

Nachweis einer orthogonalen Repräsentation von Periodizitäts- und Frequenzinformation im Colliculus inferior mit der 2-Deoxyglucose Methode

G. Langner und S. Braun

Neuroakustik, Zoologisches Institut, TU Darmstadt

Schnittspahnstr. 3, 64287 Darmstadt (gl@neuro.bio.tu-darmstadt.de)

1. Einleitung

Der zentrale Teil des Colliculus inferior (ICC) ist eine obligatorische Station im Hörsystem, die auch bei der Entstehung der Tonhöhenwahrnehmung eine wichtige Rolle spielt (Langner, 1983). Im ICC werden auditorische Informationen aus allen auditorischen Hirnarealen des Hirnstamms integriert. Das gilt insbesondere auch für die Kodierung der Tonhöhe von periodischen Signalen (Langner, 1992). Nach den von uns entwickelten Modellvorstellungen ist die Periodizität von Amplitudenmodulationen oder Signaleinhüllenden oberhalb von etwa 20 Hz ausschlaggebend für die Tonhöhenperzeption und die Frequenzanalyse der Cochlea wird dementsprechend durch eine zeitliche Analyse im zentralen Hörsystem ergänzt. Das Modell berücksichtigt bekannte Eigenschaften und Verschaltungen im auditorischen Hirnstamm. Es beinhaltet neuronale Oszillationen, zeitliche Integrationen und Koinzidenzen (Langner, 1997). Das Ergebnis dieser Analyse sind Neurone im ICC, die auf bestimmte Modulationsfrequenzen, häufig mit Bandpasscharakteristik abgestimmt sind. Während die *zeitliche* Information über die Periodizität im ICC weitgehend verloren geht, finden die Frequenzanalyse der Cochlea und die zentralnervöse zeitliche Analyse ihren Niederschlag in tonotope und periodotope Repräsentationen. Diese sind nicht nur im ICC, sondern auch noch im auditorischen Cortex auch beim Menschen nachweisbar und annähernd orthogonal (Langner et al., 1997a, 1997b; Schulze und Langner, 1997).

2. Methoden

Die Tonotopie wurde bereits bei einer Vielzahl von Tieren z.B. mit der sogenannten C14-2-Deoxyglucosemethode nachgewiesen. Aktive Neurone decken ihren Energiebedarf hauptsächlich über die Aufnahme von Glukose. Die von uns an Rennmäusen eingesetzte radioaktiv markierte Deoxyform der Glukose (18 μ C/

Tier) wird von Neuronen wie normale Glukose aufgenommen, kann dann aber im Zellstoffwechsel nicht zur Energiegewinnung abgebaut werden. Sie reichert sich daher in aktiven Neuronen an und kann in Gehirnschnitten (hier: 20 - 40 μ m dick; Kryostat Leica) anhand 14-tägiger ‚Kontaktbelichtungen‘ von Röntgenfilmen (Kodak) nachgewiesen werden. Weiterverarbeitung und Falschfarbendarstellung erfolgte im PC (photo-shop). Die Stimuli waren reine Töne und harmonische Klänge mit Grundfrequenzen zwischen 40 und 800 Hz and Abschneidefrequenzen von 0.4 - 5 kHz an der unteren und 2 - 8 kHz an der oberen Grenze. Die eineinhalbstündige Beschallung erfolgte in einer schallabgeschirmten Kammer durch einen störungsarmen elektrostatischen Lautsprecher (STAX, Lambda pro). Lautstärke (0-55 dB SPL) und Schallqualität wurden mit einem an einem Spektrumanalysator (B&K) angeschlossenen Kondensatormikrofon (B&K) während der Experimente kontrolliert.

3. Ergebnisse

Die räumliche Anordnung modulationsabgestimmter Neurone im IC (Periodotopie) orthogonal zur Tonotopie ließ sich bisher nur indirekt, durch räumliche Rekonstruktion der Ableitkoordinaten von Mikroelektroden nachweisen. Dies war allerdings bereits bei verschiedenen Versuchstieren möglich (Langner, 1992). Dagegen ist es uns nun erstmals gelungen, Tonotopie und Periodotopie mit der 2-DG-Methode gleichzeitig direkt sichtbar zu machen. Die bestrahlten Röntgenfilme wurden in drei Dimensionen analysiert und im Computer rekonstruiert. Wie die elektro-physiologischen Untersuchungsergebnisse erwarten ließen, ergeben die zugehörigen Markierungen orthogonale Streifenmuster. Spektrale Informationen und Tonhöheninformationen werden im IC also senkrecht zueinander abgebildet. Diese Orthogonalität erstreckt sich etwa über 1/3 der caudo-rostralen Ausdehnung des ICCs, wobei der Gradient der bevorzugten Modulationsfrequenz von dorso-medial nach ventro-lateral weist. Im rostralen Teil des ICCs verändert sich diese räumliche Struktur aber derart, dass ein Verschmelzen

mit tieffrequenten tonotopen Bereichen möglich wird. Im entsprechenden tieffrequenten Bereich haben wir elektrophysiologisch dementsprechend Neurone nachweisen können, die sowohl auf tiefe Frequenzen (CF) als auch auf hohe Frequenzen reagierten, wenn diese mit ihrer CF amplitudenmoduliert wurden. Die räumliche Struktur des ICCs mit orthogonaler Abbildung von Frequenz- und Periodizitätsinformation scheint also darauf angelegt zu sein, auch eine frequenzübergreifende Integration von Tonhöheninformation zu erlauben. Dieser Befund könnte für auditorisches ‚binding‘ und für eine neuronale Interpretation des ‚Party-Effektes‘ von Bedeutung sein.

Literatur

- Langner, G. Periodicity coding in the auditory system. *Hear. Res.* 60, pp. 115-142, 1992
- Langner, G. Evidence for neuronal periodicity detection in the auditory system of the guinea

fowl: implications for pitch analysis in the time domain. *Exp. Brain Res.* 52, pp. 333-355, 1983.

- Langner G., Sams M, Heil P., Schulze H. Frequency and periodicity are represented in orthogonal maps in the human auditory cortex: Evidence from Magnetoencephalography. *J.Comp.Physiol.* 181, pp. 665-676, 1997a
- Langner, G., Dinse, H. R., Godde, B., and Langner, T. Periodotopic organization of the cat auditory cortex demonstrated by optical recordings. *Soc.Neurosci.Abstr.* 23, Part 1: 1034, 1997b.
- Langner, G. Neural processing and representation of periodicity pitch. *Acta Oto-Laryngologica* 68-76, 1997.
- Schulze, H. and Langner, G. Periodicity coding in the primary auditory cortex of the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*): two different coding strategies for pitch and rhythm? *J.Comp.Physiol.A.* 181: 651-663, 1997.

Gefördert durch die DFG: "Sonderforschungsbereich 269".

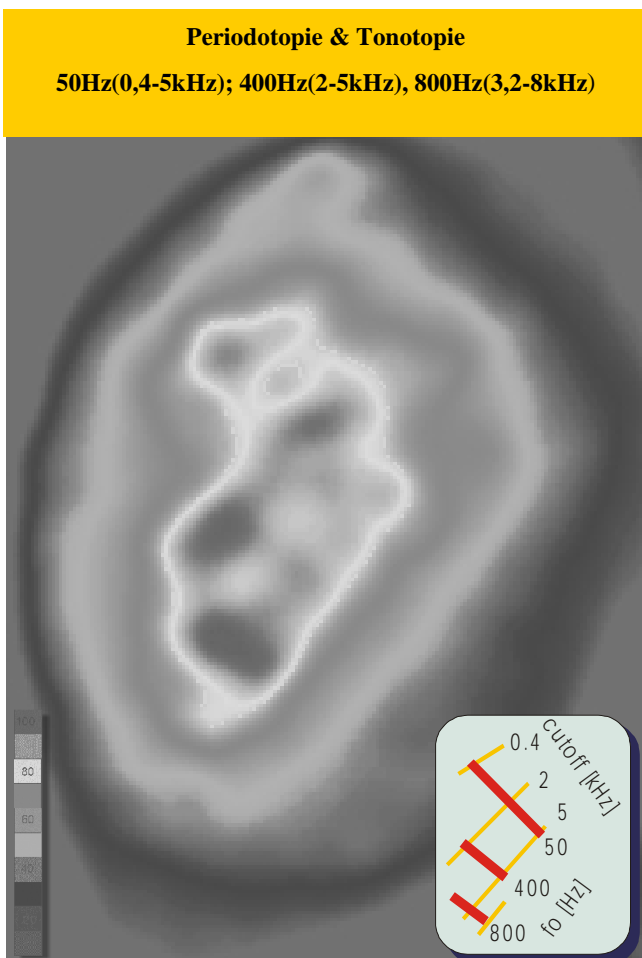


Abb. Die Abbildung zeigt die Farbkodierung einer 2-Deoxyglukose-Markierung des linken ICCs einer Rennmaus. Wie im grau-hinterlegten Fenster angedeutet, bilden sich in diesem Schnitt durch den ICC die Reaktionen auf drei harmonische Klänge ($f_R = 50, 400 \text{ \& } 800 \text{ Hz}$) ab. Besonders deutlich sind die Reaktionen auf die unterschiedlichen Abschneidfrequenzen zu erkennen. Die tonotopen (Abschneidfrequenzen) und periodotopen Markierungen bilden ein orthogonales Reaktionsmuster.