

Reaktionen auditorischer Mittelhornneurone auf Schwebungen im Modulationsraum

U. W. Biebel, G. Langner, J.L. Verhey

Institut für Zoologie

Technische Universität Darmstadt

Biebel@neuro.bio.tu-darmstadt.de

EINLEITUNG: Zeitliche Amplitudenschwankungen der Umhüllenden in akustischen Signalen werden zum großen Teil auch zeitlich in das Gehirn übertragen. Diese zeitliche Kodierung geschieht parallel zur bekannten spektralen Ortsabbildung (Tonotopie) durch die Fähigkeit der Hörnervenneurone, phasengekoppelt auf zeitliche Veränderungen der Schallsignale reagieren zu können. Im Gehirn von Vögeln und Säugetieren lassen sich viele Neurone finden, die sensitiv und selektiv sind für bestimmte Modulationsfrequenzen (1). Vor allem im auditorischen Mittelhirn (Colliculus inferior) drückt sich die Selektivität auch in Form deutlicher Ratenerhöhung aus (2). Die betreffenden Neurone kann man daher als Modulationsfilter beschreiben. Mehrere Modellvorstellungen zur neuronalen Analyse der (vorgefilterten) Schallsignale postulieren ein neuronales Autokorrelationsverfahren (3, 4). Solche zeitliche Autokorrelationsmodelle sagen für die neuronalen Modulationsfilter voraus, dass sie a) Kammform haben, da sie praktisch ein bestimmtes Zeitintervall detektieren, das ebenso gut durch Intervalle erster wie durch solche höherer Ordnung zustande kommen kann. b) auch auf bestimmte andere komplexe Signale reagieren, die nicht die Modulationsfrequenz enthalten, auf die diese Zellen unter SAM-Stimulation abgestimmt sind, c) nicht oder weniger reagieren, wenn die Autokorrelation der Signale kein Maximum beim bevorzugten Intervall enthält.

METHODEN: Extrazelluläre elektrophysiologische Ableitungen wurden am auditorischen Mittelhirn (zentraler Colliculus inferior) eines wachen Chinchillas mit Wolframdrahtelektroden (2M Ω) durchgeführt. Die Neurone wurden dazu zunächst durch Sinustonstimulation hinsichtlich ihres spektralen Antwortbereiches charakterisiert. Danach wurden Messungen mit SAM-Signalen durchgeführt, um die Form der Modulationsfilter als Modulationsübertragungsfunktionen zu vermessen. Als weitere Signale dienten sogenannte Modulationsschwebungen, die statt einer aufgeprägten Modulationsfrequenz zwei enthalten. Haben diese zueinander den Abstand der von einem Neuron bevorzugten, besten Modulationsfrequenz (BMF), so enthält das Signal automatisch auch

die von diesem Neuron bevorzugten Intervalle (siehe Abbildung 1). Obwohl die dementsprechende Modulationsfrequenz selbst im Signal nicht enthalten ist.

ERGEBNISSE: Bei Stimulation mit sinusförmig amplituden-

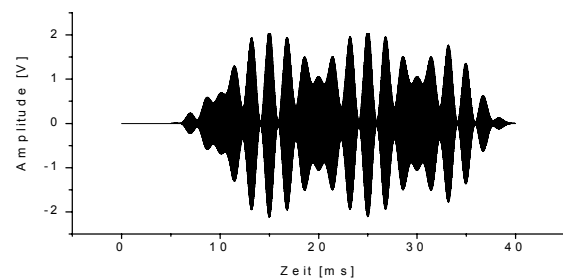


Abbildung 1: Modulationsschwebungssignal bestehend aus einem 3 kHz Trägersinuston, der mit zwei Sinustönen (500 und 600 Hz) moduliert wurde. Die Umhüllende zeigt Maxima im Abstand von 10 ms, obgleich die entsprechende Modulationsfrequenz (100 Hz) nicht aufgeprägt wurde.

modulierten Sinustönen mit verschiedenen Lautstärken wurden stabile Maxima der Modulationsübertragungsfunktionen gefunden. Dadurch wird die Annahme bestätigt, dass diese Neurone im ICC wirksam die Signalperiode abbilden können. Die gefundenen neuronalen Filterkurven zeigen Anzeichen von kammartigen Strukturen, d.h. Nebenmaxima sind oft bei Vielfachen der BMF zu finden. Diese sind aber meistens wesentlich kleiner als das Hauptmaximum oder auch gar nicht vorhanden (Abb.2). 13 von 19 der untersuchten Neurone waren in Rate oder Synchronisation bandpassförmig auf eine bestimmte BMF abgestimmt. 11 davon reagierten deutlich auch auf Stimulation mit Modulationsschwebungen, wenn deren Schwebungsfrequenz ihrer BMF entsprach (6 erhöhten die Rate, Abb. 3 und 4; 9 Neurone synchronisierten ihre Aktionspotentiale an die Schwebungsfrequenz). In mehreren Fällen zeigte sich eine deutliche Zunahme der Reaktion bei zunehmender Entfernung der beiden Modulationsfrequenzen von der BMF (Abb. 3 und 4). Die Entladungsrate war spezifisch nur im Bereich der Schwebungsfrequenzen erhöht, die der BMF entsprachen (Abb. 5).

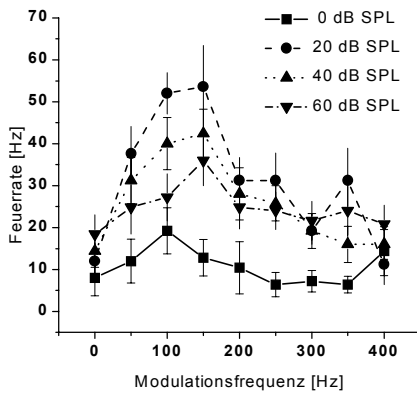


Abbildung 1: Modulationsübertragungsfunktionen eines ICC-Neurons, gemessen mit sinusförmigen Amplitudenmodulationen (SAM-MTF) bei verschiedenen Intensitäten (mit Standardfehlern), Trägerfrequenz 3 kHz, je 10 Wdh.

SCHLUSSFOLGERUNGEN: Neuronale Reaktionen auf Modulationsschwebungen und Nebenmaxima bei ganzzahligen Vielfachen sprechen in erster Näherung für eine zeitliche Analyse in Form einer Autokorrelation. Die eher bandpassartige Form der Modulationsfilter und die Reaktion auch auf verschobene Modulationsschwebungen wiederum zeigt, dass die Autokorrelation allein nicht zur Erklärung ausreichen kann. Unsere Ergebnisse stehen im Einklang mit einer getriggerten Autokorrelation, bei der der Triggerprozess nur Signalschwankungen über einer bestimmten Amplitude detektiert. Darüber hinaus müsste spezifisch an die BMF angepasste Inhibition die Reaktionen auf höhere Modulationen beschneiden, um aus Kammfiltern Bandpassfilter zu erzeugen. Diese Inhibition würde gleichzeitig erklären, warum Reaktionen auf Modulationsschwebungen mit zunehmendem Abstand von der BMF stärker wurden.

Die modulationsspezifischen Neurone lassen sich als neuronale Korrelate für die psychoakustische gemessenen Effekte der Maskierung durch Modulationsschwebungen ansehen (Verhey 2000, siehe vorigen DAGA- Beitrag).

1. H.-B. Zhao and Z.-A. Liang. Hearing Res. 82:244-256, 1995.
2. G. Langner and C. E. Schreiner. J.Neurophysiol. 60:1799-1822, 1988
3. G. Langner. Exp.Brain Res. 52:333-355, 1983.
4. G. Langner. Hearing Res. 60:115-142, 1992.

Gefördert vom Schwerpunktprojekt "ZIZAS"

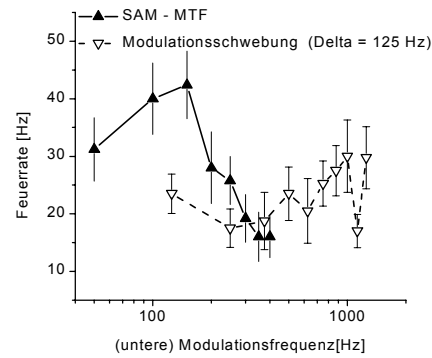


Abbildung 3: Vergleich der SAM -MTF eines ICC Neurons mit seiner Reaktion auf Modulationsschwebungen. Träger 3 kHz (=Charakteristische Frequenz, CF). Die Feuerrate ist gegen die tiefere Frequenz der beiden Modulationskomponenten aufgetragen, die zweite lag jeweils 125 Hz höher, Modulationsschwebung: je 20 Wdh.; SAM -MTF bei 40 dB SPL, siehe Abb. 2.

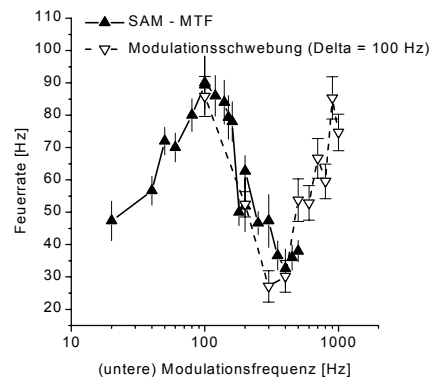


Abbildung 4: Gleiches Experiment wie in Abb. 3, anderes Neuron mit ähnlicher CF (= 2.9 kHz), BMF = Modulationsschwebungsfrequenz = 100 Hz. Jeweils 20 Wdh. SAM -MTF bei 50 dB SPL, Trägerfrequenz = 3

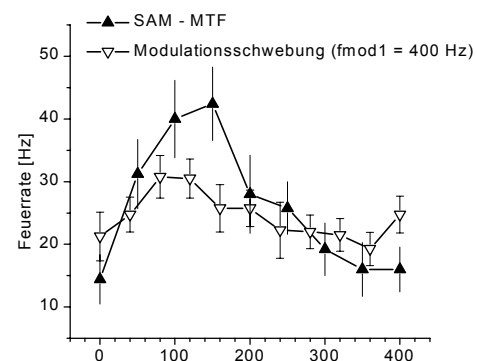


Abbildung 5: Spezifische Reaktionen auf Schwebungen im Modulationsraum, obwohl Kombinationen verwendet wurden, die kein Autokorrelationsmaximum bei der BMF aufweisen (z.B. $3,3 \times 120 = 400$ und $4,3 \times 120 = 520$ Hz). SAM -MTF bei 40 dB SPL, siehe Abb. 2.