HEINRICH-HERTZ-INSTITUT FÜR SCHWINGUNGSFORSCHUNG
BERLIN-CHARLOTTENBURG

Technischer Bericht Nr. 151

Elektrophysiologische Untersuchungen zur Tonhöhenanalyse mit Wiederholungsrauschen als Signal

von

Dr.-Ing. Georg Boerger Dr.-Ing. Jürgen Gruber

Heinrich-Hertz-Institut für Schwingungsforschung
Bücherei
Nr.
4770

Berlin
1972

HEINRICH-HERTZ-INSTITUT FÜR SCHWINGUNGSFORSCHUNG
BERLIN-CHARLOTTENBURG

Technischer Bericht Nr. 151

Elektrophysiologische Untersuchungen zur Tonhöhenanalyse mit Wiederholungsrauschen als Signal

von

Dr.-Ing. G. Boerger Dr.-Ing. J. Gruber

Berlin
1972

Technischer Bericht Nr. 151

Elektrophysiologische Untersuchungen zur Tonhöhenanalyse mit Wiederholungsrauschen als Signal

Zusammenfassung:

Es wird über elektrophysiologische Untersuchungen am Nervus acusticus von Katzen berichtet. Durch Bildung der Autokorrelationsfunktion von Aktionspotentialfolgen (AP-Folgen) wurde deren Zeitstruktur untersucht. Bei Wiederholungsrauschen als Signal zeigte sich, daß die als Träger der Tonhöheninformation in Frage kommenden Zeitparameter in den AP-Folgen einzelner Fasern des Nervus acusticus zwar noch enthalten sind, aber gegenüber denen, die die Bestfrequenz der Faser widerspiegeln, nicht deutlich hervortreten.
Zur Simulation einer gleichzeitigen Ableitung von APs von mehreren Fasern wurden zeitlich nacheinander durch dasselbe (gespeicherte) Signal ausgelöste AP-Folgen mehrerer Fasern in richtiger Zuordnung auf Band gespeichert. Durch Zusammenschaltung dieser AP-Folgen in einem Synapsenmodell konnten die gesuchten Zeitparameter deutlicher hervorgehoben werden.

HEINRICH-HERTZ-INSTITUT

Die Bearbeiter

(Dr.-Ing.Georg Boerger) (Dr.-Ing.Jürgen Gruber)

Der Abteilungsleiter Der Institutsdirektor

(Prof.Dr.-Ing.L.Cremer) (Prof.Dr.-Ing.F.W.Gundlach)

Berlin-Charlottenburg, den 13. April 1972

Inhaltsübersicht:

	Seite
1. Einleitung	1
2. Allgemeine Fragestellung: Tonhöhenwahrnehmung durch Spektralanalyse oder Zeitmusteranalyse ?	1
3. Spezielle Fragestellung: Mechanismus der Bildung der Wiederholungstonhöhe	
3.1 Phänomen der Wiederholungstonhöhe	4
3.2 Erklärung der Wiederholungstonhöhe über Spektral- und Zeitanalyse	5
3.3 Autokorrelationsfunktion (AKF) von bandpaßgefiltertem Wiederholungsrauschen	6
4. Untersuchungen mit Wiederholungsrauschen	10
4.1 Ziel der Untersuchung: Zeitparameter in den Aktionspotentialfolgen	10
4.2 Versuchsdurchführung	11
4.3 Versuchsergebnisse	11
4.3.1 Ergebnisse von Einzelneuronen	11
4.3.2 Kombination der Aktionspotentiale mehrerer Neurone - Synapsenmodell	12
5. Vergleich der Ergebnisse mit einem Modellverhalten	15
6. Literatur	18
7. Anhang: Bemerkungen zur Versuchsanordnung	20
7.1 Herstellung von Wiederholungsrauschen	20
7.2 Versuchskammer	20
7.3 Ableitung und Registrierung der Aktionspotentiale	20
7.4 Akustische Reizung und Reizkontrolle	22

1. Einleitung

Bei der Untersuchung sensorischer Prozesse kann das Schwergewicht entweder auf der Erforschung der Systemorganisation oder auf der Erforschung der Signalverarbeitungsprinzipien liegen. Dabei wird es sich stets um die Betonung des einen Aspekts unter gleichzeitiger Mitbeachtung des anderen handeln. Die hier beschriebenen elektrophysiologischen Untersuchungen befassen sich mit den Verarbeitungsprinzipien akustischer Reize, die zu Tonhöhenwahrnehmungen führen.

2. Allgemeine Fragestellung: Tonhöhenwahrnehmung durch Spektralanalyse oder Zeitmusteranalyse?

Für die meisten akustischen Reize, die zu einer Tonhöhenwahrnehmung führen, kommt sowohl die im Zeitverlauf des Reizes (Schalldruck) als auch die in seinem Spektrum enthaltene Information als die die Tonhöhe bestimmende Größe in Betracht, vgl. Abb. 1.

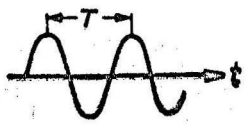
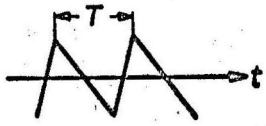
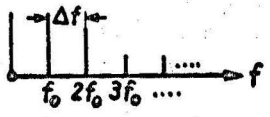
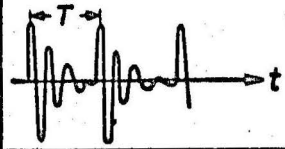
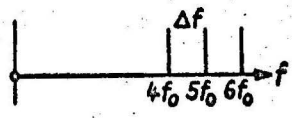
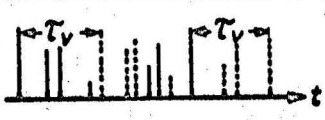
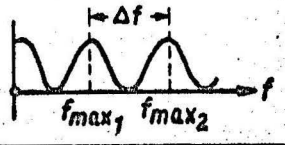
SIGNALART	ZEITVERLAUF	SPEKTRUM	TONHÖHE f_p beschreibbar durch
reiner Ton			T, f_s. $f_p=f_s=\frac{1}{T}$
Klang			T, f_o, Δf. $f_p=f_o=\Delta f=\frac{1}{T}$
Residualklang (harmonisch)			T, f_o, Δf. $f_p=f_o=\Delta f=\frac{1}{T}$
O-Wiederholgs-rauschen			τ_v, f_{max1}, Δf. $f_p=f_{max1}=\Delta f=\frac{1}{\tau_v}$

Abb. 1: Akustische Signale, deren Tonöhe f_p sich sowohl aus dem Zeitverlauf als auch aus dem Spektrum ableiten läßt.

Beide - Zeitverlauf und Spektrum - werden auch von den im auditiven nervösen System ("Hörbahn") zu beobachtenden neuroelektrischen Aktivitäten repräsentiert: In der auf das Innenohr folgenden ersten experimentell zugänglichen Stufe der Hörbahn, dem Nervus acusticus, und auch in höheren Stufen ist zu beobachten, daß die Wahrscheinlichkeit für das Auftreten eines Aktionspotentials dem Zeitverlauf des Reizes etwa proportional ist (u.a. J.E. ROSE, 1970, siehe Abb. 2).

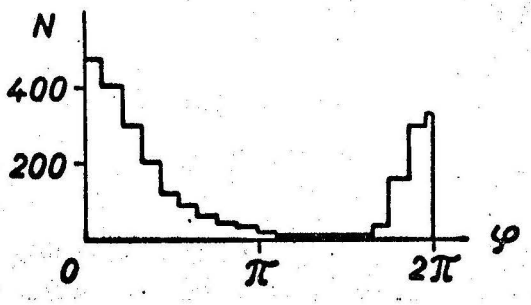
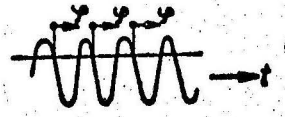


Abb. 2
Periodenhistogramm bei Reizung mit einem reinen Ton der Frequenz 907 Hz (nach J.E. ROSE, 1970)
N: Zahl der Aktionspotentiale
φ: Phasenwinkel des periodischen Reizes, beliebiger Nullpunkt:



Diese "Synchronisation" bedeutet, daß die zwischen den Aktionspotentialen liegenden Intervalle, deren Längen im Bereich der Periodendauer oder eines ganzzahligen Vielfachen davon liegen, gehäuft auftreten. Eine solche Abhängigkeit zwischen dem Zeitverlauf des akustischen Signals und der Entladungswahrscheinlichkeit wird im Nervus acusticus von Katzen bis zu Frequenzen von 4000 - 5000 Hz beobachtet. In höheren Stufen der Hörbahn liegt die Grenze niedriger (G. MOUSEHEGIAN et al., 1967).

Ein Abbild des Reizspektrums zeigt sich bereits in der mechanischen Ausschlagsverteilung der Basilarmembran (G. v. BÉKÉSY, 1943, B.M. JOHNSTONE et al., 1967). Offenbar spiegelt aber die beobachtete Auschlagsverteilung der Basilarmembran die Selektivität des peripheren Gehörs nicht richtig wider, wie bei-

spielsweise ein Vergleich mit Tuning-Kurven zeigt (u.a. N.Y.-S. KIANG et al., 1965, vgl. Abb. 3).

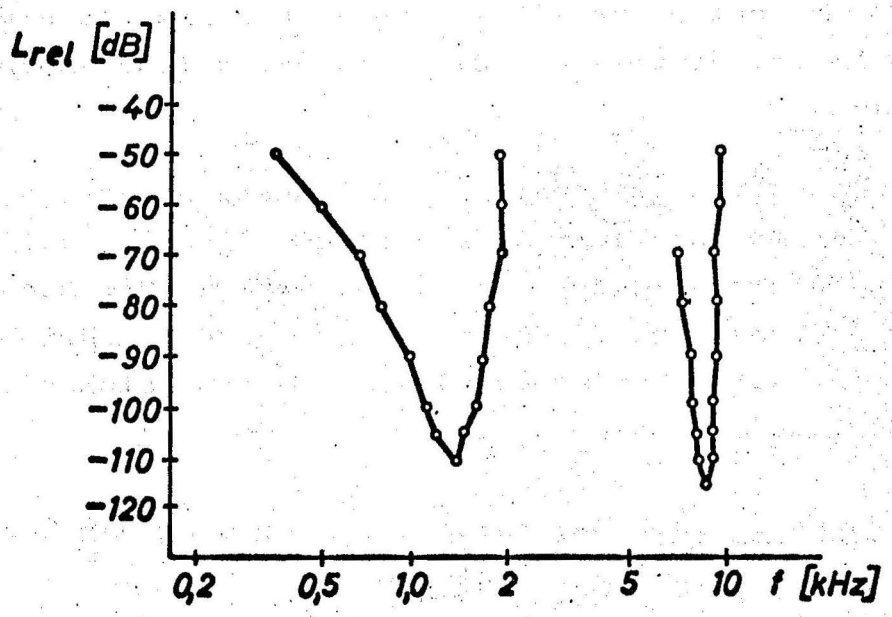


Abb. 3: Tuning-Kurven, nach N.Y.-S. KIANG et al. (1965)

Eine Tuning-Kurve zeigt für eine Nervenfaser in Abhängigkeit von der Frequenz den Schallpegel, der gerade zu einer Erhöhung der mittleren Zahl der Aktionspotentiale pro Sekunde ("Entladungsrate") gegenüber der ohne Reizung vorhandenen Entladungsrate ("Spontanaktivität") führt. Die Frequenz, bei der die Tuning-Kurve ihr Minimum hat (größte Empfindlichkeit des Neurons), heißt Bestfrequenz f_B des Neurons.

So sind nach den bisherigen Kenntnissen auch physiologisch Tonhöhenauswertemechanismen sowohl unter Ausnutzung des Zeitverlaufs als auch der spektralen Zusammensetzung der akustischen Signale denkbar. Allerdings ist eine Tonhöhenbestimmung nur aus dem Zeitmuster unwahrscheinlich (I.C. WHITFIELD, 1970). Es muß

dafür nämlich ein inneres Zeitnormal vorhanden sein, das in der Lage ist, recht genau Unterschiede zwischen Intervalldauern zu ermitteln. Beispielsweise müßte zur Unterscheidung eines 1000-Hz-Tons von einem 1005-Hz-Ton durch eine Zeitanalyse ein Intervall von 1000 µs von einem Intervall von 995 µs unterschieden werden. Das innere Zeitnormal könnte zwar entweder durch einen neuronalen Taktgeber ("innere Uhr") oder durch neuronale Laufzeitglieder, die den Bereich der zu analysierenden Periodendauern umfassen müßten, realisiert sein. Experimente haben jedoch bislang keinen Hinweis auf die Existenz solcher Mechanismen geliefert.

Für eine Kombination von Spektral- und Zeitmusteranalyse spricht, daß sich damit die bei bestimmten akustischen Signalen auftretenden Tonhöhenphänomene zwanglos erklären lassen. Die Richtigkeit dieser Annahme wird durch die nachfolgend beschriebenen neurophysiologischen Untersuchungen mit einem solchen Signal, dem "Wiederholungsrauschen", gestützt.

3. Spezielle Fragestellung: Mechanismus der Bildung der Wiederholungstonhöhe

3.1 Phänomen der Wiederholungstonhöhe

Die vom Wiederholungsrauschen verursachte Tonhöhenwahrnehmung (Wiederholungstonhöhe) wurde zuerst von A.J. FOURCIN (1965) beschrieben und später von F.A. BILSEN (1968) eingehend untersucht. Unter Wiederholungsrauschen versteht man ein Breitbandrauschen, zu dem sein um eine Laufzeit τ_v verzögerter "Schatten" addiert wurde. Wird zusätzlich zur Verzögerung auch noch die Phase frequenzunabhängig um φ verschoben, so entsteht φ-Wiederholungsrauschen; im speziellen Fall der Subtraktion des verzögerten Rauschens ($\varphi = \pi$) π-Wiederholungsrauschen. Das Spektrum und die Autokorrelationsfunktion als ein Charakteristikum für die Zeitstruktur von 0- und π-Wiederholungsrauschen sind in Abb. 4 gegenübergestellt. Während die vom 0-Wiederholungsrauschen hervorgerufene Tonhöhenwahrnehmung, die einer Frequenz $f_p = \frac{1}{\tau_v}$ entspricht, in einfacher Weise mit dem Spektrum und der Zeitstruktur in Beziehung steht (vgl. auch Abb. 1), sind

die Zusammenhänge bei π-Wiederholungsrauschen komplizierter.

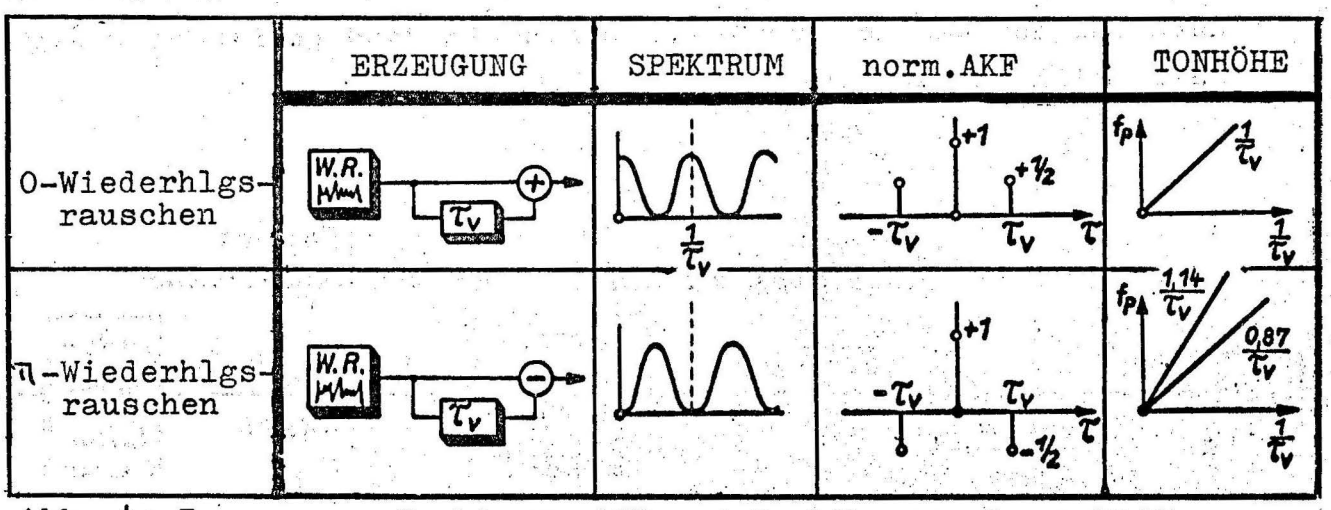


Abb. 4: Erzeugung, Spektrum, AKF und Tonhöhe von 0- und π-Wiederholungsrauschen

Es werden zwei Tonhöhen wahrgenommen, die den Frequenzen $f_{p_1} = \frac{0,87}{\tau_v}$ und $f_{p_2} = \frac{1,14}{\tau_v}$ entsprechen[+)] (F.A. BILSEN, 1968), vgl. Abb. 4 .

3.2 Erklärung der Wiederholungstonhöhe über Spektral- und Zeitanalyse (nach F.A. BILSEN)

Dieser Befund läßt sich nach F.A. BILSEN dadurch erklären, daß das Wiederholungsrauschen zunächst einer (groben) linearen Filterung durch die frequenzselektiven Eigenschaften der Basilarmembran unterworfen wird. In einem bestimmten Frequenzgebiet sind dann die reziproken Abstände zwischen den Maxima der (gefilterten) Zeitfunktion gleich den beiden Tonhöhen f_{p_1} und f_{p_2} .

[+)] Die Tonhöhe eines akustischen Signals wird im allgemeinen durch Vergleich mit der Tonhöhe eines reinen Tons bestimmt. Dessen Frequenz f_p entspricht dann der Tonhöhe des untersuchten Signals. Vereinfachend wird im folgenden von der Tonhöhe f_p eines akustischen Signals gesprochen.

Dieses Frequenzgebiet, das von R.J. RITSMA (1967) infolge von Untersuchungsergebnissen mit Residualklängen als dominantes Frequenzband eingeführt wurde, liegt etwa bei $4\ f_p$.

3.3 Autokorrelationsfunktion (AKF) von bandpaßgefiltertem Wiederholungsrauschen

Die Wiederholungstonhöhe von π-Wiederholungsrauschen läßt sich auch aus der AKF des durch das dominante Band gefilterten Signals ableiten (Abb. 5).

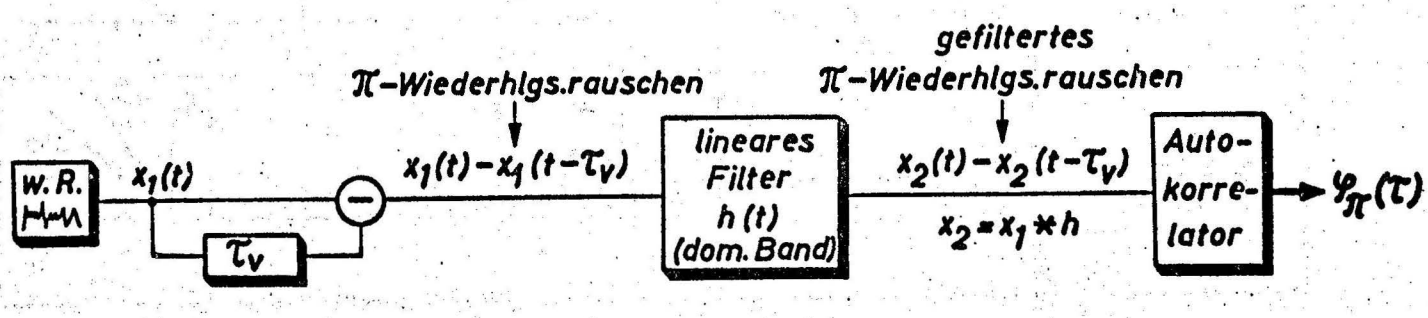


Abb. 5 Zur Berechnung der AKF von linear gefiltertem -Wiederholungsrauschen

Bei einer beliebigen Eingangsfunktion $x_e(t)$ liefert das lineare Filter, dessen Gewichtsfunktion h(t) sei, die Ausgangszeitfunktion $x_a(t) = x_e(t)*h(t)$. Liegt am Eingang Wiederholungsrauschen $x_1(t) - x_1(t-\tau_v)$, so tritt am Ausgang auf:

$$x_1(t)*h(t) - x_1(t-\tau_v)*h(t) = x_2(t) - x_2(t-\tau_v),$$

worin $x_2(t) = x_1(t)*h(t)$

das durch das lineare Filter gefilterte weiße Rauschen ist. Als Autokorrelationsfunktion ergibt sich:

$$\varphi_\pi(\tau) = \lim_{T\to\infty} \frac{1}{T} \int_{-T/2}^{T/2} [x_2(t) - x_2(t-\tau_v)][x_2(t-\tau) - x_2(t-\tau_v-\tau)]\, dt$$

$$\varphi_{\pi}(\tau) = \lim_{T\to\infty} \frac{1}{T} \int_{-T/2}^{T/2} \Big[x_2'(t)\cdot x_2'(t-\tau) - x_2'(t-\tau_v)\cdot x_2'(t-\tau) - x_2'(t)\cdot x_2'(t-\tau_v-\tau) + \dots + x_2'(t-\tau_v)\cdot x_2'(t-\tau_v-\tau)\Big]\, dt$$

$$= \lim_{T\to\infty} \frac{1}{T} \int_{-T/2}^{T/2} \Big[x_2'(t)\cdot x_2'(t-\tau) - x_2'(t)\cdot x_2'(t-\tau+\tau_v) - x_2'(t)\cdot x_2'(t-\tau_v-\tau) + \dots + x_2'(t)\cdot x_2'(t-\tau)\Big]\, dt$$

$$\boxed{\varphi_{\pi}(\tau) = 2\varphi_{x_2'}(\tau) - \varphi_{x_2}(\tau-\tau_v) - \varphi_{x_2}(\tau+\tau_v)} \qquad (4)$$

Darin ist

$$\varphi_{x_2}(\tau) = \lim_{T\to\infty} \int_{-T/2}^{T/2} x_2'(t)\cdot x_2'(t-\tau)\, dt$$

die AKF des gefilterten Rauschens.

Wird das lineare Filter als rechteckig mit einer Bandbreite Δf und einer Mittenfrequenz f_m angenommen, so ist

$$\varphi_{x_2}(\tau) = \varphi_{x_2}(0)\cdot \cos 2\pi f_m \tau \cdot \mathrm{sp}(\pi \Delta f \tau) \qquad (2)$$

Damit ergibt sich die im oberen Teil von Abb. 6 qualitativ gezeigte AKF von Bandpaß-gefiltertem π-Wiederholungsrauschen, der im unteren Teil die AKF von Bandpaß-gefilterten 0-Wiederholungsrauschen gegenübergestellt ist, die sich durch Vorzeichenumkehr der um $\pm\tau_v$ verschobenen Anteile zu:

$$\varphi_{0}(\tau) = 2\varphi_{x_2'}(\tau) + \varphi_{x_2}(\tau-\tau_v) + \varphi_{x_2}(\tau+\tau_v) \qquad (3)$$

ergibt.

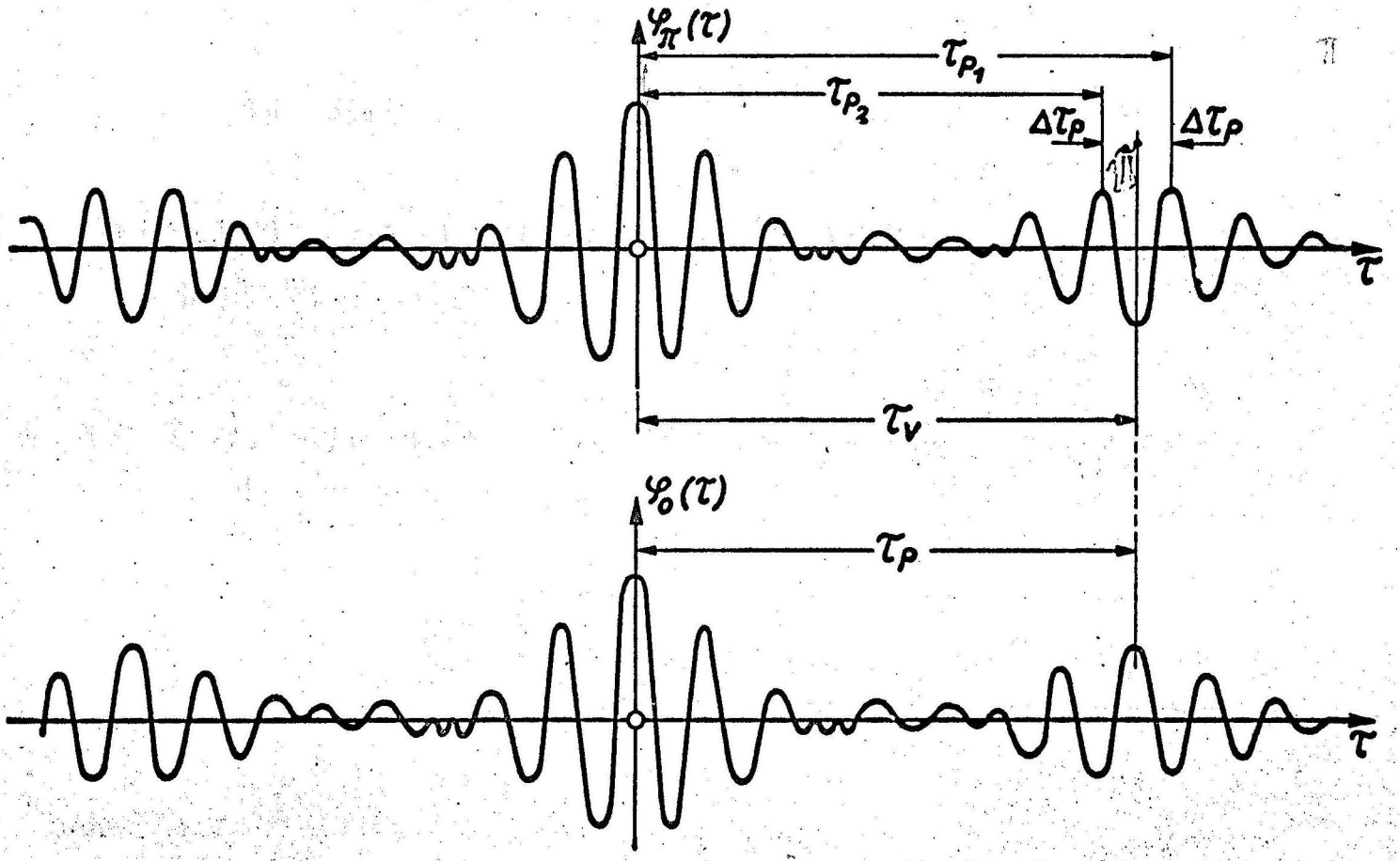


Abb. 6 AKF von Bandpaß-gefiltertem π-Wiederholungsrauschen (oben) und von Bandpaß-gefiltertem 0-Wiederholungsrauschen (unten)

Ist der erste Summand $2\varphi_{x_2}$ in Gl. (1) an der Stelle der zweiten Maxima hinreichend abgeklungen, ist also

$$2\left|\varphi_{x_2}(\tau_{P_2})\right| \ll \varphi_{x_2}(\tau_V - \tau_{P_2}) \tag{4}$$

so gilt für den Abstand $2\Delta\tau_P$ dieser Maxima annähernd

$$2\Delta\tau_P = \frac{1}{f_m}, \text{ (vgl. Gl.2).} \tag{5}$$

Damit ergibt sich für $\tau_{P_1} = \tau_V + \Delta\tau_P$ und für $\tau_{P_2} = \tau_V - \Delta\tau_P$:

$$\tau_{P_1} = \tau_V + \frac{1}{2f_m} \tag{6}$$

$$\tau_{P_2} = \tau_V - \frac{1}{2f_m} \; . \tag{7}$$

Die Abstände τ_{P_1} u. τ_{P_2} zwischen dem Haupt- und den Nebenmaxima von $\varphi_\pi(\tau)$ werden also von der Verzögerungszeit des Wiederholungsrauschens und der Mittenfrequenz des analysierenden Filters bestimmt. Sie sind - entsprechend der von F.A. BILSEN (1968) anhand der Filterimpulsantwort entwickelten Verstellung - als Repräsentanten der beiden Tonhöhen f_{P_1} und f_{P_2} anzusehen:

$$f_{P_1} = \frac{1}{\tau_{P_1}} \qquad f_{P_2} = \frac{1}{\tau_{P_2}} \tag{8}$$

Somit werden die wahrgenommenen Tonhöhen von der Mittenfrequenz des analysierenden Filters abhängig. Das bedeutet wegen des experimentellen Befundes (F.A. BILSEN 1968), nach dem

$$f_{P_1} = \frac{0.88}{\tau_V} \quad \text{und} \quad f_{P_2} = \frac{1.14}{\tau_V} \quad \text{ist,} \tag{9}$$

daß die Zeitanalyse nach Filterung in einem Band bestimmter Mittenfrequenz - eben dem dominanten Frequenzband - stattfinden muß. Mit den obenstehenden Beziehungen 6 ./. 9 erhält man

$$\frac{1}{f_{P_1}} = \tau_{P_1} = \tau_V + \frac{1}{2f_m} = \frac{\tau_V}{0.88} \tag{10}$$

$$\frac{1}{f_{P_2}} = \tau_{P_2} = \tau_V - \frac{1}{2f_m} = \frac{\tau_V}{1.14} \tag{11}$$

und aus (10) $f_{m_1} = \frac{3.70}{\tau_V}$ (12)

und aus (11) $f_{m_2} = \frac{4.07}{\tau_V}$ (13)

für die Lage des dominanten Frequenzbandes, in dem die Mittenfrequenzen $f_{m_{1,2}}$ liegen müssen, in Abhängigkeit von der Verzögerungszeit τ_V des Wiederholungsrauschens. Der sofort auftauchenden Frage, weshalb die Gewinnung der Tonhöheninformation in einem Frequenzband erfolgt, das gerade beim etwa 4 fachen Wert des Kehrwerts der Verzögerungszeit τ_V des Signals liegt, ist die folgende Überlegung gewidmet:
Gilt die Beziehung (4) nicht, ist also der erste Summand $2\psi_{X_2}$ noch nicht genügend abgeklungen, so wird die Lage der beiden

Nebenmaxima, die die Tonhöheninformation tragen, durch den ersten Summanden überdeckt. Die Bedingung (4) wird jedoch erfüllt, wenn die Nebenmaxima mit der 1. Nullstelle der Hüllkurve von φ_{x_2} zusammenfallen. Diese ergibt sich aus

$$sp(\pi \Delta f \tau_N) = 0 \qquad \text{(vgl. Gl. (2))}$$

zu

$$\tau_N = \frac{1}{\Delta f} .$$

Setzt man also $\tau_V = \tau_N$, so erhält man die Beziehungen

$$\Delta f = 0{,}27\, f_m \quad \text{aus} \quad f_m = \frac{3.70}{\tau_V}$$

bzw.

$$\Delta f = 0{,}24\, f_m \quad \text{aus} \quad f_m = \frac{4.07}{\tau_V} .$$

Zum Vergleich: Für die von E. ZWICKER et al. (1957) angegebenen Frequenzgruppen gilt oberhalb 500 Hz etwa $\Delta f_g = 0{,}17\ f_m$.

4. Untersuchungen mit Wiederholungsrauschen

4.1 Ziel der Untersuchung: Zeitparameter in den Aktionspotentialfolgen enthalten ?

Es sollte untersucht werden, ob die nach den geschilderten Vorstellungen für die Tonhöhenwahrnehmung erforderliche Zeitstruktur in der zeitlichen Strukturierung von Aktionspotentialen an der Hörbahn von Katzen nachweisbar ist, wenn die Versuchstiere mit Wiederholungsrauschen gereizt werden. Dabei wird nicht notwendigerweise angenommen, daß Wiederholungsrauschen bei Katzen zu einer Tonhöhenwahrnehmung führt. Der ähnliche Aufbau des Gehörs von Mensch und Katze und die hinsichtlich Hörschwelle und Tonhöhenunterscheidungsvermögen ähnlichen Hörleistungen (ELLIOTT, D.N., STEIN, L., HARRISON, M.J. 1960) berechtigen jedoch dazu, zumindest die in peripheren Teilen der Hörbahn ermittelten Ergebnisse auf den Menschen zu übertragen.

4.2 Versuchsdurchführung

Die Versuche wurden mit narkotisierten Katzen durchgeführt. Die Versuchstiere wurden in einer schallisolierten Versuchskammer monaural über einen Ohrhörer beschallt. Die vom freipräparierten Nervus acusticus abgeleiteten Aktionspotentiale wurden auf einem Magnetbandgerät registriert, z.T. erfolgte die Auswertung "on-line" mit einem PDP-12-Laborrechner.

Einzelheiten des Versuchsaufbaus sind im Anhang beschrieben.

4.3 Versuchsergebnisse

4.3.1 Ergebnisse von Einzelneuronen

Nach Auffinden eines Neurons wurde zunächst mit reinen Tönen die Bestfrequenz f_B , die als die Mittenfrequenz des Filters im Modell anzusehen ist, aufgesucht. Nun wurde die Verzögerungszeit τ_v des Wiederholungsrauschens so gewählt, daß f_B im Bereich des zu τ_v gehörenden dominanten Bandes lag:

$$\frac{1}{0{,}33\, f_B} < \tau_v < \frac{1}{0{,}2\, f_B}$$

Die Reizung erfolgte mit 0- u. π-Wiederholungsrauschen sowie mit weißem Rauschen, wenn möglich auch bei mehreren Pegeln. Die Reizdauer betrug in der Regel ca 3 min bei einem Reizparameter.

Die Aktionspotentialfolgen wurden anschließend einer Autokorrelationsanalyse unterworfen. Das Programm zur Bildung der AKF erstellte G.GERULL im Rahmen eines Werkauftrages.

Typische Ergebnisse sind in Abb. 7 wiedergegeben. Aus programmtechnischen Gründen ist die AKF bei $\tau = 0$ unterdrückt.
An den erwarteten Stellen, nämlich bei $\tau = \tau_v$ (für 0-Wiederholungsrauschen) und bei $\tau = \tau_v \pm \frac{1}{2 f_B}$ treten Maxima auf (vgl. auch Abb. 6). Sie heben sich jedoch keineswegs sehr deutlich von den übrigen, durch f_B bestimmten Maxima ab. Es ist aber deutlich, daß die Lage der Maxima bei 0- u. π-Wiederholungsrauschen an verschiedenen Stellen liegen.

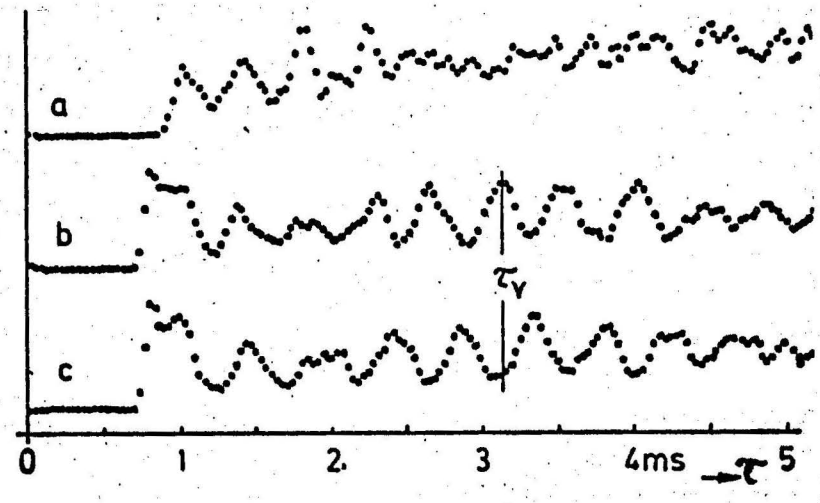


Abb. 7 AKF einer Folge von Aktionspotentialen
Neuron 53-9, f_B = 2,2 kHz
Reizung: a) weißes Rauschen
b) 0-Wiederholungsrauschen
c) π-Wiederholungsrauschen
τ_V = 3,1 ms
Willkürlicher Ordinatenmaßstab, Werte für τ = 0 unterdrückt

Die nach der Vorstellung von F.A. BILSEN erforderliche Zeitinformation ist in den Aktionspotentialfolgen eines einzelnen Neurons des Nervus acusticus noch enthalten.

4.3.2 Kombination der Aktionspotentiale mehrerer Neurone - Synapsenmodell

Wenn die in den Aktionspotentialfolgen zur Wiederholungstonhöhe f_{P_1} und f_{P_2} gehörenden Intervalle Träger der Tonhöheninformation sein sollen, so müssen diese Intervalle gegenüber den anderen, ebenfalls gehäuft auftretenden Intervallen im Zentralnervensystem hervorgehoben werden. Diese anderen Intervalle werden durch die Bestfrequenz des Neurons bestimmt.

Es wurde daher der Frage nachgegangen, ob durch das Zusammenwirken mehrerer Neurone, deren Aktionspotentiale durch das gleiche Wiederholungsrauschen ausgelöst wurden, eine Hervorhebung der fraglichen Intervalle möglich ist. Haben die betrachteten Neurone unterschiedliche Bestfrequenzen, so werden sich deren Einflüsse - je nach Verknüpfungsmechanismus - gegenseitig aufheben können.

Eine solche Verknüpfung ist durch die integrierende Wirkung einer postsynaptischen Zelle, in der die Entladungsfolgen vieler Nervenfasern zusammenlaufen, erklärbar. Aus Gründen der Einfachheit wurden diese Verknüpfungseigenschaften jedoch zunächst nicht im Zentralnervensystem studiert, sondern es wurde die Funktion einer postsynaptischen Zelle simuliert. Dafür wäre es eigentlich nötig, die Aktionspotentiale meherer Neurone bei Reizung mit Wiederholungsrauschen gleichzeitig abzuleiten, um die so gewonnenen Aktionspotentialfolgen miteinander zu verknüpfen. Eine solche gleichzeitige Ableitung ist aber bislang technisch nicht durchführbar, bestenfalls die Ableitung von zwei Fasern erscheint realisierbar.

Als Ausweg wurden daher verschiedene Neurone nacheinander mit demselben Signal gereizt, das aus einem auf einer Bandspur registrierten "Mutterrauschen" abgeleitet wurde. Die Aktionspotentialfolgen der einzelnen Neurone wurden auf den übrigen 6 Spuren nacheinander, jedoch in gleicher Zuordnung zum Mutterrauschen, aufgezeichnet. So wurde es möglich, als Simulation der Verrechnung gleichzeitig ausgelöster Aktionspotentialfolgen, die durch den gleichen Reiz nacheinander ausgelösten Aktionspotentialfolgen miteinander zu verrechnen. Als einfachste "Verrechnung" wurde zunächst eine Überlagerung der aus den einzelnen Aktionspotentialfolgen gewonnenen AKF vorgenommen. Obwohl dabei die gesuchten Zeitintervalle recht deutlich hervorgehaben wurden (vgl. G. BOERGER, J. GRUBER, 1971) wurde dieses "unphysiologische" Verfahren nicht weiter angewendet.

Zur Simulation der postsynaptischen Zelle (des Nucleus cochlearis), in der mehrere Fasern (des Nervus acusticus) zusammenlaufen, wurden die oben beschriebenen Registrierungen mehrerer Neurone auf die in Abb. 8 gezeigte Modellschaltung gegeben, die die folgenden

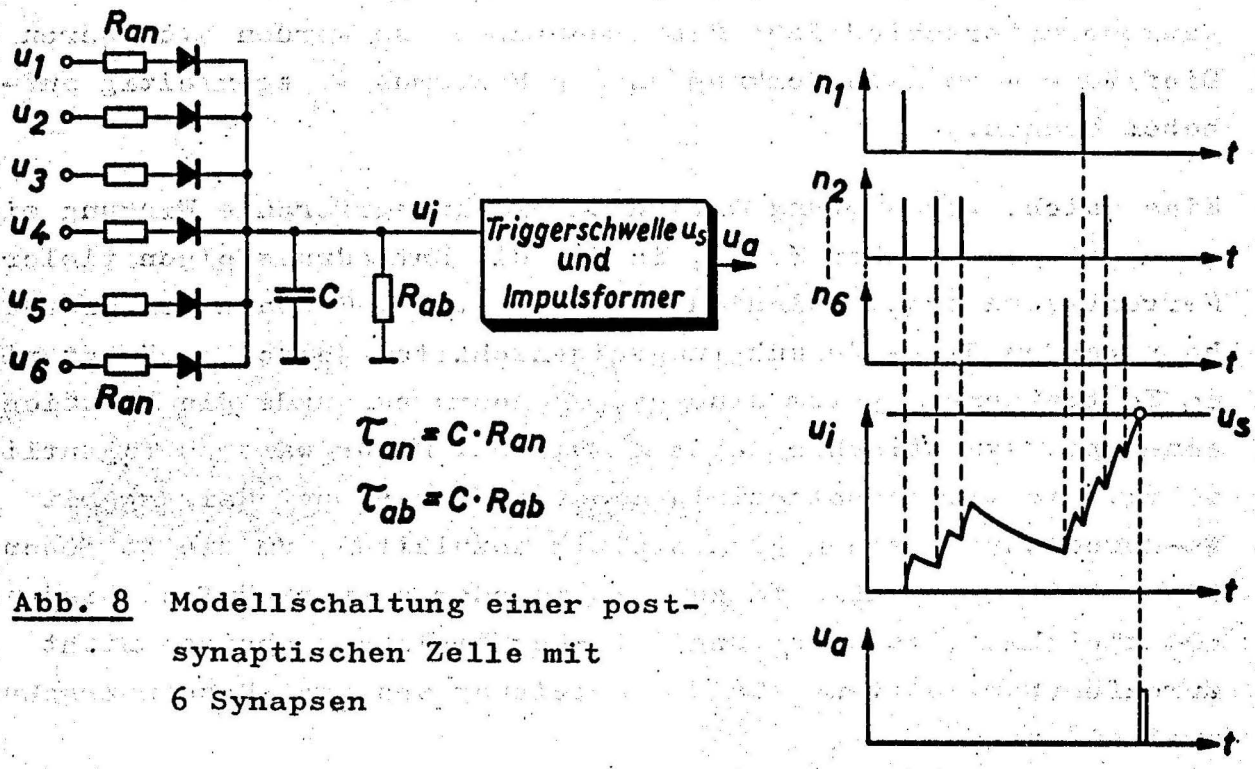
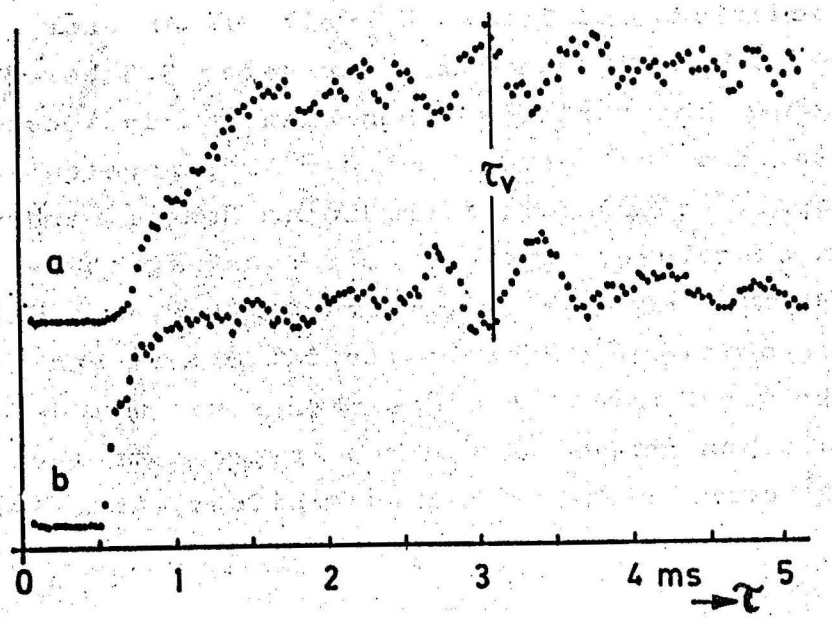


Abb. 8 Modellschaltung einer postsynaptischen Zelle mit 6 Synapsen

Eigenschaften einer postsynaptischen Zelle nachbildet: Ein über die Nervenfaser an die Synapse gelangendes Aktionspotential hat im Innern der Nervenzelle ein Ansteigen des Potentials mit einer Anstiegszeitkonstanten τ_{an} zur Folge. Dieses Potential fällt mit einer (wesentlich größeren) Zeitkonstanten τ_{ab} wieder ab. Laufen mehrere Aktionspotentiale in dichter Folge an der Nervenzelle an, so kann das Zellenpotential den Schwellwert überschreiten, bei dem die Zelle selbst Quelle eines neuen Aktionspotentials wird.

Die Ausgangsimpulse der Modellschaltung wurden einer Autokorrelationsanalyse unterworfen.

Ergebnisse einer solchen Auswertung zeigt Abb. 9 .



Neuron	f_B(kHz)
53-4-1	1,5
53-5-1	1,5
53-7-1	1,9
53-8-1	1,7
53-9-1	2,2
53-4-2	1,5
53-5-2	1,5
53-8-2	1,7
53-9-2	2,2
53-13-2	1,1

Abb. 9 AKF der Impulsfolge am Ausgang des Modells nach Abb. 8 .
a) Reizung mit O-Wiederholungsrauschen } τ_V= 3,1 ms
b) Reizung mit π-Wiederholungsrauschen }
neben den Kurven ist angegeben, welche Registrierungen kombiniert wurden.
Willkürlicher Ordinatenmaßstab. Werte für τ= O unterdrückt

Die gesuchten Intervalle sind gegenüber den Ergebnissen, die man von Einzelneuronen erhält, deutlich hervorgehoben.

Es ist Ziel späterer Untersuchungen, zu überprüfen, ob von Zellen des Nucleus Cochlearis Aktionspotentialfolgen ableitbar sind, die in ihrer Zeitstruktur den vom Modell gelieferten entsprechen. Weiterhin ist der hier bislang vernachlässigten Frage des Einflusses der Basilarmembran-Laufzeitunterschiede (für Fasern unterschiedlicher Bestfrequenz) nachzugehen.

5. Vergleich der Ergebnisse mit einem Modellverhalten

Die unter 3.2 und 3.3 gegebenen Erklärungen für die Wahrnehmung der beiden Tonhöhen f_{p_1} und f_{p_2} von π-Wiederholungsrauschen legen die Zeitverläufe des durch die Basilarmembranselektivität gefilterten akustischen Signals zugrunde. Diese Zeitfunktion ist jedoch experimentell nicht zugänglich. Lediglich die durch sie

nach noch nicht geklärtem Mechanismus ausgelösten Aktionspotentiale sind im Nervus acusticus ableitbar. Wieweit die AKF der Aktionspotentialfolgen noch Ähnlichkeit mit der unter 3.3 berechneten AKF des angenommenen Zeitverlaufs haben kann, wurde anhand eines einfachen Modells, das den Mechanismus der Aktionspotentialauslösung nachbilden soll, untersucht. Nach diesem Modell werden Aktionspotentiale dann ausgelöst, wenn die Filterausgangsspannung ein (positives) Maximum erreicht (Spitzendetektor). Als Filter zur Nachbildung der Basilarmembranselektivität diente ein Oktavfilter. Das Modell wurde mit weißem Rauschen sowie mit O- und π-Wiederholungsrauschen gespeist. Von den Ausgangsimpulsen des Modells wurden Autokorrelationsfunktionen gebildet (Abb. 10).

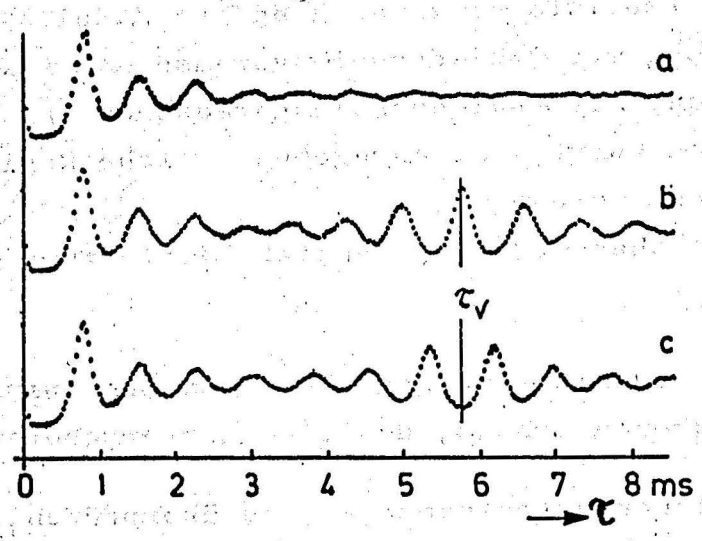


Abb. 10 AKF einer Folge von Impulsen, die durch die positiven Spitzen Oktavpaß-gefilterter Rauschsignale ausgelöst wurden.

Rauschsignale: a) weißes Rauschen
b) O-Wiederholungsrauschen } τ_v = 5,8 ms
c) π-Wiederholungsrauschen

Willkürlicher Ordinatenmaßstab; Werte für $\tau = 0$ unterdrückt

Es zeigte sich, daß die AKF recht gut für die nach den Gleichungen (1), (2), (3) zu erwartenden Verläufe widerspiegelt (siehe auch G. BOERGER u. J. GRUBER (1971). Es kommt hier die große Resistenz von Korrelationsfunktionen stochastischer Zeitfunktionen gegen (auch starke) nichtlineare Verzerrungen zum Ausdruck (vgl. E. de BOER und P. KUYPER, 1968).

6. Literatur

v. BÉKÉSY, G. — Über die Resonanzkurve und die Abklingzeit der verschiedenen Stellen der Schneckentrennwand
Akust. Zeitschrift 8 66-76 (1943).

BILSEN, F.A. — On the Interaction of a Sound with its Repetitions
Proefschrift, Technische Hogeschool Delft, 1968.

DE BOER, E.
KUYPER, P. — Triggered Correlation
IEEE Transactions on Bio-Medical Engineering 15. 169-179 (1968).

BOERGER, G.
GRUBER, T. — Kodierung von Rauschsignalen durch das periphere Gehör der Katze
Proc. 7th Intern. Congr. Acoust., Budapest 1971 Bd. 3. S.497-500 (1971).

ELLIOT, D.N.
STEIN, L.
HARRISON, M.J. — Determination of Absolute-Intensity Thresholds and Frequency-Difference Thresholds in Cats
J. Acoust. Soc. Am. 32, 380-384 (1960).

FOURCIN, A.J. — The Pitch of Noise with Periodic Spectral Peaks,
5. Intern. Kongr. f. Akustik, Lüttich, 1965, Vortrag B 42.

JOHNSTONE, B.M.
BOYLE, A.J.F. — Basilar Membrane Vibration Examined with the Mössbauer Technique
SCIENCE 158. 389-390 (1967).

KIANG, N.Y.-S.
WATANABE, T.
THOMAS, E.C.
CLARK, L.F. — Discarge Patterns of Single Fibers in the Cat's Auditory Nerve,
Research Monograph No 135, M.I.T. Press. Cambridge, Mass. (1965).

MOUSHEGIAN, G.
RUPERT, A.L.
LANGFORD, T.L.
(1967) — Stimulus Coding by Medial Superior Olivary Neurons
J. Neurophysical 30. 1239-1261

RITSMA, R.J. — Frequencies Dominant in the Perception of the Pitch of Complex Sounds
J. Acoust. Soc. Am. 42. 191-198 (1967)

ROSE, J.G. Discharges of Single Fibers in the Mammalian Auditory Nerve, in: Frequency Analysis and Periodicity Detection in Hearing R. PLOMP und G.F. SMOORENBURG, Hrsg., A.W. Sijthoff, Leiden (1970).

WHITFIELD, I.C Central Nervous Processing in Relation to Spatio-Temporal Discriminatian of Auditory Patterns, in: Frequency Analysis and Periodicity Detection in Hearing, R. PLOMP und G.F. SMOORENBURG, Hrsg. A.W. Sijthoff, Leiden (1970).

ZWICKER, E. FLOTTORP, G. STEVENS, S.S. Critical Band Width in Loudness Summation, J. Acoust. Soc. Am. 29. 548-557 (1957)

7. Anhang: Bemerkungen zur Versuchsanordnung

7.1 Herstellung des Wiederholungsrauschens

Das Wiederholungsrauschen wurde aus weißem Rauschen abgeleitet. Die Verzögerung zur Bildung des Wiederholungsrauschens erfolgte durch elektrische Laufzeitglieder mit einer Grenzfrequenz von etwa 16 kHz. Die Laufzeit war in Stufen von 17 µs regelbar. Die größte Laufzeit betrug 6 ms.

7.2 Versuchskammer

Die Versuchstiere befanden sich in einer elektrisch und akustisch abgeschirmten Versuchskammer mit Innenabmessungen von 120x65x80 cm^3. Eine ausreichende Schalldämpfung wurde durch eine Doppelwandkonstruktion erzielt, deren Einzelwände durch Schwingmetalle voneinander körperschall-isoliert wurden und jeweils aus zwei Holzspanplatten mit einem sandgefüllten Zwischenraum von 3 cm erstellt wurden. Für die Zufuhr und Abfuhr von Atemluft wurden Schalldämpfer vorgesehen.

Die Differenz zwischen dem Pegel eines genähert diffusen Feldes außerhalb der Kammer und dem Pegel in der Kammer zeigt Abb. 11. In Abb. 12 sind die bei eingeschalteten Meßapparaten in der Kammer gemessenen Pegel aufgetragen.

7.3 Ableitung und Registrierung der Aktionspotentiale

Die Ableitung von Aktionspotentialen erfolgte von einzelnen Fasern des Nervus acusticus, der durch teilweise Entfernung der entsprechenden Kleinhirnhälfte zugänglich gemacht wurde. Als Elektroden dienten Glasmikropipetten mit ca 1 µm Spitzendurchmesser, die mit 1,5-M-Kaliumcitratlösung gefüllt waren.

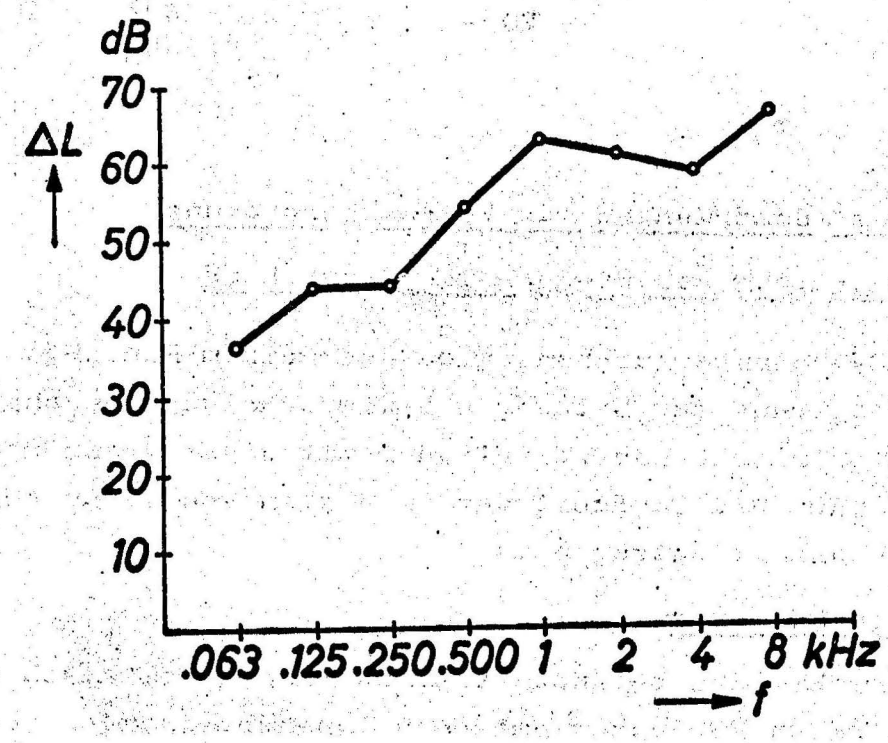


Abb. 11 Versuchskammer: Pegeldifferenz L zwischen dem Außen- und Innenpegel (außen annähernd diffuses Schallfeld)

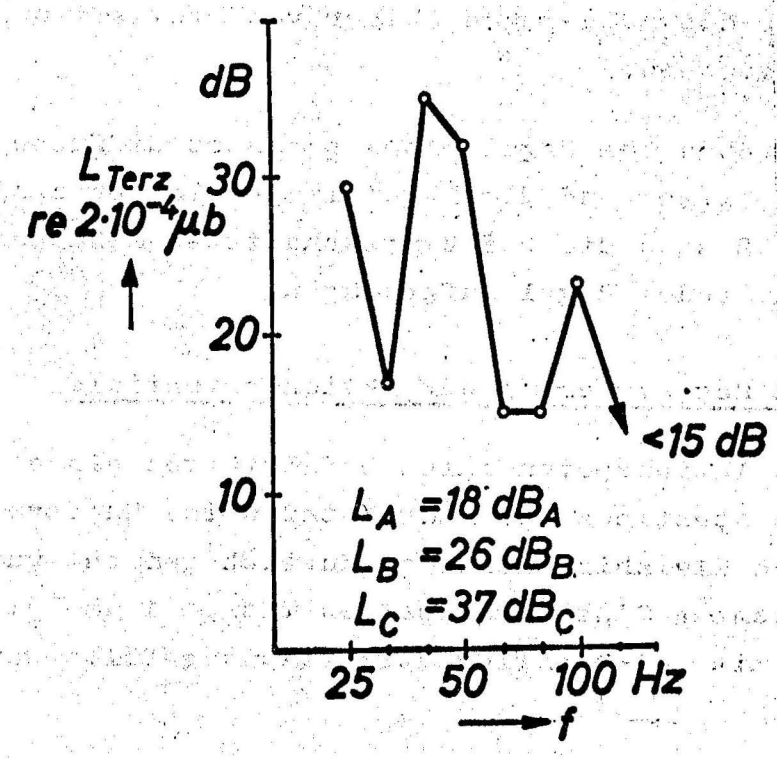


Abb. 12 Terzpegel L_{Terz} im Kammerinneren bei eingeschalteter Versuchsapparatur

Die Aktionspotentiale wurden auf einem Magnetbandgerät registriert. Durch einen elektronischen Zähler wurde zur Ermittlung der mittleren Entladungsrate die Zahl der Aktionspotentiale während konstanter Zeitintervalle von 1.0 s Dauer gezählt.

7.4 Akustische Reizung u. Reizkontrolle

Das Arbeiten im freien Schallfeld würde dem Hören unter natürlichen Bedingungen gleichkommen und für Verhaltensuntersuchungen auch die einzige mögliche Art der akustischen Reizung sein. Bei der Ermittlung von Übertragungseigenschaften des peripheren Gehörs ist es dagegen zweckmäßiger, die Ergebnisse auf solche Eingangsgrößen zu beziehen, die unmittelbar am Gehör wirken. Als eine solche Eingangsgröße wäre z.B. die Amplitude der Steigbügelschwingung anzusehen. Der Übertragungsfaktor (Steigbügelamplitude / Schalldruck im freien Schallfeld) ist durch die Übertragungseigenschaften des Außen- und des Mittelohres sowie durch die akustische Impedanz am ovalen Fenster bestimmt. Da alle Größen individuell unterschiedlich sind, ist die Berechnung einer kinematischen Größe der Steigbügelschwingung aus einer Eingangsgröße unmöglich, es sei denn, der Steigbügel wird unmittelbar mit einem elektromechanischen Wandler gekoppelt. Die damit verbundenen experimentellen Schwierigkeiten sind allerdings so groß, daß diese Methode in der Regel nicht angewandt werden kann. Ein Kompromiß stellt die Kopfhörerbeschallung dar. Mit dieser Methode wird erreicht, daß

- der Schalldruck am Trommelfell in gewissen Grenzen dem elektrischen Signal proportional ist,
- der Schalldruck am Trommelfell einfach gemessen werden kann,
- binaurale, dichotische Beschallung möglich ist,
- durch die Schalldämmung des Kopfhörers der Störschallpegel verringert wird,

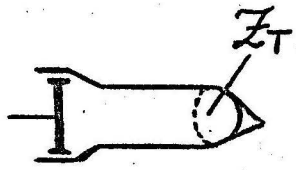
Versuchsapparaturen in der Nähe des Versuchstieres aufgestellt werden können, die beim Arbeiten im freien Schallfeld zu Beugungen und Abschattungen führen würden,

schließlich auf die Erzeugung eines definierten Schallfeldes verzichtet werden kann. Es müßte dazu ein reflexionsarmer Raum oder ein Hallraum mit elektrostatischer Abschirmung zur Verfügung stehen.

Der Kopfhörer soll im Frequenzbereich 50 - 30000 Hz Schall abstrahlen. Selbst wenn der Schalldruck nur für die Hälfte dieses Frequenzbereiches frequenzunabhängig sein soll, kommt als Wandlerprinzip entweder nur das elektrostatische oder das piezoelektrische in Frage.

Die frequenzunabhängige spannungsproportionale Amplitude eines solchen Wandlers verursacht in einer Druckkammer einen proportionalen Schalldruck. Dabei liegt die Impedanz des Trommelfelles Z_T parallel zur Impedanz der Druckkammer Z_V. Für konstanten Druckübertragungsfaktor muß daher $Z_V \ll Z_T$ sein. Aus

$$\mathcal{Z}_V = \frac{p}{q} = \frac{K}{j\omega V}$$



(darin ist K die Raumsteife)

folgt, daß dazu das Druckkammervolumen groß gemacht werden muß. Andererseits sollen die Druckkammerabmessungen klein zur Wellenlänge sein, Die sich dadurch ergebende Grenzfrequenz könnte um ein Mehrfaches vergrößert werden, wenn die Druckkammer mit Wasserstoff oder Helium gefüllt wäre. Schließlich hat neben anatomischen Verhältnissen auch noch ein weiterer Umstand einen Einfluß auf die geometrischen Abmessungen der Druckkammer:

Während der Messungen ist das Versuchstier in einem stereotaktischen Gerät fixiert. Dieses dient zum gezielten Auffinden einer Hirnregion mit Mikroelektroden anhand von schädelbezogenen Koordinaten (Hess-Methode). Der Ursprung des Koordinatensystems

liegt auf der Verbindungslinie beider Trommelfell-Mittelpunkte. Zur Ausrichtung des Versuchstieres im stereotaktischen Gerät müssen daher die Trommelfelle sichtbar sein. Deshalb müssen die Teile des Kopfhörers so angeordnet sein, daß ein Durchblick durch die Druckkammer möglich ist. Daher ist es notwendig, daß die Mikrofonsonde aus dem KH herausgenommen werden kann. Diese Ausbaumöglichkeit ist weiterhin nützlich, da sich während der Messungen am Versuchstier an den relativ kühlen Teilen des Kopfhörers Kondenswasser bildet, das zum Verschluß der Sonde im Bereich des Strömungswiderstandes (s.u.) führt.

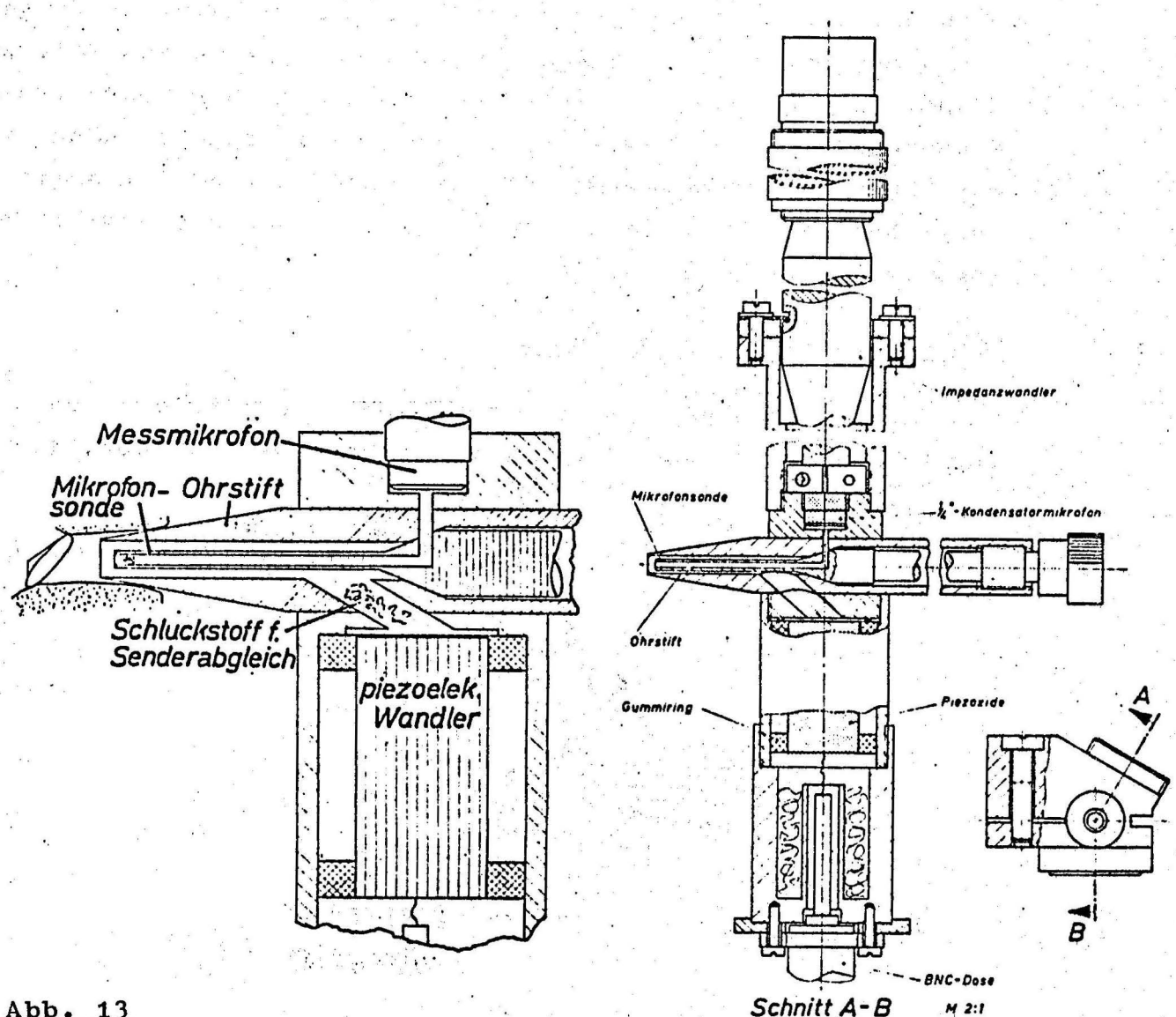


Abb. 13

Schematische und maßstäbliche Zeichnung des Kopfhörers mit piezoelektrischem Wandler und Sondenmikrofon

Schließlich soll der Kopfhörer keinen Körperschall anregen. Das ist besonders bei dem piezoelektrischen Wandler wichtig, da hier Massenkräfte auftreten.

Die Abb. 13 gibt eine schematische bzw. maßstäbliche Darstellung des Kopfhörers mit piezoelektrischem Wandler und dem Sondenmikrofon. Der piezoelektrische Wandler, ein axial polarisierter Zylinder (Valvo: PXE 3, 2P 620 89) hat seine 1. Longitudial-Eigenfrequenz bei 80 kHz. Zur Verhinderung von Körperschall-Anregung ist das Wandlerelement symmetrisch elastisch gelagert, so daß es um seinen Schwerpunkt schwingen kann.

In die Druckkammer ragt die Mikrofonsonde, die während des Ausrichtens des Versuchstieres entfernt werden kann. Am Eingang der Sonde befindet sich ein Strömungswiderstand aus Wolframdraht. Er ebnet den Druckübertragungsfaktor der Sonde (vergl. Messungen). Die Wirkung des Strömungswiederstandes hängt von der Länge des verwendeten Wolframdrahtes ab und ist damit reproduzierbar. Als Mikrofon dient ein 1/4''-Kondensatormikrofon (Brüel u. Kjaer Type 4136).

Meßergebnisse Sondenmikrofon

Das Sondenmikrofon wird in einem Kuppler kalibriert. Dazu wird der Ringspalt um das Sondenrohr verschlossen (s. Abb. 14).

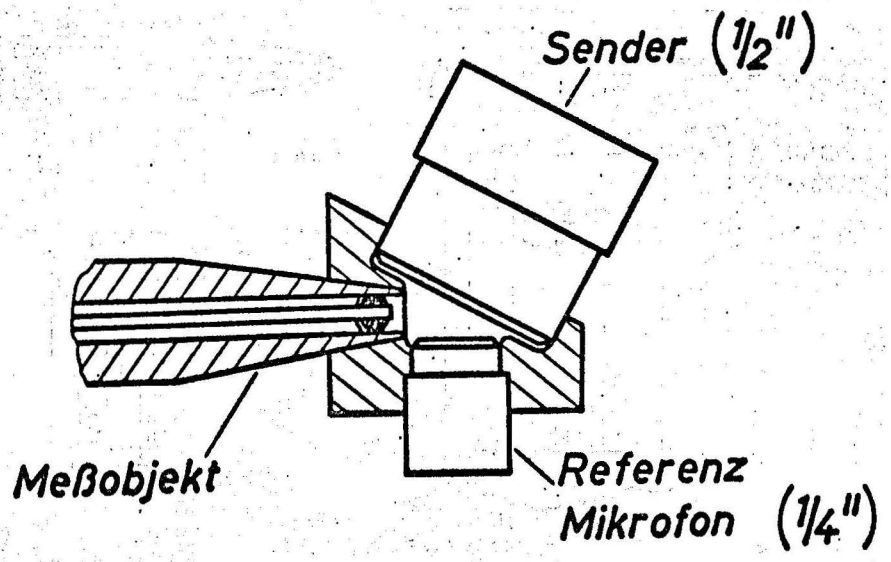


Abb. 14 Kuppler für Sondenkalibrierung

Als Sender dient ein 1/2'' Kondensatormikrofon (Brüel u. Kjaer Type 4134). Der Schalldruck im Kuppler wird mit einem 1/4''-Mikrofon gemessen und über eine Regelschaltung konstant gehalten. Für einen geeignet gewählten Strömungswiderstand ergibt sich der Frequenzgang des Sondenübertragungsmaßes nach Abb. 15.

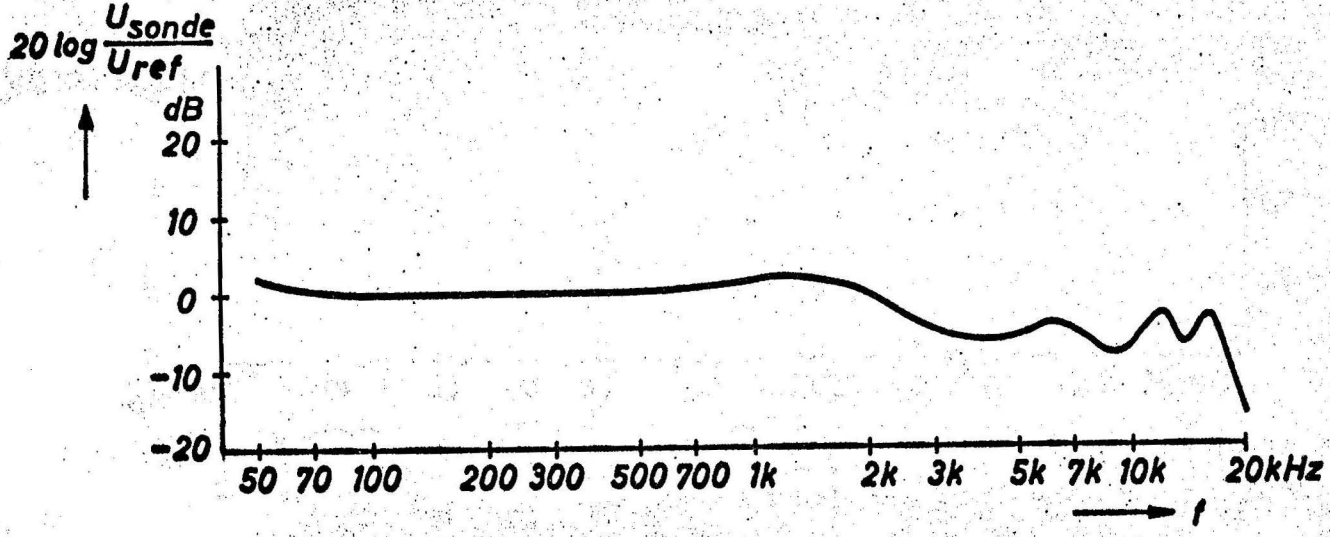


Abb. 15 Sondenfrequenzgang

Meßergebnisse Kopfhörer

Nach optimaler Ebnung des Sondenübertragungsmaßes wird der Sendeteil des Kopfhörers an einem "künstlichen Ohr" abgestimmt. Die Abstimmung wird notwendig für Frequenzen, bei denen die Wellenlängen nicht mehr klein gegenüber den Druckkammerabmessungen sind. Sie erfolgt durch Einbringen von Schluckstoff in die in Abb. 13 angegebene Stelle. Nach dem Abgleich hat der KH einen Frequenzgang nach Abb. 16. Dabei sind die Sondenfehler korrigiert.

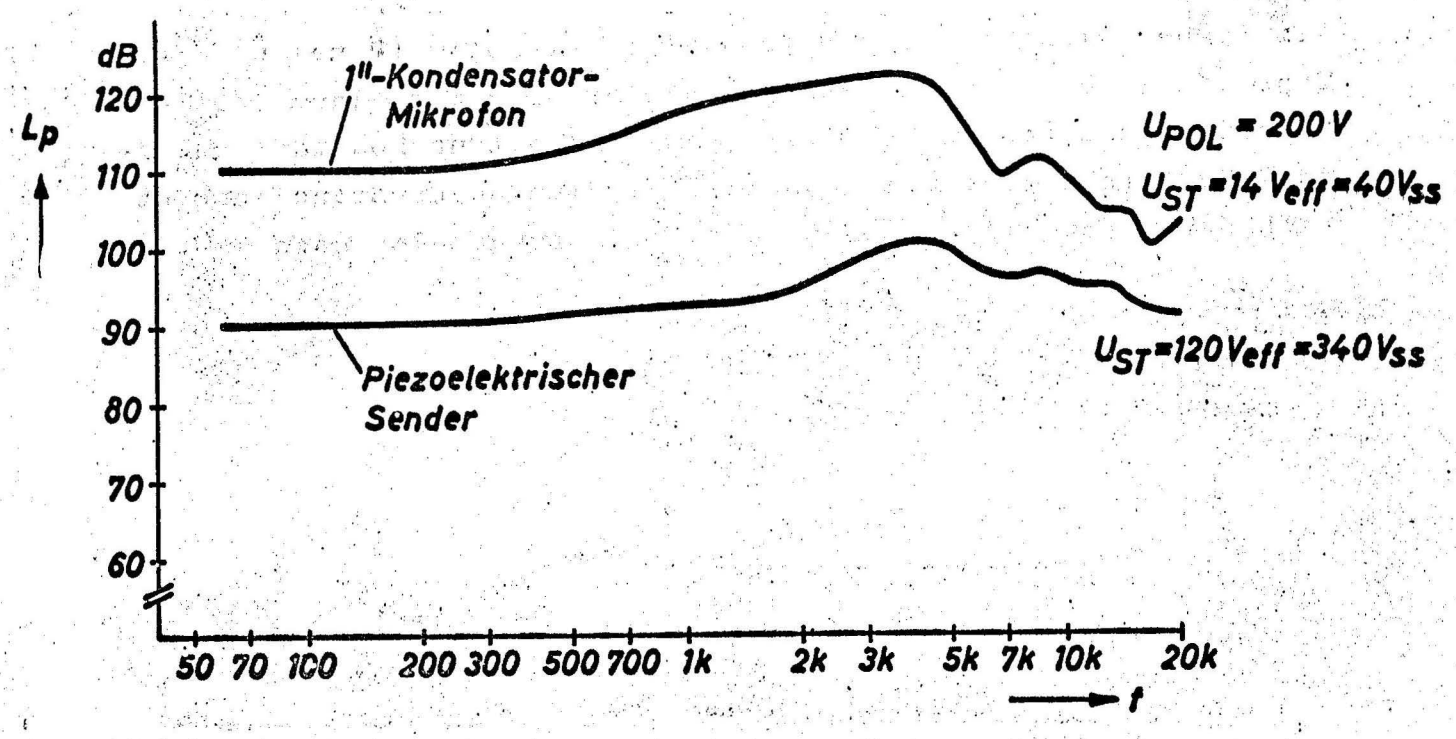


Abb. 16 Frequenzgang des Kopfhörers

Das Diagramm zeigt den absoluten Schalldruckpegel für den KH mit piezoelektrischen bzw. elektrostatischen Sender (1''-Brüel u. Kjaer-Mikrofon Type 4131).

Kontrolle des Schalldruckes während der Messung

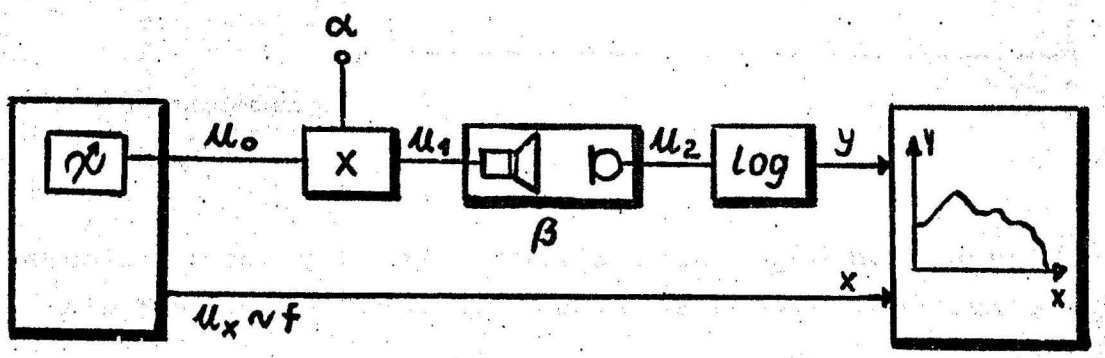
Bei Abschluß des KH's mit dem Trommelfell des Versuchstieres zeigt der Frequenzgang des Schalldruckes als Folge starker Impedanzschwankungen des Trommelfelles nicht immer die gewünschte Konstanz. Bei Messungen mit reinen Tönen ist der Frequenzgang ausgleichbar. Dazu eignet sich folgendes Steuerungsverfahren:

Zunächst wird der Frequenzgang des Übertragungsmaßes auf einem x-y-Schreiber aufgezeichnet. Diese Messung erfolgt mit dem Sondenmikrofon bei einem Pegel, der viel höher sein muß, als der in den Experimenten mit dem Versuchstier notwendige, weil das 1/4''-Kondensatormikrofon ein Eigenrauschen hat, das einem A-bewerteten Schalldruckpegel von 70 dB entspricht. (Aus diesem Grund ist die Konstanthaltung des Schalldruckes im Experiment durch Regelung mit Hilfe des Sondenmikrofons nicht möglich).

Später wird die Spannung am Kopfhörer gesteuert von der Amplitude des Pegeldiagrammes, wie nachfolgend beschrieben.

Diese Amplitude - genauer: das Komplement der Amplitude zu einem konstanten Wert - kann gewonnen werden, wenn der in seiner x-Richtung von der Senderfrequenz gesteuerte XY-Schreiber mit einem Kurvenverfolger dem vorher aufgezeichneten Linienzug folgt. Die gesuchte Spannung kann am Y-Servopotentiometer abgegriffen werden.

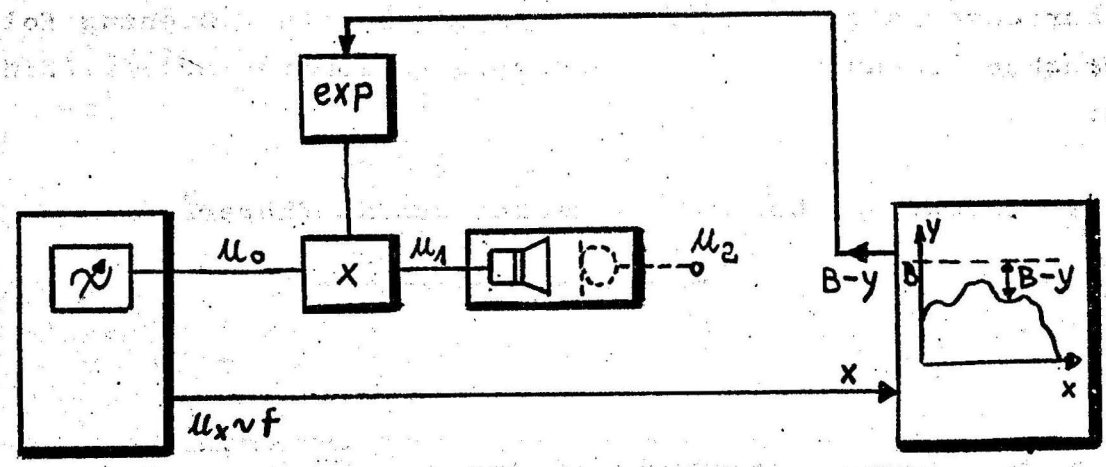
1. Messung des Übertragungsmaßes des Kopfhörers



$$\alpha = \frac{u_1}{u_0} = 1 ; \qquad \beta = \frac{u_2}{u_1} ; \qquad u_2 = u_0 \cdot \alpha \cdot \beta$$

$$y = 20 \log \frac{u_2}{u_1} = 20 \log \beta$$

2. Steuerung der Eingangsspannung am Kopfhörer für konstanten Schalldruck



Liegt am Eingang des Exponenziergliedes die (B-y) proportionale Spannung des Kurvenverfolgers, so entsteht am Ausgang eine Spannung, die

$$10^{\frac{B-y}{20}}$$ proportional ist.

Damit wird

$$u_2 = u_0 \cdot 10^{\frac{B-y}{20}} \cdot \beta;$$

da $\varphi = 20 \log \beta$ ist,

wird $u_2 = u_0 \cdot 10^{\frac{B}{20}} \cdot 1$ = const für B = const.

Wir danken der Deutschen Forschungsgemeinschaft für die Ermöglichung der Untersuchungen (Cr 5/36 und Cr 5/44) und der Stiftung Volkswagenwerk für die Unterstützung durch die Bereitstellung des Labor-Rechners PDP 12 .

M.P.