

Encoding of natural sounds in the human brain

Citation for published version (APA):

Moerel, M. M. L. (2013). *Encoding of natural sounds in the human brain*. Maastricht University. <https://doi.org/10.26481/dis.20130328mm>

Document status and date:

Published: 01/01/2013

DOI:

[10.26481/dis.20130328mm](https://doi.org/10.26481/dis.20130328mm)

Document Version:

Publisher's PDF, also known as Version of record

Please check the document version of this publication:

- A submitted manuscript is the version of the article upon submission and before peer-review. There can be important differences between the submitted version and the official published version of record. People interested in the research are advised to contact the author for the final version of the publication, or visit the DOI to the publisher's website.
- The final author version and the galley proof are versions of the publication after peer review.
- The final published version features the final layout of the paper including the volume, issue and page numbers.

[Link to publication](#)

General rights

Copyright and moral rights for the publications made accessible in the public portal are retained by the authors and/or other copyright owners and it is a condition of accessing publications that users recognise and abide by the legal requirements associated with these rights.

- Users may download and print one copy of any publication from the public portal for the purpose of private study or research.
- You may not further distribute the material or use it for any profit-making activity or commercial gain
- You may freely distribute the URL identifying the publication in the public portal.

If the publication is distributed under the terms of Article 25fa of the Dutch Copyright Act, indicated by the "Taverne" license above, please follow below link for the End User Agreement:

www.umlib.nl/taverne-license

Take down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us at:

repository@maastrichtuniversity.nl

providing details and we will investigate your claim.

Summary

In everyday life, we are constantly surrounded by sounds. Within the various structures that compose the human auditory system, acoustic features of the incoming sounds are processed by specialized neural mechanisms and transformed into behaviourally useful representations. Here, two research questions were addressed. First, how is the frequency content of natural sounds represented in the human brain? Second, what mechanisms underlie the transition of a frequency-based (i.e. tonotopic) sound image into a more abstract, behaviourally relevant representation?

Chapter two investigated spectral tuning in the human auditory cortex by combining fMRI measurements during natural sound stimulation with mathematical modelling of the brain responses. This novel experimental approach allowed defining topographic maps of frequency preference (tonotopy) and selectivity (tuning width). The combination of these maps defined a parcelation of the auditory cortex into functional subfields. In contrast with observations in earlier studies, results indicated that the topographic representation of frequency extends well beyond the primary regions and also covers higher-order and category-selective auditory regions. Specifically, regions with preferential responses to human voice occupy the low frequency portions of the tonotopic map. This low frequency bias in voice regions likely reflects the selective amplification of relevant and category-characteristic spectral bands, serving as a useful processing step for transforming sensory (tonotopic) images of vocal sounds into higher-level neuronal representations.

Chapter three exploited the advantages of ultra-high field imaging (7 Tesla) to map the spatial organization of spectral responses in a small human midbrain structure crucial for auditory processing: the human inferior colliculus (hIC). For the first time in human subjects, one tonotopic high-to-low gradient was observed within the hIC. This frequency gradient is oriented in dorso-lateral to ventro-medial direction. Conversely, the width of the spectral tuning is organized in radial manner, and varies from narrow to broad when moving from the middle to the extremity of isofrequency contours. Finally, tuning width is narrower in hIC than on the auditory cortex. These findings are very relevant for future studies of audition, as they pave the way for studying the interplay between human subcortical and cortical neuronal populations non-invasively.

While in chapter two the characteristic frequency preference of neuronal populations was examined, the fourth chapter investigated cortical spectral tuning beyond its main tonotopic peak by means of a data-driven clustering analy-

sis. Beyond neuronal populations with single-peaked frequency tuning, approximately 60% of auditory populations displayed sensitivity to multiple frequency bands. Specifically, neuronal populations sensitive to multiple frequency bands (I) at exactly one octave distance from each other, (II) at harmonically related frequency intervals, and (III) with no apparent relationship were observed. It was suggested that beyond the well-known cortical tonotopic organization, multi-peaked spectral tuning might amplify selected combinations of frequency bands. Such selective amplification could serve to detect complex sound features and aid in segregating sounds of interest in noisy auditory scenes. Furthermore, these results put forward the hypothesis that prominent perceptual phenomena such as the perceptual similarity of tones and melodies that differ by one or multiple octaves (octave invariance) can be explained by these tuning properties.

Chapter five specifically tested the hypothesis that octave-based multi-peaked spectral tuning - as observed in chapter four - underlies the perceptual phenomenon of octave invariance. Using the same methods as in chapter four, octave-tuned neuronal populations were identified on primary auditory cortex (PAC) and the superior temporal gyrus (STG). In these octave-tuned locations, but not other auditory cortical locations, predicted as well as measured responses to musical notes confirmed the hypothesis of octave-based representations of sound frequency. These findings indicate that neuronal populations at the earliest cortical stage of auditory processing (PAC) played an active role in the formation of higher-level sound representations, beyond the sensory mapping of frequency.

In summary, the series of fMRI studies in this thesis examined the spectral representation of natural sounds in human subcortical and cortical auditory regions, describing in detail the large-scale topographic maps of frequency preference (i.e. tonotopy) and selectivity (i.e. tuning width). The studies also revealed that beyond their main tonotopic peak, neuronal populations in human auditory cortex are sensitive to behaviourally relevant combinations of multiple frequency bands. This complex tuning is hypothesized to reflect neuronal filtering mechanisms operating to transform tonotopic sound images into their higher-level representations. Future studies are needed to explore how, where and when these neuronal filtering mechanisms emerge.

Samenvatting

In ons dagelijkse leven worden we continu omringd door geluiden. Deze binnenkomende geluiden worden binnen de verschillende hersenstructuren van het menselijke auditieve systeem ontleed in hun akoestische kenmerken. Vervolgens worden de geluiden gerepresenteerd op een manier die nuttig is voor ons gedrag. In dit proefschrift worden twee onderzoeksvragen besproken. Ten eerste, hoe worden frequenties van natuurlijke geluiden gerepresenteerd in het menselijke brein? Ten tweede, welke mechanismen zorgen voor de transformatie van een tonotopische geluidsrepresentatie naar een abstracte geluidsrepresentatie, die relevant is voor menselijk gedrag?

Door het wiskundig modelleren van fMRI reacties op natuurlijke geluiden, onderzocht hoofdstuk twee verwerking van frequenties in de menselijke auditieve cortex. Met behulp van deze nieuwe methode werden topografische kaarten van frequentie voorkeur (tonotopie) en frequentie selectiviteit gevonden. Door deze kaarten te combineren, kon de auditieve cortex in verschillende velden worden verdeeld. In tegenstelling tot wat in eerdere studies gevonden werd, bleken deze kaarten tot ver buiten de primaire auditieve gebieden te reiken. De kaarten bedekken ook hogere gebieden in de auditieve hiërarchie, inclusief gebieden die gevoelig zijn voor auditieve categorieën. Gebieden gevoelig voor mensenstemmen liggen in stukken van de tonotopische kaart die afgestemd zijn op lage frequenties. Deze voorkeur voor lage frequenties in stemgevoelige gebieden zou een selectieve versterking van relevante en categorie-karakteristieke frequenties kunnen reflecteren. Zulke versterking zou als eerste stap kunnen dienen in de verandering van een sensorische (tonotopische) geluidsrepresentatie naar een neuronale representatie van hoger niveau.

In hoofdstuk drie werden de voordelen van ultrahoog veld imaging (7 Tesla) gebruikt om de ruimtelijke organisatie van frequentie verwerking in een kleine auditieve structuur van de menselijke hersenen te onderzoeken: de menselijke inferieure colliculus (mIC). Voor de eerste keer in mensen, werd een tonotopische gradiënt gezien binnen de mIC, die van hoog naar laag loopt in dorso-laterale naar ventro-mediale richting. In tegenstelling tot frequentie voorkeur, is frequentie selectiviteit radiaal georganiseerd. Frequentie selectiviteit varieert van scherp in het midden van iso-frequentie contouren, naar breed aan de rand van deze contouren. Als laatste bleek dat frequentie selectiviteit scherper is in mIC dan in de auditieve cortex. Deze bevindingen zijn relevant voor toekomstige auditieve studies, omdat ze een weg banen voor het non-invasief bestuderen van de interactie tussen menselijke subcorticale en corticale gebieden.

Terwijl in hoofdstuk twee de karakteristieke frequentie voorkeur van neuronale populaties werd onderzocht, onderzocht het vierde hoofdstuk frequentie verwerking buiten deze tonotopische voorkeur aan de hand van een data-gedreven clusteranalyse. Naast neuronale populaties met voorkeur voor één frequentie, bleek dat ongeveer 60% van de auditieve cortex voorkeur heeft voor meerdere frequenties. Neuronale populaties met voorkeur voor meerdere frequenties (I) die precies een octaaf bij elkaar vandaan liggen, (II) met harmonische afstand tot elkaar, en (III) met onduidelijke relatie tot elkaar werden gevonden. Deze resultaten suggereren dat naast de bekende corticale tonotopische organisatie, complexe afstemming op meerdere frequenties zorgt voor versterking van geselecteerde combinaties van frequenties. Zulke selectieve versterking kan zorgen voor detectie van complexe geluidskennmerken en kan helpen in het opsplitsen van auditieve omgevingen. Verder ondersteunen deze resultaten de hypothese dat prominente perceptuele fenomenen, zoals de perceptuele gelijkheid tussen tonen en melodieën die een of meerdere octaven van elkaar verschillen (octaaf invariantie), verklaard kunnen worden aan de hand van deze complexe afstemming op frequenties.

Het vijfde hoofdstuk testte de hypothese dat de afstemming op octaven die in hoofdstuk vier gevonden werd, ten grondslag ligt aan het perceptuele fenomeen van octaaf invariantie. Aan de hand van de methoden gebruikt in hoofdstuk vier, werden neuronale populaties afgestemd op octaven geïdentificeerd in de primaire auditieve cortex (PAC) en de superieure temporale gyrus (STG). Op deze plekken, maar niet op andere corticale locaties, bevestigden zowel voorspelde als gemeten reacties op muzikale noten de octave-invariante frequentie-representatie hypothese. Deze bevindingen laten zien dat neuronale populaties het vroegste corticale niveau in auditieve verwerking (PAC), naast het representeren van frequentie, een actieve rol spelen in het vormen van een abstracte geluidsrepresentatie.

Samengevat onderzocht deze reeks fMRI studies de representatie van frequenties in natuurlijke geluiden in menselijke subcorticale en corticale auditieve gebieden. De studies beschreven omvangrijke topografische kaarten van frequentie voorkeur (tonotopy) en frequentie selectiviteit in detail. Verder lieten de studies zien dat buiten hun tonotopische voorkeur, neuronale populaties in de menselijke hersenen gevoelig zijn voor meerdere frequenties wiens combinaties relevant zijn voor menselijk gedrag. Deze complexe frequentie voorkeur kan een neurale filter mechanisme reflecteren, dat ervoor zorgt dat tonotopische geluidsbeelden getransformeerd worden in een representatie van hoger niveau. Toekomstige studies zijn nodig om te onderzoeken hoe, waar, en wanneer deze neurale filter mechanismen ontstaan.