

Ein Zweikanalmodell der neuronalen Verarbeitung interauraler Phasendifferenzen

Jörg Encke¹, Diana Reimann¹, Werner Hemmert¹, Florian Völk^{1,2}

¹Bioanaloge Informationsverarbeitung, Technische Universität München, 85748 Garching, Deutschland

²WindAcoustics UG, 86949 Windach, Deutschland

Email: joerg.encke@tum.de

Einleitung

Die neuronale Verarbeitung interauraler Zeitdifferenzen (ITDs) bei Säugetieren wurde traditionell mithilfe der von Jeffress vorgeschlagenen, systematischen Anordnung von Laufzeitgliedern erklärt [1]. Neuere Ergebnisse elektrophysiologischer und psychoakustischer Messungen sprechen allerdings für ein alternatives Modell, in dem statt der ITDs interaurale Phasendifferenzen (IPDs) durch die relative Aktivität zweier Neuronenpopulationen kodiert werden (ein sogenannter Kanal pro Gehirnhälfte, [2, 3]). Die genaue Vorschrift zur Abbildung der neuronalen Aktivität dieser Kanäle auf die Wahrnehmung ist bisher nicht abschließend geklärt.

Die vorliegende Studie stellt ein auf zwei Parameter reduziertes, empirisches Modell der neuronalen Verarbeitung in den beiden Kanälen vor. Anhand eines an acht normalhörenden Probanden durchgeführten psychoakustischen Experiments zur links/rechts-Zuordnung von Tonimpulsen bei Kopfhörerdarbietung werden erste Vorhersagen dieses Modells bestätigt. Durch Parametrisierung des Modells anhand der Versuchsergebnisse können darüber hinaus IPD-abhängige Aktivitäten in den beiden Kanälen rekonstruiert werden.

Modellübersicht

Interaurale Phasendifferenzen (IPDs) $\Delta\varphi$ werden auf der Hörbahn erstmals im medialen oberen Olivenkern (MSO) des Stammhirns ausgewertet. Elektrophysiologische Messungen im MSO zeigen, dass Neurone der linken Hemisphäre maximal auf Stimuli mit positiven und Neurone in der rechten Hemisphäre maximal auf Stimuli mit negativen IPDs reagieren [2, 4, 5, 6].

Angelehnt an die genannten elektrophysiologischen Messungen [7] wird der Mittelwert der Aktivität \bar{R}_H pro Hemisphäre basierend auf folgender Summe von Gauß-Funktion modelliert:

$$\bar{R}_H(\Delta\varphi, \Delta\varphi_{\text{best}}, w) = \sum_{i=-\infty}^{\infty} e^{-\frac{(\Delta\varphi - (2\pi i + \Delta\varphi_{\text{best}}))^2}{2w^2}} \quad (1)$$

Die tatsächlich beobachteten Aktivitäten werden dabei als normalverteilt angenommen (Varianz σ_H^2).

Gleichung 2 besitzt die Parameter w und $\Delta\varphi_{\text{best}}$. Um die Sensitivität um $\Delta\varphi = 0$ zu erhöhen wird $w = \Delta\varphi_{\text{best}}$ gesetzt, was Gleichung 1 auf einen Parameter reduziert [2]. Des weiteren wird angenommen, dass die neuronalen Aktivitäten der linken ($\bar{R}_{H,l}$) und der rechten ($\bar{R}_{H,r}$) Hemisphäre an der Null-IPD-Linie gespiegelt sind. Somit

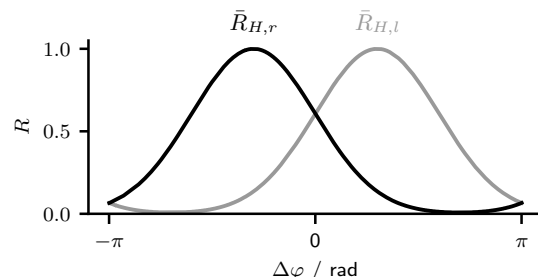


Abbildung 1: Neuronale Aktivitäten in der rechten ($\bar{R}_{H,l}$) und linken ($\bar{R}_{H,r}$) Hemisphäre, modelliert nach Gl. 2. $\bar{R}_{H,l}$ und $\bar{R}_{H,r}$ werden symmetrisch und an der Null-IPD-Linie gespiegelt angenommen.

lässt sich die Aktivität in den beiden Hemisphären wie folgt beschreiben:

$$\begin{aligned} \bar{R}_{H,l}(\Delta\varphi) &= \bar{R}_H(\Delta\varphi, +\Delta\varphi_{\text{best}}, \Delta\varphi_{\text{best}}) \\ \bar{R}_{H,r}(\Delta\varphi) &= \bar{R}_H(\Delta\varphi, -\Delta\varphi_{\text{best}}, \Delta\varphi_{\text{best}}) \end{aligned} \quad (2)$$

Abbildung 1 zeigt die neuronalen Aktivitäten in den MSOs der beiden Hemisphären nach Gleichung 2. Aus dieser Darstellung ist ersichtlich, dass $\bar{R}_{H,l}$ für alle positiven IPDs größer als $\bar{R}_{H,r}$ und für alle negativen IPDs kleiner als $\bar{R}_{H,r}$ ist. Dieser Zusammenhang kann in Form der Aktivitätsdifferenz $\Delta\bar{R}_H = \bar{R}_{H,l} - \bar{R}_{H,r}$ formuliert werden. Dabei ist $\Delta\bar{R}_H$ positiv für alle positiven IPDs und negativ für alle negativen IPDs (siehe Abb. 2, links). Aus der Normalverteilung der beiden \bar{R}_H folgt, dass $\Delta\bar{R}_H$ ebenfalls normalverteilt ist (Varianz σ_Δ^2). Aufgrund dieser Verteilung ist die Wahrscheinlichkeit, bei einer bestimmten IPD eine positive Aktivitätsdifferenz zu beobachten, durch das Integral über den positiven Abschnitt der Wahrscheinlichkeitsverteilung gegeben. Da eine positive Aktivitätsdifferenz im Modell einer positiven IPD zugeordnet ist, und da Signale mit einer positiven IPD meist rechts der Medianebene wahrgenommen werden, kann die Wahrscheinlichkeit für das Beobachten einer positiven Aktivitätsdifferenz auch als Wahrscheinlichkeit einer Hörwahrnehmung rechts der Medianebene interpretiert werden (Gleichung 3).

$$\begin{aligned} P(r|\Delta\varphi)_m &= \int_0^{\infty} \mathcal{N}(\Delta\bar{R}_H(\Delta\varphi), \sigma_\Delta) dR \\ P(l|\Delta\varphi)_m &= 1 - P(r|\Delta\varphi) \end{aligned} \quad (3)$$

Abbildung 2 stellt den genannten Zusammenhang dar. Für jede IPD kann anhand von Gleichung 3 eine

Wahrscheinlichkeit dafür errechnet werden, dass die Hörwahrnehmung rechts von der Medianebene auftritt.

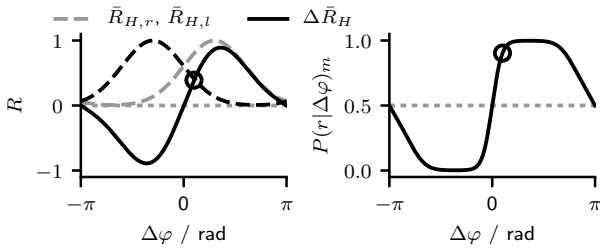


Abbildung 2: Links: Aktivität in den beiden Hemisphären, sowie Aktivitätsdifferenz $\Delta \bar{R}_H$. Rechts: Wahrscheinlichkeit einer Hörwahrnehmung rechts der Medianebene, berechnet für die links dargestellte Ratendifferenz.

Parametrisierung und Evaluierung

Die Vorhersagen des Modells wurden anhand eines psychoakustischen Experiments evaluiert. Durchgeführt wurde ein links/rechts-Task (LRT, [8]) mit einer großen Anzahl von IPDs bei vier Frequenzen (für Details vgl. [9, 10]). Zu diesem Zweck wurden die Parameter σ_Δ und $\Delta\varphi_{\text{best}}$ von Gleichung 8 anhand der Ergebnisse des Experiments eingestellt. Der Parameter σ_Δ wurde dabei frequenzunabhängig, $\Delta\varphi_{\text{best}}$ dagegen frequenzabhängig angepasst. Die Ergebnisse dieser Anpassung sind in Abbildung 3 und Tabelle 1 dargestellt. Das Modell kann

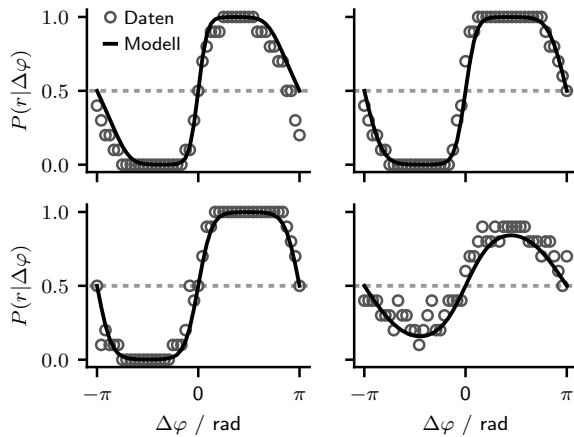


Abbildung 3: Modellberechnungen (durchgezogene Konturen) mit an die Ergebnisse des psychoakustischen Experiments (Kreise, [9, 10]) angepassten Parametern.

	125 Hz	250 Hz	500 Hz	1 kHz
$\Delta\varphi_{\text{best}} / \pi$	0.33	0.34	0.43	0.15
w / π	0.33	0.34	0.43	0.51

Tabelle 1: An die Ergebnisse des psychoakustischen Experiments [9, 10] angepasste Modellparameter.

nach der Anpassung für die Frequenzen 125 Hz bis 500 Hz die Hörversuchsergebnisse gut beschreiben. Im Falle von 1 kHz war es für eine ähnliche Übereinstimmung nötig, von der Bedingung $w = \Delta\varphi_{\text{best}}$ abzuweichen und den dritten Parameter w wieder einzuführen; $\sigma_\Delta = 0.26$ konnte für alle Frequenzen beibehalten werden.

Zusammenfassung

In der vorliegenden Studie wurde ein einfaches Modell der neuronalen Verarbeitung interauraler Phasendifferenzen vorgestellt, in dem die Aktivität je einer neuronalen Population der beiden Hemisphären durch Gauß-Funktionen beschrieben wird. Basierend auf der Statistik der neuronalen Antworten in den beiden Hemisphären ergibt sich aus diesem Modell eine Vorhersage für die links/rechts-Zuordnung von Tonimpulsen. Diese Vorhersage wurde anhand eines psychoakustischen Experiments evaluiert. Insbesondere durch Anpassung der Modellparameter an die Versuchsergebnisse können diese gut beschrieben werden.

Danksagung

Diese Arbeit wurde im Rahmen von PP 1608 “Ultrafast and temporally precise information processing: normal and dysfunctional hearing” (HE 6713/1-2) von der deutschen Forschungsgemeinschaft gefördert. Die Software zur Stimulussynthese und Audiowiedergabe wurde von der Firma WindAcoustics zur Verfügung gestellt.

Literatur

- [1] Jeffress L. A.: A place theory of sound localization. *J. Comp. and Phys. Psychol.* 41, 35–39, 1948
- [2] McAlpine D., D. Jiang, A. R. Palmer: A neural code for low-frequency sound localization in mammals. *Nature Neuroscience* 4, 396–401, 2001
- [3] Grothe B., M. Pecka, D. McAlpine: Mechanisms of sound localization in mammals. *Physiological Reviews* 90, 983–1012, 2010
- [4] Yin T. C., S. Kuwada: Binaural interaction in low-frequency neurons in inferior colliculus of the cat. III. Effects of changing frequency. *J. Neurophysiol.* 50, 1020–1042, 1983
- [5] Pecka M., A. Brand, O. Behrend, B. Grothe: Interaural time difference processing in the mammalian medial superior olive: The role of glycinergic inhibition. *J. Neurosc.* 28, 6914–6925, 2008
- [6] Brand A., O. Behrend, T. Marquardt, D. McAlpine, B. Grothe: Precise inhibition is essential for microsecond interaural time difference coding. *Nature* 417, 543–547, 2002
- [7] Stange A., M. H. Myoga, A. Lingner, M. C. Ford, O. Alexandrova, F. Felmy, M. Pecka, I. Siveke, B. Grothe: Adaptation in sound localization: From GABA(B) receptor-mediated synaptic modulation to perception. *Nature Neuroscience* 16, 1840–1847, 2013
- [8] Völk F., J. Encke, J. Kreh, W. Hemmert: Pure-Tone Lateralization Revisited. 174th Meeting of the Acoust. Soc. Am., 2017
- [9] Encke J., J. Kreh, W. Hemmert, F. Völk: Evaluierung eines Verfahrens für psychoakustische Lateralisationsexperimente. *Fortschritte der Akustik, DAGA 2018*, Dt. Gesell. für Akustik e. V., Berlin (2018)
- [10] Kreh J., J. Encke, W. Hemmert, F. Völk: IPD, nicht ITD: Psychoakustische Hinweise auf phasennormierte Feinstrukturverarbeitung bei der Lateralisation. *Fortschritte der Akustik, DAGA 2018*, Dt. Gesell. für Akustik e. V., Berlin (2018)