de hersenstam: de MSO voor ITD's, de LSO voor ILD's, en naar tegenwoordig wordt vermoed: in een gedeelte van de Cochleaire Nucleus voor de HRTF's (maar hoe de cellen in de CN dit precies doen is nog niet duidelijk).*

*De ITD's zijn alleen betrouwbaar voor de lagere frequenties (tot ongeveer 1.5 kHz), terwijl de ILD's en de HRTF's alleen positie-informatie bevatten voor de hogere frequenties (boven ongeveer 3 kHz).*

*De ILD's en de ITD's leveren complementaire informatie op voor de positie van de geluidsbron in een horizontaal (azimuth) vlak. De HRTF's bevatten alleen richtingsinformatie over de verticale (elevatie) hoek van de geluidsbron.*

Zoals men in bovengenoemde artikel kan lezen zijn er voor de wetenschappers nog vele open vragen zoals:

1. Hoé weet het auditief systeem eigenlijk dat een bepaald tijdsverschil, een bepaald intensiteitverschil, en een bepaalde spectrale vorm aan dié speciale locatie moeten worden toegekend? Zit dit al bij de geboorte in het auditief systeem 'ingebakken', of moet het auditief systeem de relaties tussen de verschillende lokalisatiecues en werkelijke ruimtelijke posities eerst leren?
2. Wat stuurt een eventueel leerproces?
3. Als we plotseling met ons hoofd bewegen is de positie van de geluidsbron t.o.v. het hoofd veranderd. Houdt het auditief systeem hier rekening mee?

Wetenschappers zijn dan ook druk bezig met de hersenactiviteit te bestuderen. Met de komst van de fMRI-scan techniek (functionele Magnetic Resonance Imaging) kan men reeds "seriële" beelden maken en dit tot op de milliseconde.

***Referenties:***

De meeste bovengenoemde informatie, figuren, foto's en tekeningen heb gehaald uit papers, boeken maar vooral uit de research-projecten van Professor Dr. John Van Opstal, Radboud Universiteit Nijmegen Nederland. Waarvoor mijn hartelijke dank.

***Jos Klaps***

*Oktober 2006*