

# Modulation initialer kortikaler Tonverarbeitung durch prädiktive Information

Andreas Widmann<sup>1</sup>, Erich Schröger<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Universität Leipzig, Institut für Psychologie I, 04103 Leipzig, E-Mail: widmann@uni-leipzig.de

<sup>2</sup> Universität Leipzig, Institut für Psychologie I, 04103 Leipzig, E-Mail: schroger@uni-leipzig.de

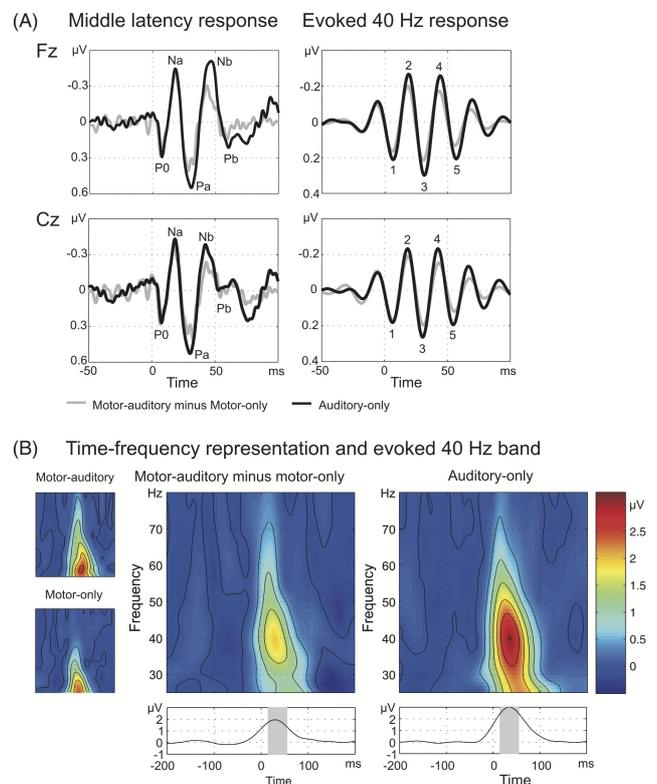
## Einleitung

Die Vorhersage von Auftreten, Qualität und Entwicklung von Umweltereignissen ist für adaptives Verhalten von Organismen von essenzieller Bedeutung. Um beispielsweise einen Ball fangen zu können, muss dessen Trajektorie erfolgreich und hinreichend genau antizipiert werden. Hier möchten wir einen Überblick über kürzlich veröffentlichte Studien geben, die zeigen, dass prädiktive Information über zukünftige akustische Ereignisse bereits deren initiale kortikale sensorische Verarbeitung beeinflusst.

## Selbst generierte Töne

Information über das Auftreten und Erwartungen über die sensorischen Folgen eigenen Handelns kann in Form einer Efferenzkopie [1] oder mittels „corollary discharge“ [2] vom sensorischen System genutzt werden, um effizient selbst generierte von fremder sensorischer Information zu trennen und die Verarbeitung von vorhersagbarer, bekannter zugunsten relevanter, neuer Information zu reduzieren. In einer EEG-Studie ließen Baess und Kollegen [3] Versuchspersonen mittels Tastendrücker Töne (3 kHz Tiefpass gefilterte Klicks) selbst generieren. Die akustische Stimulation wurde aufgezeichnet und den Versuchspersonen anschließend wieder vorgespielt. Die auditiv evozierten Hirnpotentiale in Antwort auf selbst generierte Töne zeigten im Vergleich zu passiv rezipierten Tönen eine signifikant reduzierte Amplitude der Subkomponenten Pa und Na der sog. „Middle-latency“-Antwort (MLR; Abbildung 1). Die MLR reflektiert initiale Tonverarbeitung in subkortikalen und kortikalen Arealen. Die Pa Komponente mit einer Gipfelatenz von 30 ms nach Tonbeginn wird im primären auditiven Kortex (Heschl'sche Querwindung) lokalisiert. Auch die mit der MLR assoziierte evozierte auditive Gammabandantwort (eGBA) zeigte eine reduzierte Amplitude in Antwort auf selbst generierte Töne im Vergleich zu passiv rezipierten. Die eGBA wird in thalamischen und kortikalen Arealen, vermutlich insbesondere durch aufsteigende thalamo-kortikale Verbindungen und Feedback-Loops als auch durch kortiko-kortikale Verbindungen generiert.

Weitere Evidenz für eine Modulation früher sensorischer Verarbeitung zeigt eine Studie von SanMiguel und Kollegen [4]. In einer Bedingung, in der normalerweise Töne auf Tastendrücker von Versuchspersonen hin präsentiert wurden, konnte frühe Aktivität (ab etwa 60 ms nach Tastendruck) auditiver Areale auch dann nachgewiesen werden, wenn tatsächlich gar kein Ton präsentiert wurde. Eine solche Aktivität konnte dagegen nicht mehr beobachtet werden, wenn nur auf einen Teil der Tastendrücker hin Töne präsentiert wurden (vgl. [5] für einen analogen Befund bei der Verarbeitung nicht selbst generierter Töne).



**Abbildung 1:** Selbst generierte Töne lösen im Vergleich zu passiv rezipierten Tönen eine reduzierte Middle-latency-Antwort (MLR) sowie eine reduzierte evozierte auditive Gammabandantwort (eGBA) aus [3]. Die gemessenen Antworten auf selbst generierte Töne sind jeweils korrigiert um die rein motorische Aktivität. (A) MLR (links) und eGBA (rechts; Bandpass 35-45 Hz) auf selbst generierte (grau) bzw. passiv rezipierte Töne. (B) Zeit-Frequenzdarstellung nach Waveletanalyse von MLR/eGBA und 40 Hz-Band in Antwort auf selbst generierte (links) und passiv rezipierte Töne (rechts).

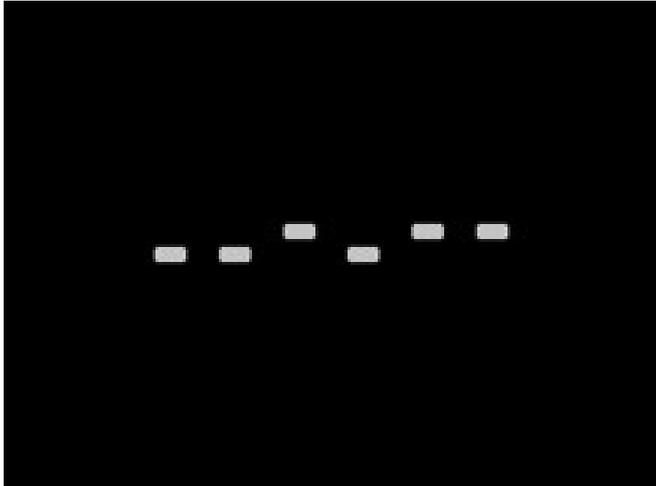
## Vorhergesagte Tonqualität

### Cross-modale Vorhersage

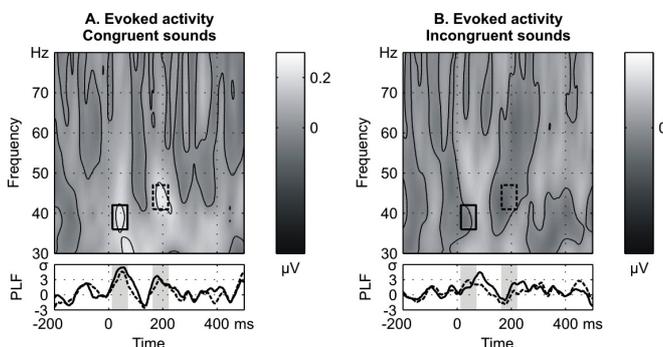
Vorabinformation über die Qualität eines zukünftigen akustischen Ereignisses versetzt den Organismus in die Lage, Abweichungen von der erwarteten sensorischen Information schnell zu detektieren und Verhalten effizient an veränderte Umweltbedingungen anzupassen. In einer EEG-Studie zeigten Widmann und Kollegen [6] notenähnliche einfache visuelle Muster (Abbildung 2), die die Tonhöhen daraufhin präsentierter Tonsequenzen vorhersagten. In der Hälfte der Durchgänge wurden alle Töne korrekt vorhergesagt (kongruente Töne), in der anderen Hälfte der Durchgänge wurde ein einzelner Ton der Tonsequenz durch einen anderen, nicht vorhergesagten ersetzt (inkongruente Töne). Aufgabe der

Versuchsperson war die Tonsequenz während der Präsentation im visuellen Muster „mitzulesen“ und evtl. Abweichungen zu detektieren.

In Antwort auf korrekt vorhergesagte Töne wurde eine vergrößerte eGBA im Vergleich zu inkorrekt vorhergesagten Tönen beobachtet (Abbildung 3). Die Autoren interpretieren den Befund dahingehend, dass bereits in frühen sensorischen Verarbeitungsstufen die Übereinstimmung von erwarteter und tatsächlicher physikalischer Information überprüft wird.



**Abbildung 2:** Beispiele für die zur cross-modalen Vorhersage der Tonqualität verwendete Stimuli [6]: Die vertikale Position der visuell präsentierten Rechtecke sagte die jeweiligen Tonhöhen einer Tonsequenz voraus. In kongruenten Durchgängen wurden alle Töne korrekt vorhergesagt. In inkongruenten Durchgängen wurde ein einzelner nicht vorhergesagter Ton präsentiert (je 50% kongruent und inkongruent). Aufgabe der Versuchsperson war, die Tonsequenzen „mitzulesen“ und Inkongruenzen zu detektieren.



**Abbildung 3:** In Antwort auf korrekt vorhergesagte Töne wird im Vergleich zu inkorrekt vorhergesagten Tönen eine signifikant verstärkte evozierte auditive Gammabandantwort (eGBA) ausgelöst. (A) eGBA und Phase-locking-Faktoren (PLF) auf korrekt vorhergesagte, kongruente Töne. (B) eGBA und PLF auf inkorrekt vorhergesagte, inkongruente Töne.

Die Verstärkung oszillatorischer Antworten bei Übereinstimmung kann durch neuronale Modelle mit adaptiver Resonanz erklärt werden.

### Regelbasierte Vorhersage

Kompatible Befunde wurden von Schadow und Kollegen [7] mit regelbasierter Vorhersage berichtet. In Tonfolgen mit in der Regel kontinuierlich ansteigender oder abfallender Tonhöhe wurden selten Töne eingebettet, die die gerade aktive Regel (ansteigende bzw. abfallende Tonhöhe) verletzen. Regelverletzende Töne lösten im Gegensatz zu regelkonformen Tönen keine oder nur deutlich kleinere evozierte auditive Gammabandantworten aus.

### Zusammenfassung

Wissen um das Auftreten und die Qualität künftiger Schalleignisse beeinflusst deren sensorische Verarbeitung mindestens ab initialen kortikalen, vermutlich aber bereits schon subkortikalen Verarbeitungsstufen. Die beobachtete elektrische Hirnaktivität kann durch prädiktive Information dabei abgeschwächt (corollary discharge) oder verstärkt (adaptive Resonanz) werden, je nachdem ob die Verarbeitung irrelevanter Information reduziert oder ein Vorwärtsmodell durch Hypothesenbestätigung verstärkt werden soll. Die zugrunde liegenden Prozesse sind dabei vermutlich in verschiedenen neuronalen Mechanismen implementiert. Die Befunde unterstreichen, dass auditive Wahrnehmung ein aktiver, konstruktiver Prozess ist, und Vorwärtsmodellierung, als eines der grundlegenden Prinzipien des Hörens zu betrachten ist.

### Literatur

- [1] von Holst, E., & Mittelstaedt, H.: Das Refferenzprinzip, *Naturwissenschaften* 37 (1950), 464-476
- [2] Sperry, R.W.: Neural basis of the spontaneous optokinetic response produced by visual inversion, *Journal of Comparative & Physiological Psychology* 43 (1950), 482-489
- [3] Baess, P., Widmann, A., Roye, A., Schröger, E., & Jacobsen, T.: Attenuated human auditory middle latency response and evoked 40-Hz response to self-initiated sounds. *European Journal of Neuroscience* 29 (2009), 1514-1521
- [4] SanMiguel, I., Widmann, A., Bendixen, A., & Schröger, E.: Prediction-based auditory responses to omissions of self-generated sounds. (in Vorbereitung)
- [5] Bendixen, A., Schröger, E., & Winkler, I.: I heard that coming: event-related potential evidence for stimulus-driven prediction in the auditory system. *Journal of Neuroscience* 29 (2009), 8447-8451
- [6] Widmann, A., Gruber, T., Kujala, T., Tervaniemi, M., & Schröger, E.: Binding Symbols and Sounds: Evidence from Event-Related Oscillatory Gamma-Band Activity. *Cerebral Cortex* 17 (2007), 2696-2702
- [7] Schadow, J., Lenz D., Dettler, N., Fründ, I., & Herrmann, C. S.: Early gamma-band responses reflect anticipatory top-down modulation in the auditory cortex. *Neuroimage*. 47 (2009), 651-658